

第4章 半矮性遺伝子 sd-1 と連鎖する脱粒性遺伝子の研究

特定の半矮性遺伝子が多くの中矮性品種に利用されることは、中矮性品種の遺伝的多様性を狭めるとともに中矮性遺伝子と連鎖する他の遺伝子のために遺伝的脆弱性をもたらすことが懸念される。特に sd-1 と連鎖する遺伝子が耐病虫性などを含む種々のストレス耐性や形態形質などを支配する場合には、sd-1 と連鎖する遺伝子の存在は sd-1 を利用した中矮性育種に大きな影響を与える。したがって、中矮性遺伝子 sd-1 と他の農業形質を支配する遺伝子との連鎖関係を明らかにし、またその連鎖遺伝子の形質発現を解明することは、中矮性遺伝子 sd-1 を用いた多収性育種を行ううえで重要である。

Hu (1973) は、中矮性突然変異系統や低脚烏尖、台中在来1号が白葉枯病に罹病し易いことを報告した。岡田ら (1967) もまた、中矮性の十石が白葉枯病に弱いことを述べている。Chang and Vergara (1972) は、中矮性遺伝子と白葉枯病罹病性を支配する1個ないしは複数個の遺伝子との連鎖を推測した。

さらに、中矮性が脱粒性と密接な関連を持つとする報告もある。小林 (1973) はインド型中矮性品種 IR 8 で、Yokoo and Saito (1986) は韓国の日印交雑品種密陽23号において、中矮性遺伝子が優性の脱粒性遺伝子と連鎖関係にあることを報告した。一方、菊池ら (1985) は日本型中矮性品種シラヌイと低脚烏尖に由来するインド型中矮性品種台中在来1号が、ともに中矮性遺伝子 sd-1 と連鎖する劣性の脱粒性遺伝子を持つことを報告した。

イネの脱粒性は収穫作業の能率に影響する重要な形質であり、その収穫作業様式によって種々の脱粒性程度の品種が育成されてきた。すなわ

ち、打穀法による脱穀体系では脱粒易の品種、バインダー等による架干し体系では脱粒難の品種、またコンバイン収穫では脱粒性やや易の品種が好まれ、収穫作業様式の変遷に従い栽培品種の脱粒性程度も改良されてきた。一方、半矮性品種の多くは脱粒し易い傾向を示すことから、半矮性と脱粒性との関係を明確にすることは、半矮性遺伝子を利用した育種を行ううえで重要である。本章では、半矮性遺伝子 sd-1 と脱粒性遺伝子との間の連鎖関係を明らかにするとともに、この脱粒性遺伝子の形質発現を離層組織の形成の面から明らかにした。

第1節 半矮性遺伝子 sd-1 と脱粒性遺伝子の連鎖分析

韓国では、日本型品種の持つ耐冷性とインド型品種の持つ半矮性・多収との結合を目指した品種改良が行われたが、育成された日印交雑品種の多くは脱粒易を示した（陳・井之上 1981）。これは、インド型親品種の示す脱粒易が半矮性・多収形質に付随して日印交雑品種に遺伝した結果によると考えられる。

小林（1973）とYokoo and Saito（1986）は、中国のインド型半矮性品種低脚烏尖に由来するインド型半矮性品種 I R 8 と日印交雑品種密陽 23 号が、半矮性と密接な連鎖関係にある優性の脱粒性遺伝子を持つことを報告している。一方、菊池ら（1985）は日本型半矮性品種シラヌイとインド型半矮性品種台中在来 1 号が半矮性遺伝子 sd-1 を持つことを明らかにするとともに、sd-1 と連鎖する劣性の脱粒性遺伝子が存在することを報告した。

半矮性・多収品種の育成に重要な役割を果たした半矮性遺伝子が脱粒性遺伝子と連鎖関係にあることは、半矮性の実用品種を育成する選抜操作の効率に影響する。そこで本節では、インド型半矮性品種矮脚南特、低脚烏尖、台中在来 1 号ならびに日本型半矮性品種シラヌイと日本型長稈品種白千本について、半矮性遺伝子 sd-1 と脱粒性遺伝子との連鎖関係を調べ、両遺伝子間の組換え価を推定した。

1) 材料および方法

1988年にインド型半矮性品種低脚烏尖と台中在来 1 号ならびに日本型半矮性品種シラヌイの稈長と脱粒性の関係を調べた。台中在来 1 号とシラヌイの脱粒性に関しては、半矮性準同質遺伝子系統 S C 2 と S C 4 を

用いて半矮性遺伝子との連鎖分析を行った。SC2は、農林29号の遺伝的背景に台中在来1号から4回の連続戻し交雑によって半矮性遺伝子 sd-1 を導入した系統である。またSC4は、農林29号の遺伝的背景にシラヌイから4回の連続戻し交雑によって半矮性遺伝子 sd-1 を導入した系統である。SC2とSC4は、農林29号と異なり半矮性で脱粒易を示す。4月23日、筑波大学農林技術センターのビニールハウス内で、SC2ならびにSC4に農林29号を交雑したF₁、F₂と、SC2にSC4を交雑したF₁、F₂の種子を育苗箱に播種した。6月2日、両親品種・系統を96個体、F₁を約24個体、F₂を約500個体ずつ、水田に1株1個体植えた。成熟期に稈長と脱粒性程度を調査した。脱粒性の調査には、脱粒性測定装置（木屋製作所製）を用いた。出穂後45日目～50日目に1次分げつの穂を採取し、1個体当たり5粒～10粒の籾を1粒ごと穂軸に平行に引っ張り抗張強度を測定し、その平均を脱粒性程度の指標とした。

これと並行して、低脚烏尖の稈長と脱粒性について実験を行った。実験には、農林29号、低脚烏尖ならびにその雑種を用い、水田に1株1個体植えた。両親品種は各96個体、F₁は24個体、F₂は約500個体であった。個体ごとに収穫日を調べるとともに成熟期に稈長と脱粒性程度を調査した。脱粒性は、脱粒性測定装置を用い測定した。

1987年に、中国のインド型半矮性品種矮脚南特と日本中部の代表的な在来品種で長稈・脱粒易の白千本について、稈長と脱粒性の関係を調べた。矮脚南特については、矮脚南特の半矮性遺伝子を5回の連続戻し交雑によって日本型長稈品種農林29号の遺伝的背景に導入した半矮性準同質遺伝子系統SC-AJNTを用いた。SC-AJNTは農林29号と異なり、半矮性で脱粒易であった。4月18日、SC-AJNTと農林29号ならびにその雑種F₁、F₂と戻し交雑SC-AJNT/農林29号//SC-AJNTのB₁F₁集団の種子

を筑波大学農林技術センターのビニールハウス内で育苗箱に播種した。5月27日、両親を約50個体、 F_1 を24個体、 F_2 を452個体ならびに戻し交雑集団を96個体ずつ水田に栽培した。栽植密度は畦間24cm、株間20cmとし、1株1個体植えとした。成熟期に個体ごとに稈長と脱粒性を調べた。稈長は地際から穂首までの長さとし、脱粒性程度は穂を手で強く握ることによって脱粒する粃の数によって判定した。脱粒易と判定された個体の多くは1穂当り10粒以上の粃が脱粒したのに対し、脱粒難の個体は2粒～3粒脱粒する程度であった。

また、これと並行して白千本の脱粒性の遺伝を調べた。白千本に農林29号とSC-TN1をそれぞれ交雑して得られた雑種 F_1 、 F_2 ならびにSC-TN1/白千本//SC-TN1の B_1F_1 集団を水田に栽培した。親品種・系統は48個体、 F_1 は24個体、 F_2 は約600個体、 B_1F_1 集団は100個体であった。個体ごとに収穫日を調べ、成熟期に稈長と脱粒性を調査した。

2) 結果

1. インド型半矮性品種台中在来1号と日本型半矮性品種シラヌイの半矮性遺伝子と脱粒性遺伝子の連鎖分析

農林29号と、その半矮性準同質遺伝子系統SC2とSC4の収穫期は8月23日頃であった。また農林29号、SC2ならびにSC4の間の雑種 F_1 、 F_2 の収穫期も両親と同じであった。

脱粒性について見ると、脱粒難である農林29号の護穎基部の平均抗張強度は206gであったのに対し、脱粒易の半矮性準同質遺伝子系統SC2とSC4はそれぞれ119gと111gで農林29号よりも小さい値を示した(Fig. 4-1)。SC2/農林29号とSC4/農林29号の F_1 の平均抗張強度はそれぞれ168gと158gで平均親に近かった。SC2/農林29号とSC4/農

林29号のF₂集団における脱粒性の変異は、明瞭な2頂分布を示した。そこで、S C 2/農林29号のF₂集団を抗張強度155gを境として2群に分けると脱粒難311個体、脱粒易113個体となり、またS C 4/農林29号のF₂集団を抗張強度135gで分けると脱粒難413個体、脱粒易156個体となり、両集団とも1対の劣性遺伝子に支配されると仮定したときの理論比3 : 1に適合した (Table 4-1)。この結果は、S C 2とS C 4がそれぞれ単一劣性の脱粒性遺伝子を持つことを示す。一方S C 2/S C 4では、F₁の平均抗張強度は110gで脱粒易である両親の値とほぼ等しく、またF₂集団の抗張強度は120gにモードを持ちほとんど両親の範囲内に分布した。この結果から、S C 2とS C 4が脱粒性に関し同じ遺伝子を有することが明らかになった。

農林29号の平均稈長は72.4cmであった (Fig. 4-2)。これに対し、台中在来1号とシラヌイに由来する半矮性遺伝子 sd-1 を持つS C 2とS C 4はそれぞれ46.2cmと52.1cmで農林29号より約20cm短かった。S C 2/農林29号とS C 4/農林29号のF₁の平均稈長はそれぞれ60.3cmと65.2cmで平均親よりも長かった。S C 2/農林29号のF₂集団では、稈長の変異は明瞭な2頂分布を示した。この集団を56cmを境として2群に分けると、長稈301個体と半矮性123個体となり単一劣性遺伝子支配のモデルである3 : 1の理論比に適合した (Table 4-1)。またS C 4/農林29号のF₂集団でも長稈側に偏った変異を示し、62cmを境にすると長稈416個体と半矮性153個体となり3 : 1の理論比に適合した。一方、S C 2/S C 4の雑種では、F₁の稈長は50.3cm、F₂個体の稈長はすべて60cm以下で両親の範囲の中に分布した。このことは、S C 2とS C 4が同一遺伝子座に半矮性遺伝子 sd-1 を有するという菊池ら (1985) の報告を確認するものである。

