

品種・遺伝資源

水稻品種オオチカラとその短根性準同質遺伝子系統 *IL-srt1* の生理的特性

趙仁貴¹⁾・劉建¹⁾・塩津文隆¹⁾・豊田正範²⁾・楠谷彰人²⁾・武田真²⁾・一井眞比古²⁾

(¹⁾ 愛媛大学大学院連合農学研究科, (²⁾ 香川大学農学部)

要旨: 水稻品種オオチカラとその短根性準同質遺伝子系統 *IL-srt1* を供試し, 出穂期における地上部と根の形質, 出液速度および止葉の光合成関連特性を比較した. *IL-srt1* の草丈はオオチカラより有意に低く, 株当たり茎数と地上部乾物重も有意に少なかったが, 茎当たり地上部乾物重に有意差はみられなかった. 株当たりの出液速度は *IL-srt1* の方がオオチカラよりも有意に低く, *IL-srt1*/オオチカラ比は 56% であった. そこで, この差を根量と根量当たり出液速度に分けて検討した. その結果, 総根長と総根重の *IL-srt1*/オオチカラ比は 30% と 35%, 総根長および総根重当たり出液速度の同比はそれぞれ 188% と 163% であり, いずれにも有意差が認められた. すなわち, 根量はオオチカラの方が多く, 根量当たり出液速度は *IL-srt1* の方が高かった. これらより, *IL-srt1* は根の量が少ないために根全体の生理機能はオオチカラより低くなったが, 個々の根の生理活性はオオチカラを上回っていると推測された. また, 光合成関連特性に関しては *IL-srt1* とオオチカラとの間に有意差は認められず, 短根遺伝子 *srt1* は光合成に影響しないと考えられた.

キーワード: *IL-srt1*, オオチカラ, 光合成速度, 出液速度, 準同質遺伝子系統, 水稻, 短根遺伝子.

作物の生産性向上にとって, 根に関する遺伝機構の解明は極めて重要な課題である (梁・一井 1996b). しかし, 水稻の根を対象とした遺伝学的研究は地上部形質に比べて著しく少ない. こうしたことから最近, 短根突然変異体を用いた根の遺伝学的研究がいくつか発表されている (梁・一井 1996a, b, Ichii and Ishikawa 1997, Yao ら 2002, 2003, Chhun ら 2003) が, これらは形態的特性を中心に解析した例が多く, 生理的特性について調査した報告はほとんどみられない (一井・石川 1993).

植物の根による吸水には蒸散に伴う受動的吸水と根圧に基づく能動的吸水とがあるが, 能動的吸水はエネルギーを利用した代謝過程であり, 根系の生理活性を反映している可能性が高いと指摘されている (森田・阿部 1999a). このため近年, 作物の茎基部からの出液速度が根の生理機能を評価する指標として注目され, 水稻においても多数の報告がなされている (森田ら 1995, 1996, 森田 1998, 森田・阿部 1999b, 山口ら 1995, 1999, 鯨ら 1999, 楠谷ら 2000). しかし, 水稻の短根突然変異体において出液速度が調査された例はなく, 短根化に伴う根量の減少と根の生理機能との関係については不明な点が多い. この関係を明らかにすることは, 根の養水分吸収機能の改善に有用な知見を提供し, 今後の水稻における根系育種にも役立つものと思われる (一井 1994). 加えて, 根系形質のみが異なる同質遺伝子系統を利用すれば, 地上部形質の影響を排除してこれらの関係を解析することができる (小柳ら 2001).

そこで, 本研究では水稻品種オオチカラに短根遺伝子 *srt1* を導入して得られた準同質遺伝子系統 *IL-srt1* の地上部と根の形質および出液速度をオオチカラと比較することによって, その根の生理機能と根量との関係を明らかにしよ

うと試みた. また, 根系の発達や根の活力は光合成能力に関係しているとの報告がみられる (石原・黒田 1986) ことから, 光合成関連特性についても調査し, *IL-srt1* の短根性が光合成に及ぼす影響を検討した.

