

作物生産における根伸長角度の遺伝的改良

宇賀優作¹, 木富悠花^{1,2}¹ 農業・食品産業技術総合研究機構 次世代作物開発研究センター

〒305-8602 茨城県つくば市観音台 2-1-2

² 東京大学大学院 農学生命科学研究科 農学国際専攻

〒113-8657 東京都文京区弥生 1-1-1

Prospects of genetic improvement for root growth angle in crop production

Yusaku Uga¹, Yuka Kitomi^{1,2}¹ Institute of Crop Science, National Agriculture and Food Research Organization

2-1-2, Kannondai, Tsukuba, Ibaraki 305-8602, Japan

² Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo

1-1-1, Yayoi, Bunkyo, Tokyo 113-8657, Japan

Keywords: auxins, drought avoidance, grain yield, phytoremediation, quantitative trait locus

1. はじめに

陸上植物の生存にとって土壤中に存在する水と養分を獲得することは必須である。しかし、これらの資源は土壤中に不均一に分布する。たとえば、リンなどの養分は土壤中を移動しにくく、土壌表層に偏在する傾向にある。一方、水や水溶性の窒素などの養分は土壌下層に移動しやすい。そのため、陸上植物の根系分布、とくに、垂直方向の根系分布は土壌からの水や養分の獲得に大きく影響する (Gewin 2010, Lynch 1995)。それゆえに、多くの植物は気候や地域により異なる土壌環境に適応した根系をそれぞれ進化させてきた。同様に、作物においても養水分不足は生産性に大きく影響するため、劣悪な土壌環境で栽培するのに適した根系分布を持つことは重要である (de Dorlodot et al. 2007)。たとえば、灌漑施設のない農地を干ばつが襲った場合、深刻な減収が想像できるが、浅根型 (根が土壌浅層に伸長する性質) の品種より深根型 (根が土壌深層に伸長する性質) の品種は土壌深層に偏在する水を効率的に吸収することで干ばつを回避できると期待される (Fukai and Cooper 1995, Kirkegaard et al. 2007, Manschadi et al. 2006)。一方、畑作物にとって過剰な降雨による土壌の浸水は酸欠状態による根腐れをもたらす。この場合、浅根型の品種は土壌表層近くの酸素により多くアクセスすることで根腐れを回避できると期待される (Omori and Mano 2007)。このように、根系分布は非生物学的ストレスの回避に大きく影響すると考えられる。世界三大作物のイネ、コムギ、トウモロコシはイネ科の単子葉植物である。単子葉植物の根系は種子から発生する 1 から数本の種子根とその後稈から伸長する多数の冠根からなる (Rich and Watt 2013)。この根系分布はおもに最長根長と根伸長角度のバランスによって決定する

(Abe and Morita 1994, Araki et al. 2002)。とくに、根伸長角度は根の伸長方向を決定し、根系分布に大きく影響する。たとえば、地表面に対して根伸長角度が小さいと浅根になり、根伸長角度が大きいと深根となる (図 1)。さらに、最長根長が長くなることで土壌深層へより根系が分布することが可能である。

近年の地球温暖化による土壌環境の劣化に対し、根系の遺伝的改良への期待が大きくなっている (Gewin 2010)。しかし、根系は地下に存在するため、自然環境下での根系の選抜育種はほとんど進んでいない。また、品種改良に利用できる遺伝子の情報もほとんどない。そこで、著者らはより多くの研究者や育種家に根系形態、とくに、根伸長角度の遺伝的改良の可能性を知ってもらいたいと考え、本稿をまとめた。はじめに、根伸長角度がどのようにして決まるのか、その遺伝的制御機構について述べたい。つぎに、自然変異から見出した根伸長角度に関する量的形質遺伝子座 (quantitative trait locus, QTL) を用いた品種改良の研究事例から作物生産における根伸長角度の遺伝的改良の有用性について議論したい。

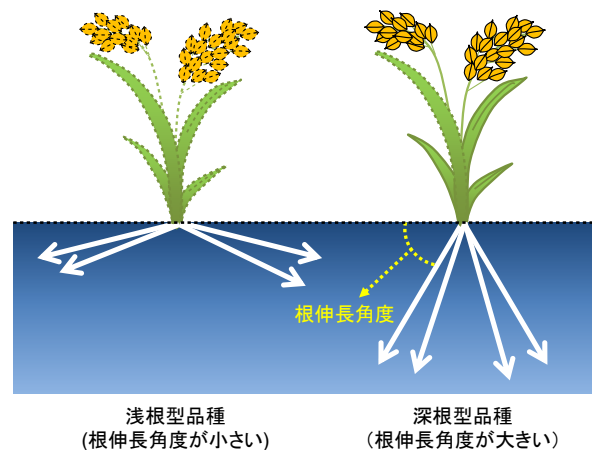


図 1. 根伸長角度と根系分布

2. 根伸長角度はどのようにして決まるのか？

根伸長角度は重力や光、水分といった様々な環境刺激に対する根の屈性反応の総和として決定されると考えられる (Oyanagi et al. 1993)。以下の章ではこれらの刺激に対する根の屈性反応について簡潔に説明する。

2-1. 重力屈性

環境刺激の中で重力は根伸長角度を決定する主な要因であり、根は重力方向に従って下方へ伸長する。維管束植物では根端のコルメラ細胞内に存在するアミロプラストの沈降が重力方向の感知に寄与すると考えられている (Haberlandt 1900, Němec 1900)。このアミロプラストが平衡石として機能することが根の重力屈性に重要であるという仮説はデンプン-平衡石仮説 (starch-statolith hypothesis) と呼ばれ、これまでに様々な実験によって支持されてきた。たとえば、ホスホグルコムターゼ活性が損なわれデンプンを合成できないシロイヌナズナ突然変異体では重篤な重力屈性異常が観察され、また、野生型のシロイヌナズナの根端からコルメラ細胞を除去すると重力屈性が大幅に阻害されることが報告されている (Blancaflor et al. 1998, Tsugeki and Fedoroff 1999)。植物を回転などにより重力方向を変化させると、コルメラ細胞内のアミロプラストは新たに下側となった方向へと沈降し、その結果として細胞内の小胞体に物理刺激が加わる (Leitz et al. 2009)。この物理刺激によりイオンチャネルが開いてコルメラ細胞内の Ca^{2+} 濃度が上昇し、結果として生じた細胞質 pH 変化が引き金となってオーキシン排出担体 PIN-FORMED (PIN) タンパク質の局在が変化する (Boonsirichai et al. 2003,