S C 2 / 農林29号および S C 4 / 農林29号のF₂において稈長と脱粒性との関係を調べたところ、Fig. 4-2に示したとおり半矮性個体のほとんどが脱粒易であったのに対し長稈個体では脱粒難が多く、半矮性遺伝子と脱粒性遺伝子が連鎖関係にあることが明らかになった。そこで両遺伝子間の組換え価を最尤法で推定したところ、S C 2 / 農林29号のF₂では10.6 ± 4.8%、S C 4 / 農林29号のF₂では15.6 ± 4.1%となった。両F₂集団から得られた組換え価の加重平均は13.1 ± 1.0%であった。

2. 低脚烏尖における半矮性遺伝子 sd-1 と脱粒性遺伝子との連鎖分析

低脚烏尖と農林29号の出穂期がそれぞれ8月21日と8月24日であったのに対し、農林29号/低脚烏尖のF₁の出穂期は8月31日で両親より遅かった。一方、農林29号/低脚烏尖のF₂集団では、8月3日から出穂を開始し1ヶ月以上にわたって変異したので、9月15日までに収穫した個体について稈長と脱粒性の調査を行った (Fig. 4-3)。これは収穫が過度に遅い個体では、秋の低温で稈の伸長が抑制されるためである。

脱粒性について見ると、脱粒易の低脚烏尖は護穎基部の平均抗張強度が81gだったのに対し、脱粒難の農林29号は182gであった (Fig. 4-4)。また農林29号/低脚烏尖のF₁の平均抗張強度は173gで農林29号の値に近かった。農林29号/低脚烏尖のF₂では、抗張強度が10gから290gまで幅広く変異し連続分布を示した。穂を手で強く握ることによって脱粒易の個体を調べた。その結果、F₂集団447個体中の約3分の1にあたる147個体が脱粒易と判定された。この個体比は、1対の遺伝子支配モデルである3 : 1の理論比ならびに2対の遺伝子支配モデルである9 : 7に適合しなかった (Table 4-2)。抗張強度と穂を手で握ることによる脱粒性判定の結果を比較すると、脱粒易個体の抗張強度は160g以下で抗張強度が弱

いことがわかった。

低脚烏尖の稈長は平均59.9cm、農林29号は72.9cmであったのに対し、農林29号/低脚烏尖のF₁の稈長は91.5cmで両親より著しく長かった(Fig. 4-5)。また、農林29号/低脚烏尖のF₂集団の稈長は40cmから110cmまで幅広く変異した。F₂集団全体の変異は正規分布に近かったが、脱粒易個体の分布は半矮性側に偏った傾向が見られた。しかしながら、雑種集団内に出穂期の著しい変異のある場合、稈長の変異は出穂期の影響を大きく受ける。そこで佐藤(1987)の方法にしたがって、出穂期の影響を補正したF₂集団の稈長の変異をFig. 4-6に示した。この方法は、F₂集団の出穂期に対する稈長の回帰直線から各個体ごとの稈長の偏差を求め、この偏差を稈長の遺伝的変異の指標にしたものである。その結果、半矮性の低脚烏尖は-側に、雑種強勢によって著しい長稈を示した農林29号/低脚烏尖のF₁は+側に分布した。また、農林29号は低脚烏尖とF₁のほぼ中間に分布した。F₂集団は-30cmから+32cmまで連続的に変異したが、その分布は低脚烏尖が有する劣性の半矮性遺伝子 sd-1 の分離によって+側すなわち長稈側に偏る傾向を示した。

Fig. 4-6において稈長と脱粒性との関係を見ると、-側すなわち半矮性側での脱粒易個体の頻度が+側すなわち長稈側における脱粒易個体の頻度より高かった。このことは、低脚烏尖の半矮性遺伝子 sd-1 が脱粒性遺伝子と連鎖関係にあることを示唆する。

3. 矮脚南特における半矮性遺伝子と脱粒性遺伝子との連鎖

矮脚南特とS C-AJNTは、稈長がそれぞれ54.2cmと55.2cmでともに半矮性でかつ脱粒易であった。これに対し農林29号は、稈長が75.4cmで脱粒難であった。また、S C-AJNT/農林29号のF₁は、稈長が70.6cmで農林

29号より約5cm短かく脱粒性は難であった。

S C-AJNT/農林29号のF₂集団の脱粒性の分離を見ると、脱粒難が328個体であったのに対し脱粒易は124個体で、脱粒性が1対の劣性遺伝子に支配されると仮定したときの理論比3 : 1に適合した (Table 4-3)。S C-AJNT/農林29号//S C-AJNTのB₁F₁集団では、脱粒難が55個体、脱粒易が41個体出現し脱粒性が1対の劣性遺伝子に支配されると仮定したときの理論比1 : 1に適合した。また、S C-AJNT/S C-TN1のF₂集団では脱粒難が336個体と脱粒易が114個体出現し、3 : 1の理論比に適合した。S C-AJNT/S C-TN1//S C-AJNTのB₁F₁集団においても脱粒難と脱粒易個体がそれぞれ41個体と43個体出現し、この個体比は1 : 1に適合した。このことから、S C-AJNTは矮脚南特に由来する1対の劣性脱粒性遺伝子を持つことが明らかになった。

S C-AJNT/農林29号のF₂集団の稈長は、44cm~90cmまでの幅広い変異を示し、長稈345個体と半矮性107個体の出現比が3 : 1の比に適合した (Fig. 4-7)。この集団において脱粒性と稈長との関係を見ると、半矮性個体の多くが脱粒易を示し、長稈個体の多くが脱粒難であった。またS C-AJNT/農林29号//S C-AJNTのB₁F₁集団では、長稈54個体と半矮性42個体出現し1 : 1の理論比に適合した。この集団においても、半矮性個体のほとんどが脱粒易を示し、長稈個体が脱粒難を示す傾向が見られた。これらの結果は、S C-AJNTの有する半矮性遺伝子と脱粒性遺伝子が連鎖関係にあることを示す。S C-AJNT/農林29号のF₂集団における稈長と脱粒性の分離個体数を基に、半矮性遺伝子 sd-1 と脱粒性遺伝子の間の組換え価を最尤法によって推定した結果、 $13.7 \pm 4.6\%$ となった。

4. 白千本の脱粒性遺伝子と半矮性遺伝子 sd-1 との連鎖分析

農林29号と白千本の出穂期は、それぞれ8月29日と9月4日であった。
また、農林29号/白千本のF₁は9月1日であり、F₂の変異は8月20日から9月10日まで変異した。

白千本は、稈長73.3cmで脱粒易であったのに対し、農林29号は稈長74.6cm、S C-TN1は56.5cmでともに脱粒難であった。また、農林29号/白千本とS C-TN1/白千本のF₁は、稈長がそれぞれ84.2cmと69.4cmでともに脱粒難を示した。

農林29号/白千本のF₂集団において脱粒性の分離を見ると、脱粒難が526個体、脱粒易が136個体であった。この個体比は3 : 1の理論比に適合しなかった。しかし、S C-TN1/白千本のF₂集団では脱粒難が391個体、脱粒易が134個体分離し、この個体比は3 : 1の理論比に適合した(Table 4-4)。このことから、白千本の脱粒易が1対の劣性遺伝子に支配されることが示唆された。

次に、農林29号/白千本のF₂集団における稈長の変異を見ると、ほとんどの個体が70cm以上で両親とほぼ同じかそれよりも長かった。一方、S C-TN1/白千本のF₂集団では、稈長は48cmの半矮性個体から94cmの長稈個体まで幅広く変異し、58cmを谷にして2頂分布を示した(Fig. 4-8)。そこで58cmを境として長稈と半矮性とに分けると、長稈387個体と半矮性138個体となり、3 : 1の理論比に適合した(Table 4-4)。またS C-TN1/白千本//S C-TN1のB₁F₁集団では、60cmを境として長稈50個体と半矮性50個体に分けられ、この個体比は1 : 1の理論比に適合した。これらの結果は、白千本が半矮性遺伝子 sd-1 と対立関係にある長稈の遺伝子を持つことを示す。

S C-TN1/白千本のF₂集団では、稈長ならびに脱粒性が分離したことから、この集団で両形質の関係を見た。F₂集団中の長稈個体の多くは脱

粒易で、半矮性個体の多くは脱粒難であった。このことは、半矮性と脱粒易との間に相反の連鎖関係があることを示す。そこで、S C-TN1の持つ半矮性遺伝子 sd-1 と白千本が持つ脱粒性遺伝子との間の組換え価を最尤法で推定した結果、 $13.4 \pm 4.3\%$ となった。

3) 考察

半矮性品種の多くは、一般に脱粒し易い性質がある。本節では、中国のインド型品種矮脚南特、台湾のインド型品種台中在来1号ならびにわが国の日本型品種シラヌイの持つ半矮性遺伝子 sd-1 が劣性の脱粒性遺伝子と連鎖することを明らかにした。また台中在来1号の半矮性親である台湾のインド型半矮性在来品種低脚烏尖についても、半矮性遺伝子 sd-1 と連鎖する劣性の脱粒性遺伝子を持つことが示唆された。さらにこれら半矮性品種に加え、長稈の日本型品種である白千本も sd-1 と相反で連鎖する脱粒性遺伝子を持つことを明らかにした。

台中在来1号とシラヌイにそれぞれ由来する半矮性準同質遺伝子系統S C 2とS C 4の交雑実験から、両系統の持つ脱粒性遺伝子は同一遺伝子座にあることがわかった。また、矮脚南特、白千本、台中在来1号ならびにシラヌイで得られた半矮性遺伝子 sd-1 と脱粒性遺伝子との間の組換え価はいずれも10.6%から15.6%の範囲内で近似した値であったことから、sd-1 と連鎖する脱粒性遺伝子は同一遺伝子座にあると考えられた。

脱粒性の遺伝に関しては多くの研究がなされているが (Jonse 1933、Ramiah and Hanumantha 1936、Kadam 1937、永松・石川 1954、Hu et al. 1964、小林 1973、Sastry and Seetharaman 1978、顔 1978、Ishkumar and Sharma 1982、陳ら 1982)、連鎖群が同定されている脱粒性遺伝子は第Ⅷ連鎖群に座乗する劣性の sh (Kinoshita 1984) だけで

ある。本実験で見出された脱粒性遺伝子は第Ⅲ連鎖群に座乗する半矮性遺伝子 sd-1 と連鎖することから、この遺伝子は第Ⅲ連鎖群に座乗する新しい脱粒性遺伝子であると考えられた。そこで、本研究で明らかになった第Ⅲ連鎖群の sd-1 と連鎖する劣性の脱粒性遺伝子の遺伝子記号を sh-2 としてイネ遺伝子記号委員会に申請した結果、第Ⅳ連鎖群の脱粒性遺伝子 sh は sh-1 と遺伝子記号が変更され、sd-1 と連鎖する脱粒性遺伝子の遺伝子記号は sh-2 と登録された。