材料と方法

1. 供試材料

RM1 は水稻品種オオチカラの種子に 200 Gy のガンマ線を照射して得られた M2 種子約 10 万粒から選抜された短根突然変異体で, その短根性は劣性単一遺伝子 *srt1* に支配される (Ichii and Ishikawa 1997). RM1 に野生型オオチカラを 6 回連続戻し交雑し, オオチカラの遺伝的背景に RM1 のもつ短根性遺伝子 *srt1* を導入して短根性準同質遺伝子系統 *IL-srt1* を作出した. 戻し交雑には, 各戻し交雑後に自殖を行って分離した短根個体を使用した. 本試験には, こうして得られた BC₆F₅ 世代の *IL-srt1* をオオチカラとともに供試した.

2. 栽培法

2004 年 5 月 20 日に, 0.2% ベノミル水和剤に種子を浸漬 (30°C, 24 時間) し, 十分水洗した後, イオン交換水 (30°C) 中で 24 時間催芽させた. その後, 木村氏 B 液の中に浮かべたネットに催芽種子を播種し, 25°C の暗黒条件下で 1 日間, 引き続き 25°C の照明 (蛍光灯) 条件下で 6 日間培養した. 培養開始後 8 日目に生育不良苗を除去し, ガラス室内 (25~30°C) において木村氏 B 液中で養成を続けた.

6 月 10 日に葉齢 3.5 の苗を, 育苗用人工培土 (N, P₂O₅, K₂O をそれぞれ 0.175, 0.25, 0.2 g/kg 含む) 13.5 kg を充填した 1/2000 a ポットに 2 本ずつ移植した. 一週間

後に活着の良い1本を残し、ポット当たり1本立てとした。供試ポット数はIL-*srt1*、オオチカラとも10であった。

3. 調査法

8月21日の出穂期に、生育の揃った4ポットにつき、茎数と主茎の草丈を調査した後、各ポット内の長稈3茎の止葉中央部の葉色を葉緑素計 SPAD-502 (ミノルタ社製) によって測定した。さらに、同じ葉について携帯型光合成・蒸散測定器 LI-6200 (LI-COR 社製) により、光合成速度および光合成関連特性を調査した。

8月22日の午前9時に10cmの高さで茎基部を切断し、森田・阿部 (1999a) の方法に従って出液量を測定した。10時までの1時間当たり出液量を出液速度とした。その後、根を切らないように掘り取り、地上部乾物重、冠根数、総根長、総根重の調査を行った。総根長はルートスキャナー (Commonwealth Aircraft Corp. Ltd. 製, Comair Root Scanner) で測定し、地上部乾物重および総根重は通風乾燥機内で48時間、80°Cで乾燥させた後秤量した。

結 果

1. 地上部および根の形質

第1表に出穂期と地上部形質、第2表に根形質を示した。出穂期は、IL-*srt1*、オオチカラとも8月21日であった。IL-*srt1* の草丈はオオチカラより有意に低く、株当たり茎数と地上部乾物重も有意に少なかった。しかし、茎当たり地上部乾物重に有意差は認められなかった。

根形質についてみると、オオチカラに比べ、IL-*srt1* の冠根数は少なく、根長は短かった。特に、総根長はオオチカラが2497mであったのに対し、IL-*srt1* は755mで、IL-*srt1*

のオオチカラに対する比率 (IL-*srt1*/オオチカラ比, %) は30%にすぎなかった。総根重もIL-*srt1* の方が少なく、IL-*srt1*/オオチカラ比は35%であった。しかし、IL-*srt1*/オオチカラ比が総根長よりも総根重で高かったために、総根重/総根長はIL-*srt1* がオオチカラを16%上回った。これらには、いずれも有意差が認められた。このように、IL-*srt1* の根は長さ、重さともオオチカラより小さかったが、単位根長当たりの根重はオオチカラより大きかった。