Harrison and Masson 2008)。一方で、デンプン-平衡石仮説以外の重力感受機構も存在していると考えられている。Wolverton ら (2002) は、根の伸長帯が重力シグナルに関与していることを報告している。伸長帯を形成する細胞にはコルメラ細胞のように平衡石となるようなものが存在していないため、この重力感受機構はコルメラ細胞内で起こっている重力感受機構とは異なると考えられている。

2-2. 光屈性

光も根の伸長方向を変化させる要因のひとつである。シロイヌナズナの根は一方向からの青色光に対して負の光屈性を示す。青色光受容体の突然変異体であるシロイヌナズナの *phototropin 1* (*phot1*) および *phot2* では青色光に対する根の屈性反応に異常が認められる (Liscum and Briggs 1995, Sakai et al. 2001)。反対に、根は phytochrome A (*phyA*) に受容される赤色光に対しては弱い正の光屈性を示すことが知られている (Kiss et al. 2003)。また、赤色光を処理した黄化実生に青色光を照射すると青色光反応による屈性に異常が生じることが報告されている (Briggs 1963)。*phyA* は赤色光だけでなく青色光も受容できることや (Pratt and Coleman 1974), *phyA* は *phot1* の配向を制御するといわれていることから (Han et al. 2008), 根の光屈性においても *phyA* と *phot1* は機能的に相互作用しているのではないかと推測されている。

2-3. 水屈性

根は正の水分屈性を示し、水を得るために水分勾配に従って根を伸長させることができる (Takahashi et al. 2002)。水分屈性に異常が認められる突然変異体として、根を水分勾配に従って発達させることができない *no hydrotropic response1* (*nhrl*)、水分屈性が弱くなった *mizukusseil* (*miz1*) および *miz2*、水分勾配存在下においてより根系を発達させる *altered hydrotropic response1* (*ahr1*) などが挙げられる (Eapen et al. 2003, Kobayashi et al. 2007, Miyazawa et al. 2009, Saucedo et al. 2012)。Moriwaki ら (2012) は光によって水分屈性が強められ、また、LONG HYPOCOTYL5 (*HY5*) が仲介する光シグナル伝達には *MIZ1* 発現および水分屈性が必要であることを示しており、これらから水分屈性と光屈性には密接な関連があると推測される。*HY5* は赤色光および青色光受容により活性化される光シグナル伝達経路の鍵となる bZIP 型転写因子であり、*hy5* 変異体の根における水分屈性は野生型と比較して弱まっていることが報告されている (Moriwaki et al. 2012)。この光によって強化される水分屈性は根をより下方へ伸長させて植物体をしっかりと支えるだけでなく、より土壌表層部で起こりやすい乾燥ストレスからの回避に役立っていると推察される。

3. 根の屈曲はオーキシンシグナルによって制御される

近年の研究から、根の重力による屈曲制御機構がより明らかとなってきた。根の屈曲は伸長帯先端部 (distal elongation zone, DEZ) での細胞伸長が偏差的に起こることに起因しており、この偏差的な細胞伸長は伸長が抑制される側の細胞にオーキシンが不均等に集積することが原因で生じる (Cholodny 1927, Ishikawa and Evans 1993, Went 1926)。上述のように、重力方向

が転換するとコルメラ細胞で重力刺激が受容され、結果としてオーキシン排出担体である PIN タンパク質の局在が変化する。シロイヌナズナにおいてコルメラから側部根冠 (lateral root cap) にかけての細胞では、PIN3 と PIN7 が重力方向の転換に伴って細胞の下側へと局在を移してオーキシンの不均等な流れを形成する (Friml et al. 2002, Kleine-Vehn et al. 2010)。これらに加え、側部根冠から伸長帯先端部の表皮細胞に存在する PIN2 およびオーキシン流入担体である AUXIN RESISTANT 1 (AUX1) も根における重力応答に応じたオーキシンの流れの形成に関与している (Müller et al. 1998, Swarup et al. 2005)。

オーキシンシグナルの伝達は AUXIN (Aux) /INDOLE-3-ACETIC ACID (IAA) と AUXIN RESPONSE FACTOR (ARF) の 2 種類のタンパク質の相互作用によって仲介されていることが知られている (Liscum and Reed 2002)。オーキシンは TRANSPORT INHIBITOR RESPONSE1 (TIR1) /AUXIN SIGNALING F-BOX (AFB) によって受容され、オーキシン応答性の転写を抑制する Aux/IAA のユビキチン化を促進する (Gray et al. 2001)。ユビキチン化された Aux/IAA は 26S プロテアソームによって分解され、その結果 ARF のオーキシン応答性転写因子としての機能が回復する (Gray et al. 2001)。植物では Aux/IAA と ARF の下流で機能する数多くの転写因子によるシグナル伝達により、重力屈性を含む様々なオーキシン応答性の形態変化が生じる。シロイヌナズナの Aux/IAA と ARF によるオーキシンシグナル伝達系に関連した突然変異体において重力屈性異常が認められていることから、形態変化を通じた環境適応にオーキシンが深く関与していると考えられる (Leysner et al. 1996, Tian and Reed 1999, Nagpal et al. 2000, Fukaki et al. 2002, Yang et al. 2004)。

イネにおいても、オーキシン関連の突然変異体において重力応答の異常が報告されている。その例として、*crown rootless4 (crl4) /osgnom1*, *crl1/adventitious rootless1 (arl1)*, *crl5* および *Osiaa* 変異体が挙げられる。*CRL4/OsGNOM1* はシロイヌナズナにおいて ADP ribosylation factor を活性化させる guanine exchange factor (Arf-GEF) と相同性の高いタンパク質をコードし、オーキシンの適切な集積と濃度勾配の維持に重要な役割を果たしている (Kitomi et al. 2008, Liu et al. 2009)。*CRL1/ARL1* および *CRL5* はそれぞれ LATERAL ORGAN BOUNDARIES DOMAIN (LBD) /ASYMMETRIC LEAVES LIKE (ASL), APETALA2 (AP2) /ETHYLENE RESPONSIVE FACTOR (ERF) をコードし、Aux/IAA および ARF によるオーキシンシグナル伝達系路上で機能する転写因子である (Inukai et al. 2005, Kitomi et al. 2011, Liu et al. 2005)。また、Aux/IAA タンパク質の迅速な分解に重要なドメインにアミノ酸変異が生じた複数の *Osiaa* 変異体において、シロイヌナズナの *iaa* 変異体と同様にオーキシンシグナル伝達が阻害された結果として観察される異常な表現型が報告されている (Jun et al. 2011, Kitomi et al. 2012, Zhu et al. 2012)。