低脚烏尖はインド型半矮性品種の重要な半矮性遺伝子源であり、東南アジアを中心とする多くのインド型半矮性品種は低脚烏尖の半矮性遺伝子 sd-1 を利用して育成された。本節において sd-1 と連鎖する脱粒性遺伝子を持つことが明らかにされた台中在来1号も、低脚烏尖と長稈・耐病性の菜園種との交雑から育成された半矮性品種で、低脚烏尖から半矮性遺伝子 sd-1 を受け継いだことが明らかにされている (Heu *et al.* 1968)。したがって、台中在来1号の持つ sd-1 と連鎖する脱粒性遺伝子 sh-2 は、低脚烏尖から半矮性遺伝子 sd-1 を導入した際に sd-1 とともに遺伝したと考えられる。

シラヌイは、九州の半矮性在来品種十石と長稈・耐病性の全勝26号との交雑から育成された半矮性品種で、十石に由来する半矮性遺伝子 sd-1 を持つ。岡田 (1979) によると、十石は脱粒易、全勝26号は脱粒性中であることから、シラヌイの持つ脱粒性遺伝子も半矮性遺伝子 sd-1 とともに十石から遺伝したものと考えられる。そのため、低脚烏尖と同様わが国の半矮性在来品種十石も、半矮性遺伝子 sd-1 とともに sd-1 と連鎖する脱粒性遺伝子 sh-2 を有することが推測される。また、日本中部の在来品種白千本も半矮性遺伝子 sd-1 と相反で連鎖する脱粒性遺伝子を持っていた。このことは、半矮性品種に限らず長稈品種においてもこ

の脱粒性遺伝子 sh-2 が広く存在することを示唆する。

第1章第2節で述べたように、中国のインド型半矮性品種の多くは矮脚南特を半矮性遺伝子源としており、低脚烏尖と同じ半矮性遺伝子 sd-1 を持つ。台中在来1号とシラヌイがそれぞれ持つ脱粒性遺伝子が、半矮性遺伝子 sd-1 と連鎖してその半矮性親品種である低脚烏尖や十石から遺伝したことを考えると、矮脚南特に由来する半矮性品種の多くも半矮性遺伝子 sd-1 と脱粒性遺伝子 sh-2 を矮脚南特から遺伝して持つと考えられる。また、台中在来1号やシラヌイと同様、低脚烏尖や十石に由来するインド型ならびに日本型半矮性品種の多くも半矮性遺伝子 sd-1 とともに脱粒性遺伝子 sh-2 を低脚烏尖や十石から遺伝したと考えられる。以上のことから、インド型・日本型に関わらず脱粒易の半矮性遺伝子源を用いて育成された半矮性品種の多くは半矮性遺伝子 sd-1 を有するだけでなく、sd-1 と連鎖する脱粒性遺伝子 sh-2 も保有し、その結果として脱粒易を示すと推察される。さらにこの脱粒性遺伝子は、半矮性品種だけでなく白千本のように長稈の脱粒性品種にもみられることから、脱粒易を支配する重要な遺伝子と考えられる。

半矮性と白葉枯病罹病性との間には、連鎖を示唆する報告がある (Chang and Vergara 1972、Hu 1973)。一方、Heu *et al.* (1968) は、半矮性と白葉枯病罹病性との間には強い連鎖関係がないことを報告した。またSidhu and Khush (1979) も、半矮性遺伝子と白葉枯病抵抗性遺伝子 Xa-4 との間に連鎖関係がないことを報告した。最近、白葉枯病抵抗性に関する遺伝子分析が進み10個以上の抵抗性遺伝子が明らかにされてきているので (Kinoshita 1984)、今後これらの遺伝子と半矮性遺伝子との連鎖関係を調べる必要がある。

第2節 半矮性遺伝子 sd-1 と連鎖する脱粒性遺伝子 sh-2 の形質発現

前節では、半矮性遺伝子 sd-1 が劣性の脱粒性遺伝子 sh-2 と連鎖することを明らかにした。しかし一方では、IR 8や密陽23号が半矮性と連鎖する優性の脱粒性遺伝子を持つとする報告もある（小林 1973、Yokoo and Saito 1986）。IR 8は低脚烏尖とインドネシアの長稈在来品種 *P e t a* との交雑から育成された半矮性品種で、また密陽23号も低脚烏尖の半矮性を受け継ぐ品種である。IR 8や密陽23号の持つ優性の脱粒性遺伝子は低脚烏尖に由来する半矮性と連鎖することから、この脱粒性遺伝子は半矮性遺伝子 sd-1 の座乗する第Ⅲ連鎖群に存在すると考えられる。そこで、前節で明らかにした劣性の脱粒性遺伝子 sh-2 とIR 8や密陽23号の持つ優性の脱粒性遺伝子との異同を明らかにする必要がある。

顔（1978）は4つのインド型品種の護穎基部の離層を調べ、脱粒易は2つの優性遺伝子に支配されることを明らかにした。また陳ら（1982）は、韓国の日印交雑品種維新の脱粒易が、護穎基部に離層を形成する優性遺伝子と離層を崩壊させる優性遺伝子の2つに支配されることを報告した。このように脱粒性を離層形成の面から組織解剖学的に研究することは、脱粒性遺伝子の形質発現や他の脱粒性遺伝子との関係を明らかにするうえで重要である。

そこで本節では、半矮性遺伝子 sd-1 と連鎖する脱粒性遺伝子 sh-2 の形質発現について、護穎基部における離層形成の有無、抗張強度、抗曲強度の面から実験を行い、この脱粒性遺伝子が離層形成に及ぼす作用を究明した。

1) 材料および方法

供試品種・系統相互の遺伝的類縁関係と稈長・穂長をTable 4-5に示した。台中在来1号は長稈品種菜園種と半矮性の低脚烏尖の交雑から育成された台湾のインド型半矮性品種であり、シラヌイは九州の半矮性在来品種十石と長稈の全勝26号の交雑から育成された日本型半矮性品種で、ともに半矮性遺伝子 sd-1 を持つことが明らかにされている (Hau *et al.* 1968、菊池ら 1985)。S C 2 は長稈で脱粒難の農林29号に台中在来1号の半矮性を4回の連続戻し交雑によって導入し育成された半矮性準同質遺伝子系統であり、またS C-TN1は農林29号を7回連続戻し交雑することで育成された半矮性準同質遺伝子系統である。S C 4 は長稈で脱粒難の農林29号にシラヌイの半矮性を4回の連続戻し交雑によって導入し育成された半矮性準同質遺伝子系統であり、またS C-JKは農林29号を7回連続戻し交雑することで育成された半矮性準同質遺伝子系統である。S C-AJNTはインド型半矮性品種矮脚南特の半矮性を農林29号の遺伝的背景に4回の連続戻し交雑によって導入した半矮性準同質遺伝子系統であり、S C-AJNT-Hは6回の連続戻し交雑によって育成された半矮性準同質遺伝子系統である。S H 3 は、S C-AJNT-Hの育成過程で選抜された長稈で脱粒易の脱粒性準同質遺伝子系統である。S C-TN1、S C-JK、S C-AJNT-Hは半矮性で脱粒難を示すが、S C 2、S C 4 およびS C-AJNTは脱粒易を示し半矮性遺伝子 sd-1 と連鎖する単一劣性の脱粒性遺伝子を持つことが本章第1節において明らかにされた。

1988年、筑波大学農林技術センター水田にこれら各品種・系統を約40個体ずつ、F₁については約20個体ずつ1株1個体植えとして栽培した。

脱粒性遺伝子に関して準同質遺伝子系統の関係にあるS C 2 とS C-TN1を用い、離層組織の形成を調べた。穂ばらみ期に一次分げつの穂を

採取しカルノア液で固定後、以下の方法で切片を作成し護穎基部の組織を観察した。まず、氷結ミクロトームによって厚さ20 μ mの護穎基部の縦断切片を作成した。次に、切片を次亜塩素酸処理することで組織を漂白するとともに組織内のデンプン顆粒を除去し、その後メチルグリーンで染色し顕鏡した。

成熟期に上記と同様の方法によって全品種・系統の護穎基部の離層組織を観察した。また、農林29号、SC2、SC2/農林29号のF₁、SC4およびSC4/農林29号のF₁については、1品種・系統当り10個の護穎基部の組織を顕鏡し小枝梗と小枝梗内にある維管束の太さならびにSupporting zoneと厚膜組織の厚さを測定した。Supporting zoneの厚さは2つの離層の間の幅とし、厚膜組織の厚さは離層と維管束の間の幅とした (Fig. 4-9)。

脱粒開始時期を明らかにする目的で、SC2とSC-TN1を用いて出穂8日後から5日ごとに一次分げつの穂を抜き取り脱粒性程度を調査した。1回の調査には、1系統当り3穂を用い1穂当り5粒の粳を調査した。脱粒性程度は護穎基部の抗張強度と抗曲強度によって表示することとし、測定には脱粒性測定装置（木屋製作所製）を用いた。本装置を垂直に立てて測定穂を吊り下げ、ピンセットで粳を穂軸と平行にはさみ下方向に引っ張ることによって護穎基部の抗張強度を測定した。護穎基部の抗曲強度は、ピンセットで粳を穂軸に垂直にはさみ下方向に引っ張ることによって測定した。

全品種・系統について、成熟期に各10個体ずつ穂長と稈長を測定した。また、出穂後45日～55日目に脱粒性程度を測定した。1品種・系統当り一次分げつの穂5本を用い、1穂当り穂先端部一次枝梗の粳5粒を調査した。また、インド型ならびに日印交雑の4品種を含む16品種・系統に

については、ピンセットで小枝梗中央部を穂軸に垂直にはさみ下方向に引っ張ることで小枝梗の抗曲強度を測定した。

2) 結果

脱粒易のSC2について離層が形成される時期を調べた結果、出穂10日前の幼穂で離層形成が認められ、すでに脱粒性遺伝子の作用が発現していることが見出された。この時の穂の大きさは、幼穂長17cm、穎花の長さ6.5mm、穎花の幅2.1mmの時期であった。

出穂後の抗張強度の経時的変化をFig. 4-10に示した。SC2とSC-TN1は出穂後28日目まで抗張強度約170gでほぼ同様の傾向を示したが、出穂後33日目にSC2は抗張強度が急激に低下した。一方、脱粒難のSC-TN1の抗張強度は出穂後38日目まで変化しなかったが、出穂後43日目になると抗張強度が強くなり約200gとなった。

抗曲強度の経時的変化をFig. 4-11に示した。SC2とSC-TN1の抗曲強度は、出穂後8日目から28日目にかけてともに減少傾向を示した。この期間抗曲強度が減少傾向を示したのは、護穎基部の組織がまだ木化しておらず柔軟なため基部に対して正確に曲げの力をかけることができなかったためである。出穂後33日目になると、SC2の抗曲強度は抗張強度で見られたのと同様急激に低下した。したがって、SC2は出穂後33日目になると抗張強度と抗曲強度がともに低下し脱粒易となることがわかった。