2. 出液速度

第3表は、出液速度を示したものである。IL-*srt1* の1株当たりの出液速度は7.23 gh⁻¹ 株⁻¹、オオチカラは12.92 gh⁻¹ 株⁻¹で、IL-*srt1*/オオチカラ比は56%であった。すなわち、株当たり出液速度はIL-*srt1* がオオチカラより44%有意に低かった。また、冠根数当たりの出液速度もIL-*srt1* の方が低かったが、有意差は認められなかった。しかし、IL-*srt1* の総根長当たり出液速度および総根重当たり出液速度は、オオチカラをそれぞれ88%、63%有意に上回っていた。

これらより、根系全体の出液速度はオオチカラよりもIL-*srt1* の方が低いが、根長や根重当たりの値はIL-*srt1* の方が高いことが判明した。

3. 光合成速度

第4表に、止葉について測定した光合成速度および光合成関連特性を示した。これらには、いずれも有意差は認められなかった。すなわち、平均値で見ると、光合成速度ではオオチカラ、気孔抵抗および葉肉内CO₂濃度と蒸散速度ではIL-*srt1* の方がわずかに高かったが、その差は有意で

第1表 出穂期における地上部形質.

	出穂期 (月/日)	草丈 (cm)	茎数 (本/株)	地上部乾物重 (g/株)	地上部乾物重/ 茎数 (g/茎)
IL- <i>srt1</i>	8/21	98.9	21.3	66.5	3.24
オオチカラ	8/21	114.8	47.8	173.9	3.63
比率 (%)		86	45	38	89
有意差	ns	**	**	**	ns

ns, **: t検定 (n=4) により、それぞれ有意差なし、1%水準で有意差ありを示す。
比率 (%) : (IL-*srt1*/オオチカラ) × 100.

第2表 出穂期における根形質.

	冠根数 (本/株)	最大冠根長 (cm)	総根長 (m/株)	総根重 (g/株)	総根重/総根長 (mg/m)
IL- <i>srt1</i>	790	32.1	755	9.4	12.5
オオチカラ	1169	49.5	2497	27.2	10.8
比率 (%)	68	65	30	35	116
有意差	*	***	***	**	*

*, **, ***: t検定 (n=4) により、それぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差ありを示す。
比率 (%) : (IL-*srt1*/オオチカラ) × 100.

第3表 出穂期における出液速度.

	1株当たり (g/h/株)	冠根数当り (g/h/100本)	総根長当り (g/h/100m)	総根重当り (g/h/g)
IL- <i>srt1</i>	7.23	0.983	0.976	0.781
オオチカラ	12.92	1.092	0.518	0.479
比率 (%)	56	90	188	163
有意差	*	ns	**	**

ns, *, **: t 検定 (n=4) により, それぞれ有意差なし, 5%, 1%水準で有意差ありを示す.
比率 (%): (IL-*srt1*/オオチカラ) × 100.

第4表 出穂期における止葉の光合成速度および光合成関連特性.

	光合成速度 ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)	気孔抵抗 (cm/s)	葉肉内 CO ₂ 濃度 (ppm)	蒸散速度 (mmol/m ² /s)	葉色 (SPAD 値)
IL- <i>srt1</i>	18.4	1.41	307	15.8	45.7
オオチカラ	18.8	1.17	287	13.1	45.6
有意差	ns	ns	ns	ns	ns

ns: t 検定 (n=4) により, 有意差なしを示す.

はなかった. また, 葉色値にも差はなかった.