近年では突然変異体だけでなく、重力応答に関与する QTL も同定・単離された。根伸長角度を制御する QTL である *DEEPER ROOTING 1 (DRO1)* は Aux/IAA および ARF によるオーキシンシグナルによりその発現を負に制御されることが判明しており、その発現量低下が重力刺激を受感した根における偏差的な細胞伸長に深く関与している (Uga et al. 2013a)。これらの報告から、イネにおいてもシロイヌナズナと同様にオーキシンの極性輸送やシグナル伝達は重力応答時の根伸長角度を決定する重要な因子であることが推察される。

4. 作物生産における根伸長角度の有用性

本章では、*DRO1* を用いたフィールド実験から重力屈性に関与する遺伝子が根伸長角度の遺伝的改良のターゲットとして有用であることを紹介する。根系分布の遺伝的改良は、作物の生産性向上するうえで重要な戦略であると認識されている (de Dorlodot et al. 2007)。根系分布を改変する手法として、遺伝子工学的なアプローチとともに注目されている手法としてゲノム育種が挙げられる。ゲノム育種とは作物種内に見られる自然変異を活用し、その変異に関与する QTL を検出・同定した後、対象 QTL を持った個体を QTL 近傍の DNA マーカーによって短期間に選抜する育種法である。ゲノム育種で重要なことは対象品種の不良形質を改善するために利用可能な QTL を同定することである。そのためには対象品種に対してすぐれた形質を持った品種またはアリアルを見出す必要がある。

様々な作物で根系形態に幅広い自然変異が存在することは以前から知られている (O'Toole and Bland 1987)。栽培イネでも根長や根の太さなどの根系形態について多様な品種内変異が報告されている (Henry et al. 2011, Lafitte et al. 2001, O'Toole and Bland 1987, Uga et al. 2009)。一方、根伸長角度についてはあまり報告されていない (Kato et al. 2006, Uga et al. 2009)。これらの自然変異を育種素材として利用することは有用と考えられる。しかし、大量の植物体の根を地面から掘り起し、有望な根系を持った系統を選抜することは大変な労力と時間を要するため、実際の育種事業の中で根系が育種対象となることはこれまでほとんどなかった。近年、ゲノム研究の進展に伴い、有用な QTL を対象品種に導入しようとするゲノム育種の試みが盛んになっている。しかし、根系についてこれまでに目立った成功事例はほとんど報告されていない (Steele et al. 2006)。

アジアで広く栽培されている水稲品種 IR64 は一般的な灌漑水田では多収であるが、干ばつには非常に弱く、天水田での栽培では減収となる。その一因として、IR64 は根が浅く張り、根長が短いため、干ばつ時に土壤深層の水分を十分に獲得できないことが考えられる (図 2b)。一方、フィリピン在来の陸稲には干ばつに強い品種がいくつ存在する。Kinandang Patong (KP) は灌漑水田で栽培すると収量は低いが、降雨依存的な畑や天水田では干ばつによる減収の被害は水稲よりも小さい。これは水稲とは対照的に KP が深くて長い根系を持っており、干ばつ時に土壤深層の水を効率的に吸収できることによると推察される (図 2b)。そこで、著者らはゲノム育

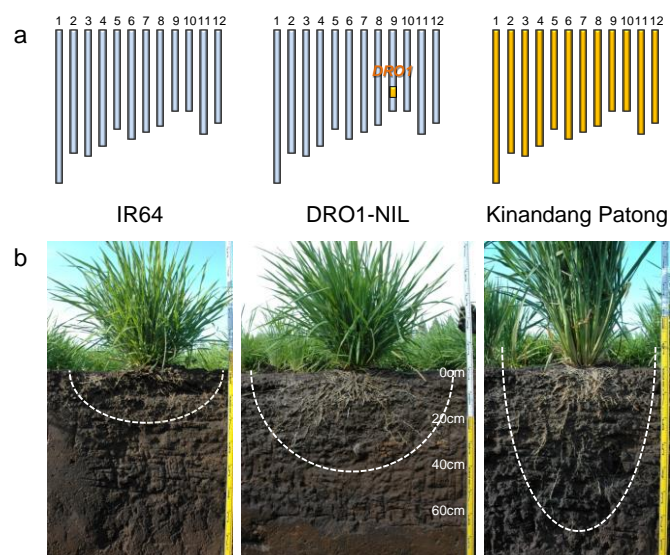


図 2. *DRO1* の根系分布に対する影響

(a) 各系統のグラフィカルジェノタイプ。1 から 12 はイネの染色体番号を示す。青のボックスは IR64 の遺伝子型、橙のボックスは Kinandang Patong の遺伝子型をそれぞれ表す。DRO1-NIL は *DRO1* の周辺領域だけが Kinandang Patong のゲノム由来である。(b) 畑における IR64 および DRO1-NIL, Kinandang Patong の根系分布の違い。各系統の画像は平均的な個体を表す。各画像の白の破線は各系統の最大根域を示す。Uga et al. (2013a) より改変。

種法を用いて KP の持つ旺盛な根系形態を IR64 に導入することで干ばつ耐性の向上を試みている。上述で紹介した *DRO1* は IR64 と KP の交雑集団を用いた QTL 解析により第 9 染色体に同定した QTL である (Uga et al. 2011)。KP は機能型 *DRO1* を持ち、根伸長角度が地表面に対して大きく、深根となる。一方、IR64 は非機能型 *DRO1* を持つため、根伸長角度が小さく、浅根となる (Uga et al. 2013a)。

