

第1章 半矮性品種・系統の半矮性に関する遺伝子分析

熱帯アジア諸国や韓国、アメリカ合衆国などのインド型または日印交雑の半矮性品種の多くは、中国のインド型在来品種低脚烏尖の持つ半矮性遺伝子 sd-1 を利用して育成された (Chang *et al.* 1965、金 1973、Hargrove *et al.* 1980、Dalrymple 1986、胡 1986)。またわが国の九州や四国で栽培されている多くの半矮性品種は、日本型在来品種十石の sd-1 を利用して育成された (岡田ら 1967、菊池ら 1985)。

低脚烏尖や十石などの在来品種の持つ sd-1 遺伝子座の半矮性遺伝子は、自然突然変異によって誘発されたと考えられる。しかし、この遺伝子座には人為的にも半矮性遺伝子が誘発されている。アメリカ合衆国のカリフォルニア州では、長稈の中粒品種Carloseに放射線照射を行い、sd-1 遺伝子座に半矮性遺伝子を人為的に誘発した半矮性突然変異品種Carlose 76が育成された (Rutger *et al.* 1976)。また、この他にも人為的に誘発された半矮性突然変異系統の多くが sd-1 と同一遺伝子座に半矮性遺伝子を持つことが報告されている (Hu 1973、Rutger 1983)。

一方、sd-1 とは異なる遺伝子座に多数の半矮性遺伝子が誘発されているが、これらの半矮性遺伝子が半矮性品種の育成に大きく貢献したという報告はない (Hu 1973、Foster and Rutger 1978、Chang *et al.* 1984、McKenzie and Rutger 1986)。これは主に、sd-1 以外の半矮性遺伝子は収量関連形質などに何らかの不利な多面発現を示すためである。

半矮性・多収品種の育成に有用な半矮性遺伝子が sd-1 遺伝子座に限られるということは育成された半矮性品種の遺伝的均一性を高め、遺伝的脆弱性をもたらすことが懸念される。事実韓国では、低脚烏尖を主な半矮性遺伝子源として多数の日印交雑半矮性品種を育成したが、それら

の品種はイモチ病抵抗性に関する遺伝子型が類似したために罹病化し後年イモチ病が大発生した（山田 1977）。したがって、sd-1 と異なる優れた半矮性遺伝子を見出し積極的に利用することによって半矮性品種の遺伝的多様性を拡大することが必要である。このためには、未同定の半矮性有望品種の持つ半矮性遺伝子と sd-1 との異同を明らかにしなければならない。

遺伝的背景の異なる品種間交雑では、遺伝的背景に存在する様々な遺伝子がF₂世代以降の集団で分離してくるため、特定遺伝子の遺伝子分析を行うことが困難な場合が多い。特に、稈長のような量的形質では、この形質を支配する主働遺伝子だけでなく微働遺伝子も分離し、さらに出穂期の著しい変異や雑種不稔も生じるため遺伝子分析を一層困難にする。そこで、目的形質を支配する主働遺伝子だけを特定品種の遺伝的背景に導入した同質遺伝子系統を育成、利用して遺伝子分析を行うことが望ましい。

本章では、まず日本型長稈品種農林29号の遺伝的背景にインド型の台中在来1号から4回の連続戻し交雑によって半矮性形質を導入した半矮性準同質遺伝子系統SC2が、半矮性遺伝子 sd-1 を持つことを確認した。なお、SCは Short Culm の略号である。つづいてSC2にさらに農林29号を戻し交雑し育成したSC-TN1を sd-1 の検定系統として、半矮性遺伝子源として有望な中国の半矮性品種矮脚南特とわが国において人為突然変異として誘発された半矮性品種・系統であるレイメイならびにX46の遺伝子分析を行った。

第1節 日本型長稈品種農林29号の半矮性準同質遺伝子系統SC2が持つ半矮性遺伝子の座乗連鎖群の同定

イネの染色体数は $2n=24$ で、各染色体ごとに遺伝子間の連鎖関係を示した連鎖地図が作成されている (Kinoshita 1984)。Suh and Heu(1978) は、IR8//ユーカラ/台中在来1号の三系交雑から育成された日印交雑品種統一の持つ半矮性遺伝子が第III連鎖群にあることを報告した。Kinoshita(1984) は、この報告を基に半矮性遺伝子 sd-1 が疎穂遺伝子 lax と 20% の組換え価で連鎖する連鎖地図を作成した。これに対し Khush et al. (1984) は、トリソミックスを用いた連鎖分析により sd-1 と lax が組換えを起こさないほど密接に連鎖することを報告した。

sd-1 を持つインド型半矮性品種台中在来1号から日本型長稈品種農林29号の遺伝的背景に半矮性形質を導入して育成された半矮性準同質遺伝子系統SC2は、半矮性遺伝子の異同を調べるための検定系統として、また半矮性遺伝子 sd-1 と連鎖関係にある農業形質を支配する遺伝子の存在を明らかにする実験材料として重要な役割を果たすものと考えられる。このため、SC2の持つ半矮性遺伝子が実際に第III連鎖群に座乗する sd-1 であることをまず最初に確認し、正確を期する必要がある。また、sd-1 と lax との間の組換え価を推定することは、正確な連鎖地図を作成するために必要である。そこで本実験では、第III連鎖群に疎穂遺伝子 lax を持つ標識系統 T1164 を用いて、SC2の持つ半矮性遺伝子の遺伝子座を明らかにすることを試みた。

1) 材料および方法

半矮性準同質遺伝子系統SC2の育成経過は、次のとおりである (菊

池ら 1985)。長稈の日本型水稻品種農林29号にまずインド型半矮性品種台中在来1号を交雑し、F₂世代で分離した半矮性個体を選抜しさらに農林29号を交雑しB₁F₁個体を得た。B₁F₂世代に分離した半矮性個体に再び農林29号を交雑しB₂F₁個体を得た。この操作をさらに2回繰り返して、B₄F₂世代で出現した半矮性個体を選抜・固定させた系統がSC2である。SC2は、1対の半矮性遺伝子を持つことが確認されている。

T1164は、第II連鎖群に無葉舌遺伝子 lg、第III連鎖群に疎穂遺伝子 lax と茎葉節紫色遺伝子 Pn を持つ長稈の標識系統で、九州大学育種学研究室において育成された。

1985年、SC2とT1164の雑種F₂集団を筑波大学農林技術センターにおいて養成し諸形質の分離を調査した。4月23日、ビニールハウス内の25cm×45cm、深さ5cmの育苗箱にF₂および両親系統の種子を播種した。

5月25日、この苗を畦間24cm、株間20cmの栽植密度で水田に1株1個体植えた。F₂集団を約450個体、両親を各96個体ずつ植えた。F₂集団は8月3日に出穂を開始したので、その後2日おきに各個体の出穂を調査した。また成熟期に、個体ごとに稈長および穂型を調査した。稈長は、地際から穂首までの長さとし、株内の最長稈を測定した。疎穂性は、正常穂と比較して極端に一穂粉数が少ない質的形質である。このため、疎穂か正常穂かという穂型の判別は、観察によって行った。

F₂世代で劣性の半矮性遺伝子 sd-1 と疎穂遺伝子 lax をヘテロで持つと推測された長稈で正常穂の60個体を選抜した。1986年4月25日、選抜された60個体に由来するF₃系統と両親系統を播種し、6月3日に水田に移植した。各系統48個体とし、栽培ならびに調査は前年と同様の方法で行った。

F₃世代で長稈と半矮性、正常穂型と疎穂型に分離した個体を長稈正常

穂型、長稈疎穂型、半矮性正常穂型および半矮性疎穂型に分類し、最尤法による次式によって半矮性遺伝子と疎穂遺伝子との間の組換え価を推定した(大村 1982)。

$$-n p^4 + (a - 2b + 2c - d) p^2 + 2d = 0$$

ここで、 n は F_2 系統を込みにした全個体数とし、 a 、 b 、 c および d は n に占める長稈正常穂型、長稈疎穂型、半矮性正常穂型、半矮性疎穂型のそれぞれの個体数を示す。この式を解いて組換え価 p を算出した。また、組換え価の標準誤差は、次式によって求めた。

$$S p = \frac{\sqrt{(1 - p^2)(2 + p^2)}}{\sqrt{2n(1 - 2p)^2}}$$

2) 結果

F_2 集団における出穂日と稈長の変異をFig. 1-1、Fig. 1-2に示した。出穂期についてみると、T1164およびSC2はそれぞれ8月18日と8月28日であったのに対し、雑種集団の出穂は8月3日から9月15日まで早晚両方向へ著しい超越分離を生じる連続的な分布を示した。

稈長についてみると、長稈のT1164と半矮性のSC2との差は約50cmであり、 F_2 集団の変異は両親の間にあつて長稈側へ歪む連続分布を示した。特に疎穂型個体の稈長の分布は、長稈方向へ一層強く偏る傾向を示した。正常穂型個体群と疎穂型個体群の稈長の平均値を求めると、それぞれ76.3cmと84.5cmで、稈長と穂型の間に関連のあることが示唆された。

F_2 世代で長稈正常穂型として選抜された F_3 60系統の内、44系統で正常穂型個体と疎穂型個体の分離が見られた。これら44系統は、すべて系統内での穂型の個体比が単一劣性遺伝子支配モデルの理論比3:1に適合

した。また、系統内で正常穂型個体と疎穂型個体の間で稈長を比較したところ30系統で有意な差が見られ、すべての系統内で疎穂型個体の平均稈長が正常穂型よりも長かった。その代表的な例をTable 1-1a、-1bに示した。

次に、正常穂型個体と疎穂型個体の間に有意な差のあった30系統を用い、半矮性遺伝子と疎穂遺伝子との間の組換価を推定した。系統ごとに長稈正常穂型、長稈疎穂型、半矮性正常穂型および半矮性疎穂型の4つに分類した結果がTable 1-2である。30系統の分離個体数を込みにしたところ、長稈正常穂型：長稈疎穂型：半矮性正常穂型：半矮性疎穂型は689:335:351:14となった。半矮性遺伝子と疎穂遺伝子が独立であれば9:3:3:1の理論比に適合するが、この分離比に対する適合度を調べたところ $\chi^2=124.8$ で1%水準で有意であった。このことから、両遺伝子間に連鎖関係のあることが明らかになった。そこで、この個体数を用いて半矮性遺伝子と疎穂遺伝子との間の組換価を推定したところ $19.3 \pm 2.2\%$ であった。

3) 考察

Aquino and Jennings (1966)は、中国のインド型在来品種低脚烏尖の半矮性が単一の遺伝子に支配されることを明らかにした。Suh and Heu (1978)は、日印交雑品種統一の半矮性遺伝子が第III連鎖群のアントシアニン活性化遺伝子 A と24.8%、茎葉節紫色遺伝子 Pn と40.9%の組換価で連鎖することを報告した。統一はIR 8//ユーカラ/台中在来1号の三系交雑から育成された品種である。半矮性親となったIR 8と台中在来1号はともに低脚烏尖に由来する半矮性遺伝子 sd-1 を持つことから、統一も低脚烏尖由来の半矮性遺伝子を持つと考えられる。Kinoshita

(1984)は、Suh and Heu (1978)の結果に基づいて低脚烏尖の半矮性遺伝子 sd-1 が第III連鎖群の上端にある過剰穎遺伝子 eg と43%の組換え価を持つ連鎖地図を作成した。

本実験では、S C 2 とT1164の稈長の間約50cmの差があったにも関わらず、F₂集団における稈長の変異は長稈個体と半矮性個体の明瞭な分離が認められず連続的な分布を示した。また出穂期についても、F₂集団において超越分離をともなう1ヶ月間にわたる連続的で大きな変異を示した。稈長は半矮性遺伝子のような作用力の強い主働遺伝子のほかに、作用力の弱い多数の微働遺伝子によって支配される量的形質である(Heu et al. 1968)。さらに稈長は出穂期の早晚によっても影響され、一般に晩生個体は早生個体に比べ長稈方向へ変異する傾向がある(横尾・奥野 1981、佐藤 1987)。したがって、F₂集団において長稈個体と半矮性個体の明瞭な分離が生じなかったのは、両親となったS C 2 とT1164の遺伝的背景にそれぞれ存在する稈長や出穂に関与する遺伝子が雑種集団で分離したために稈長に及ぼす半矮性遺伝子の効果が修飾された結果であると推測された。

しかし、正常穂型個体と疎穂型個体の平均稈長を比較したところ、疎穂型個体が長稈となる傾向が認められた。このことは、第III連鎖群の疎穂遺伝子 lax が半矮性遺伝子と対立関係にある長稈遺伝子と相引で連鎖することを示唆する。つまり、S C 2 の持つ半矮性遺伝子が、疎穂遺伝子 lax の座乗する第III連鎖群に存在する可能性が見出されたことになる。そこで、このことを確認する目的で、遺伝的背景による効果をできるだけ排除し、より正確に遺伝子分析が可能となるようF₃系統を用いて実験を行った。その結果、S C 2 の持つ半矮性遺伝子が lax と19.3%で連鎖することが明らかになった。疎穂遺伝子 lax のある第III連鎖群

には、約30個の矮性遺伝子が座乗する (Kinoshita 1984)。このため、lax と半矮性遺伝子との連鎖関係から直ちにこの遺伝子が sd-1 であるとする事はできない。しかしながら、S C 2 は半矮性遺伝子 sd-1 を持つとされる台中在来1号から半矮性遺伝子を取り込んだことから、lax と連鎖するこの半矮性遺伝子は sd-1 であると結論づけられる。

Kinoshita (1984)の連鎖地図によると、sd-1 と lax との間には組換え価にして30%の距離があり、本実験の結果と約10%の差があった。この連鎖地図は、直接 sd-1 と lax との間の組換え価から作成したものではなく、sd-1 をはさんで lax の反対側にある標識遺伝子 A ならびに Pn と sd-1 との組換え価から推定されたものである。したがって、sd-1 と lax との間の連鎖距離に関しては、本実験の方が精度が高いと考えられる。一方、Khush *et al.* (1984)は sd-1 と lax が密接に連鎖し、この遺伝子間では組換えが認められなかったことを報告している。本実験で用いたS C 2とT1164が日本型イネであるのに対し、Khush *et al.* (1984)の供試材料はインド型イネである。日本型とインド型の品種間では連鎖群の内容に差異が認められることから (木下 1972)、両実験結果に差が生じたのは供試材料の遺伝的背景が大きく異なったためであると推測される。