考 察

本試験における株当たりの出液速度は, IL-*srt1*の方がオオチカラよりも44%有意に低かった(第3表). したがって, 株全体でみたIL-*srt1*の根の生理機能はオオチカラよりも劣っていると判断される. 出液速度によって根の生理機能を評価する場合, 根量との間に, 出液速度=根量×(出液速度/根量)という関係が成立する. このうち, 出液速度/根量は個々の根の活性を表す指標になると考えられている(森田・阿部 1999a, c). すなわち, 根の機能の高低は根の量とその活性との積で示される. そこで, 株当たり出液速度の差について根量と単位根量当たりの出液速度から検討した. この場合, 根量を何で表すかが問題となるが, 一般には根数, 根長, 根重などが用いられている(森田 1994). 本試験では, 冠根数, 総根長, 総根重の全てにおいて, IL-*srt1*はオオチカラよりも有意に低い値を示した. すなわち, IL-*srt1*の冠根数は32%, 総根長は70%, 総根重は65%, オオチカラよりも少なかったが, 根重の減少率が根長の減少率よりも小さかったために, 総根重/総根長はオオチカラを16%上回った(第2表). 一方, 個々の根の生理活性を示す出液速度/根量についてみると, IL-*srt1*の冠根数当たり出液速度はオオチカラより低かったが, 有意差はみられなかった. 総根長および総根重当たり出液速度はIL-*srt1*の方がオオチカラよりそれぞれ88%, 63%有意に高かった(第3表). 根数は確かに根量を構成する1要因ではあるが, 根の長さや重さに差がある場合には根数によって根量の多少を判断することは出来ない. したがって, 根量当たりの出液速度の差をみるためには根数よりも根長あるいは根重を基本にするのが適切であると思われる. さらに, 根長と根重についても, 森田(1994)は, 養

水分の吸収には多くの側根が関与しているが, 側根の重さはわずかでしかないため, 養水分の吸収面積という点からは根長に着目すべきであると述べている. 本試験においても, 総根重当たり出液速度よりも総根長当たり出液速度の方にIL-*srt1*とオオチカラの差が強く現れていた.

これらより, IL-*srt1*の株当たり出液速度がオオチカラより低い理由は根量, 特に総根長が少ないことにあると考えられた. 一方, 単位根長および単位根重当たりの出液速度はIL-*srt1*の方が高く, 根量当たりの生理活性はオオチカラを上回っていると判断された. この原因については, 根重/根長比に関係しているのではないかと推測される. すなわち, 前述したように, IL-*srt1*の総根重/総根長はオオチカラを有意に上回っていたが, これはIL-*srt1*の冠根と側根を含めた根の比重がオオチカラよりも高いか, 根が平均的に太くなっていることを示唆している. したがって, もしIL-*srt1*の根の比重がオオチカラよりも高いとすれば, 細胞密度や側根密度の高さ(梁・一井 1996b, Ichii and Ishikawa 1997)によって養水分の吸収機能が向上し, 根量当たりの出液速度が大きくなった可能性がある. また, IL-*srt1*の根が太くなっていたとしたら, 養水分の吸収面積が大きくなるために, その分だけ養水分の吸収量が大きくなると思われる. なお, これらに関連して, Ichii and Ishikawa (1997)はIL-*srt1*の親であるRM1とオオチカラの根の細胞を比較し, *srt1*遺伝子によるRM1の短根化は細胞伸長の低下に起因していると報告している. したがって, IL-*srt1*の根重/根長比が高く根量当たりの出液速度が増加したのは, *srt1*遺伝子の直接的な影響というよりも細胞伸長が抑制されたことによってもたらされた間接的な結果と考えるのが妥当であると思われる. すなわち, これらの間には, *srt1*遺伝子→根細胞の伸長抑制→根の比重または太さの増加→根重/根長比の向上→根量当たり出液速度の増加, という経路

が想定される。しかし、本試験では根細胞の大きさや根の比重、太さの調査は行っていない。このため、今後、改めてこれらを実測し、出液速度との関係を検討したいと考えている。

本試験における IL-*srt1* の草丈および株当たり茎数と地上部乾物重はオオチカラより有意に少なく（第1表）、根量減少に伴う根機能の低下によって地上部バイオマスの生産は抑制された。しかし、止葉の光合成速度、光合成関連特性、葉色値のいずれにおいても IL-*srt1* とオオチカラとの間に有意差は認められなかった（第4表）。したがって、IL-*srt1* の株当たり地上部乾物重がオオチカラよりも少なかった原因は、葉面積当たりの光合成能力の差ではなく、茎数の減少による葉面積不足にあると考えられる。本試験では葉面積の調査は行っていないが、このことは IL-*srt1* とオオチカラの茎当たり地上部乾物重に差がなかった（第1表）ことから類推される。IL-*srt1* において株当たり出液速度が大きく低下したにも関わらず光合成関連特性に変化がなかったことから、茎数減少に伴って個体サイズが小さくなった結果、乾物重当たりあるいは葉面積当たりの養水分要求量は満たされていたと思われる。