著者らは作物生産における *DRO1* の有用性を明らかにするため、準同質遺伝子系統 (near-isogenic line, NIL) を育成した (Uga et al. 2013a)。本系統 (*DRO1*-NIL) は IR64 に KP を交配した後、IR64 を連続戻し交配するとともに、*DRO1* 近傍のゲノム領域だけが KP 由来となるように DNA マーカーを用いて選抜し、最終的に IR64 を遺伝背景として *DRO1* 領域のみが KP 型となった系統である (図 2a)。IR64 と *DRO1*-NIL を畑圃場で栽培し、塹壕法により実際の土壌中における根系形態の違いを観察したところ、IR64 と *DRO1*-NIL はともに最長根長は 40 cm 程度と同じであった。しかし、IR64 の根は地表面から 20 cm の深さまでしか根が張っていないのに対し、*DRO1*-NIL は地表面から 40 cm まで根が張っていることが分かった (図 2b)。この違いは *DRO1*-NIL の根伸長角度が IR64 よりも大きくなり、下に向かって根が伸長したことによると考えられる。同様の結果は水田でも観察された (Uga et al. 2015a)。より詳細な形態観察を行った結果、*DRO1* は根伸長角度に関与するものの、根長や根量などの他の根系形態にはほとんど影響を及ぼさないことが明らかとなった (Uga et al. 2013a)。オーキシシグナル経路に関与する遺伝子が壊れた場合、一般的に重力屈性がおかしくなるとともに、冠根の発達異常や地上部が矮性になるなどの表現型に対する負の影響が多面に現れる。そのため、重篤な表現型を示すオーキシシグナル関連の突然変異体は育種素材としては使えないことが多い。一方、*DRO1* はオーキシシグナル経路に含まれる遺伝子であるにも関わらず根伸長角度のみに大きく影響することから、育種素材として有用な遺伝子と考えられる。そこで、著者らは浅根型の IR64 と深根型の *DRO1*-NIL を用いて根伸長角度の違いが干ばつ耐性、多収性、ファイトレメディエーションにどのような効果をもたらすのか、フィールド試験を通して検証した。

4-1. 干ばつ耐性 (干ばつ回避能力)

イネではこれまでに多くの干ばつ耐性に関与する QTL が報告されている (Bernier et al. 2007, Courtois et al. 2000, Lanceras et al. 2004, Yue et al. 2005, Zou et al. 2005)。たとえば、Bernier ら (2007) は干ばつ条件下で収量に関与する主要な QTL を第 12 染色体に見出し報告している。しかし、これらの報告ではどのような形質が収量に関与しているのか、その因果関係までは分かっていない。ま

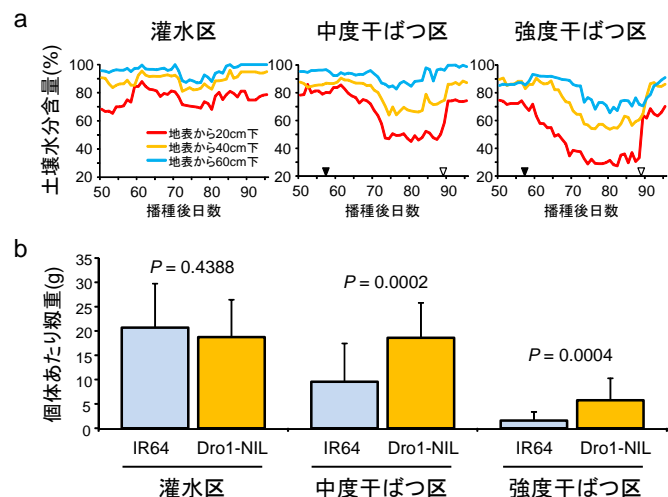


図 3. 干ばつ耐性に対する *DRO1* の効果

(a) 各処理区における土壌水分含量の経時的変化。黒矢頭は灌水制限開始日、白矢頭は再灌水日を示す。(b) 各処理区における IR64 および *DRO1*-NIL の個体あたり粒重の比較。Uga et al., 2013a より改変。

た、根系形質を改良した系統が干ばつ耐性に効果を示したとの報告はこれまでにほとんどない。著者らは根伸長角度の違いが干ばつ耐性にどう影響するのかを明らかにするため、DRO1-NIL に対して干ばつ処理試験を行った。コロンビアの国際農業研究センター内にある干ばつ耐性検定圃場に 3 つの水ストレス処理区（灌水区、中度干ばつ区、強度干ばつ区）を設け、IR64 と DRO1-NIL の干ばつ耐性の程度をそれぞれ調査した（図 3a）。驚いたことに、一日 2.5mm だけ灌水した中度干ばつ区では IR64 が灌水区に比べ収量が半分に減ったのに対し、DRO1-NIL はほとんど収量が減らなかった（図 3b）。強度干ばつ区では IR64 はほとんど収穫できなかったが、DRO1-NIL は灌水区の 30%程度の収量を確保できた。このことから、浅根型イネに機能型 *DRO1* を導入することで、干ばつ耐性が改善されることが分かった（図 4a）。

4-2. 多収性（窒素獲得能力）

栽培学的知見から水田では深根のほうが浅根より多収になる傾向があるとこれまで言われてきた（Kawata et al. 1978, Morita 1993, Morita et al. 1988）。しかし、同じ遺伝背景を持つ系統間で根系分布と収量との関係を調べた研究はほとんどない。そこで、著者らは DRO1-NIL を用いて根伸長角度の違いが収量に影響するかを調査した（Arai-Sanoh et al. 2014）。2 か年の水田における収量試験の結果、両年ともに DRO1-NIL は IR64 に対して約 10%増収となった。収量構成要素を見ると、穂数や粒数に差はなく、登熟歩合や 1000 粒重が DRO1-NIL で有意に高くなっていることが分かった。つまり、シンクサイズが変わったわけではなく、ソース能力の向上が考えられた。窒素は光合成酵素を合成するのに必須であり、光合成能力と葉の窒素含量とは正の相関がみられる（Makino et al. 1988, Ookawa et al. 2003, San-oh et al. 2006）。そこで、DRO1-NIL は根からの窒素吸収量が増えることでソース能力が向上したのではないかと考え、両系統で葉に含まれる窒素含量を測定した。その結果、両系統間で出穂期前には差が見られなかった窒素含量が出穂期以降に DRO1-NIL は IR64 よりも有意に高くなっていることが分かった（Arai-Sanoh et al. 2014）。水田の窒素源は地力として含まれる窒素と肥料として投入される窒素の 2 つが主である。通常イネ栽培では出穂期前の追肥は行わないため、出穂期以降の土壌浅層では窒素が減少する。よって、出穂期以降は深層からの窒素吸収がより重要になると言われる（Toriyama 2001）。以上のことから、DRO1-NIL では出穂期以降の土壌深層からの窒素吸収が IR64 よりも優れているため、多収になったと推察される。収穫後、水田における根の張りを両系統で確認したところ、両系統ともに浅層に分布する根は根腐れが見られたが、DRO1-NIL は IR64 より深層により多く根が分布していた。深層に分布する DRO1-NIL の根は根端が白く旺盛で、一部の根は耕盤層を貫通していた。これらのことから、DRO1-NIL の旺盛な深根は生育後期に土壌深層からより多くの窒素を獲得するのに有利に働き、その結果 IR64 よりも登熟がよくなったと推察される（図 4b）。

