

緒論

世界の主要作物の単位面積当り収量は、今世紀に入って顕著に増加した。これには栽培技術の発達や肥料投入量の増加などの要因とともに栽培環境に適した多収性品種の育成と利用が大きく貢献した。草丈が比較的高い在来のイネ科作物では、肥料投入量が増えると草丈が伸長し、植物体が倒れ易くなったりあるいは過繁茂となって群落光合成が悪化して必ずしも肥料投入量に見合った子実収量を得るのが難しかった。しかし、1960年代以降になると、草丈を短くすることで倒伏抵抗性と草型を改善した実用的な半矮性品種が多数育成された。特に半矮性育種はイネとコムギで大きな成功を収め、半矮性品種が多肥・密植条件下で多収性を発揮し、発展途上国における両作物の収量を飛躍的に向上させた。そしてこれは、人類の未来を明るく照らすものとして「緑の革命」と呼ばれた(吉田 1976)。

「半矮性」という用語に関しては明確に定義されておらず(蓬原 1977)、しばしば「矮性」と混用される場合があり、広義には半矮性は矮性に含まれる。しかし、本論文では用語の混乱を防ぐため、半矮性と矮性を便宜的に以下のごとく定義して用いることにした。すなわち、半矮性とは対照となる正常品種の稈長と比較して短稈ではあるが稈長が40cm以上の形質を指し、矮性とは稈長が40cmより短い形質を指すことにする。また正常品種については、稈の長短に関わらず半矮性や矮性に対立する意味で長稈品種と称することにする。

イネの半矮性品種としては、緑の革命を実現した IR 8 が最も有名である。IR 8 は、フィリピンにある国際稲研究所が1967年にインドネシアの長稈品種 *Petani* と中国の半矮性在来品種低脚烏尖 (Dee-Geo-Woo-

Gen) との交雑から育成した品種で、従来のインド型品種には見られない高い収量性を示したことでミラクルライスと呼ばれた。これに先立つ1956年には、台湾において低脚烏尖と長稈・耐病性の在来品種菜園種との交雑から半矮性の台中在来1号 (Taichung (Native) 1) が育成されている。東南アジア諸国では、IR 8や台中在来1号など低脚烏尖の半矮性形質を受け継ぐ品種を交雑親としてさらに多数の半矮性・多収品種が育成されており、この地域で栽培されるイネ品種の80%以上が低脚烏尖を半矮性遺伝子源とする半矮性品種で占められている (Hargrove 1979)。

韓国においても、半矮性品種は単位面積当り収量の向上に大きく貢献した。日印交雑品種統一は、インド型半矮性品種の示す多収性と日本型品種の持つ耐冷性を結合した短稈・穂重型の多収性品種で、1972年以降の韓国の食糧自給率の向上に大きな役割を果たした (菊池 1975)。この品種はIR 8//ユーカーラ/台中在来1号という日本型・インド型間の三系交雑に由来し、低脚烏尖の半矮性を受け継いでいる。その後韓国では、インド型の性質を強く持つ統一の品質・食味などをさらに改良し、日印交雑に由来する多数の半矮性品種を育成している。

中国でも半矮性品種はその多収性のために全作付け面積の約80%に栽培されており、低脚烏尖とともに矮脚南特 (Ai-Jio-Nan-Te) や矮仔占 (Ai-Zai-Zhan)、広場矮 (Guang-Chang-Ai) などが半矮性遺伝子源として用いられている (Dalrymple 1986)。また、近年急速に普及し始めた一代雑種品種においても、雑種強勢によって稈長が伸び過ぎるのを避けるために半矮性が利用されている (蓬原 1984)。アメリカ合衆国では、遺伝的に日本型に近い中粒品種とインド型に近い長粒品種がともに栽培されており、ここでも半矮性品種は重要な位置を占めている。1976年、

カリフォルニア州において長稈で中粒の Calrose から放射線突然変異によって半矮性の Calrose 76 が誘発された。その後、この品種の半矮性を利用して中粒の半矮性品種が多数育成された。また長粒品種については、低脚烏尖の半矮性を利用した半矮性品種が育成されている。このため、1981年の同州のイネ作付け面積の約95%に中粒または長粒の半矮性品種が栽培された (Rutger 1983)。長粒品種を主に栽培しているテキサス州においても、台中在来1号を半矮性遺伝子源として育成された品種 Bellemont が同州のイネ生産量の約60%を占めている (奥野 1986)。

わが国においても、半矮性を利用した多収性品種の育種が行われてきた。九州においては、半矮性在来品種十石を交雑母本にホウヨク、シラヌイ、コクマサリといった半矮性・多収品種が育成されており、新佐賀段階と呼ばれるイネ収量の飛躍的向上が実現した (岡田ら 1967)。現在、九州における奨励品種の多くは、系譜から見て十石の半矮性を取り込み育成されたものである。一方、東北地方では良質・耐冷性品種フジミノリから放射線照射によって半矮性突然変異品種レイメイが作出され、この地域の安定多収化に貢献した (蓬原ら 1967)。1976年に育成され、現在全国第4位の作付け面積を占める良質・多収の品種アキヒカリはレイメイの半矮性を受け継いでいる (蓬原 1983)。また、埼玉県の基本品種である半矮性品種むさしこがねもレイメイの半矮性を利用して育成された (庭山 1987)。