本節では、半矮性準同質遺伝子系統S C 2が第Ⅲ連鎖群に座乗する半矮性遺伝子 sd-1 を持つことを明らかにした。S C 2は、農林29号の遺伝的背景に4回の連続戻し交雑によって台中在来1号から半矮性遺伝子 sd-1 を導入した系統である。連続戻し交雑を行うと、一回親に由来する遺伝子は組換えによって反復親の対立遺伝子に置換される。ここで Bartlett and Haldane (1935)の式を戻し交雑育種法に応用した Mayo (1987)の式

$$\frac{1}{k} \left\{ \frac{2}{n} + \frac{k-1}{2^n} \right\}$$

を用いて、n回の連続戻し交雑によって台中在来1号から農林29号の遺伝的背景に導入される遺伝因子の割合を考える。kは染色体数を示し、イネではk=12である。この式によると、4回の連続戻し交雑によって育成されたSC2の農林29号に対する遺伝的近似性は90.1%となる。これは、12本の染色体の内の約10.8本が連続戻し交雑によって農林29号の染色体に置換されたことを示す。したがって、SC2はおそらく半矮性遺伝子 sd-1 が座乗する第III連鎖群の連鎖ブロックを中心として台中在来1号由来の染色体1本分を持つと推測される。

半矮性遺伝子 sd-1 が稈長に及ぼす伸長抑制作用や稈以外の形質に及ぼす多面発現を正確に知るためには、農林29号の遺伝的背景下における台中在来1号に由来する sd-1 の連鎖ブロックができるだけ小さいことが望まれる。そこで以後の実験においては、SC2に農林29号をさらに3回連続戻し交雑することによって農林29号に対する遺伝的近似性を一層高めた半矮性準同質遺伝子系統SC-TN1を用いることにした。SC-TN1の農林29号に対する遺伝的近似性は、96.9%と推定された。これは、SC-TN1の12本の染色体の内約11.6本が農林29号と同一であり、残り約0.4本分が台中在来1号に由来する sd-1 の連鎖ブロックであることを示す。

第2節 中国のインド型半矮性品種矮脚南特の半矮性に関する

遺伝子分析

中国では南部を中心として秈稲と呼ばれるインド型品種が、また北部では粳稲と呼ばれる日本型品種が栽培されている。そして他の国々と同様中国においても多収性品種の育成には半矮性が利用されており、特にインド型品種のほとんどは半矮性である。1974年の中国の全作付け面積を見ると、その約90%に当たる3200万haに半矮性品種が栽培され、中国北部に日本型の長稈品種がわずかに栽培されている (Dalrymple 1986)。

中国のインド型半矮性遺伝子源としては、在来品種低脚烏尖とともに矮脚南特 (Ai-Jio-Nan-Te) が代表的である (Shen 1980)。矮脚南特は広東省の農民によって長稈の南特16号から純系選抜によって育成された半矮性品種である。南特16号は南特号から選抜された純系品種であり、南特16号中に見出された矮脚南特は自然突然変異によって半矮性化したと考えられる。矮脚南特は、1957年に広東省の農家に普及され始めると、その著しい多収性のために作付け面積が急速に拡がり1965年には約730万haに栽培された。

その後矮脚南特を育種母本として南特早や南特占、印二矮などのインド型半矮性品種が多数育成されていることから、矮脚南特の持つ半矮性は優れた育種効果を持つと考えられる。したがって、矮脚南特の半矮性遺伝子と sd-1 との異同を明らかにすることは、sd-1 に匹敵する優れた半矮性遺伝子の発見につながるものとして重要である。また、矮脚南特の半矮性遺伝子を同定することによって、矮脚南特に由来する中国の多くの半矮性品種の持つ半矮性遺伝子を推定することが可能である。そこで、矮脚南特の持つ半矮性遺伝子と sd-1 との異同を明らかにするた

め、日本型長稈品種農林29号の遺伝的背景に矮脚南特から半矮性を導入した半矮性準同質遺伝子系統と、台中在来1号から sd-1 を導入した半矮性準同質遺伝子系統 S C-TN1を用いて遺伝子分析を行った。

1) 材料および方法

日本型長稈品種農林29号とその半矮性準同質遺伝子系統 S C-AJNTならびに S C-TN1を用いた。S C-AJNTは農林29号の遺伝的背景に5回の連続戻し交雑によってインド型半矮性品種矮脚南特の半矮性を導入した系統である (Fig. 1-3)。また S C-TN1は、農林29号の遺伝的背景にインド型半矮性品種台中在来1号から半矮性遺伝子 sd-1 を7回の連続戻し交雑によって導入した系統である。S C-AJNTの示す半矮性の遺伝を調べるために、1985年 S C-AJNTに農林29号と S C-TN1をそれぞれ交雑し雑種 F_1 種子を得た。1986年に F_1 個体を自殖して F_2 種子を得るとともに、 F_1 個体に両親をそれぞれ戻し交雑し B_1F_1 種子を作出した。

1987年4月18日、S C-AJNT/農林29号ならびに S C-AJNT/S C-TN1の雑種 F_1 、 F_2 種子と S C-AJNT/農林29号// S C-AJNT、S C-AJNT/農林29号//農林29号、S C-AJNT/S C-TN1// S C-AJNTならびに S C-AJNT/S C-TN1// S C-TN1の B_1F_1 種子を両親とともに筑波大学農林技術センターのビニールハウス内の育苗箱に播種し、5月27日に水田に移植した。親品種・系統は約144個体、 F_1 は48個体、 F_2 は1集団約450個体、 B_1F_1 は1集団約90個体とし、1株1個体植えした。

個体ごとに出穂期を調査し、成熟期に稈長と穂長を調査した。稈長は地際から穂首までの長さとした。

2) 結果

矮脚南特の出穂期は8月14日であったが、半矮性に関する遺伝子座を除き遺伝的背景がほぼ同じである農林29号、S C-AJNT、S C-TN1の出穂期は8月28日から8月31日までの間であった(Table 1-3)。またS C-AJNTと農林29号、S C-TN1との間の雑種集団も両親と同じ時期に出穂し、集団内ならびに集団間の出穂の変異は小さかった。

Table 1-3に両親とF₁の稈長を示した。農林29号の平均稈長は75.4cmであったのに対し半矮性品種の矮脚南特は54.2cmであった。また半矮性準同質遺伝子系統S C-AJNTとS C-TN1の平均稈長はそれぞれ55.2cmと55.8cmで矮脚南特に等しく、農林29号より約20cm短稈であった。一方、S C-AJNT/農林29号の雑種F₁の平均稈長は70.6cmで、長稈親の農林29号よりやや短かったが中間親よりは長かった。また、S C-AJNT/S C-TN1の雑種F₁の平均稈長は56.9cmで両親と同様に半矮性であった。

S C-AJNT/農林29号のF₂集団の稈長は44cmから90cmまで幅広く変異し、2頂分布を示した(Fig. 1-4)。そこで2頂分布の谷を境としてF₂集団を分けると、長稈345個体と半矮性107個体となった。この個体比は、1遺伝子支配の場合の理論比3 : 1に適合した(Table 1-4)。S C-AJNT/農林29号//S C-AJNTのB₁F₁集団においても稈長は50cmから88cmまで広く変異するとともに2頂分布を示した。この集団は長稈54個体と半矮性42個体に分けられ、戻し交雑した場合の1遺伝子支配の理論比1 : 1に適合した。しかし、S C-AJNT/農林29号//農林29号のB₁F₁集団では、稈長の変異は64cmから88cmまでで全個体が農林29号と同程度の稈長であった。これらの結果は、矮脚南特に由来するS C-AJNTの半矮性が1対の劣性遺伝子によって支配されることを示す。

次に、S C-AJNTの持つ半矮性遺伝子と sd-1 との対立性の検定を行

うために、S C-AJNTとS C-TN1との間の雑種の稈長の変異を調べた (Fig. 1-5)。S C-AJNT/S C-TN1のF₂集団では、ほとんどすべての個体の稈長が両親の範囲に分布した。また、S C-AJNT/S C-TN1//S C-AJNTとS C-AJNT/S C-TN1//S C-TN1のB₁F₁集団の稈長の変異も両親の範囲内に分布し、全個体が半矮性であった。以上の結果から、S C-AJNTは sd-1 遺伝子座に半矮性遺伝子を持つことが明らかになった。

3) 考察

本節では、S C-AJNTがS C-TN1の有する半矮性遺伝子 sd-1 と同じ遺伝子座に半矮性遺伝子を持つことを明らかにした。S C-AJNTとS C-TN1の稈長はほぼ等しく両系統の持つ半矮性遺伝子の稈長に及ぼす作用は同程度であったことから、実際の育種操作上S C-AJNTの持つ半矮性遺伝子は sd-1 と見なすことができる。S C-AJNTは、中国のインド型品種矮脚南特の半矮性を日本型長稈品種農林29号の遺伝的背景に取り込んだ農林29号の半矮性準同質遺伝子系統である。したがって、S C-AJNTの持つ半矮性遺伝子は矮脚南特から遺伝したものであり、本節の結果は矮脚南特が半矮性遺伝子 sd-1 を持つことを示す。

低脚烏尖は半矮性遺伝子 sd-1 の代表的な遺伝子源であるが、さらに矮脚南特も sd-1 を持つということは、他の国々と同様中国においても半矮性遺伝子 sd-1 が広く利用されていることを示す。一方、多くの半矮性品種の育成に貢献した矮脚南特の稈長が半矮性遺伝子 sd-1 によって支配されるということは、育種上有用な半矮性遺伝子が sd-1 遺伝子座に限られ遺伝的多様性に乏しいことを示す。

近年中国では、純系品種間の交雑F₁個体に見られる雑種強勢を利用したハイブリッド稲がインド型品種を中心として広く普及している。一般

に雑種強勢が起きると生育が旺盛になり過ぎ、特に草丈の著しい伸長や過繁茂によって倒伏や群落光合成の悪化をまねく。そこで雑種強勢による草丈の著しい伸長や過繁茂を防ぐために、ハイブリッド稲においても半矮性遺伝子が利用されている（蓬原 1984）。ハイブリッド稲の両親が同一遺伝子座に半矮性遺伝子を持つならば、その F_1 は雑種強勢を示すとともに半矮性となるため倒伏抵抗性や草型が改善される。ハイブリッド稲の育成に際しては、 F_1 の収量が高い両親の組み合わせを見出すとともに、両親に同じ半矮性遺伝子を持たせる必要がある。本研究の結果から、中国のインド型半矮性品種の多くは、矮脚南特や低脚烏尖に由来する同一の半矮性遺伝子 sd-1 を持つことが明らかになった。このことから、中国においてハイブリッド稲の育成が成功しているのは、sd-1 を持つ多数のインド型半矮性品種の中からハイブリッド稲の親となる品種を幅広く選択できることが一因であると考えられた。

第3節 日本型半矮性突然変異品種レイメイの半矮性に関する 遺伝子分析

突然変異育種法は、既存品種の優れた特性すなわち良食味や環境適応性などを維持したままで、特定の一、二の形質を改良するのに有効である。1966年に育成された半矮性品種レイメイは、放射線突然変異の利用によってイネで初めて育成された突然変異品種である（蓬原ら 1967）。レイメイは耐冷性と耐病性に優れた長稈品種フジミノリから人為的に誘発された半矮性・多収品種で、稈長が約15cmほど短く倒伏抵抗性が改良されたほかは原品種の特性を備えている。

1970年におけるレイメイの作付け面積は13万6千haに達し、普及後わずか4年でわが国品種中第4位を占めるにいたり、東北地方を中心とする寒冷地稲作の発展に大きく寄与した（佐藤 1983）。その後レイメイの良質化を育種目標にレイメイを半矮性遺伝子源とした交雑育種が試みられ、ムツホナミ、はなひかり、アキヒカリ、ハヤヒカリ、豊杯、新潟早生、むさしこがね、たまみのり、ハツコガネなど多数の半矮性品種が育成され東北から関東北部まで広く栽培された（鶴飼 1982、小林 1985、庭山 1987）。なかでもアキヒカリは多収・良質性を兼ね備えた優良品種としてわが国品種中第4位の作付け面積を占めるにいたった。したがって、東日本の多収性品種の育成に大きく貢献したレイメイの半矮性遺伝子を同定することは、日本のみならず日本型品種を栽培する他の国々の半矮性育種においても重要である。

レイメイの半矮性化は、不完全劣性の1遺伝子突然変異に起因することが報告されている（Futsuhara 1968）。Chang *et al.* (1984) と菊池ら (1985) は、レイメイが sd-1 遺伝子座もしくはその近傍に sd-1 よ

り稈の伸長抑制作用の弱い半矮性遺伝子を持つことを報告しているが、その実験はレイメイと半矮性遺伝子 sd-1 を持つ品種・系統との品種間交雑によるものであった。品種間交雑では、遺伝的背景に存在する出穂期や稈長を支配する多くの遺伝子の複雑な分離が起きることが考えられるため、その結果から直ちにレイメイの半矮性遺伝子が sd-1 遺伝子座もしくはその近傍にあるとすることはできない。そこで本節では、第Ⅲ連鎖群に座乗する疎穂遺伝子 lax とレイメイの半矮性遺伝子との連鎖分析によって、レイメイの半矮性遺伝子が sd-1 と同様第Ⅲ連鎖群にあることを確かめた。また、レイメイの持つ半矮性遺伝子を長稈品種農林29号の遺伝的背景に導入した半矮性準同質遺伝子系統 S C-Reimei を用い、レイメイの半矮性遺伝子と sd-1 との対立性の検定を行った。

1) 材料および方法

(実験1) レイメイの持つ半矮性遺伝子が座乗する連鎖群の同定

本章第1節で述べたように半矮性遺伝子 sd-1 は第Ⅲ連鎖群に座乗し、同連鎖群にある疎穂遺伝子 lax と連鎖関係にある。レイメイの半矮性遺伝子が sd-1 と同一遺伝子座にあるならば、この遺伝子も疎穂遺伝子 lax と連鎖関係にあることになる。そこで、レイメイと疎穂遺伝子 lax を持つ標識系統 T1164 との交雑に由来する F₄ 世代 5 系統を用いて、レイメイの半矮性遺伝子と lax との連鎖関係を調べた。この 5 系統の育成はヘテロ法によるもので、毎代半矮性と疎穂性に関してヘテロ接合の個体を後代検定によって選抜し育成したものである。F₄ 世代の系統を用いたのは、交雑初期世代では雑種個体の出穂が 1 ヶ月以上にわたって変異し、稈長を支配する遺伝子の解析が困難であったためである。