4-3. ファイトレメディエーション

有害金属による土壌汚染は人の健康や自然環境に対し重大な問題である。この問題に対して、高い重金属吸収能を持つ植物を利用したファイトレメディエーションは土壌の浄化技術として有望と考えられる（Salt et al. 1998）。一方、低い重金属吸収能を示す品種は人間が日々

の生活で作物から摂取する重金属を減らすことが期待できる (Ishikawa et al. 2005)。重金属の一種であるカドミウムは人を含む生物にとって非常に有害な金属である。近年、植物におけるカドミウムトランスポーターの生理・分子メカニズムがかなり研究されてきた (Uraguchi and Fujiwara 2012)。イネではマンガンや鉄、カドミウムの輸送に関与する遺伝子 *osnramp5* の突然変異体を用いた低カドミウム吸収品種が開発され、根からのカドミウム吸収が抑制されていることが分かった (Ishikawa et al. 2012, Ishimaru et al. 2012)。一方、土壌中の根系分布、とくに、根伸長角度が重金属の吸収効率にどう影響するかはよく分かっていない。そこで、著者らは根伸長角度とカドミウム吸収効率との関係を明らかにするため、カドミウム汚染水田で **DRO1-NIL** を栽培した。湛水状態では植物はカドミウムを吸収しにくいいため、栄養成長期に灌漑用水を減らし、土壌表層を乾かすことで土壌中の可吸態カドミウムの濃度を上げた。この条件で、イネが吸収したカドミウム量を計測した結果、藁と籾に含まれるカドミウム濃度は **DRO1-NIL** よりも **IR64** でそれぞれ有意に高くなっていった (Uga et al. 2015a)。これらのことから浅根型品種はカドミウムの吸収効率を上げることが可能であると期待できる (図 4c)。反対に、深根型品種は土壌表層のカドミウムの吸収を回避するうえで有望な遺伝資源になると考えられる。

5. おわりに

DRO1-NIL を用いたフィールド試験の結果から、根伸長角度の遺伝的改良が作物生産にとって様々なメリットをもたらすことが分かってきた (図 4)。種もしくは個体として生存・繁殖できればいい野生植物と異なり、作物は可能な限り最大限の子実の収穫を求められる。つまり、人類 (農家) にとって理想的な作物とは環境ストレスのない最適な環境で高い収量が得られ、かつ、干ばつや塩害などのストレス環境下においても一定レベルの安定した収穫が可能であることである。根量や根長などの量的な形態の改変は植物が獲得した資源を地上部と取り合うトレードオフを考慮しなければいけない。言い換えれば、環境ストレスの小さいときに不必要に根系に資源を分配することは収量への悪影響が懸念される。一方、**DRO1** は根伸長角度を変化させるが地上部および地下部バイオマスには影響しないことから、根伸長角度の改変による地上部との資源のトレードオフはほとんど生じないと期待できる。根の角

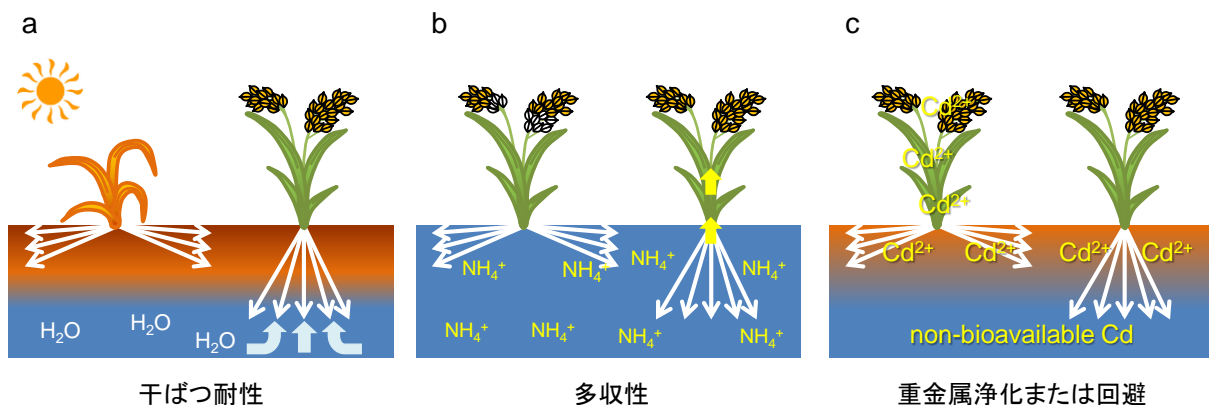


図 4. 根伸長角度の遺伝的改良が作物生産にもたらす様々なメリット

度が変わっても量的に根系形態が変わることがないことから、根系分布の遺伝的改良のターゲットとして根伸長角度を最初に検討することは一考の価値があると著者らは考える。現在、著者らは様々なイネ品種で根伸長角度の改良を可能にするために異なる解析集団を用いてこれまでに根伸長角度に関する QTL を複数見出し、マップベースクローニングを進めている (*qSOR1*, Uga et al. 2012; *DRO2*, Uga et al. 2013b; *DRO3*, Uga et al. 2015b; *DRO4* & *DRO5*, Kitomi et al. 2015)。このように述べると根伸長角度は非常に有望な形質とみなせるが、留意する点もある。最初に述べたように養水分はそれぞれの性質に従って土壤中に偏在する。また、栽培環境ごとに土壤中の養水分の分布や濃度も異なる。ヘテロな土壤環境で資源を最大限に獲得するためにはどのような根系が理想なのか、まだ十分な知見はない。たとえば、干ばつが起りやすく、リンが欠乏した地域で作物を栽培する際、水の獲得を積極的にするためには深根型が有効であるが、リンを積極的に吸収するためには浅根型が有利と考えられる。この場合、どのような根系分布が最適であるのか、その答えはよくわかっていない。今後、同じ遺伝背景（品種、系統など）に異なる根系 QTL をそれぞれ導入した NIL や複数の根系 QTL を集積した系統などを用いて、遺伝子（遺伝子型）と土壤環境との相互作用がより詳細に明らかになれば、個々の土壤環境にあった根系の理想的なモデルが提唱できるのではないかと期待する。

5. 謝辞

本稿で紹介した著者らの研究は、農林水産省新農業展開ゲノムプロジェクト (QTL-4003)、農林水産省ゲノム情報を活用した農産物の次世代生産基盤技術の開発プロジェクト (RBS-2009)、および科学研究費助成事業 (23380189) の支援を得て遂行した。