Chang et al. (1965) は、東南アジア諸国の多くの半矮性品種の遺伝子源となった低脚烏尖、台中在来1号および矮脚子の稈長に関する遺伝子分析を行い、これら品種の半矮性が単一の劣性主働遺伝子に支配されることを明らかにした。また、放射線突然変異によって人為的に誘発された Calrose 76 やその他の多くの半矮性突然変異品種・系統について

も、低脚烏尖と同じ遺伝子座に半矮性遺伝子 sd-1 を持つことが報告されている (Hu1973、Mackill and Rutger 1979)。日本においても、菊池ら (1985) は在来品種十石が sd-1 と同じ半矮性遺伝子を持つことを明らかにし、さらに突然変異品種レイメイも sd-1 と同一遺伝子座に半矮性遺伝子を持つ可能性を指摘した。このように、低脚烏尖と同じ遺伝子座にある半矮性遺伝子が熱帯と温帯の全域にわたり、また日本型・インド型の生態型間の区別を越えて、世界各地の半矮性・多収品種の育成の背景に存在したことは興味深いことである。しかしながら、すべての半矮性・多収品種が sd-1 と同一遺伝子座に半矮性遺伝子を持つことが確認されたわけではなく、特にイネ遺伝資源の宝庫として注目される中国の半矮性品種の持つ半矮性遺伝子についてはまだ同定されていない。また、世界各地において突然変異を利用して多数の半矮性品種・系統が育成されているが、これらの品種・系統についても半矮性遺伝子の同定がほとんど行われていない。

半矮性遺伝子が未同定の品種・系統について遺伝子分析を行い sd-1 との異同を明らかにすることは、sd-1とは異なる半矮性遺伝子を同定し積極的に利用するために必要である。そこで本研究では、中国の代表的な半矮性遺伝子源である矮脚南特とわが国の水稻品種農林18号から人為突然変異によって誘発された半矮性系統 X 46 について、それらの半矮性遺伝子と sd-1 との対立性の検定を行った。また、sd-1と同一遺伝子座に半矮性遺伝子を持つとされる半矮性突然変異品種レイメイについても、その半矮性遺伝子と sd-1 との異同を確認するための実験を行った。

特定の半矮性遺伝子 sd-1 が日本型・インド型を問わず広く用いられるのは、この遺伝子がいろいろな品種の持つ遺伝的背景、さらには種々の環境条件に広く適応できる優れた特性を有するためと推察される。イ

ネでは、これまでの研究によって約50個の矮性・半矮性遺伝子が知られており、そのいくつかについては遺伝的な生長制御を明らかにする目的で生理・形態学的な面から多くの研究が行われてきた（木下ら 1974、Suge 1978、上島・竹中 1982、Kinoshita and Shinbashi 1982、Kitano and Futsuhara 1982、上島・永井 1984）。しかし、実用的に優れた特性を持つ半矮性遺伝子 sd-1 の重要性が注目されるようになったのは、半矮性突然変異品種 Calrose 76 (Foster and Rutger 1978) や日本の半矮性在来品種十石（菊池ら 1985）の持つ半矮性遺伝子が sd-1 遺伝子座にあることが同定された以降である。このため、sd-1 の形質発現については、節間や葉鞘組織の外部ならびに内部形態などの観察（上島・永井 1984、渡辺・上島 1984）と sd-1 がジベレリン生合成に与える影響に関する研究（Suge 1978）があるほかは、その形質発現について十分解明されていない。半矮性遺伝子 sd-1 の利用は、今後とも多収性育種を進めるうえで重要な役割を果たすと考えられる。したがって、半矮性遺伝子が稈長や草丈以外の形質に作用を及ぼす多面発現や稈の伸長過程での遺伝子作用を調べ sd-1 の形質発現を明らかにしイネの収量性に及ぼす効果を解明することは、この遺伝子を用いてより一層の多収性品種を育成するために必要である。そこで本研究では、多肥条件下における sd-1 の節間伸長に及ぼす作用や、穂長や籾の大きさなどの収量関連形質に及ぼす多面発現を明らかにする実験を行った。また節間伸長と関係の深いジベレリンを処理したときの草丈や稈長の反応を調べた。さらに、地上部乾物重の変化や収穫指数に及ぼす半矮性遺伝子の作用を解析し、収量性に及ぼす半矮性遺伝子の効果を考察した。

sd-1 が世界各地の多くの半矮性品種の育成に利用されたということは、sd-1 と密接に連鎖する遺伝子も sd-1 とともに多くの品種に組み

込まれたことが推察される。この連鎖遺伝子が農業形質に関与する遺伝子であった場合、連鎖遺伝子の示す形質と半矮性形質が遺伝相関を示すことが考えられる。低脚烏尖の半矮性については、脱粒性(小林 1973、菊池ら 1985、Yokoo and Saito 1986)ならびに白葉枯病罹病性(岡田ら 1967、Heu *et al.* 1968、Chang and Vergara 1972、Hu 1973)と連鎖関係にあることが示唆されているが、この点については明確にされていない。sd-1 と他の遺伝子との連鎖を明らかにすることは、連鎖関係を破った希望型の組換え型個体を得るために重要である。そこで本研究では、脱粒性について半矮性との連鎖分析を行い、またこの脱粒性遺伝子の形質発現を明らかにした。