1989年4月22日、筑波大学農林技術センターのビニールハウス内の育

苗箱にレイメイ、T1164、レイメイとT1164の交雑に由来するF₄世代5系統TA56-1-15A、TA56-1-15B、TA56-1-15C、TA56-1-15D、TA56-1-15Eを播種した。6月9日に、これらの苗を水田に移植した。1株1個体植えとし、レイメイは17個体、T1164は43個体、TA56-1-15Aは24個体とし、その他のF₄世代4系統はそれぞれ約90個体とした。

個体ごとに出穂日を調査し、成熟期に稈長を測定するとともに疎穂型であるか正常穂型であるかを調査した。

(実験2) 準同質遺伝子系統を利用したレイメイの半矮性遺伝子の遺伝子分析

日本型長稈品種農林29号とその半矮性準同質遺伝子系統SC-ReimeiならびにSC-TN1を用いた。SC-Reimeiは、農林29号の遺伝的背景にレイメイの半矮性を4回の連続戻し交雑によって導入した系統である。また、SC-TN1は農林29号の遺伝的背景に台中在来1号の半矮性を7回の連続戻し交雑によって導入した系統で、半矮性遺伝子 sd-1 を持つことが明らかにされている。

1987年4月18日、筑波大学農林技術センターのビニールハウス内の育苗箱にSC-Reimei/農林29号ならびにSC-Reimei/SC-TN1のF₁、F₂集団とSC-Reimei/農林29号//SC-Reimei、SC-Reimei/農林29号//農林29号、SC-Reimei/SC-TN1//SC-ReimeiならびにSC-Reimei/SC-TN1//SC-TN1のB₁F₁集団を両親とともに播種した。5月27日に水田に1株1個体として移植した。両親は1品種・系統当り96個体、F₁は48個体、F₂は約450個体、B₁F₁は約100個体とした。ただし、SC-Reimei/SC-TN1//SC-TN1のB₁F₁は種子が少なかったため、32個体とした。個体ごとに出穂日を調査し、成熟期に稈長を測定した。

S C-Reimei/農林29号//S C-Reimeiの B_1F_1 集団から稈長が75cm以上の6個体を選抜し、1988年に B_1F_2 世代で稈長の変異を調査した。これは、S C-Reimeiが半矮性に関し1対の劣性遺伝子を持つと仮定した場合、S C-Reimei/農林29号//S C-Reimeiの B_1F_1 集団は長稈のヘテロ個体と半矮性の劣性ホモ個体を1:1の比で含み、長稈個体の次世代は長稈3と半矮性1の比で分離することが期待されるためである。

4月23日に農林29号、S C-Reimei、レイメイならびにS C-TN1をS C-Reimei/農林29号//S C-Reimeiの B_1F_2 とともにビニールハウス内の育苗箱に播種し、6月2日水田に移植した。1品種・系統は24個体、 B_1F_2 は1系統約70個体を1株1個体植えし、成熟期に稈長を測定した。

2) 結果

(実験1) レイメイの持つ半矮性遺伝子が座乗する連鎖群の同定

レイメイおよびT1164の出穂日は、それぞれ8月7日と8月22日であった。レイメイとT1164に由来する F_4 世代5系統の出穂は7月28日から8月15日の間で、系統内変異は比較的小さかった。

レイメイの平均稈長は65.3cmであったが、T1164は103.2cmで約40cmの差があった (Table 1-5)。TA56-1-15Aは全個体が正常穂で、平均稈長は72.6cmで系統内変異は60cmから76cmで小さかった (Fig. 1-6a)。これに対し、TA56-1-15B、TA56-1-15C、TA56-1-15DならびにTA56-1-15Eの4系統は、正常穂の個体と疎穂の個体の2つの型が分離し、稈長も幅広く変異した (Fig. 1-6b)。正常穂の個体と疎穂の個体が分離した4系統の内、TA56-1-15Cを除く3系統については正常穂の個体と疎穂の個体の比が3:1の理論比に適合した。また、正常穂の個体と疎穂の個体との間で平均稈長を比較すると、TA56-1-15Bを除く3系統で疎穂型個体の稈長が正

常穂の個体より長稈である傾向が認められ、疎穂遺伝子 lax がレイメイの半矮性遺伝子と相反で連鎖することがわかった。

(実験2) 準同質遺伝子系統を利用したレイメイの半矮性遺伝子の遺伝子分析

半矮性品種レイメイは8月5日に出穂したが、農林29号とその半矮性準同質遺伝子系統のS C-Reimei、S C-TN1は8月27日から8月31日に出穂した。また、S C-Reimeiと農林29号、S C-TN1との間の雑種集団も両親と同時期に出穂した。

農林29号の平均稈長は78.3cmであるのに対し、半矮性遺伝子 sd-1 を持つS C-TN1は56.9cmで農林29号より約20cm短かった (Table 1-6)。一方、レイメイの半矮性を導入したS C-Reimeiの平均稈長は63.4cmで、農林29号より約15cm短くS C-TN1より約6cm長かった。S C-Reimei/農林29号のF₁の平均稈長は76.2cmで、農林29号とほぼ同じ長さであった。またS C-Reimei/S C-TN1のF₁の平均稈長は61.3cmで、S C-Reimeiに近かった。

S C-Reimei/農林29号のF₂集団の稈長は58cmから88cmまで幅広い変異を示し、長稈側に偏った分布を示した (Fig. 1-7)。またこの集団は2頂分布を示し71cmと77cmにピークがあったことから、分布の谷に当たる73cmを境とすると長稈 324個体と半矮性 128個体にそれぞれ分けられ (Table 1-7)、1遺伝子支配のモデルである3 : 1の理論比に適合した。S C-Reimeiが1対の半矮性遺伝子を持つ場合、S C-Reimei/農林29号//S C-ReimeiのB₁F₁集団は長稈と半矮性が1 : 1の比で出現し、S C-Reimei/農林29号//農林29号のB₁F₁集団では全個体が長稈となることが期待される。S C-Reimei/農林29号//S C-ReimeiのB₁F₁集団について、

74cmを境として長稈個体と半矮性個体を分けてみると、48個体：43個体で1：1の理論比に適合したが、稈長の変異は連続的であった。また、S C-Reimei/農林29号//農林29号の B_1F_1 集団においては、大部分の個体は稈長が70cm以上の長稈であったが、稈長が60cmの比較的短稈の個体も出現した。これらの結果は、S C-Reimeiが稈の伸長抑制作用の弱い半矮性主働遺伝子を持つことを示唆する。

そこで、S C-Reimeiが半矮性主働遺伝子を有することをさらに確認する実験を行った。S C-Reimeiが半矮性に関して1対の劣性遺伝子を持つと仮定した場合、S C-Reimei/農林29号//S C-Reimeiの B_1F_1 集団は長稈のヘテロ個体と半矮性の劣性ホモ個体を1：1の比で含み、長稈個体の次代は長稈個体と半矮性個体を分離する。また、半矮性個体の次代は全個体が半矮性となる。

1988年、S C-Reimei/農林29号//S C-Reimeiの B_1F_1 集団から選抜した長稈6個体に由来する B_1F_2 系統LINE1、LINE2、LINE3、LINE4、LINE5およびLINE6の稈長の変異を調べた。まず、農林29号の平均稈長は75.0cmであるのに対し、レイメイとS C-TN1の平均稈長はともに55.0cmで農林29号より20cm短稈であった (Fig. 1-8a)。また農林29号の遺伝的背景にレイメイの半矮性を導入したS C-Reimeiの平均稈長は64.5cmで、半矮性遺伝子 sd-1 を持つS C-TN1より約9cm長かった。

B_1F_2 世代のLINE2、LINE3、LINE4ならびにLINE5では、各系統内で稈長が60cm以下の個体から80cmを越える個体まで幅広く出現した (Fig. 1-8b、-8c)。また、LINE1についても、多くの個体がS C-Reimeiと農林29号の間に変異した。このことから、これら系統の親の稈長に関する遺伝子型はヘテロであり、 B_1F_2 世代において稈長を支配する遺伝子が分離したことがわかった。しかし、LINE4の稈長は65cmにモードを持つ正規分布を

示し、ほとんどの個体が S C-Reimei の稈長の範囲内にあった。これは、LINE4 が半矮性形質に関してホモで固定していることを示す。B₁F₁ 世代において長稈であった個体が次代で半矮性で固定したのは、S C-Reimei の持つ半矮性遺伝子の稈長に及ぼす伸長抑制作用が比較的小さいため半矮性個体と長稈ヘテロ個体との間の識別が困難で、長稈ヘテロ個体の選抜に失敗したためである。B₁F₂ 世代において出現した半矮性個体のほとんどは、S C-Reimei と同様稈長が 60cm 以上で半矮性遺伝子 sd-1 を有する S C-TN1 よりやや稈長が長かった。これらの結果から、S C-Reimei は稈の伸長抑制作用の弱い半矮性主働遺伝子を有することが明らかになった。

次に S C-Reimei の持つ半矮性遺伝子と半矮性遺伝子 sd-1 との関係性を明らかにするために、S C-Reimei と S C-TN1 との間の F₂ と B₁F₁ 集団の稈長の変異を見た (Fig. 1-9)。S C-Reimei/S C-TN1 の F₂ 集団の稈長の分布は 46cm から 78cm まで幅広い変異を示したが、その分布は 63cm にモードを持つ正規分布を示しほとんどの個体が両親の稈長の範囲内にあった。S C-Reimei/S C-TN1//S C-Reimei の B₁F₁ 集団では、ほぼ全個体が両親の稈長の変異の中にあり半矮性であった。また S C-Reimei/S C-TN1//S C-TN1 の B₁F₁ 集団でも、全個体が稈長 64cm 以下で半矮性であった。以上の結果から、S C-Reimei の持つ半矮性遺伝子は sd-1 遺伝子と対立関係にあることが明らかになった。

3) 考察

半矮性遺伝子 sd-1 は第 III 連鎖群に座乗するが (Suh and Heu 1973)、本実験によってレイメイの半矮性遺伝子も第 III 連鎖群にあることが明らかになった。

レイメイの半矮性遺伝子を農林29号の遺伝的背景に導入したS C-Reimeiと半矮性遺伝子 sd-1 を持つS C-TN1の2つの半矮性準同質遺伝子系統の交雑に由来する雑種個体は、ほとんどが両親の範囲内に分布した。このことから、レイメイは、sd-1 と同一遺伝子座に半矮性遺伝子を持つことがわかった。

しかしながら、農林29号、S C-ReimeiおよびS C-TN1の稈長の比較から、半矮性遺伝子 sd-1 は農林29号の稈長を約22cm短縮するのに対し、レイメイの半矮性遺伝子は農林29号を約10cm~15cmしか短縮しなかった。またS C-Reimei/農林29号//S C-ReimeiのB₁F₁個体に由来する半矮性固定系統LINE4についてみても、その平均稈長は65cm以上ありS C-TN1に比べ明らかに長かった。さらに、半矮性の分離世代であるS C-Reimei/農林29号のF₂集団とS C-Reimei/農林29号//S C-ReimeiのB₁F₁個体に由来するヘテロ系統LINE1、LINE2、LINE3、LINE5ならびにLINE6においても、S C-TN1と同程度の稈長である50cm台の個体の出現は極めて少なかった。このことから、レイメイに由来する半矮性遺伝子の伸長抑制作用は、半矮性遺伝子 sd-1 と比較して小さいことが明らかとなった。S C-Reimeiと農林29号との雑種F₂ならびにB₁F₁集団において長稈個体と半矮性個体の分離が不明瞭であったのは、レイメイに由来する半矮性遺伝子の伸長抑制作用が小さいためと考えられた。

第1節において明らかにしたように sd-1 遺伝子座の半矮性遺伝子は自然突然変異によって誘発されるが、またレイメイやCalrose 76などのように放射線突然変異によって人為的にも誘発される。しかしながら、レイメイの半矮性遺伝子が sd-1 座にあるとはいえその効果が sd-1 と異なるのは、レイメイの半矮性遺伝子が sd-1 の複対立遺伝子か、もしくは sd-1 とともにその近傍に密接に連鎖する半矮性の変異遺伝子を持

つためと考えられる。この点はさらに詳しく研究する必要がある。

第4節 日本型半矮性突然変異系統 X 4 6 の半矮性に関する遺伝子分析

1950年代の九州の主要品種である農林18号は、白葉枯病抵抗性を持ちながら長稈であるため多肥栽培に適さず、1960年代になると在来品種十石に由来するシラヌイ、ホウヨク、コクマサリなどの半矮性・多収品種にその座を譲った。しかしながら、農林18号は白葉枯病抵抗性の重要な遺伝資源であったため、坂口は農林18号にX線照射を行い穂長は原品種と同じで稈長が短くなった2系統を選抜した(私信)。この2系統を交雑し、F₂集団中から二重劣性とおぼしき半矮性個体を選抜し合成短稈と呼ばれる固定系統を育成した。その後、合成短稈と愛知旭の交雑に由来するF₂集団中の半矮性・長穂個体に白葉枯病抵抗性品種早生愛国3号を交雑し、さらに半矮性・長穂個体を選抜することによって半矮性・白葉枯病抵抗性系統 X 4 6 を育成した。

世界各地で半矮性・多収品種の育成に利用される半矮性遺伝子はそのほとんどが sd-1 に限られており、有用な半矮性遺伝子の遺伝的多様性が狭いために sd-1 と異なる半矮性遺伝子が求められている。半矮性系統 X 4 6 は短稈であるにも関わらず穂長は長いことから、この系統の持つ半矮性遺伝子を同定することは sd-1 と異なる有用半矮性遺伝子の発見につながると考えられた。そこで本節では、X 4 6 の半矮性を農林29号の遺伝的背景に導入した半矮性準同質遺伝子系統を用いて遺伝子分析を行った。

1) 材料および方法

日本型長稈品種農林29号とその半矮性準同質遺伝子系統 S C-X46 ならびに S C-TN1 を用いた。S C-X46 は、農林29号の遺伝的背景に5回の連

続戻し交雑によって X 4 6 の半矮性を導入した系統である。また S C-TN1 は、農林 29 号の遺伝的背景に台中在来 1 号から半矮性遺伝子 sd-1 を 7 回の連続戻し交雑によって導入した系統である。S C-X46 の示す半矮性の遺伝を調べるために、1986 年 S C-X46 に農林 29 号と S C-TN1 を交雑し雑種 F₁ 種子を得た。1987 年に F₁ 個体を自殖して F₂ 種子を得るとともに、F₁ 個体に農林 29 号と S C-TN1 をそれぞれ交雑した。