6. 引用文献

- Abe, J. & Morita, S. 1994. Growth direction of nodal roots in rice: its variation and contribution to root system formation. *Plant Soil* 165: 333–337.
- Arai-Sanoh, Y., Takai, T., Yoshinaga, S., Nakano, H., Kojima, M., Sakakibara, H., Kondo, M., & Uga, Y. 2014. Deep rooting conferred by *DEEPER ROOTING 1* enhances rice yield in paddy fields. *Sci. Rep.* 4: 5563.
- Araki, H., Morita, S., Tatsumi, J., & Iijima, M. 2002. Physio-morphological analysis on axile root growth in upland rice. *Plant Prod. Sci.* 5: 286–293.
- Bernier, J., Kumar, A., Ramaiah, V., Spaner, D., & Atlin, G. 2007. A large-effect QTL for grain yield under reproductive-stage drought stress in upland rice. *Crop Sci.* 47: 507–518.
- Blancaflor, E.B., Fasano, J.M., & Gilroy, S. 1998. Mapping the functional roles of cap cells in the response of *Arabidopsis* primary roots to gravity. *Plant Physiol.* 116: 213–222.
- Boonsirichai, K., Sedbrook, J.C., Chen, R., Gilroy, S., & Masson, P.H. 2003. ALTERED RESPONSE TO GRAVITY is a peripheral membrane protein that modulates gravity-induced cytoplasmic alkalization and lateral auxin transport in plant statocytes. *Plant Cell* 15: 2612–2625.
- Briggs, W.R. 1963. Mediation of phototropic responses of corn coleoptiles by lateral transport of auxin.

Plant Physiol. 38: 237–247.

- Cholodny, N. 1927. Wuchshormone und Tropismen bei den Pflanzen. *Biol. Zent.* 47: 604–626.
- Courtois, B., McLaren, G., Sinha, P.K., Prasad, K., Yadav, R., & Shen, L. 2000. Mapping QTLs associated with drought avoidance in upland rice. *Mol. Breed.* 6: 55–66.
- de Dorlodot, S., Forster, B., Pagé, L., Price, A., Tuberosa, R., & Draye, X. 2007. Root system architecture: opportunities and constraints for genetic improvement of crops. *Trends Plant Sci.* 12: 474–481.
- Eapen, D., Barroso, M.L., Campos, M.E., Ponce, G., Corkidi, G., Dubrovsky, J.G., & Cassab, G.I. 2003. A *no hydrotropic response* root mutant that responds positively to gravitropism in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 131: 536–546.
- Friml, J., Wiśniewska, J., Benková, E., Mendgen, K., & Palme, K. 2002. Lateral relocation of auxin efflux regulator PIN3 mediates tropism in *Arabidopsis*. *Nature* 415: 806–809.
- Fukai, S. & Cooper, M. 1995. Development of drought-resistant cultivars using physio-morphological traits in rice. *Field Crops Res.* 40: 67–86.
- Fukaki, H., Tameda, S., Masuda, H., & Tasaka, M. 2002. Lateral root formation is blocked by a gain-of-function mutation in the *SOLITARY-ROOT/IAA14* gene of *Arabidopsis*. *Plant J.* 29: 153–168.
- Gewin, V. 2010. An underground revolution. *Nature* 466: 552–553.
- Gray, W.M., Kepinski, S., Rouse, D., Leyser, O., & Estelle, M. 2001. Auxin regulates SCF^{TIR1}-dependent degradation of AUX/IAA proteins. *Nature* 414: 271–276.
- Haberlandt, G. 1900. Über die Perzeption des geotropischen Reizes. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 18: 261–272.
- Han, I.S., Tseng, T.S., Eisinger, W., & Briggs, W.R. 2008. Phytochrome A regulates the intracellular distribution of phototropin 1-green fluorescent protein in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell* 20: 2835–2847.
- Harrison, B.R. & Masson, P.H. 2008. ARL2, ARG1 and PIN3 define a gravity signal transduction pathway in root statocytes. *Plant J.* 53: 380–392.
- Henry, A., Gowda, V.R.P., Torres, R.O., McNally, K.L., & Serraj, R. 2011. Variation in root system architecture and drought response in rice (*Oryza sativa*): Phenotyping of the OryzaSNP panel in rainfed lowland fields. *Field Crops Res.* 120: 205–214.
- Inukai, Y., Sakamoto, T., Ueguchi-Tanaka, M., Shibata, Y., Gomi, K., Umemura, I., Hasegawa, Y., Ashikari, M., Kitano, H., & Matsuoka, M. 2005. *Crown rootless1*, which is essential for crown root formation in rice, is a target of an AUXIN RESPONSE FACTOR in auxin signaling. *Plant Cell* 17: 1387–1396.
- Ishikawa, S., Ae, N., & Yano, M. 2005. Chromosomal regions with quantitative trait loci controlling cadmium concentration in brown rice (*Oryza sativa*). *New Phytol.* 168: 345–350.
- Ishikawa, H. & Evans, M.L. 1993. The role of the distal elongation zone in the response of maize roots to auxin and gravity. *Plant Physiol.* 102: 1203–1210.
- Ishikawa, S., Ishimaru, Y., Igura, M., Kuramata, M., Abe, T., Senoura, T., Hase, Y., Arao, T., Nishizawa,