なお、根と光合成との関係について、石原・黒田（1986）は、根系の発達が悪く根の活力が低い水稻では光合成能力が低下しやすいと報告している。また、李・太田（1973）は、根の活力が低いほど葉緑素の減退が大きいと述べている。しかし、李・太田（1973）や石原・黒田（1986）の報告は異なる栽培条件や品種間の比較から得られた結果であるのに対し、本試験の結果は、短根遺伝子以外の遺伝的背景が同じオオチカラと IL-*srt1* を同じ条件で栽培した場合に得られたものである。これらより、短根遺伝子 *srt1* は個々の根の伸長量を減少させることを通じて、根全体の量や構造および機能を規制し、その結果として地上部バイオマスにも影響すると考えられる。しかしながら、形成された分けつの成長量や光合成に関わる特性にオオチカラと IL-*srt1* の間で差異が認められないことからみて、*srt1* 遺伝子を通じた根量の低下による地上部への影響は分けつ数の抑制に基づく間接的なものと推察される。しかし、これらの推論を検証するためには、別の短根突然変異系統を用いた試験や栽培条件を変えた試験が必要である。また、本試験の調査は出穂期に行ったもので、その後の光合成速度や葉色の変化は調べていない。このため、経時的变化をみれば異なる結果になることも考えられるので、これらについても今後の課題としたい。

以上、オオチカラとその短根性準同質遺伝子系統 IL-*srt1* の出液速度の差について検討してきた。その結果、短根突然変異系統の根の生理機能に関する幾つかの知見を得ることができた。しかし、得られた知見の多くは現象として認められたもので、その因果関係を十分解明するには至らなかった。したがって今後は、森田・阿部（1999c）が指摘するように、根系の形態や構造と機能との関係についての

因果論的な解析を進めていかなければならない。残された課題についてさらに詳しい解析を加え、短根遺伝子に関わる知見の集積をすすめる予定である。このような突然変異体の特性解析と遺伝子機能の解析を結びつけることによって、一井（1994）の指摘するように、根の形態や機能を遺伝的に制御する道が開けるものと期待される。

引用文献

- Chhun, T., S. Taketa, S. Tsurumi and M. Ichii 2003. Interaction between two auxin-resistant mutants and their effects on lateral root formation in rice (*Oryza sativa* L.). J. Exp. Bot. 54 : 2701–2708.
- 一井真比古・石川道夫 1993. イネ短根突然変異体の形態と生育特性 (2). 育種 43 (別 2) : 206.
- 一井真比古 1994. 植物の根に関する諸問題 (16) —突然変異体による遺伝解析—. 農及園 69 : 1233–1236.
- Ichii, M. and M. Ishikawa 1997. Genetic analysis of newly induced short-root mutants in rice (*Oryza sativa* L.). Breed. Sci. 47 : 121–125.
- 石原邦・黒田栄喜 1986. 水稻葉身の光合成速度に対する空気湿度の影響. 日作紀 55 : 458–464.
- 鯨幸夫・高橋利征・山田優也・佐藤匠・疋津麻希子・梅本英子・北田敬字 1999. 不耕起移植栽培が「ほほの穂」の根系生育、根からのいっ泌液量、収量および収量構成要素に及ぼす影響. 日作紀 68 (別 2) : 6–7.
- 楠谷彰人・崔晶・豊田正範・浅沼興一郎 2000. 多収性水稻の品種生態に関する研究—出液速度の品種間差異—. 日作紀 69 : 337–344.
- 李鍾薫・太田保夫 1973. 水稻根の形態および機能と地上部諸形質との関連について. 農技研報 D24 : 61–105.
- 梁正偉・一井真比古 1996a. イネ品種 IR8 に由来する短根突然変異系統 LM10 の遺伝子分析. 育種 46 : 373–377.
- 梁正偉・一井真比古 1996b. イネ品種 IR8 に由来する短根突然変異系統 LM10 幼植物の形態的特性. 日作紀 65 : 473–478.
- 森田茂紀 1994. 植物の根に関する諸問題 (14) —水稻の根系形成を考える場合の視点 (2) —. 農及園 69 : 1031–1036.
- 森田茂紀・萩沢芳和・阿部淳 1995. 乳苗移植栽培した水稻の出穂期以降における活力の評価—葉の枯れ上がりと出液速度—. 日作関東支報 10 : 27–28.
- 森田茂紀・萩沢芳和・阿部淳 1996. 水稻の乳苗および稚苗移植栽培における根系の形態と機能に関する事例研究. 日作関東支報 11 : 18–19.
- 森田茂紀 1998. 農家水田で栽培した水稻の出液速度の生育に伴う推移および日変化. 日作紀 67 (別 2) : 50–51.
- 森田茂紀・阿部淳 1999a. 出液速度の測定・評価方法. 根の研究 8 : 117–119.
- 森田茂紀・阿部淳 1999b. 農家水田で栽培した水稻の出穂後の出液速度. 日作紀 68 (別 2) : 168–169.
- 森田茂紀・阿部淳 1999c. 植物の根に関する研究の課題. 日作紀 68 : 453–462.
- 小柳敦史・乙部（桐渕）千雅子・柳沢貴司・本田一郎・和田道宏 2001. 種子根伸長角度を指標にした根系の深さが異なるコムギ実験系統群の作出. 日作紀 70 : 400–407.
- 山口武視・津野幸人・中野淳一・真野玲子 1995. 水稻の茎基部から