1988 年 4 月 23 日、S C-X46/農林 29 号ならびに S C-X46/S C-TN1 の雑種 F₁、F₂ 種子と S C-X46/農林 29 号//農林 29 号の B₁F₁ 種子、S C-X46/農林 29 号//S C-TN1 の三系交雑種子を両親とともに筑波大学農林技術センターのビニールハウス内の育苗箱に播種し、6 月 3 日に水田に移植した。親品種・系統は約 48 個体、F₁ は 24 個体、F₂ は 1 集団約 460 個体、B₁F₁ は 51 個体、三系交雑集団は 70 個体とし、1 株 1 個体植えた。

個体ごとに出穂日を調査し、成熟期に稈長を調査した。

2) 結果

遺伝的背景が同じである農林 29 号、S C-X46 ならびに S C-TN1 の出穂期は、8 月 24 日から 8 月 26 日までであった。また S C-X46 と農林 29 号、S C-X46 と S C-TN1 の間の雑種集団も両親と同じ時期に出穂し、集団内ならびに集団間の変異は小さかった。

農林 29 号の平均稈長は 74.8cm であるのに対し半矮性準同質遺伝子系統 S C-X46 と S C-TN1 の平均稈長はそれぞれ 59.8cm と 54.6cm で、農林 29 号より約 17cm 短稈であった (Table 1-8)。S C-X46/農林 29 号の雑種 F₁ の平均稈長は 67.6cm で、平均親より長かった。一方、S C-X46/S C-TN1 の F₁ の平均稈長は 54.8cm で両親とほぼ同じく半矮性を示した。なお、S C-X46 の原品種 X 4 6 は、種子が発芽せず系統が消失したために稈長が

不明であった。そこで、坂口の野帳（1960）に基づき、X46の親系統である合成短稈の稈長をTable 1-8に示した。

SC-X46/農林29号のF₂集団の稈長は52cmから88cmまで幅広く変異し、2頂分布を示した（Fig. 1-10）。そこで2頂分布の谷を境とすると、F₂集団は長稈344個体と半矮性116個体に分けられ、1遺伝子支配の場合の理論比3：1に適合した（Table 1-9）。しかし、SC-X46/農林29号//農林29号のB₁F₁集団の稈長の変異は64cmから82cmまでで農林29号と同程度の稈長であった。これらの結果は、SC-X46の半矮性が1対の劣性遺伝子に支配されることを示す。

次に、SC-X46の持つ半矮性遺伝子と半矮性遺伝子 sd-1 との異同を検定するために、SC-X46とSC-TN1との間の雑種の稈長の変異を見た（Fig. 1-11）。SC-X46/SC-TN1のF₂集団の稈長は、ほとんどすべての個体が両親の範囲の中に分布した。また、SC-X46/農林29号//SC-TN1の三系交雑集団においては、稈長は52cmから78cmまで広く変異し、61cmを境として長稈 35個体と半矮性 35個体に分けられた。この個体比は、SC-X46の半矮性遺伝子とSC-TN1の半矮性遺伝子が同じであると仮定したときの理論比1：1に適合した。これらの結果は、SC-X46とSC-TN1がともに sd-1 遺伝子座に半矮性遺伝子を持つことを示す。

3) 考察

本節では、SC-X46が sd-1 と同じ遺伝子座に半矮性遺伝子を持つことを明らかにした。SC-X46の持つ半矮性遺伝子は放射線照射によって誘発された突然変異遺伝子である。Hu（1973）は、半矮性育種の遺伝資源として有望であると考えられた半矮性人為突然変異系統の多くが、sd-1 遺伝子座に半矮性遺伝子を持つことを報告した。また前節で明らか

にしたように突然変異によって育成された半矮性品種レイメイも半矮性遺伝子を持ち、さらにアメリカ合衆国のカリフォルニア州の半矮性突然変異品種 Calrose 76 も sd-1 と同じ遺伝子座に半矮性遺伝子を持つ (Mackill and Rutger 1979)。したがって、sd-1 の遺伝子座は多収性に優れた半矮性遺伝子を誘発しやすい遺伝子座であると推察された。

前節では、半矮性品種レイメイの半矮性遺伝子が sd-1 と比べて稈の伸長抑制作用が小さく、レイメイの半矮性遺伝子は sd-1 の複対立遺伝子か、もしくは sd-1 と同時にその近傍に密接に連鎖する変更遺伝子を持つことを明らかにした。S C-X46の持つ半矮性遺伝子も、レイメイと同様放射線突然変異によって誘発されたものであるが、この遺伝子の稈長に及ぼす伸長抑制程度は sd-1 とほぼ等しかった。このことから、実際の育種操作上 X 4 6 の半矮性遺伝子は sd-1 とみなすことができる。

Hu (1973)、Rutger (1983) および菊池ら (1985) は、自然突然変異として選抜・利用されてきた在来品種だけでなく、人為的に誘発された半矮性突然変異品種・系統の多くも、その半矮性遺伝子が sd-1 遺伝子座にあることを報告した。本節においても、人為的に誘発・育成された半矮性系統 X 4 6 が sd-1 遺伝子座に半矮性遺伝子を持つことを明らかにした。実際の育種に有用な半矮性遺伝子座が sd-1 遺伝子座に限られるということは、sd-1 を用いて育成された半矮性品種の遺伝的多様性が狭く、遺伝的脆弱性を引き起こすことが懸念される。そこで半矮性遺伝子の多様性を拡大するためには、sd-1 とは異なる遺伝子座の半矮性遺伝子を同定し、積極的な利用を図る必要がある。しかしながら現在までに行われた研究によると、半矮性遺伝子源として有望な半矮性品種・系統のほとんどが sd-1 遺伝子座に半矮性遺伝子を有していたことから、sd-1 とは異なる半矮性遺伝子を見出すことは容易ではないと考えられ

る。したがって、半矮性遺伝子の多様性を拡大するためには、より多くの半矮性品種・系統について遺伝子分析を行う必要がある。

半矮性遺伝子 sd-1 を持つ X 4 6 は、農林18号から誘発された合成短稈と呼ばれる半矮性系統から育成された系統である。合成短稈の育成者である坂口によると、この系統が選抜された理由は半矮性でかつ原品種と同程度の穂長を持っていたためである。sd-1 が世界各地で広範に利用されるのは、穂長などの収量関連形質に及ぼす多面発現が他の半矮性遺伝子と比較して小さいためと考えられる。このことから、sd-1 の形質発現を明らかにすることは、sd-1 に匹敵する有用な半矮性遺伝子を探索・同定し積極的に利用するための知見を与える。そこで次章では、半矮性遺伝子 sd-1 の形質発現について検討する。

第5節 要約

イネの半矮性化は、多肥条件下で優れた倒伏抵抗性を示す多収性品種の育成に重要な役割を果たしている。近年の研究によると、半矮性品種の育成に貢献した半矮性遺伝子のほとんどが、第Ⅲ連鎖群に座乗する低脚烏尖の半矮性遺伝子 sd-1 と同一遺伝子座にあることが明らかになってきた。本章では、まず日本型長稈品種農林29号の半矮性準同質遺伝子系統 S C 2 が第Ⅲ連鎖群の疎穂遺伝子 lax と連鎖する半矮性遺伝子を持つことを明らかにした。S C 2 は、農林29号の遺伝的背景にインド型半矮性品種台中在来1号から4回の連続戻し交雑によって半矮性遺伝子を導入した系統であることから、この遺伝子は sd-1 であると考えられた。次に、S C 2 にさらに連続戻し交雑を行うことで育成された S C-TN1 を sd-1 の検定系統として、中国の代表的な半矮性品種矮脚南特、わが国の半矮性突然変異品種・系統であるレイメイと X 4 6 の持つ半矮性遺伝子が、sd-1 と同じ遺伝子座にあることを明らかにした。

半矮性突然変異品種レイメイの持つ半矮性遺伝子は、sd-1 と比較して稈長の伸長抑制作用が小さい傾向が見られた。すなわち、長稈品種農林29号の遺伝的背景に台中在来1号から sd-1 を連続戻し交雑によって導入した S C-TN1 とレイメイの半矮性遺伝子を導入した S C-Reimei の2つの半矮性準同質遺伝子系統を比較すると、S C-Reimei の稈長が S C-TN1 より約 6 cm 長かった。この傾向は S C-Reimei と農林29号との間の雑種分離世代においても認められた。sd-1 遺伝子座に座乗するにも関わらずレイメイの半矮性遺伝子が sd-1 と作用力を異にするのは、この遺伝子が sd-1 の複対立遺伝子であるか、もしくは sd-1 を有すると同時に sd-1 に密接に連鎖する変更遺伝子を持つためと推察された。一

方、矮脚南特と X 4 6 の半矮性遺伝子をそれぞれ農林 29 号の遺伝的背景に導入した半矮性準同質遺伝子系統 S C-AJNT と S C-X46 の稈長は、S C-TN1 と同程度であった。このことから、矮脚南特と X 4 6 の半矮性遺伝子は sd-1 と同一であると考えられた。

中国では、雑種強勢を利用したハイブリッド稲が広く育成・利用されているが、その旺盛な生育を適度に抑え倒伏抵抗性を付与するために半矮性遺伝子が利用されている。ハイブリッド稲の育成において半矮性遺伝子を利用するためには、両親が同一遺伝子座に半矮性遺伝子を持つことが必要である。中国においても多くの半矮性品種が育成されているが、そのほとんどは同一遺伝子座に半矮性遺伝子 sd-1 を持つ低脚烏尖や矮脚南特を半矮性遺伝子源としている。したがって、中国では同一の半矮性遺伝子 sd-1 を持つ半矮性品種が多数育成されていることが、ハイブリッド稲育成に際し有利であったと考えられた。

すでに明らかにされている半矮性遺伝子源に加え半矮性育種の有望な遺伝子源である矮脚南特、レイメイならびに X 4 6 が、すべて 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有していたことから、この遺伝子座の半矮性遺伝子は半矮性・多収品種を育成するうえで重要な素材であることがさらに確認された。また、矮脚南特は自然突然変異によって、レイメイと X 4 6 は人為突然変異によって育成された半矮性品種・系統であることから、sd-1 遺伝子座は半矮性遺伝子を誘発し易い遺伝子座であると推察された。

Table 1-1a. Association between culm length and panicle type in the F₃ lines derived from a cross of SC 2/T1164

Family No.	Panicle type	No. plants observed	Variation of culm length (cm)																								
			40-42	43-45	46-48	49-51	52-54	55-57	58-60	61-63	64-66	67-69	70-72	73-75	76-78	79-81	82-84	85-87	88-90	91-93	94-96	97-99	100-102	103-105	106-108	109-111	112-114
TB-6	Normal	31						2		1	3	4	5	2	3	5	3		1	1	1						
	Lax	15													1		2	2	4	1	1	1	1	1			1
TB-15	Normal	35			1		1	8	2	4	5	1	4	2	1	1	3	2									
	Lax	13										1	2	4		2			1	1	1	1					
TB-24	Normal	35		2	1	3	2	7	4	2	4	1	3	2	1	3											
	Lax	10									1	1	2	1	1	1	1	1	1								
TB-35	Normal	37	1	1			2	3	8	9	4	3	2		3	1											
	Lax	11							1			3	1	2	2	1	1										
SC 2	Normal	87	6	9	24	28	18	2																			
T1164	Lax	125							1	1	1	3	8	5	5	9	14	13	16	18	12	11	8				

Note : SC 2 is semidwarf near-isogenic line. T1164 is marker line with lax.

Table 1-1b. Association between culm length and panicle type in the F₃ lines derived from a cross of SC 2/T1164

Family No.	Panicle type	χ^2 test for panicle type	P value	Average culm length
		3:1		cm
TB-6	Normal Lax	1.42	0.2-0.3	74.0 89.2**
TB-15	Normal Lax	0.11	0.7-0.8	66.3 79.8**
TB-24	Normal Lax	0.19	0.5-0.7	61.4 73.3**
TB-35	Normal Lax	0.11	0.7-0.8	62.3 73.0**
SC 2	Normal			48.6
T1164	Lax			89.6**

** : Significant at 1% level.

Table 1-2. Number of plants of four phenotypes combined for culm length and panicle types in the F₃ lines¹⁾ derived from a cross of SC 2/T1164

Family No.	Tall and normal panicle	Tall and lax panicle	Semidwarf and normal panicle	Semidwarf and lax panicle	Total
TB-6	16	15	15	0	46
7	27	6	14	0	47
8	26	7	13	0	46
10	23	13	12	1	49
15	23	9	11	0	44
16	25	11	11	0	47
17	27	10	10	1	48
18	26	8	11	0	45
19	22	13	11	1	47
20	22	6	18	1	47
22	16	17	14	0	47
24	27	10	8	0	45
26	26	12	7	1	46
27	23	14	10	0	47
29	15	10	18	0	43
34	20	17	11	0	48
35	30	11	7	0	48
41	24	8	14	0	46
42	19	18	12	0	49
44	20	10	13	3	46
46	24	10	12	0	46
47	17	11	16	0	44
48	23	11	13	0	47
49	25	14	8	0	47
51	30	7	8	1	46
53	21	13	11	1	46
56	28	8	9	1	46
57	25	9	11	1	46
59	18	14	10	2	44
60	21	13	12	0	46
Total	689	335	351	14	1389

χ^2 (9:3:3:1) = 124.8***

1) Culm length and panicle types segregated in 44 lines among F₃ 60 lines derived from a cross of SC 2/T1164, and each segregation ratio fitted to 3:1 ratio.