各品種・系統の護穎基部の抗張強度と抗曲強度および小枝梗の抗曲強度をTable 4-6に示した。SC系統とSH3は、すべて農林29号の遺伝的背景に脱粒性遺伝子もしくは半矮性遺伝子を持つ準同質遺伝子系統である。全品種・系統について、護穎基部の抗張強度と抗曲強度との相関

関係をFig. 4-12に示した。一般に抗張強度に比べると抗曲強度は低い値を示したが、両形質間に $r=0.95$ の1%水準で有意な高い正の相関があることがわかった。供試品種・系統は抗張強度140g、抗曲強度50gを境として脱粒難と脱粒易の2群に分けることができた。脱粒難の群にはSC2/農林29号とSC4/農林29号の雑種 F_1 が含まれたことから、SC2とSC4の脱粒易は劣性形質であることがわかった。しかし、SC2/農林29号の F_1 は脱粒難の他の品種・系統よりも抗張強度ならびに抗曲強度がやや弱く、またSC4/農林29号の F_1 も抗張強度がやや弱い傾向を示した。同一遺伝子座に脱粒性遺伝子を持つSC2とSC4の F_1 は、脱粒易の群に含まれた。また、農林29号と韓国の日印交雑品種密陽23号の F_1 も脱粒し易かった。

成熟期における護穎基部の抗張強度と小枝梗の抗曲強度との相関関係をFig. 4-13に示した。その結果、Fig. 4-12で分類された護穎基部の抗張強度140g以下の品種・系統は、小枝梗の抗曲強度60gを境としてさらに2群に大別された。小枝梗の抗曲強度の弱い品種は、低脚烏尖、台中在来1号と矮脚南特の3つのインド型品種と日印交雑品種密陽23号であった。これに対し、小枝梗の抗曲強度が60g以上の品種・系統には、脱粒難のすべての品種・系統と脱粒易の日本型品種・系統が含まれた。農林29号/密陽23号の F_1 の小枝梗の抗曲強度は97.8gで、小枝梗が弱い密陽23号より強かった。

農林29号、SC2、SC2/農林29号の F_1 および密陽23号の護穎基部の顕微鏡写真をFig. 4-9に示した。脱粒難である農林29号の護穎基部には離層が認められなかったが、脱粒易のSC2には離層が観察された。離層は表皮から維管束に向かって形成されたが、維管束は離層によって横断されることなく小枝梗から穎花に通道していた。SC2/農林29号

のF₁においては、この系統が脱粒難であるにも関わらず離層が観察された。また脱粒易の密陽23号では、離層の形成とともにその離層の崩壊が観察された。

他の品種・系統の離層形成の有無については以下のような結果であった。脱粒難のS C-TN1、S C-JK、S C-AJNTおよびS H 3は離層形成が認められなかったが、脱粒易のS C 3、S C 4ならびにS C-AJNTでは離層が観察された。また脱粒難であったS C 4/農林29号のF₁では、S C 2/農林29号のF₁と同様離層形成が観察された。脱粒易のS C 2/S C 4のF₁についても離層が観察された。脱粒易の品種・系統については、すべてに離層が観察された。インド型品種低脚烏尖、台中在来1号、矮脚南特と日印交雑品種密陽23号では形成された離層が崩壊していた。また農林29号/密陽23号のF₁でも離層の崩壊が認められた。脱粒易の日本型品種十石、シラヌイならびに白千本については、離層を形成していたが離層の崩壊は認められなかった。

脱粒易のS C 2、S C 4ならびに脱粒難であったS C 2/農林29号、S C 4/農林29号のF₁はともに離層を有していた。しかし脱粒性遺伝子に関しホモの系統とヘテロの系統の間で脱粒性程度に差があったことから、脱粒性遺伝子に関する遺伝子型間で小枝梗、維管束、Supporting zone、厚膜組織の形態を比較した。脱粒性遺伝子に関してホモであるS C 2、S C 4とヘテロであるS C 2/農林29号ならびにS C 4/農林29号のF₁の間に有意な差は認められなかった (Table 4-7)。

3) 考察

脱粒易のS C 2と脱粒難のS C-TN1の幼穂の離層組織の有無を調査したところ、S C 2は離層を有するのに対しS C-TN1は離層を形成しない

ことから、半矮性遺伝子と連鎖する脱粒性遺伝子 sh-2 は護穎基部に離層組織を形成させる遺伝子であることが明らかになった。この遺伝子は、幼穂が分化し穎花の形がほぼ完成する時期にはすでに発現し離層を形成していた。しかしながら、SC2は出穂期にすでに離層を有していたにも関わらず、出穂期ならびにその直後においては離層を形成しない脱粒難のSC-TN1との間に脱粒性程度の差は認められなかった。SC2が脱粒し始めたのは、出穂後33日目からであった (Fig. 4-10、Fig. 4-11)。出穂一定期間後に脱粒を開始することは、密陽21号、維新 (陳・井之上 1982) ならびにシラヌイ (伊藤ら 1968) においても観察されており、離層組織の形成が直ちに脱粒に結びつくのではないと考えられる。おそらく、出穂一定期間後に脱粒を開始するのは、組織が老化することにより離層が質的に変化するためではないかと推測された。

菊池ら (1985) は、穂を手で強く握る測定法によってSC2、SC3ならびにSC4の脱粒易が劣性単一の脱粒性遺伝子によって支配されることを報告している。しかし、本実験で脱粒性測定装置を用い護穎基部の脱粒性を測定したところ、SC2/農林29号とSC4/農林29号のF₁の抗張強度が脱粒難の農林29号よりやや弱いことが明らかになった。この結果は、sd-1 と連鎖する脱粒性遺伝子 sh-2 が脱粒性程度に関して完全劣性ではなく不完全劣性であることを示す。

一方、護穎基部の離層形成の有無から見ると、SC2/農林29号とSC4/農林29号のF₁はともに離層を形成したことから、脱粒性遺伝子 sh-2 は離層形成に関して優性であることが明らかになった (Fig. 4-9)。これらのF₁が離層を有するにも関わらず抗張強度で見ると脱粒難であるのは、この脱粒性遺伝子がヘテロ接合の場合でよりもホモ接合の状態で離層形成に強く発現し脱粒性程度を決めるためと推測された。脱粒性程

度に関与する形質としては、離層形成の有無のほかに離層組織内の柔細胞の数と大きさ、離層と維管束鞘との間の厚膜組織の厚さ (Zee *et al.* 1979)、小枝梗の太さおよび Supporting zone と呼ばれる離層間の幅 (陳・井之上 1982) などがある。そこで、脱粒性遺伝子 sh-2 に関して劣性ホモの S C 2 ならびに S C 4 とヘテロの S C 2 / 農林29号ならびに S C 4 / 農林29号の F₁ について、小枝梗と維管束鞘の太さならびに Supporting zone と厚膜組織の厚さを測定した。その結果、脱粒性遺伝子に関して劣性ホモである系統とヘテロである系統間で有意差が認められず (Table 4-7)、これら形質が脱粒性程度に差を生じさせる原因とは考えられなかった。したがって、遺伝子型の異なる系統間で脱粒性程度に差が生じたのは、今回調査を行わなかった離層組織内の柔細胞の数と大きさや、あるいは離層形成に関与するとされる Polygalacturonase (Berger and Reid 1979)、Methylesterase (Moline *et al.* 1972) および Cellurase (Abeles 1969) などの酵素活性の差によるものかも知れない。今後、これらの形質と脱粒性遺伝子の発現との関係についてさらに研究する必要がある。

陳ら (1982) は、日印交雑半矮性品種維新と日本型品種秋晴の雑種を用いて実験を行い、維新の脱粒易は離層を形成する優性遺伝子と離層を崩壊させる優性遺伝子に支配されることを明らかにした。この離層形成に関与する遺伝子は脱粒難に対して部分劣性であった。維新の半矮性は低脚烏尖から由来すると考えられ、この品種も半矮性遺伝子 sd-1 と連鎖する脱粒性遺伝子 sh-2 を有する可能性がある。脱粒性遺伝子 sh-2 は離層形成に関与する優性遺伝子であり、また脱粒性程度に対する作用は部分劣性であることから、陳らの報告した維新の離層形成に関与する遺伝子と作用が類似する。したがって、維新の離層形成に関与する遺伝

子は、半矮性遺伝子と連鎖する脱粒性遺伝子 sh-2 であると推測された。

供試したインド型品種ならびに日印交雑品種の4つは、日本型品種・系統に比べ小枝梗の抗曲強度が弱かった (Fig. 4-13)。これら品種の示す脱粒易の原因には、護穎基部に形成された離層による脱粒性ととも、小枝梗が物理的外力に対して脆いことが考えられた。小枝梗の抗曲強度と護穎基部の抗張強度ならびに抗曲強度との関係を見ると、小枝梗の抗曲強度は護穎基部の脱粒性程度と相関関係が見られず、脱粒性遺伝子 sh-2 は小枝梗の抗曲強度には関係しないと考えられた。したがって、小枝梗の抗曲強度が弱い4品種は、半矮性遺伝子と連鎖する脱粒性遺伝子の他に小枝梗の物理的強度に関係する脱粒性遺伝子を持つと推測された。

半矮性品種 I R 8 と密陽23号については、半矮性と連鎖する優性の脱粒性遺伝子の存在が報告されている (小林 1973、Yokoo and Saito 1986)。しかしこれらの実験では、脱粒性程度は穂を手で強く握ることによって判定されたものであり護穎基部における脱粒と小枝梗の破断による脱粒とは明確に区別されていない。また離層形成の遺伝子作用は離層を崩壊させる遺伝子の影響を受け、脱粒性極易となる場合がある (陳ら 1982)。そのため、品種間雑種を用いた脱粒性の遺伝実験では、半矮性遺伝子と連鎖する脱粒性遺伝子 sh-2 の作用は小枝梗の物理的強度に関係する遺伝子や離層を崩壊させる遺伝子によって過大評価される傾向にある。このことがおそらく I R 8 と密陽23号が優性の脱粒性遺伝子を持つとされた原因であり、したがって両品種も本実験で明らかになった脱粒性遺伝子 sh-2 を持つと推察された。

第3節 要約

本章では、第Ⅲ連鎖群に座乗する半矮性遺伝子 sd-1 が劣性の脱粒性遺伝子と連鎖関係にあることを明らかにした。この脱粒性遺伝子は sh-2 と命名された。半矮性遺伝子 sd-1 と脱粒性遺伝子 sh-2 との間の組換え価は約13%であった。中国のインド型半矮性品種低脚烏尖と矮脚南特やわが国の日本型半矮性品種十石が半矮性遺伝子 sd-1 とともに脱粒性遺伝子 sh-2 を持っていたことから、これらの品種を半矮性遺伝子源として育成された世界各地の半矮性品種は sd-1 とともに脱粒性遺伝子 sh-2 を有する場合が多いものと考えられた。