- N.K., & Nakanishi H. 2012. Ion-beam irradiation, gene identification, and marker-assisted breeding in the development of low-cadmium rice. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 109: 19166–19171.
- Ishimaru, Y., Takahashi, R., Bashir, K., Shimo, H., Senoura, T., Sugimoto, K., Ono, K., Yano, M., Ishikawa, S., Arao, T., *et al.* (2012) Characterizing the role of rice NRAMP5 in manganese, iron and cadmium Transport. *Sci. Rep.* 2: 286.
- Jun, N., Gaohang, W., Zhenxing, Z., Huanhuan, Z., Yunrong, W., & Ping, W. 2011. OsIAA23-mediated auxin signaling defines postembryonic maintenance of QC in rice. *Plant J.* 68: 433–442.
- Kato, Y., Abe, J., Kamoshita, A., & Yamagishi, J. 2006. Genotypic variation in root growth angle in rice (*Oryza sativa* L.) and its association with deep root development in upland fields with different water regimes. *Plant Soil* 287: 117–129.
- Kawata, S., Soejima, M., & Yamazaki, K. 1978. The superficial root function and yield of hulled rice. *Jpn. J. Crop Sci.* 47: 617–628.
- Kirkegaard, J.A., Lilley, J.M., Howe, G.N., & Graham, J.M. 2007. Impact of subsoil water use on wheat yield. *Aust. J. Agric. Res.* 58: 303–315.
- Kiss, J.Z., Mullen, J.L., Correll, M.J., & Hangarter, R.P. 2003. Phytochromes A and B mediate red-light-induced positive phototropism in roots. *Plant Physiol.* 131: 1411–1417.
- Kitomi, Y., Inahashi, H., Takehisa, H., Sato, Y., & Inukai, Y. 2012. OsIAA13-mediated auxin signaling is involved in lateral root initiation in rice. *Plant Sci.* 190: 116–122.
- Kitomi, Y., Ito, H., Hobo, T., Aya, K., Kitano, H., & Inukai, Y. 2011. The auxin responsive AP2/ERF transcription factor *CROWN ROOTLESS5* is involved in crown root initiation in rice through the induction of *OsRRI*, a type-A response regulator of cytokinin signaling. *Plant J.* 67: 472–484.
- Kitomi, Y., Kanno, N., Kawai, S., Mizubayashi, T., Fukuoka, S., & Uga, Y. 2015. QTLs underlying natural variation of root growth angle among rice cultivars with functional allele of *DEEPER ROOTING 1*. *Rice* 8: 16.
- Kitomi, Y., Ogawa, A., Kitano, H., & Inukai, Y. 2008. *CRL4* regulates crown root formation through auxin transport in rice. *Plant Root* 2: 19–28.
- Kleine-Vehn, J., Ding, Z., Jones, A.R., Tasaka, M., Morita, M.T., & Friml, J. 2010. Gravity-induced PIN transcytosis for polarization of auxin fluxes in gravity-sensing root cells. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 107: 22344–22349.
- Kobayashi, A., Takahashi, A., Kakimoto, Y., Miyazawa, Y., Fujii, N., Higashitani, A., & Takahashi, H. 2007. A gene essential for hydrotropism in roots. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104: 4724–4729.
- Lafitte, H.R., Champoux, M.C., McLaren, G., & O'Toole, J.C. 2001. Rice root morphological traits are related to isozyme group and adaptation. *Field Crops Res.* 71: 57–70.
- Lanceras, J.C., Pantuwan, G., Jongdee, B., & Toojinda, T. 2004. Quantitative trait loci associated with drought tolerance at reproductive stage in rice. *Plant Physiol.* 135: 384–399.
- Leitz, G., Kang, B.H., Schoenwaelder, M.E., & Staehelin, L.A. 2009. Statolith sedimentation kinetics and force transduction to the cortical endoplasmic reticulum in gravity-sensing *Arabidopsis* columella cells. *Plant Cell* 21: 843–860.

- Leyser, H.M., Pickett, F.B., Dharmasiri, S., & Estelle, M. 1996. Mutations in the *AXR3* gene of *Arabidopsis* result in altered auxin response including ectopic expression from the *SAUR-AC1* promoter. *Plant J.* 10: 403–413.
- Liscum, E. & Briggs, W.R. 1995. Mutations in the *NPH1* locus of *Arabidopsis* disrupt the perception of phototropic stimuli. *Plant Cell* 7: 473–485.
- Liscum, E. & Reed, J.W. 2002. Genetics of Aux/IAA and ARF action in plant growth and development. *Plant Mol. Biol.* 49: 387–400.
- Liu, H., Wang, S., Yu, X., Yu, J., He, X., Zhang, S., Shou, H., & Wu, P. 2005. ARL1, a LOB-domain protein required for adventitious root formation in rice. *Plant J.* 43: 47–56.
- Liu, S., Wang, J., Wang, L., Wang, X., Xue, Y., Wu, P., & Shou, H. 2009. Adventitious root formation in rice requires OsGNOM1 and is mediated by the OsPINs family. *Cell Res.* 19: 1110–1119.
- Lynch, J.P. 1995. Root architecture and plant productivity. *Plant Physiol.* 109: 7–13.
- Makino, A., Mae, T., & Ohira, K. 1988. Differences between wheat and rice in the enzymic properties of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and the relationship to photosynthetic gas exchange. *Planta* 174, 30–38.
- Manschadi, A.M., Christopher, J.T., de Voil, P., & Hammer, G.L. 2006. The role of root architectural traits in adaptation of wheat to water-limited environments. *Funct. Plant Biol.* 33: 823–837.
- Morita, S. 1993. Root system distribution and its possible relation to yield in rice. In: Low-input sustainable crop production systems in Asia, KSCS, Korea, pp 371–377.
- Morita, S., Suga, T., & Yamazaki, K. 1988. The relationship between root length density and yield in rice plants. *Jpn. J. Crop Sci.* 57: 438–443.
- Miyazawa, Y., Takahashi, A., Kobayashi, A., Kaneyasu, T., Fujii, N., & Takahashi, H. 2009. GNOM-mediated vesicular trafficking plays an essential role in hydrotropism of *Arabidopsis* roots. *Plant Physiol.* 149: 835–840.
- Moriwaki, T., Miyazawa, Y., Fujii, N., & Takahashi, H. 2012. Light and abscisic acid signalling are integrated by *MIZ1* gene expression and regulate hydrotropic response in roots of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environ.* 35: 1359–1368.
- Müller, A., Guan, C., Gälweiler, L., Tänzler, P., Huijser, P., Marchant, A., Parry, G., Bennett, M., Wisman E., & Palme, K. 1998. *AtPIN2* defines a locus of *Arabidopsis* for root gravitropism control. *EMBO J.* 17: 6903–6911.
- Nagpal, P., Walker, L.M., Young, J.C., Sonawala, A., Timpte, C., Estelle M., & Reed J.W. 2000. *AXR2* encodes a member of the Aux/IAA protein family. *Plant Physiol.* 123: 563–574.
- Němec, B. 1900. Über die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 18: 241–245.
- Omori, F. & Mano, Y. 2007. QTL mapping of root angle in F₂ populations from maize ‘B73’ x teosinte ‘*Zea luxurians*’. *Plant Root* 1: 57–65.
- Ookawa, T., Naruoka, Y., Yamazaki, T., Suga, Y., & Hirasawa, T. 2003. A comparison of the accumulation and partitioning of nitrogen in plants between two rice cultivars, Akenohoshi and