*** : Significant at 1% level.

Table 1-3. Characteristics of semidwarf variety Ai-Jio-Nan-Te,
tall variety Norin 29, two near-isogenic lines, SC-AJNT
and SC-TN1, of Norin 29 and their F₁s

Varieties, lines and F ₁ s	Source of semidwarfing genes	Heading dates	Culm length	Panicle length
			cm	cm
Ai-Jio-Nan-Te		Aug.14	54.2	23.9
Norin 29		Aug.29	75.4	21.6
SC-AJNT	Ai-Jio-Nan-Te	Aug.29	55.2	19.6
SC-TN1	Taichung (Native) 1	Aug.31	55.8	20.7
SC-AJNT/Norin 29 F ₁		Aug.28	70.6	21.4
SC-AJNT/SC-TN1 F ₁		Aug.29	56.9	19.7

Table 1-4. Segregation of plant height in F₂ and B₁F₁ populations derived from a cross between SC-AJNT and Norin 29

Population	Number of plants			χ^2	P value
	Tall	Semidwarf	Total		
SC-AJNT/Norin 29 F ₂	345	107	452	0.42 (3:1)	0.50-0.75
SC-AJNT/Norin 29 //SC-AJNT B ₁ F ₁	54	42	96	1.50 (1:1)	0.10-0.25

Table 1-5. Segregation of two panicle types and their culm length in F₄ families of a cross between Reimei and T1164

Family No.	Panicle type	Number of plants	χ^2 test ¹⁾	Mean culm length ²⁾ cm
TA56-1-15A	Normal	24	————— (3:1)	72.6
	Lax	0		—————
TA56-1-15B	Normal	79	0.01	81.1
	Lax	27		86.0
TA56-1-15C	Normal	48	0.19	85.8
	Lax	14		93.6***
TA56-1-15D	Normal	76	5.13***	80.3
	Lax	13		87.4***
TA56-1-15E	Normal	70	0.42	79.6
	Lax	19		88.3***
Reimei	Normal	17		65.3
T1164	Lax	43		103.2***

1) χ^2 test of number of plants between normal and lax panicle type groups.

2) t-test of mean culm length between normal and lax panicle type groups.

** : Significant at 1% level.

Table 1-6. Characteristics of semidwarf variety Reimei, tall variety Norin 29, two near-isogenic lines, SC-Reimei and SC-TN1, of Norin 29 and their F₁s

Varieties, lines and F ₁ s	Source of semidwarfing genes	Heading dates	Culm length	Panicle length
			cm	cm
Reimei		Aug. 7	57.2	20.4
Norin 29		Aug.29	78.3	22.2
SC-Reimei	Reimei	Aug.27	63.4	21.5
SC-TN1	Taichung (Native) 1	Aug.31	56.9	19.5
SC-Reimei/Norin 29 F ₁		Aug.27	76.2	21.6
SC-Reimei/SC-TN1 F ₁		Aug.28	61.3	20.3

Table 1-7. Segregation of plant height in F₂ and B₁F₁ populations derived from a cross between SC-Reimei and Norin 29

Population	Number of plants			χ^2	P value
	Tall	Semidwarf	Total		
SC-Reimei/Norin 29 F ₂	324	128	452	2.65 (3:1)	0.10-0.25
SC-Reimei/Norin 29 //SC-Reimei B ₁ F ₁	48	43	91	0.27 (1:1)	0.50-0.75

Table 1-8. Heading dates and culm length of semidwarf mutant line Gouseitankan, tall variety Norin 29, two near-isogenic lines, SC-X46 and SC-TN1, of Norin 29 and their F₁s

Varieties, lines and F ₁ s	Source of semidwarfing genes	Heading dates	Culm length cm
Gouseitankan		—	51.4 ^{1>}
Norin 18		—	78.2 ^{1>}
Norin 29		Aug.26	74.8
SC-X46	X46 ^{2>}	Aug.26	59.8
SC-TN1	Taichung (Native) 1	Aug.24	54.6
SC-X46/Norin 29 F ₁		Aug.24	67.6
SC-X46/SC-TN1 F ₁		Aug.23	54.8

1) Personal communication from Sakaguchi.

2) Semidwarf line X46 was derived from Gouseitankan.

Table 1-9. Segregation of plant height in F₂ and B₁F₁ populations derived from crosses among SC-X46, Norin 29 and SC-TN1

Population	Number of plants			χ^2	P value
	Tall	Semidwarf	Total		
SC-X46/Norin 29 F ₂	344	116	460	0.01 (3:1)	0.90-0.95
SC-X46/Norin 29 //SC-TN1 B ₁ F ₁	35	35	70	0.00 (1:1)	0.99 < P

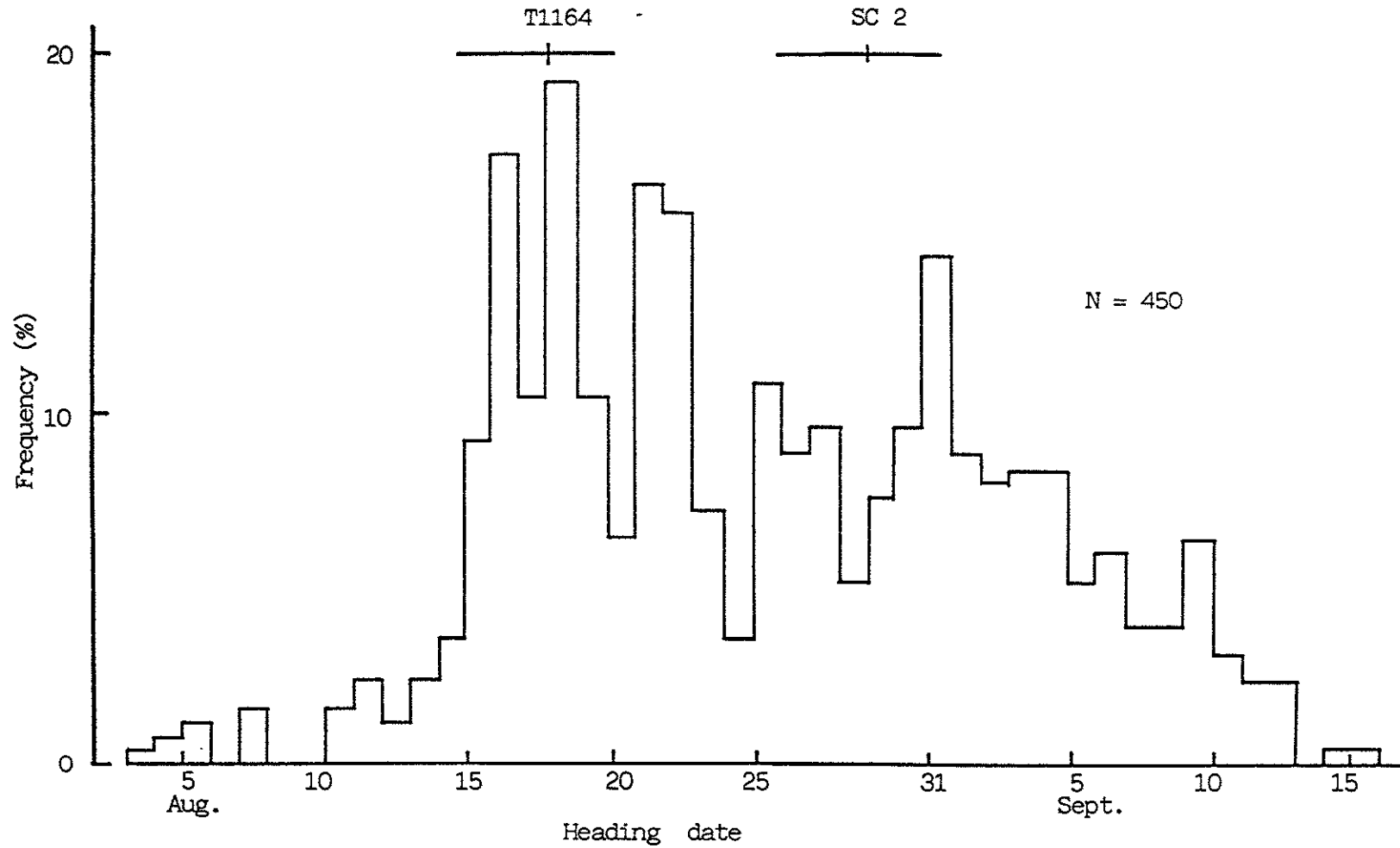


Fig. 1-1 Frequency distribution of heading date in the F₂ population derived from a cross of SC 2/T1164.

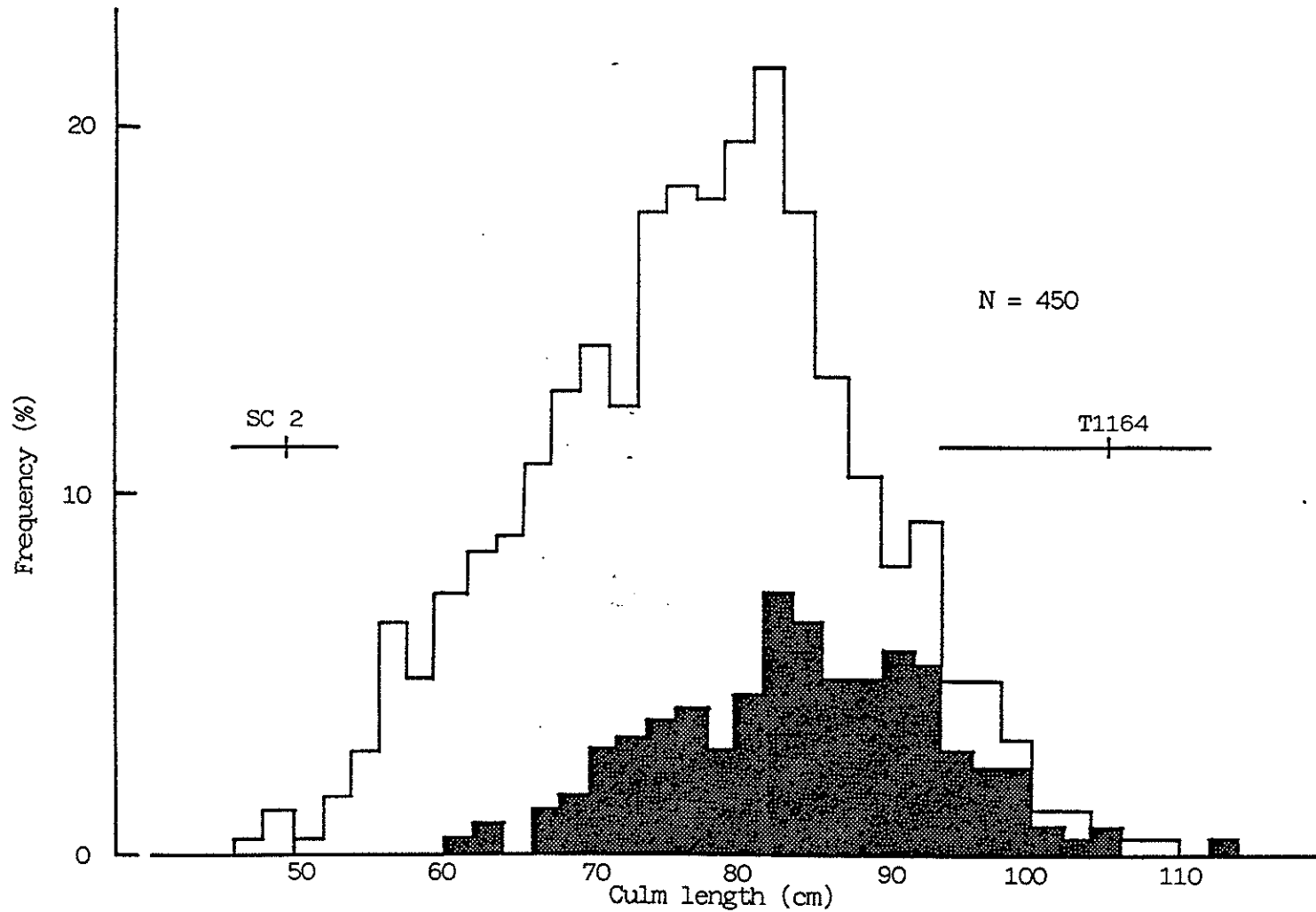


Fig. 1-2 Frequency distribution of culm length and relationship between panicle types and culm length in the F₂ population derived from a cross of SC 2/T1164. Black histogram indicates the lax panicle type plants.

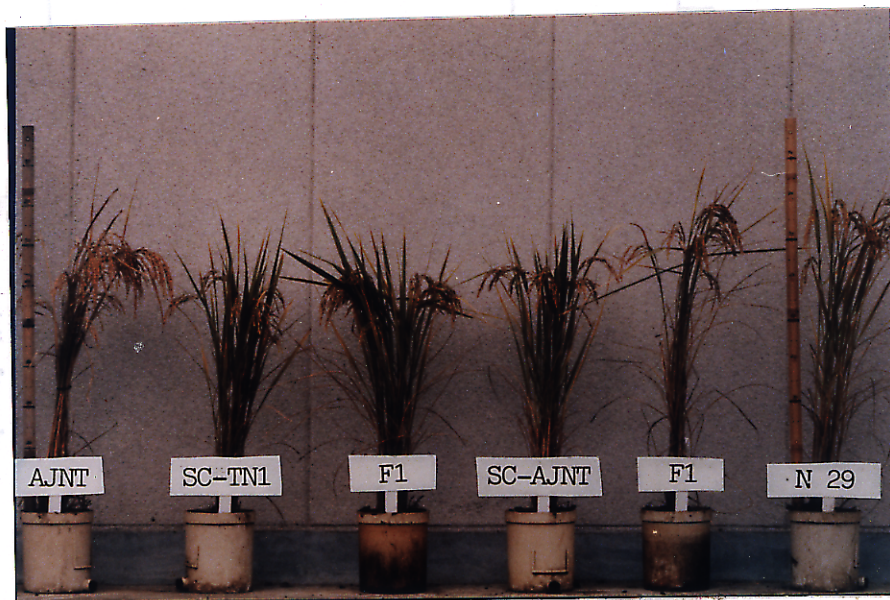


Fig. 1-3 Indica semidwarf variety Ai-Jio-Nan-Te(AJNT), Japonica tall variety Norin 29(N29), its semidwarf near-isogenic lines, SC-AJNT and SC-TN1, and F₁s derived from crosses of SC-AJNT/SC-TN1(Left) and SC-AJNT/N29(Right).