脱粒性遺伝子 sh-2 の形質発現を見ると、この遺伝子は護穎基部に離層を形成させる作用を持つことが明らかになった。離層は出穂前の穎花生長期にすでに形成されていたが、脱粒し始めるのは出穂後33日目からであった。供試したインド型ならびに韓国の日印交雑品種は、小枝梗の物理的強度が日本型品種と比較して弱かったが、脱粒性遺伝子 sh-2 は小枝梗の物理的強度とは無関係であった。脱粒性測定装置によって脱粒性程度を調査したところ、sh-2 に関して遺伝子型がヘテロの個体は劣性ホモの個体と比較して脱粒し難く、脱粒性遺伝子を持たない優性ホモ個体に比べてやや脱粒し易かった。このことから、sh-2 は不完全劣性であることがわかった。一方、ヘテロ個体の護穎基部には離層が形成されていたことから、sh-2 は離層形成に関しては優性であることがわかった。離層をともに形成する脱粒難のヘテロ個体と脱粒易の劣性ホモ個体との間には離層組織に明瞭な差は認められなかった。2つの遺伝子型間で脱粒性程度に差が生じる原因は離層組織内の柔細胞や、もしくは離層形成に関与する酵素活性などの生理的差に起因するものと考えられた。

Table 4-1. Segregation of plant height and shattering habit in two F₂ populations derived from the crosses among SC 2, SC 4 and Norin 29

Populations	Number of plants					Combination of				
	Tall		Semidwarf		Total	two characters		Tall:Semidwarf		NS:SH
	NS	SH	NS	SH		χ^2		χ^2		χ^2
SC 2/Norin 29 F ₂	281	20	30	93	424	249.8 (9:3:3:1) P<0.01		3.6 (3:1) 0.05<P<0.10		0.6 (3:1) 0.30<P<0.50
SC 4/Norin 29 F ₂	369	47	44	109	569	229.4 (9:3:3:1) P<0.01		1.1 (3:1) 0.20<P<0.30		1.8 (3:1) 0.10<P<0.20

NS : plants without shattering habit. SH : plants with shattering habit.

Table 4-2. Segregation of shattering habit in the F_2 population derived from the cross
between Norin 29 and Dee-Geo-Woo-Gen

Populations	Number of plants			χ^2 (3:1)	χ^2 (9:7)
	NS	SH	Total		
Norin 29/Dee-Geo-Woo-Gen F_2	300	147	447	14.83 $P < 0.01$	21.44 $P < 0.01$

NS : plants without shattering habit. SH : plants with shattering habit.

Table 4-3. Segregation of plant height and shattering habit in two F₂ and two B₁F₁ populations derived from the crosses among SC-AJNT, Norin 29 and SC-TN1

Population	<u>Number of plants</u>					Combination of two characters χ^2	Tall:Semidwarf χ^2	NS:SH χ^2
	<u>Tall</u>		<u>Semidwarf</u>		Total			
	NS	SH	NS	SH				
SC-AJNT/Norin 29 F ₂	306	39	22	85	452	195.69(9:3:3:1) P<0.001	0.42(3:1) 0.75>P>0.50	1.43(3:1) 0.25>P>0.10
SC-AJNT/Norin 29//SC-AJNT B ₁ F ₁	53	1	2	40	96	87.92(1:1:1:1) P<0.001	1.50(1:1) 0.25>P>0.10	2.04(1:1) 0.25>P>0.10
SC-AJNT/SC-TN1 F ₂	0	0	336	114	450	—————	—————	0.03(3:1) 0.90>P>0.75
SC-AJNT/SC-TN1//SC-AJNT B ₁ F ₁	0	0	41	43	84	—————	—————	0.05(1:1) 0.90>P>0.75

NS : plants without shattering habit. SH : plants with shattering habit.

Table 4-4. Segregation of plant height and shattering habit in two F₂ and one B₁F₁ populations derived from the crosses among Sirosenbon, Norin 29 and SC-TN1

Population	<u>Number of plants</u>				Total	Combination of two characters χ^2	Tall:Semidwarf χ^2	NS:SH χ^2
	<u>Tall</u>		<u>Semidwarf</u>					
	NS	SH	NS	SH				
Norin 29/Shirosenbon F ₂	526	136	0	0	662	—————	—————	6.85(3:1) P<0.01
SC-TN1/Shirosenbon F ₂	257	130	134	4	525	53.26 (9:3:3:1) P<0.01	0.46 (3:1) 0.50<P<0.75	0.08(3:1) 0.75<P<0.90
SC-TN1/Shirosenbon //SC-TN1 B ₁ F ₁	51	0	57	0	108	—————	0.33 (3:1) 0.50<P<0.75	—————

NS : plants without shattering habit. SH : plants with shattering habit.

Table 4-5. Culm length and panicle length of the varieties and lines

Varieties and lines	Source of semidwarfing and/or shattering genes	Culm length	Panicle length
		cm	cm
1 Dee-Geo-Woo-Gen	Indica native variety	62.0±1.0 ¹⁾	19.8±0.6 ¹⁾
2 Taichung (Native) 1	Dee-Geo-Woo-Gen (Donor parent)	54.5±1.2	21.1±0.4
3 Jikkoku	Japanica Native variety	64.3±1.0	20.8±0.4
4 Shiranui	Jikkoku (Donor parent)	59.5±1.7	20.4±0.2
5 Ai-Jio-Nan-Te	Indica variety (Donor parent)	57.2±0.8	22.7±0.3
6 Milyang 23(M23)	Japonica-indica hybrid	62.0±1.3	23.3±0.4
7 Shirosenbon	Japonica native variety	68.0±0.5	17.2±0.5
8 N29/M23 F ₁		92.5±1.5	28.7±0.6
9 Norin 29(N29)	Japonica variety (Recurrent parent)	78.2±0.8	21.2±0.4
10 SC 2 ²⁾	Taichung (Native) 1	49.8±1.0	17.3±0.3
11 SC-TN1 ²⁾	Taichung (Native) 1	52.5±0.5	18.4±0.2
12 SC 4 ³⁾	Shiranui	53.7±0.4	18.8±0.4
13 SC-JK ³⁾	Shiranui	57.7±0.9	19.1±0.2
14 SC-AJNT ⁴⁾	Ai-Jio-Nan-Te	52.2±1.0	18.3±0.4
15 SC-AJNT-H ⁴⁾	Ai-Jio-Nan-Te	52.2±1.6	18.9±0.4
16 SH 3 ⁵⁾	Ai-Jio-Nan-Te	71.8±0.6	21.6±0.6
17 SC2/N29 F ₁		59.0±0.6	19.7±0.4
18 SC4/N29 F ₁		64.4±1.2	19.8±0.3
19 SC2/SC4 F ₁		49.5±0.8	18.9±0.3

1) Mean±SE.

2) SC 2 with the shattering habit and SC-TN1 without the shattering habit, which derived from TN1, are the semidwarf near-isogenic lines of N29.

3) SC 4 with the shattering habit and SC-JK without the shattering habit, which derived from Shiranui, are the semidwarf near-isogenic lines of N29.

4) SC-AJNT with the shattering habit and SC-AJNT without the shattering habit, which derived from Ai-Jio-Nan-Te, are the semidwarf near-isogenic lines of N29.

5) SH 3 with the shattering habit, which derived from Ai-Jio-Nan-Te, are the shattering near-isogenic lines of N29.

Table 4-6. Degree of the grain shattering habit of the rice varieties and lines

Varieties and lines	Base of rudimentary glumes		Middle of pedicel
	Breaking tensile strength	Breaking bending strength	Breaking bending strength
	g	g	g
Dee-Geo-Woo-Gen	103.8 ± 5.3 ¹⁾	14.4 ± 4.1 ¹⁾	52.2 ± 7.4 ¹⁾
Taichung (Native) 1	103.4 ± 8.1	8.2 ± 2.0	50.4 ± 6.4
Jikkoku	119.8 ± 8.3	24.8 ± 3.3	166.8 ± 3.9
Shiranui	120.8 ± 9.6	52.4 ± 3.0	—
Ai-Jio-Nan-Te	67.0 ± 9.2	3.8 ± 1.3	32.8 ± 5.8
Milyang 23(M23)	75.6 ± 8.4	1.6 ± 1.1	39.0 ± 6.2
Shirosebon	114.4 ± 8.4	22.0 ± 12.6	137.6 ± 3.8
N29/M23 F ₁	103.2 ± 8.6	24.6 ± 4.0	97.8 ± 4.5
Norin 29	197.0 ± 6.4	106.0 ± 10.1	111.2 ± 5.9
SC 2	113.2 ± 6.7	31.0 ± 5.6	118.4 ± 8.7
SC-TN1	209.8 ± 10.4	99.6 ± 9.6	130.4 ± 7.5
SC 4	109.0 ± 5.3	14.8 ± 4.0	110.2 ± 10.5
SC-JK	185.9 ± 4.6	74.0 ± 6.1	103.0 ± 8.7
SC-AJNT	86.8 ± 3.6	10.0 ± 2.3	96.6 ± 5.1
SC-AJNT-H	180.8 ± 7.5	97.6 ± 6.2	—
SH 3	100.0 ± 3.2	37.2 ± 4.9	—
SC2/Norin 29 F ₁	166.2 ± 25.3	63.8 ± 4.1	108.8 ± 7.6
SC4/Norin 29 F ₁	170.4 ± 21.3	75.6 ± 6.2	115.8 ± 10.6
SC2/SC4 F ₁	91.2 ± 4.5	12.6 ± 2.2	121.4 ± 6.8

1) Mean ± SE.

Table 4-7. Morphological features of the abscission region of the pedicels of Norin 29, SC 2, SC 4, SC 2/Norin 29 F₁ and SC 4/Norin 29 F₁

Varieties and lines	Width of		Thickness of	
	pedicel	vascular tissues	supporting zone	sclerenchy- matous tissue
	μm	μm	μm	μm
Norin 29(N29)	360.9a ^{1>}	84.7a ^{1>}	_____ 2>	_____ 2>
SC 2	398.3d	94.6bcd	116.6a ^{1>}	25.2a ^{1>}
SC 2/N29 F ₁	387.1bc	97.7cd	174.7b	48.2b
SC 4	391.0cd	89.8ab	193.9bc	54.5bc
SC 4/N29 F ₁	382.7bc	98.2d	210.2c	63.4c

1) Mean within columns followed by the different letters are significant difference at 5% level by Duncan's multipul range test.

2) Norin 29 without shattering habit did not form the abscission layer.