- の出液速度に関する要因の解析. 日作紀 64 : 703–708.
- 山口武視・中野淳一・西尾裕子 1999. 水稻茎基部からの出液および出液中無機成分の品種間差異. 日作紀 68 (別 2) : 272–273.
- Yao, S.G., S. Taketa and M. Ichii 2002. A novel short-root gene that affects specifically early root development in rice (*Oryza sativa* L.). Plant Sci. 163 : 207–215.
- Yao, S.G., S. Taketa and M. Ichii 2003. Isolation and characterization of an abscisic acid-insensitive mutation that affects specifically primary root elongation in rice (*Oryza sativa* L.). Plant Sci. 164 : 971–978.

Physiological Characteristics of Rice Cultivar Oochikara and Its Short-root Near Isogenic Line IL-*srt1* : Rengui ZHAO¹⁾, Jian LIU¹⁾, Fumitaka SHIOTSU¹⁾, Masanori TOYOTA²⁾, Akihito KUSUTANI²⁾, Shin TAKETA²⁾ and Masahiko ICHII²⁾ (^{1)United Grad. Sch. of Agr. Coll., Ehime Univ., Tarumi, Matsuyama 790-8566 Japan;} ^{2)Fac. of Agr., Kagawa Univ., Miki 761-0795, Japan})

Abstract : The shoot and root characters, the bleeding rate and the photosynthetic rate in flag leaves of rice cultivar Oochikara were compared with its short-root near isogenic line IL-*srt1* at the heading stage. The bleeding rate per plant in IL-*srt1* was only 56% of that in Oochikara. The total root length and total root weight in IL-*srt1* were 30% and 35% of those in Oochikara, respectively. On the other hand, the bleeding rate per total root length and that per total root weight in IL-*srt1* were 188% and 163% of those in Oochikara, respectively, showing a significant difference between the two lines. Thus, although the root mass was larger in Oochikara than in IL-*srt1*, the bleeding rate per unit root mass was higher in IL-*srt1* than in Oochikara. These results suggest that the physiological activities of total root in IL-*srt1* were lower than that in Oochikara, due to the smaller root mass, and that IL-*srt1* had higher physiological activities per unit root mass than Oochikara. There was no significant difference in photosynthetic rate between the two lines, suggesting that the short-root gene *srt1* did not affect the photosynthesis.

Key words : Bleeding rate, IL-*srt1*, Near isogenic line, Oochikara, Photosynthetic rate, Rice, Short-root gene.