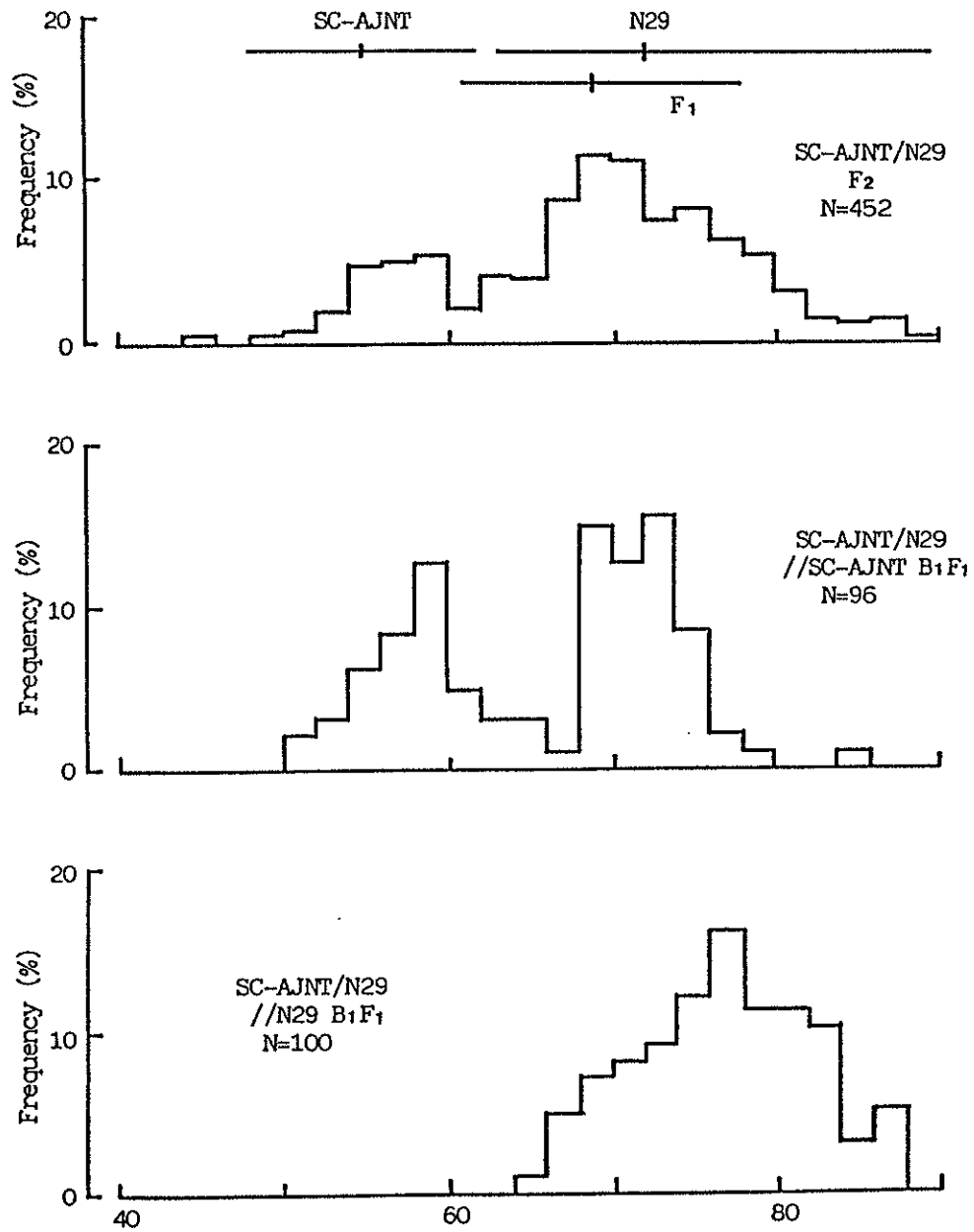


Fig. 1-4 Frequency distribution of culm length in the F₂ and B₁F₁ populations derived from a cross between SC-AJNT and Norin 29(N29).

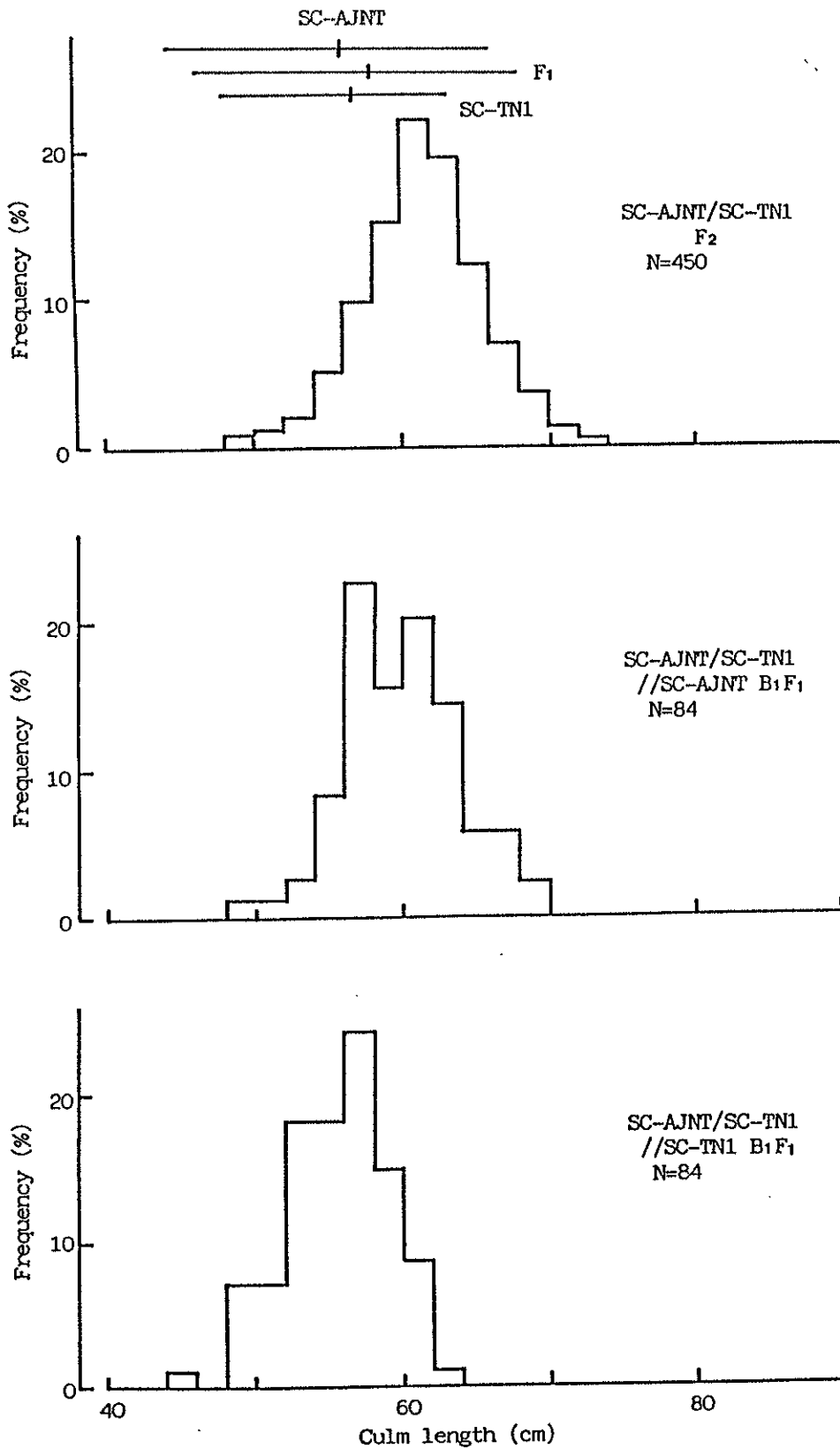


Fig. 1-5 Frequency distribution of culm length in the F₂ and B₁F₁ populations derived from a cross between SC-AJNT and SC-TN1.

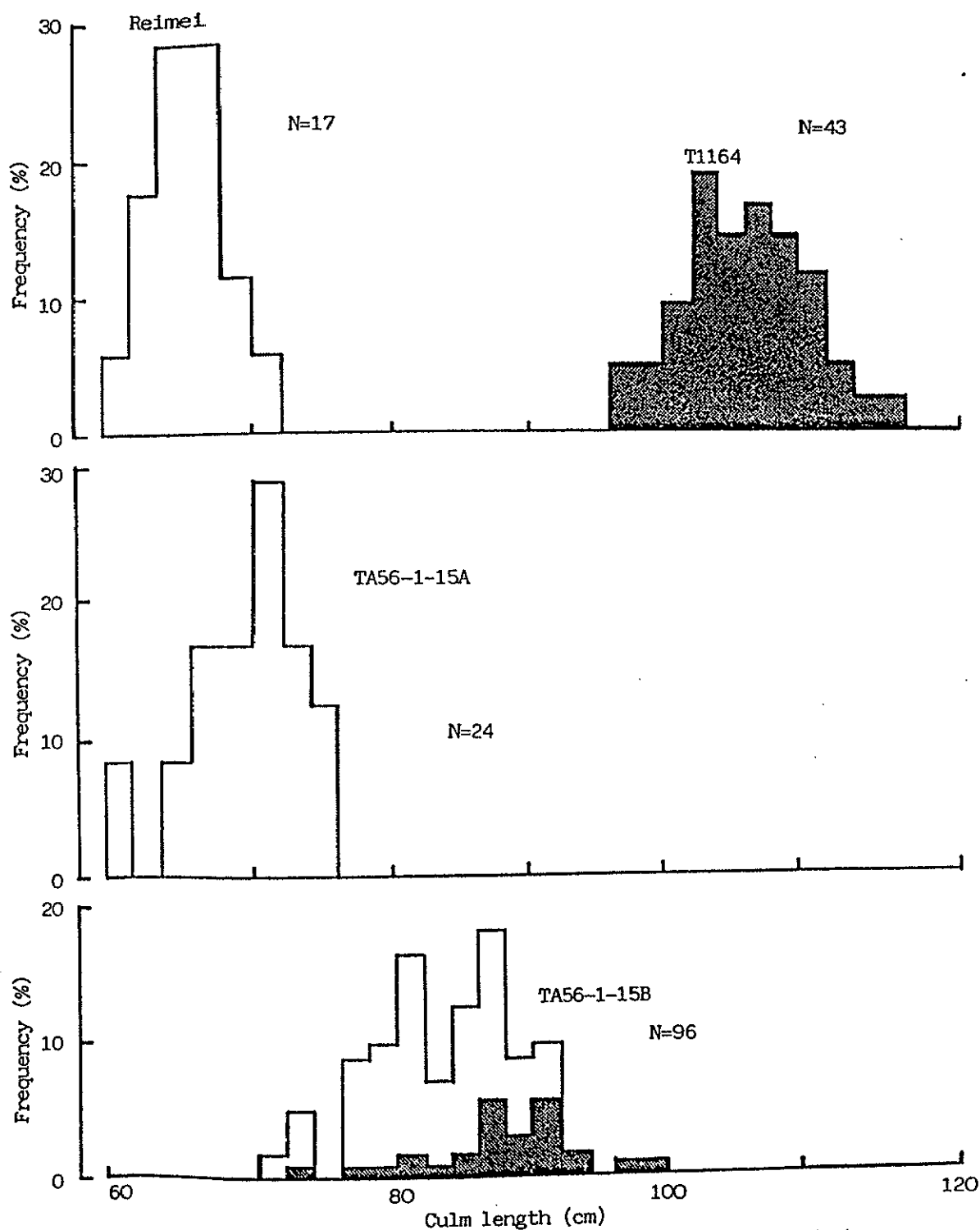


Fig. 1-6a Frequency distribution of culm length and relationship between the panicle type and culm length in the F_4 families derived from a cross between Reimei and T1164. Black histograms indicate the lax panicle type plants.

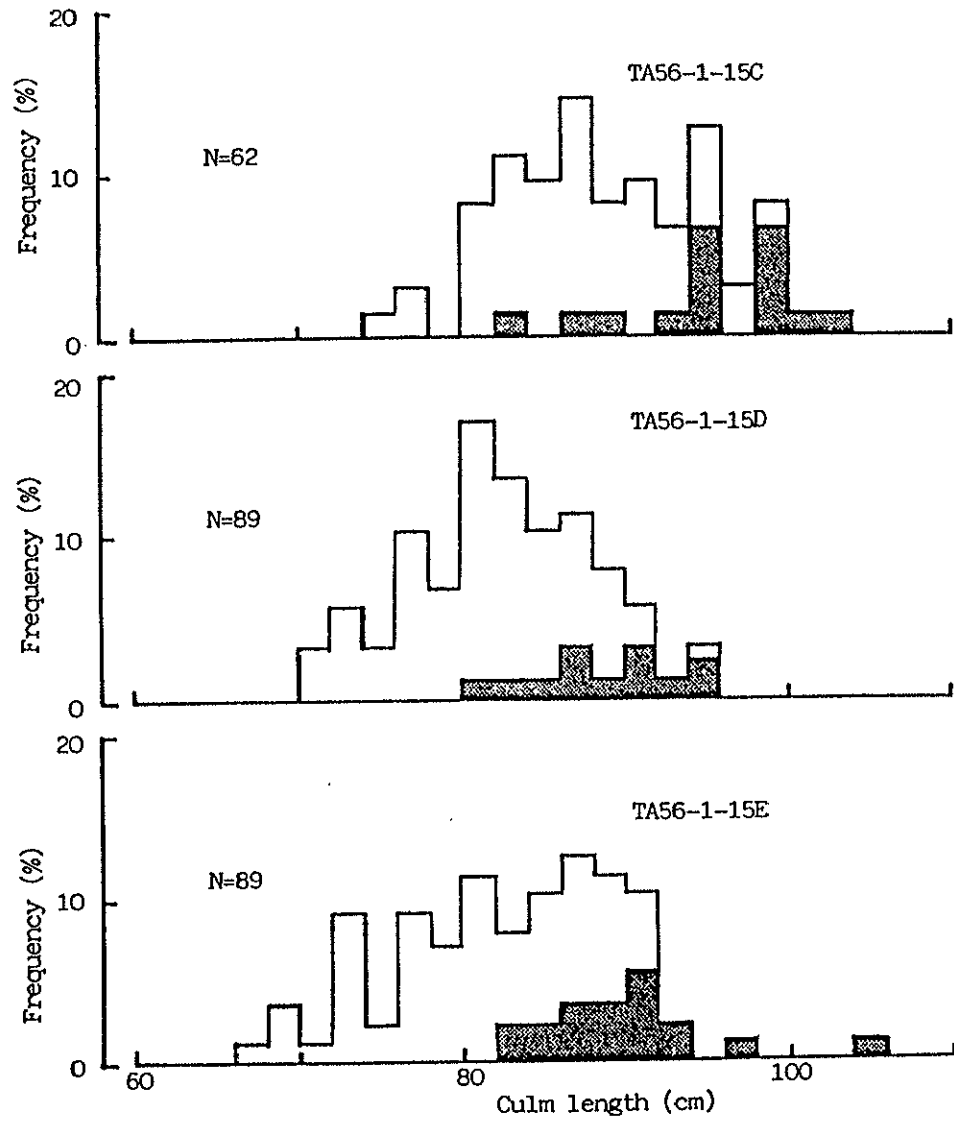


Fig. 1-6b Frequency distribution of culm length and relationship between the panicle type and culm length in the F₄ families derived from a cross between Reimei and T1164. Black histograms indicate the lax panicle type plants.