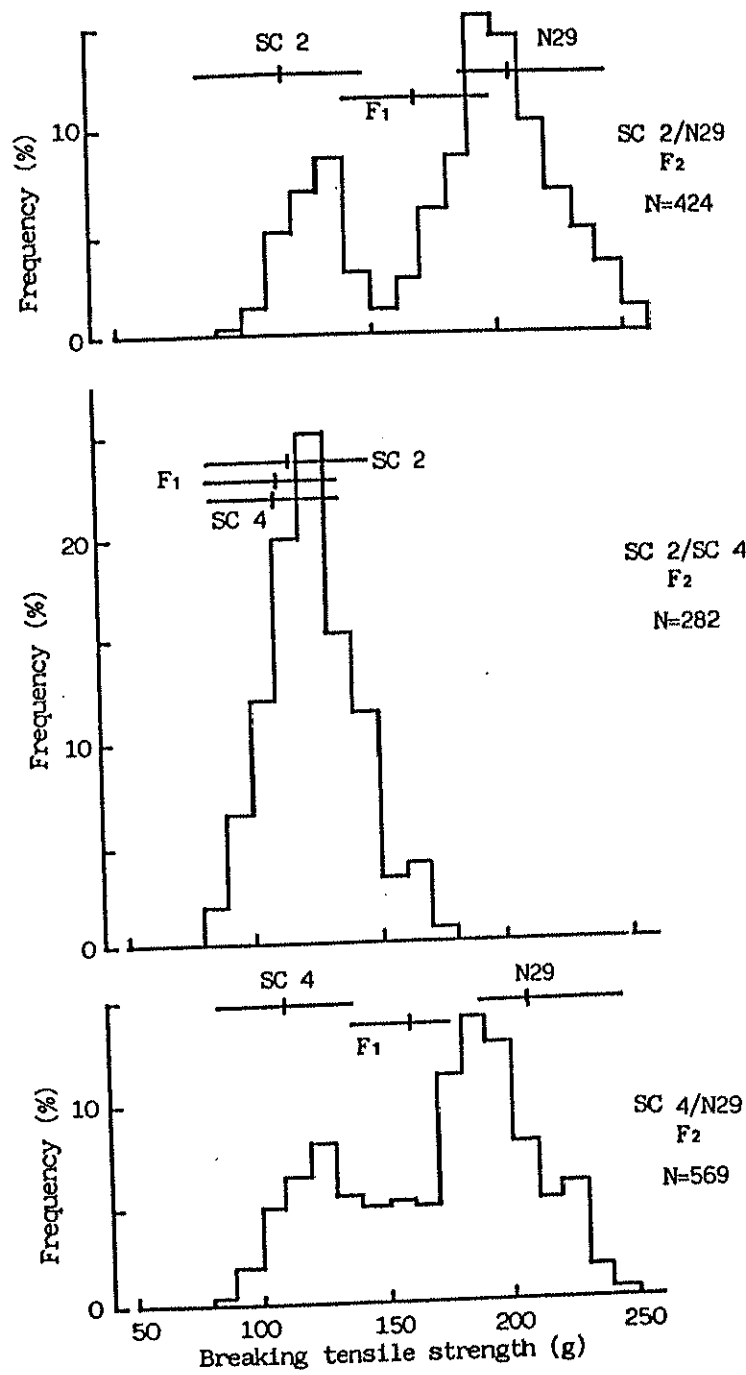


Fig. 4-1 Frequency distribution of grain shattering in the F₂ populations among SC 2, SC 4 and Norin 29(N29).

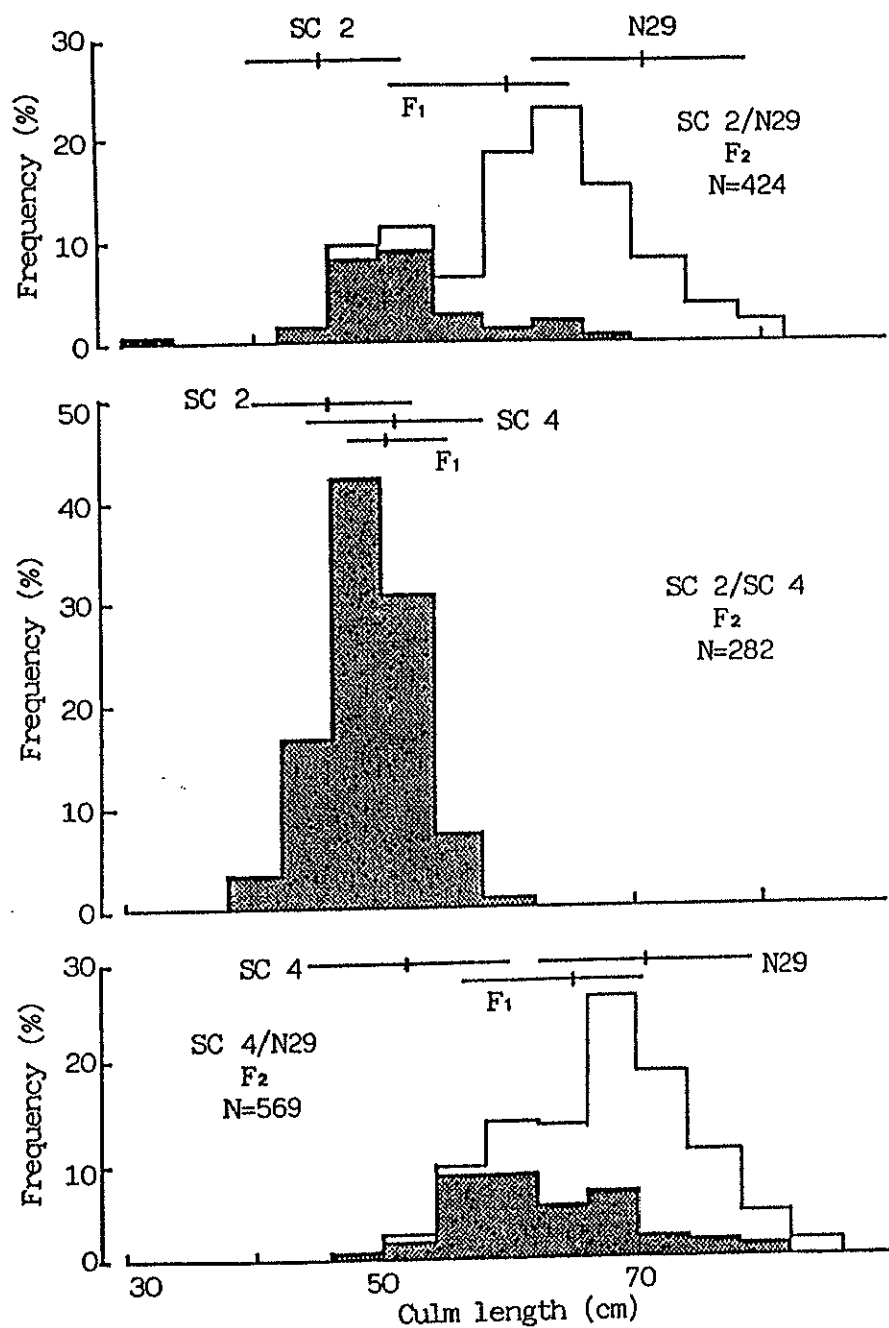


Fig. 4-2 Frequency distribution of culm length and relationship between grain shattering habit and culm length in the F₂ populations among SC 2, SC 4 and Norin 29(N29). Black histograms indicate frequency of plants with shattering habit.

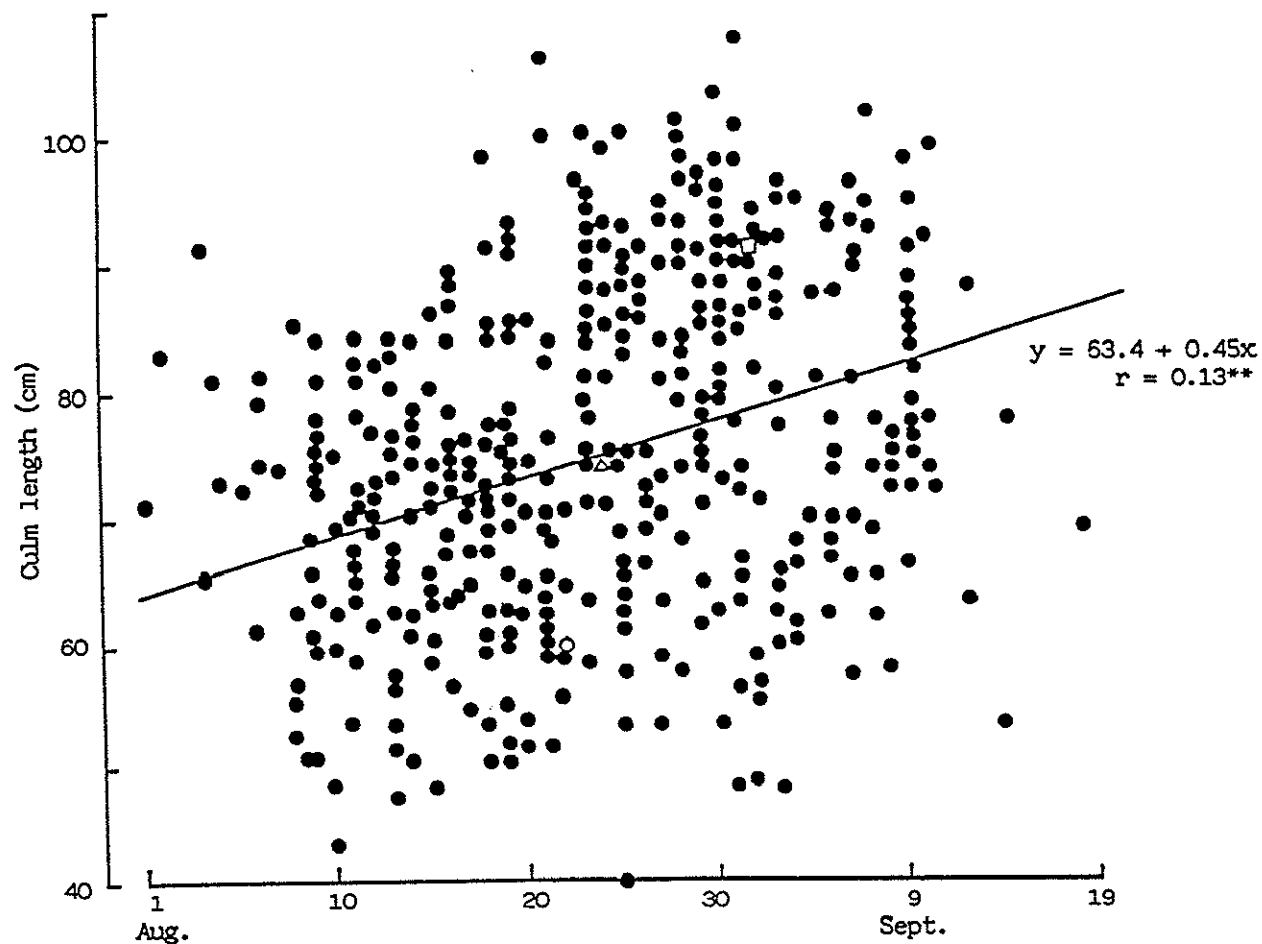


Fig. 4-3 Relationship between heading date and culm length in the F₂ population derived from a cross of Norin 29/Dee-Geo-Woo-Gen.
 Δ : Norin 29. \circ : Dee-Geo-Woo-Gen.
 \square : Norin 29/Dee-Geo-Woo-Gen F₁.