- Nipponbare, at the ripening stage. *Plant Prod. Sci.* 6, 172–178.
- O'Toole, J.C. & Bland, W.L. 1987. Genotypic variation in crop plant root systems. *Adv. Agr.* 41: 91–143.
- Oyanagi, A., Nakamoto, T., & Morita, S. (1993) The gravitropic response of roots and the shaping of the root system in cereal plants. *Env. Exp. Bot.* 33: 141–158.
- Pratt, L.H. & Coleman, R.A. 1974, Phytochrome distribution in etiolated grass seedlings as assayed by an indirect antibody-labeling method. *Am. J. Bot.* 61: 195–202.
- Rich, S.M. & Watt, M. 2013. Soil conditions and cereal root system architecture: review and considerations for linking Darwin and Weaver. *J. Exp. Bot.* 64: 1193–1208.
- Sakai, T., Kagawa, T., Kasahara, M., Swartz, T.E., Christie, J.M., Briggs, W.R., Wada, M., & Okada, K. 2001. *Arabidopsis* nph1 and npl1: blue light receptors that mediate both phototropism and chloroplast relocation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98: 6969–6974.
- Salt, D.E., Smith, R.D., & Raskin, I. 1998. Phytoremediation. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 49: 643–68.
- San-oh, Y., Sugiyama, T., Yoshita, D., Ookawa, T., & Hirasawa, T. 2006. The effect of planting pattern on the rate of photosynthesis and related processes during ripening in rice plants. *Field Crops Res.* 96, 113–124.
- Saucedo, M., Ponce, G., Campos, M.E., Eapen, D., García, E., Luján, R., Sánchez, Y., & Cassab, G.I. 2012. An altered hydrotropic response (*ahr1*) mutant of *Arabidopsis* recovers root hydrotropism with cytokinin. *J. Exp. Bot.* 63: 3587–3601.
- Steele, K.A., Price, A.H., Shashidhar, H.E., & Witcombe, J.R. 2006. Marker-assisted selection to introgress rice QTLs controlling root traits into an Indian upland rice variety. *Theor. Appl. Genet.* 112: 208–221.
- Swarup, R., Kramer, E.M., Perry, P., Knox, K., Leyser, H.M., Haseloff, J., Beemster, G.T., Bhalerao, R., & Bennett, M.J. 2005. Root gravitropism requires lateral root cap and epidermal cells for transport and response to a mobile auxin signal. *Nat. Cell Biol.* 7: 1057–1065.
- Takahashi, N., Goto, N., Okada, K., & Takahashi, H. (2002) Hydrotropism in abscisic acid, wavy, and gravitropic mutants of *Arabidopsis thaliana*. *Planta* 216: 203–211.
- Tian, Q. & Reed, J.W. 1999. Control of auxin-regulated root development by the *Arabidopsis thaliana* *SHY2/IAA3* gene. *Development* 126: 711–721.
- Toriyama, K. 2001. Soil and plant science now developed from field study – Acquisition and analysis of data from the new view point. 1. Growth of rice plant in the larger size paddy field and the variability in soil nitrogen fertility. *Jpn. J. Soil Sci. Plant Nut.* 72, 453–458.
- Tsugeki, R. & Fedoroff, N.V. 1999. Genetic ablation of root cap cells in *Arabidopsis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96: 12941–12946.
- Uga, Y., Ebana, K., Abe, J., Morita, S., Okuno, K., & Yano, M. 2009. Variation in root morphology and anatomy among accessions of cultivated rice (*Oryza sativa* L.) with different genetic backgrounds. *Breed. Sci.* 59: 87–93.

- Uga, Y., Hanzawa, E., Nagai, S., Sasaki, K., Yano, M., & Sato, T. 2012. Identification of *qSOR1*, a major rice QTL involved in soil-surface rooting in paddy fields. *Theor. Appl. Genet.* 124: 75–86.
- Uga Y., Kitomi, Y., Ishikawa, S., & Yano, M. 2015a. Genetic improvement for root growth angle to enhance crop production. *Breed. Sci.* 65: 111-119.
- Uga Y., Kitomi, Y., Yamamoto, E., Kanno, N., Kawai, S., Mizubayashi, T., & Fukuoka, S. 2015b. A QTL for root growth angle on rice chromosome 7 is involved in the genetic pathway of *DEEPER ROOTING 1*. *Rice* 8: 8.
- Uga, Y., Okuno, K., & Yano, M. 2011. *Dro1*, a major QTL involved in deep rooting of rice under upland field conditions. *J. Exp. Bot.* 62: 2485–2494.
- Uga, Y., Sugimoto, K., Ogawa, S., Rane, J., Ishitani, M., Hara, N., Kitomi, Y., Inukai, Y., Ono, K., Kanno, N., et al. 2013a. Control of root system architecture by *DEEPER ROOTING 1* increases rice yield under drought conditions. *Nat. Genet.* 45: 1097–1102.
- Uga, Y., Yamamoto, E., Kanno, N., Kawai, S., Mizubayashi, T., & Fukuoka, S. 2013b. A major QTL controlling deep rooting on rice chromosome 4. *Sci. Rep.* 3: 3040.
- Uraguchi, S. & Fujiwara, T. 2012. Cadmium transport and tolerance in rice: Perspectives for reducing grain cadmium accumulation. *Rice* 5: 5.
- Went, F. 1926. On growth accelerating substances in the coleoptile of *Avena sativa*. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet.* 30: 10–19.
- Wolverton, C., Mullen, J.L., Ishikawa, H., & Evans, M.L. 2002. Root gravitropism in response to a signal originating outside of the cap. *Planta* 215: 153–157.
- Yang, X., Lee, S., So, J.H., Dharmasiri, S., Dharmasiri, N., Ge, L., Jensen, C., Hangarter, R., Hobbie, L., & Estelle, M. 2004. The IAA1 protein is encoded by *AXR5* and is a substrate of SCF^{TIR1}. *Plant J.* 40: 772–782.
- Yue, B., Xiong, L., Xue, W., Xing, Y., Luo, L., & Xu, C. 2005. Genetic analysis for drought resistance of rice at reproductive stage in field with different types of soil. *Theor. Appl. Genet.* 111: 1127–1136.
- Zhu, Z.X., Liu, Y., Liu, S.J., Mao, C.Z., Wu, Y.R., & Wu, P. 2012. A gain-of-function mutation in *OsIAA11* affects lateral root development in rice. *Mol. Plant* 5: 154–161.
- Zou, G.H., Mei, H.W., Liu, H.Y., Liu, G.L., Hu, S.P., Yu, X.Q., Li, M.S., Wu, J.H., & Luo, L.J. 2005. Grain yield responses to moisture regimes in a rice population: association among traits and genetic markers. *Theor. Appl. Genet.* 112: 106–113.