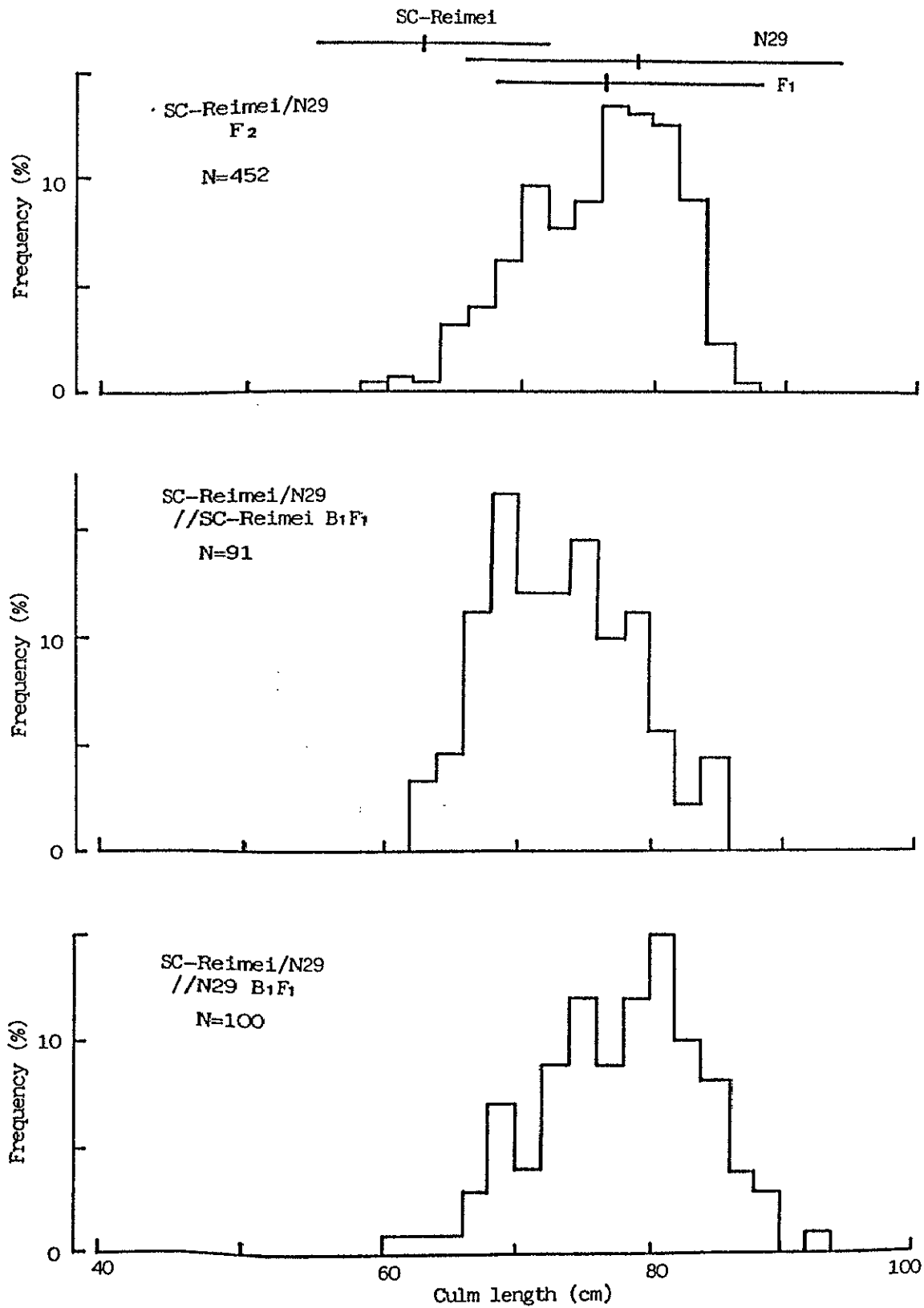


Fig. 1-7 Frequency distribution of culm length in the F₂ and B₁F₁ populations derived from a cross between SC-Reimei and Norin 29(N29).

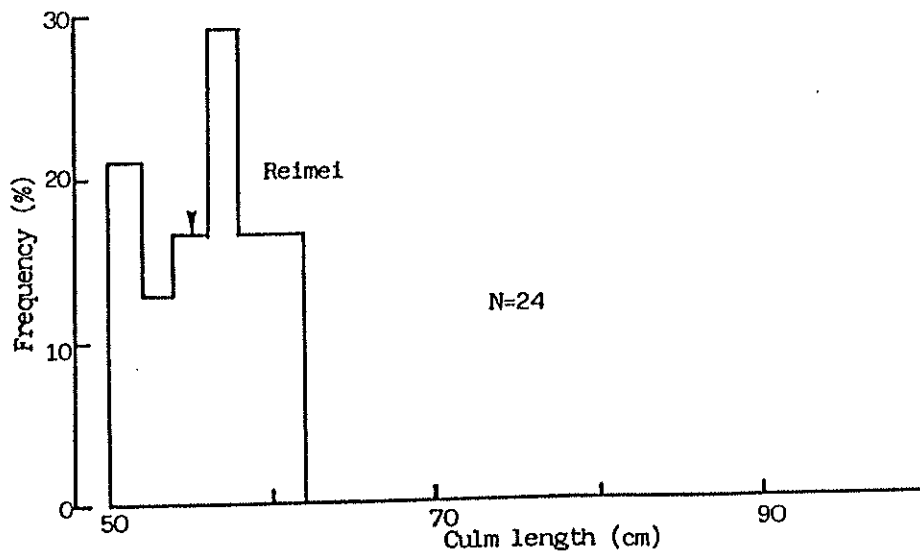
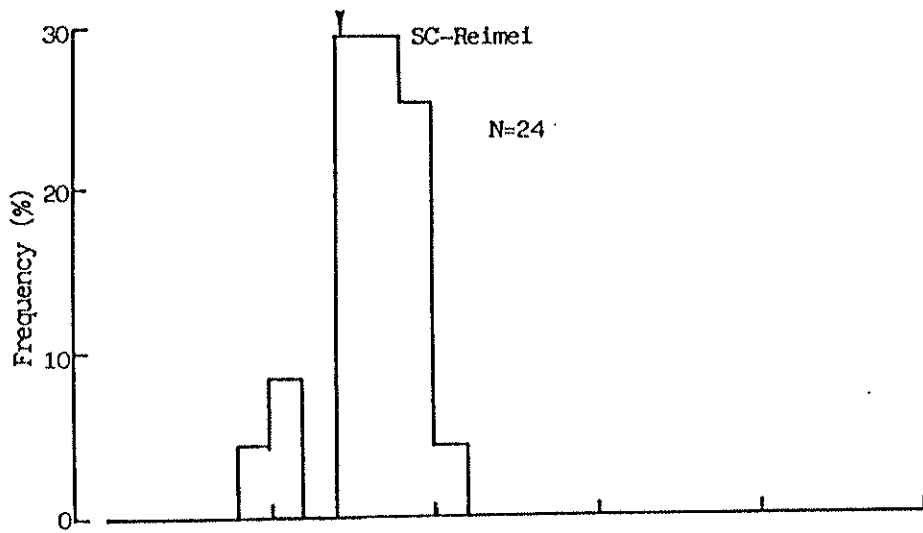
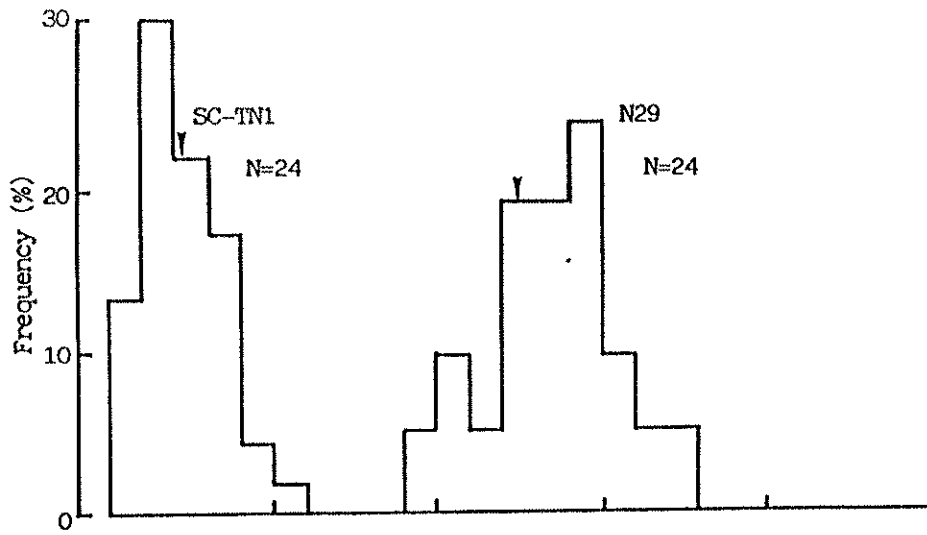


Fig. 1-8a Frequency distribution of culm length in the B_1F_2 families derived from a cross of SC-Reimei/Norin 29(N29)//SC-Reimei and their parents. Arrows indicate the mean culm length.

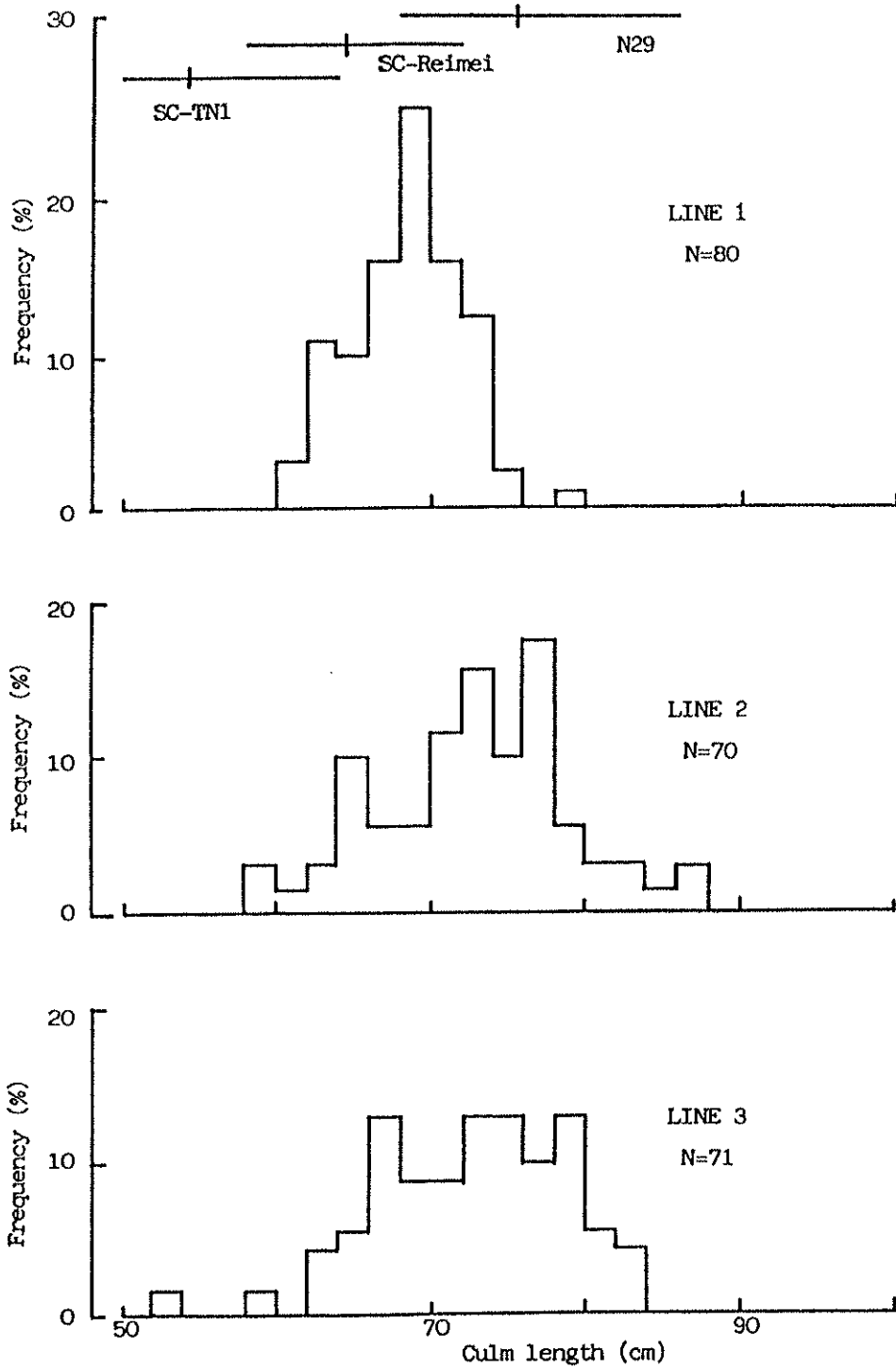


Fig. 1-8b Frequency distribution of culm length in the B_1F_2 families derived from a cross of SC-Reimei/N29//SC-Reimei and their parents.