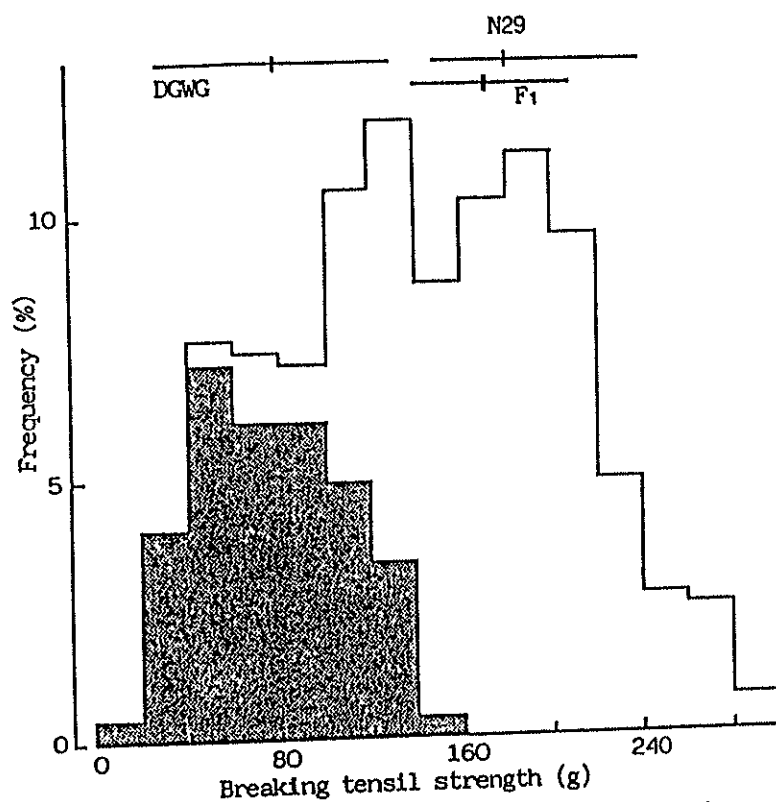


Fig. 4-4 Frequency distribution of degree of grain shattering in the F₂ population derived from a cross of Norin 29(N29)/Dee-Geo-Woo-Gen(DGWG). Black histogram indicates frequency of plants with shattering habit.

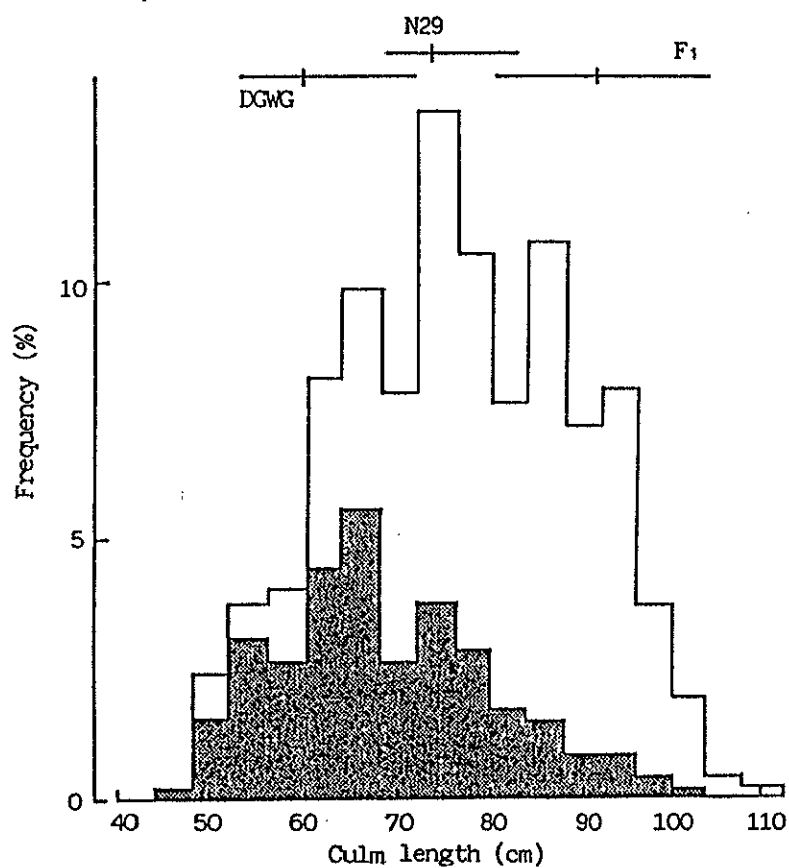


Fig. 4-5 Frequency distribution of culm length and relationship between grain shattering and culm length in the F_2 population derived from a cross of Norin 29(N29)/Dee-Geo-Woo-Gen(DGWG). Black histogram indicates frequency of plants with shattering habit.

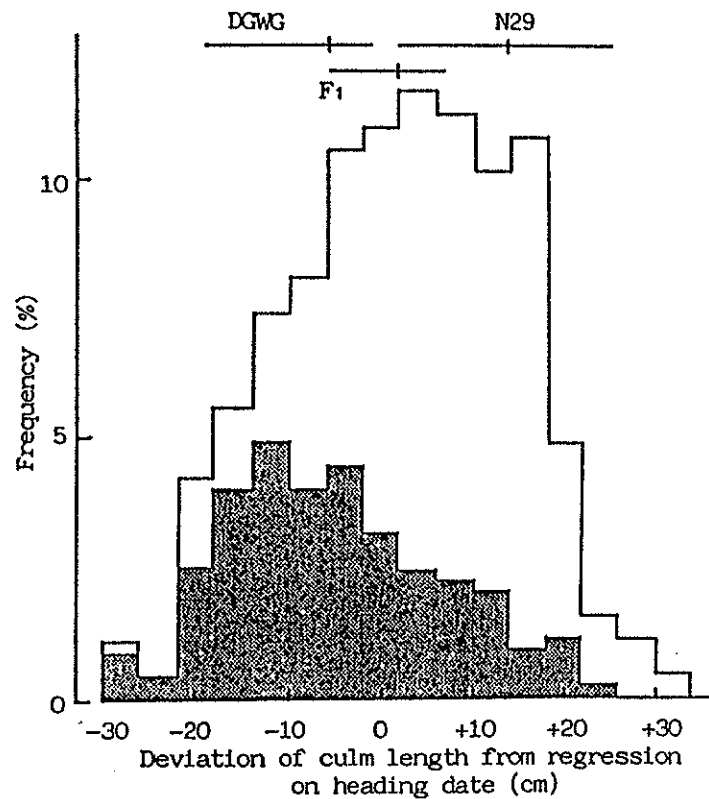


Fig. 4-6 Frequency distribution of the deviation from regression of culm length on heading date in F₂ population derived from a cross of Norin 29(N29)/Dee-Geo-Woo-Gen(DGWG).
Refer to the regression line in Fig.4-3.

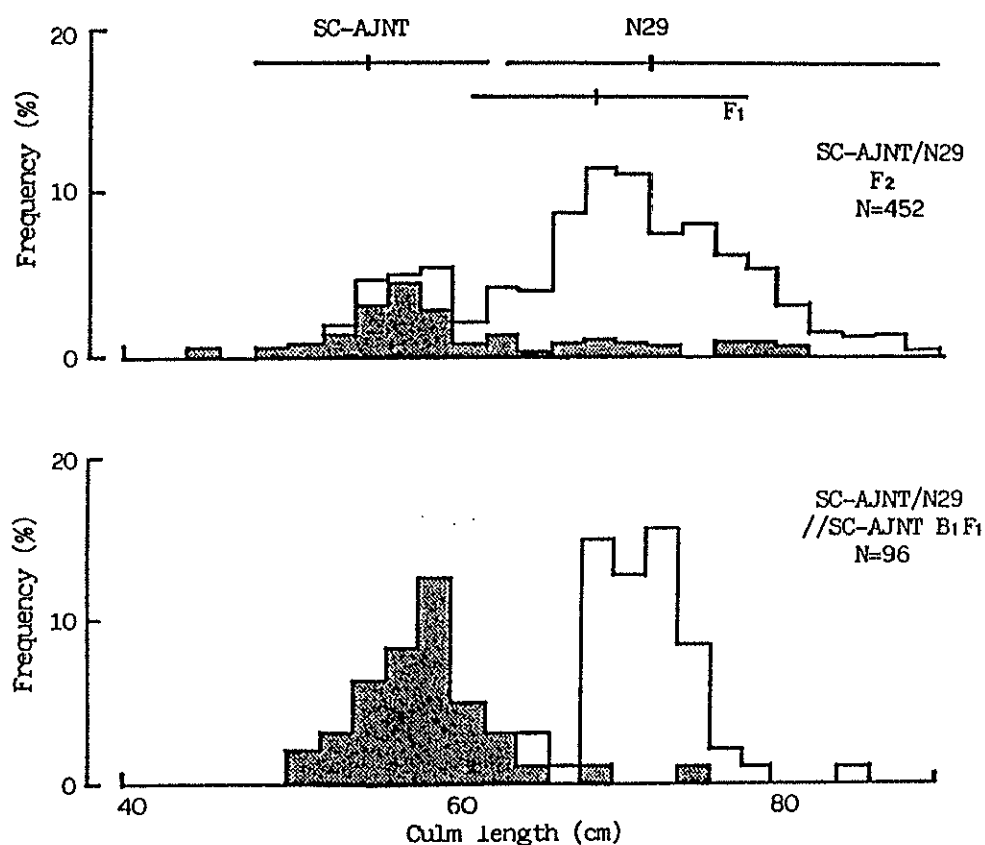


Fig. 4-7 Frequency distribution of culm length and relationship between grain shattering habit and culm length in the F₂ and B₁F₁ populations between SC-AJNT and Norin 29(N29). Black histograms indicate frequency of plants with shattering habit.