同一の遺伝子が多くの品種に導入され広い地域に栽培されることは、品種群の遺伝的多様性を小さくし、ひいては遺伝的背景の均一化による遺伝的脆弱性をもたらすことが懸念される。この代表的事例としては、1970年代初頭のアメリカ合衆国において、ハイブリッドコーンにごま葉枯病が大発生し収穫量に大きな打撃を与えたことが上げられる。これは、細胞質雄性不稔を利用して育成された雑種 F_1 のトウモロコシがすべてT型と呼ばれる雄性不稔細胞質を持ち、このT型細胞質がごま葉枯病に罹病し易かったために起きた(Comstock and Scheffer 1972、Ullstrup 1972、Yoder 1973)。また、韓国のイネ半矮性品種においても、統一とその近縁品種が広い面積に栽培されたため、イネ品種が持ついもち病抵抗性遺伝子が均一化し、1975年からいもち病に激しく罹病するようになった(山田 1977)。したがって単一遺伝子の利用による遺伝的脆弱性を避けるためには、新しい半矮性遺伝子の探索や誘発を行い、半矮性品種の遺伝的多様性を拡大する必要がある。突然変異を利用した半矮性育種は、優れた遺伝素質を持つ長稈品種を遺伝的背景を改変することなく短

期間に半矮性品種に改良する有用な手法であるが、sd-1 遺伝子座や sd-1 以外の遺伝子座における半矮性遺伝子の誘発の可能性については詳しく検討されていない。したがって、突然変異による種々の半矮性遺伝子の誘発の可能性について解明することは、育種に有用な半矮性遺伝子の多様性を拡大するために必要である。このことから、本研究では半矮性遺伝子の突然変異による誘発についても検討を行った。

ある特定遺伝子が形質を発現する場合には、外部の環境条件による影響とともに対象遺伝子以外の主働遺伝子や微働遺伝子など各種形質に関与する遺伝的背景の影響を受けると考えられる。したがって、ある特定遺伝子だけの効果を明らかにするためには、同一環境下でかつ同じ遺伝的背景の下で実験を行う必要がある。このような研究には、遺伝的背景は同じで、目的とする対立遺伝子だけが異なる同質遺伝子系統の利用が有効である（高橋 1975、Oka and Tsai 1978）。さらに、日本型・インド型間で特定の遺伝子に関し遺伝子分析を行う場合にも、同質遺伝子系統を育成・利用することは遠縁品種間でしばしば生じる雑種不稔や出穂遅延を回避するために有効である。そこで本研究では、日本型長稈品種農林29号とその遺伝的背景に半矮性遺伝子を導入した半矮性準同質遺伝子系統を用い実験を行うことにした。このためには、実験に用いた半矮性準同質遺伝子系統が半矮性遺伝子 sd-1 を有することを明らかにしておく必要がある。そこで第1章第1節では、sd-1 と連鎖関係にある標識遺伝子を用いて半矮性準同質遺伝子系統が半矮性遺伝子 sd-1 を持つことを確認する実験を行った。

本研究の結果、すでに明らかにされている品種に加え、中国の代表的な半矮性遺伝子源であるインド型半矮性品種矮脚南特、わが国において突然変異によって誘発された半矮性品種・系統レイメイとX46につい

ても sd-1 遺伝子座に同一かもしくは複対立の半矮性遺伝子を持つことが明らかになった。形質発現の面から見ると、sd-1 はジベレリン生合成に関与し体内ジベレリン含量を低下させて半矮性化することが示唆された。sd-1 は全節間を短くし短稈化したが、特に下部節間の短縮率が顕著であった。しかし、穂長や籾の大きさなどの収量関連形質に対しては半矮性化の影響は極めて小さかった。半矮性化にともない、収穫指数の向上がもたらされたが、一方で地上部乾物重が低下することが収量向上の制限要因になることが示された。さらに sd-1 は、護穎基部に離層を形成し籾を脱落させる脱粒性遺伝子と連鎖し、この脱粒性遺伝子は sd-1 の利用にともない世界各地の多くの半矮性品種に遺伝したことが推測された。突然変異によって、多くの半矮性系統が作出されたが、その多くは穂長が短かったり穂数が少なく多収性を発揮するうえで不利であった。一方、収量性に不利な多面発現を示さない半矮性遺伝子に限定して考えれば、sd-1 遺伝子座は突然変異を比較的誘発し易いことがわかった。本論文では、これら半矮性遺伝子の遺伝・育種学的研究の結果について以下詳細に述べる。