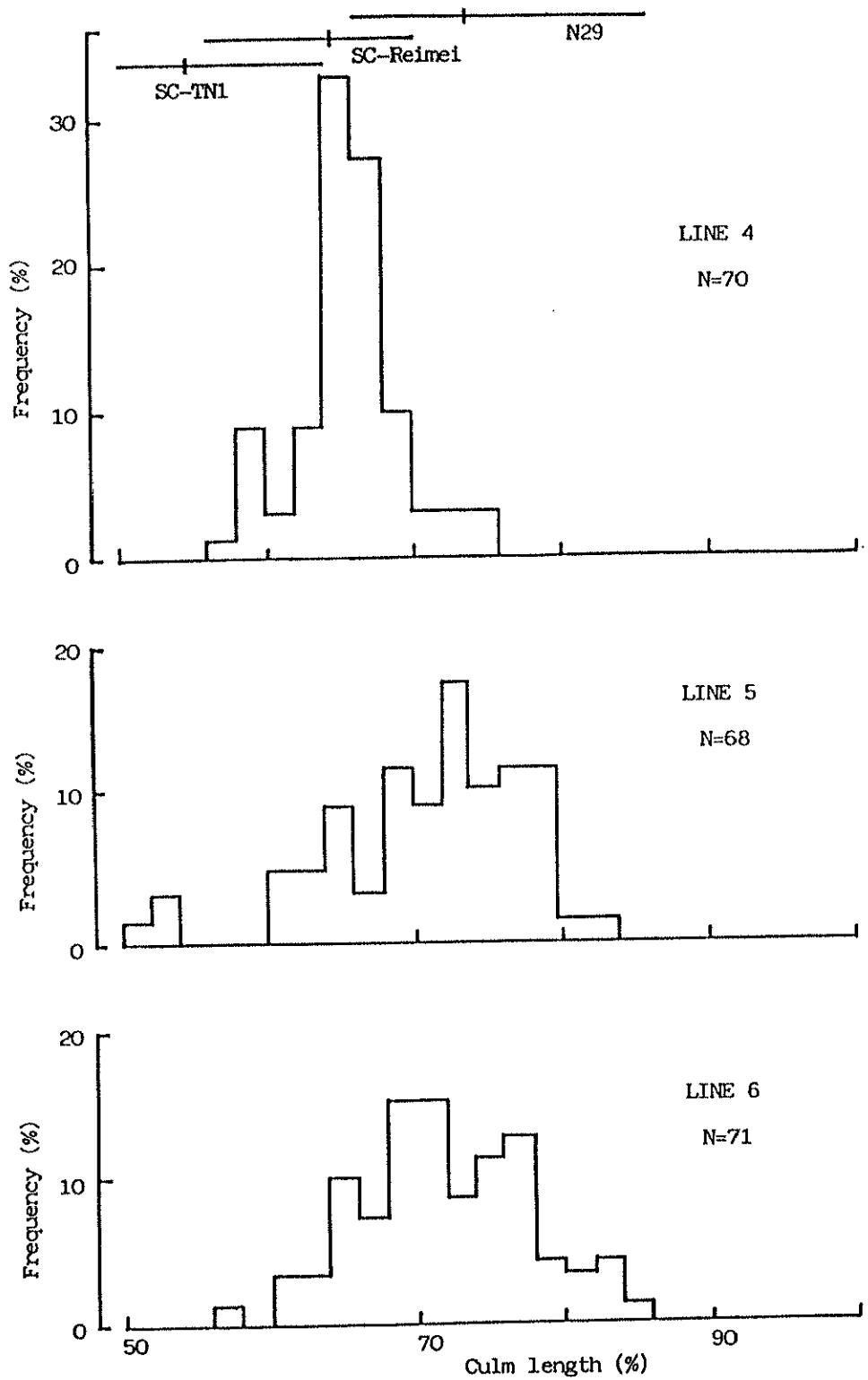


Fig. 1-8c Frequency distribution of culm length in the B_1F_2 families derived from a cross of SC-Reimei/N29//SC-Reimei and their parents.

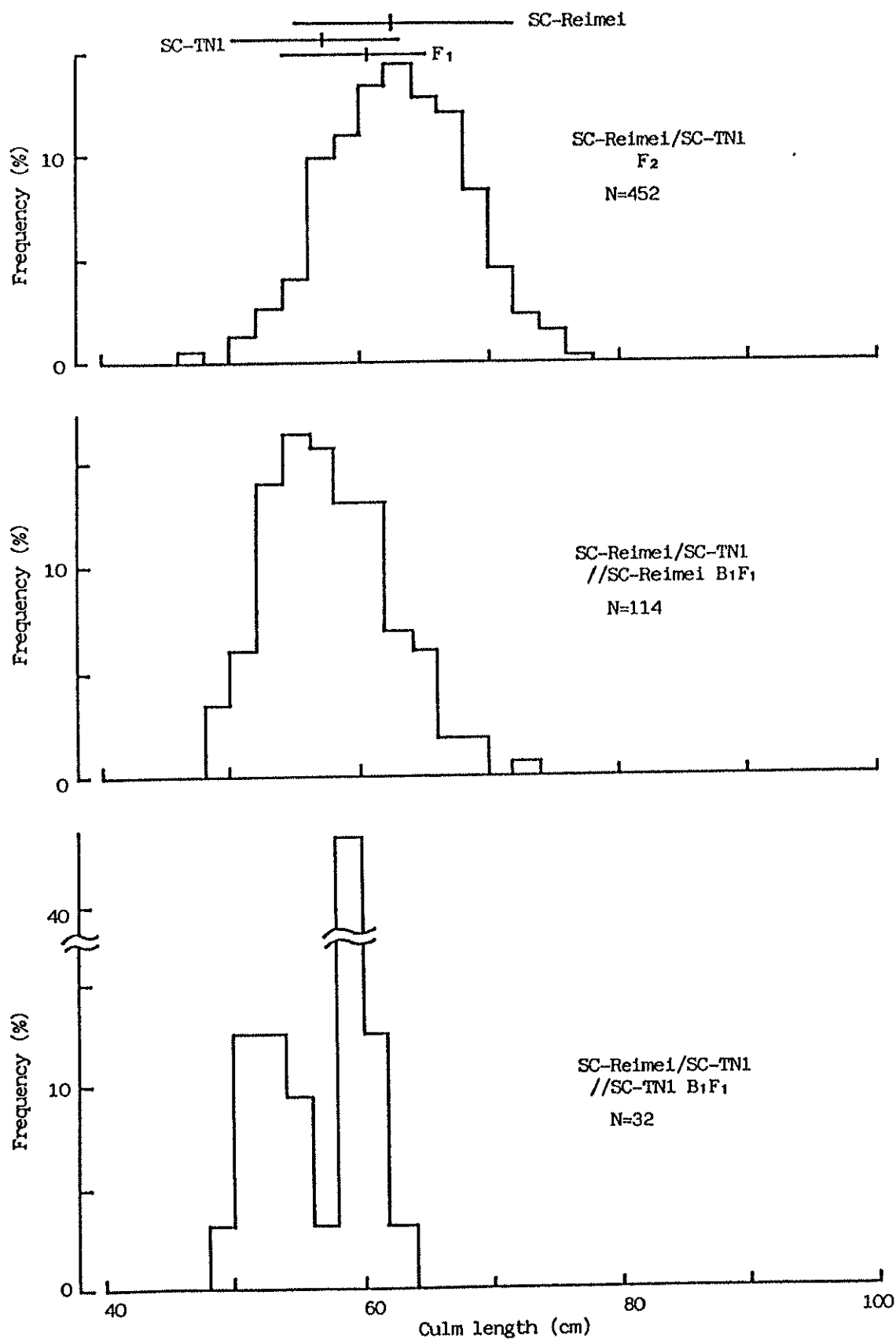


Fig. 1-9 Frequency distribution of culm length in the F₂ and B₁F₁ populations derived from a cross between SC-Reimei and SC-TN1.

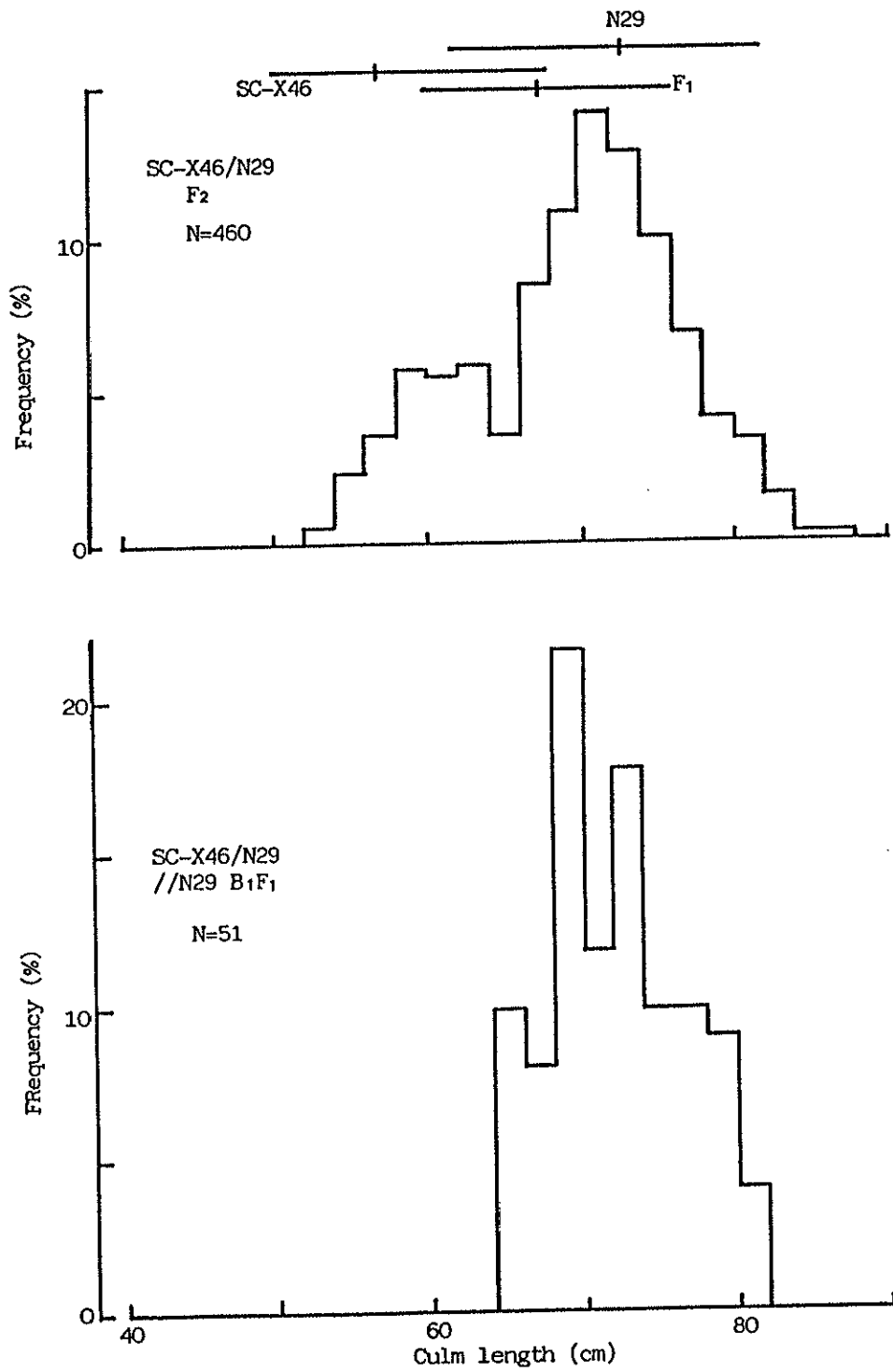


Fig. 1-10 Frequency distribution of culm length in the F₂ and B₁F₁ populations derived from a cross between SC-X46 and Norin 29(N29).

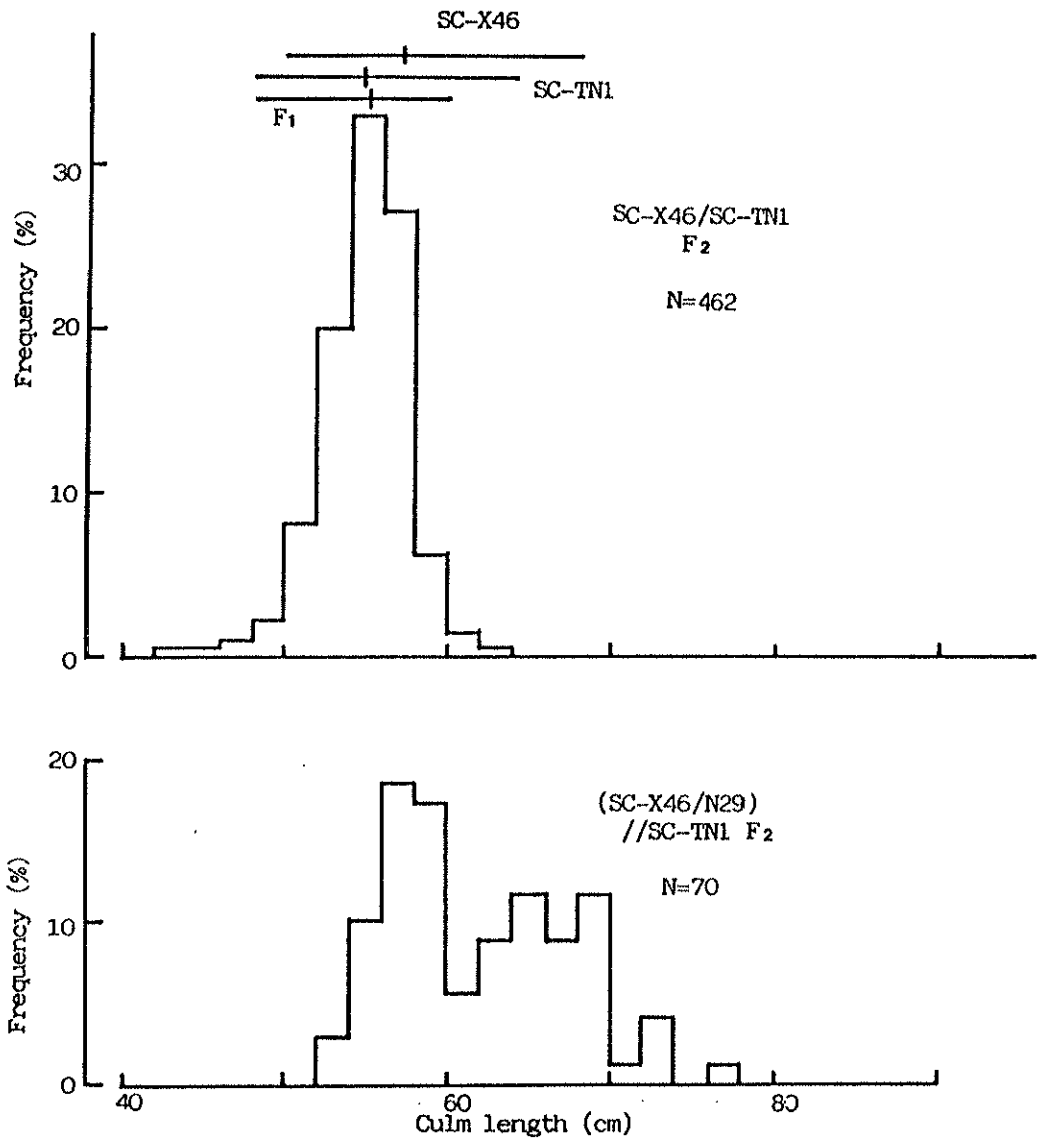


Fig. 1-11 Frequency distribution of culm length in the F₂ of SC-X46/SC-TN1 and three-way cross of SC-X46/Norin 29(N29) //SC-TN1.