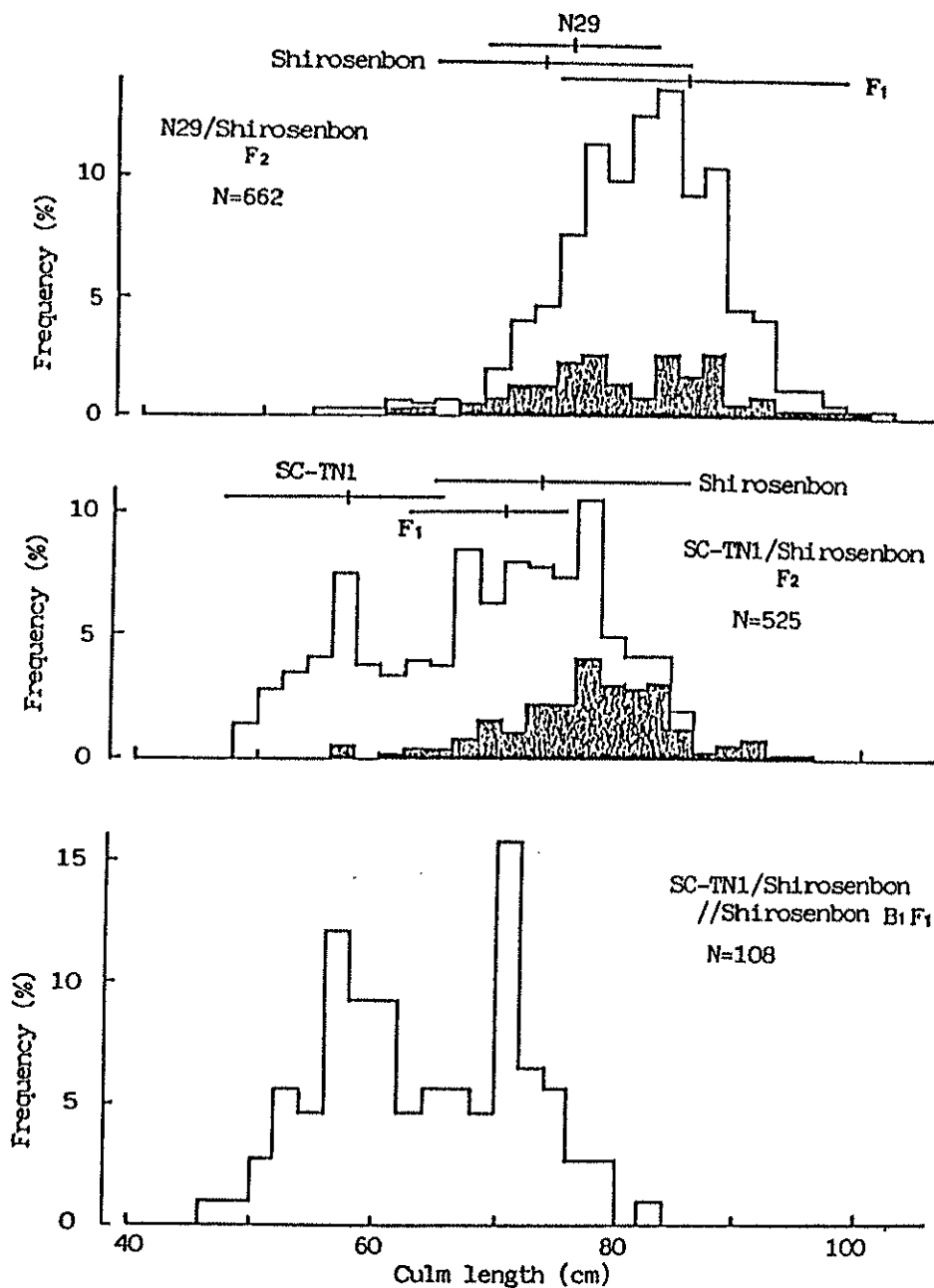


Fig. 4-8 Frequency distribution of culm length and grain shattering habit and culm length in the F₂ and B₁F₁ populations derived from crosses among Shirosenbon, Norin 29(N29) and SC-TN1.

Black histograms indicate frequency of plants with shattering habit.

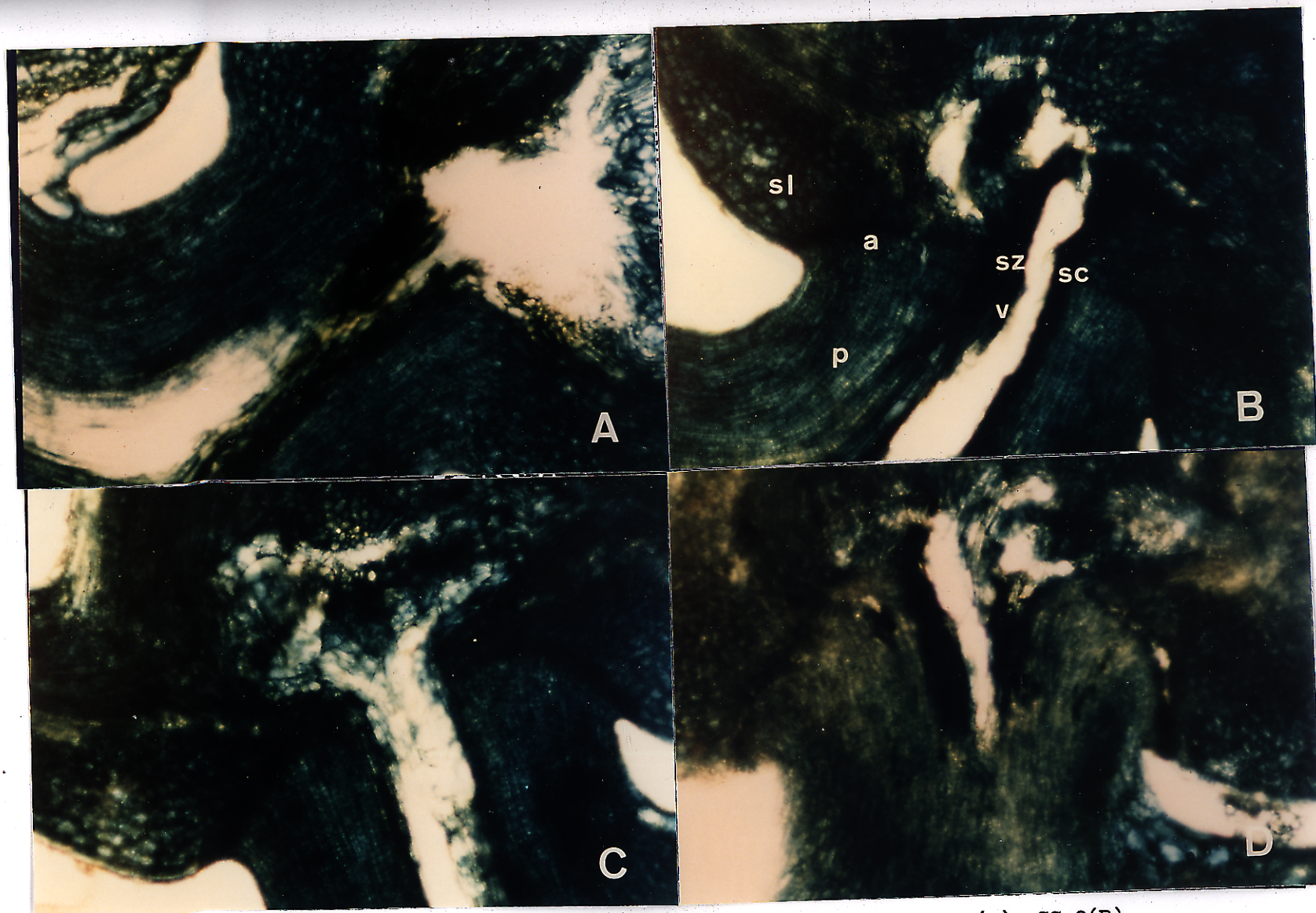


Fig. 4-9 Longitudinal sections of the sterile lemmas bases of Norin 29(A), SC 2(B), F₁ between Norin 29 and SC 2(C) and Milyang 23(D).
 a : abscission layer. p : protrusion at the top of pedicel.
 r : rudimentary glume. sc : sclerenchymatous cell layer.
 sl : sterile lemmas. sz : supporting zone. v : vascular tissue.

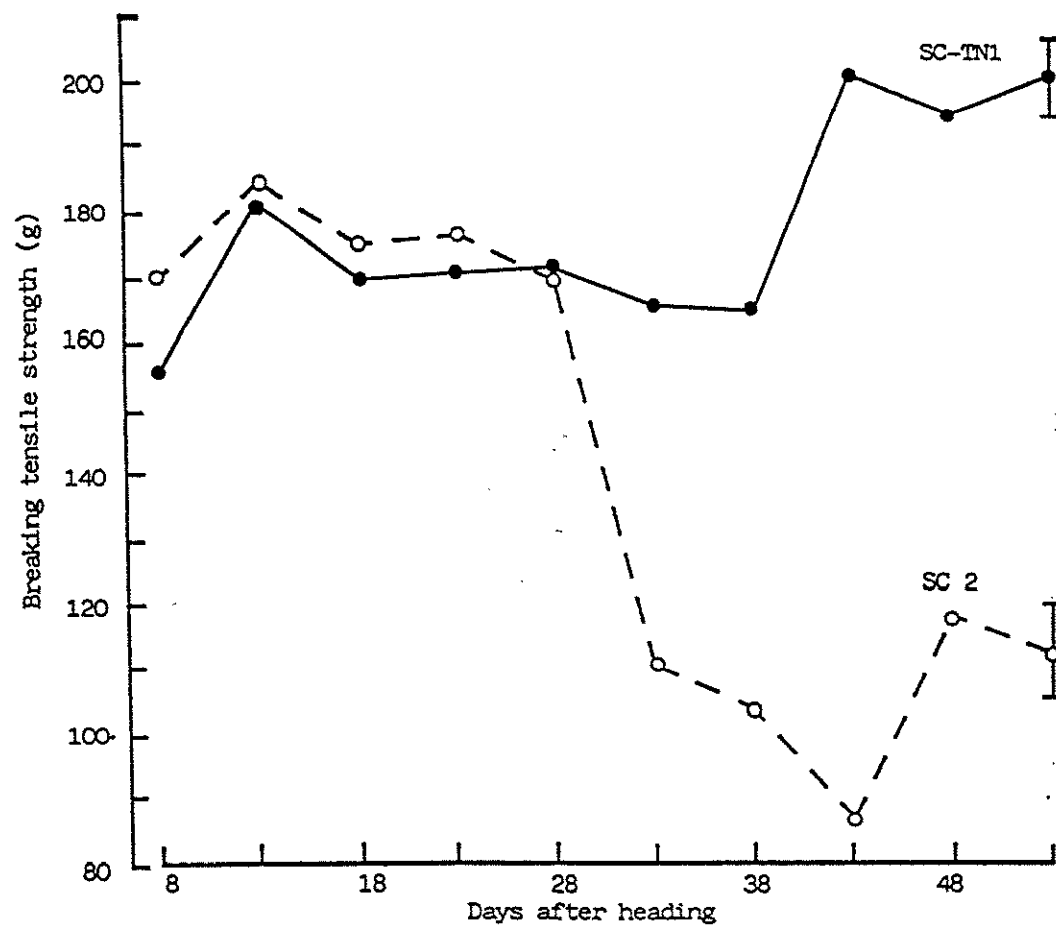


Fig. 4-10 Changes in the breaking tensile strength of the sterile lemmas base after heading.

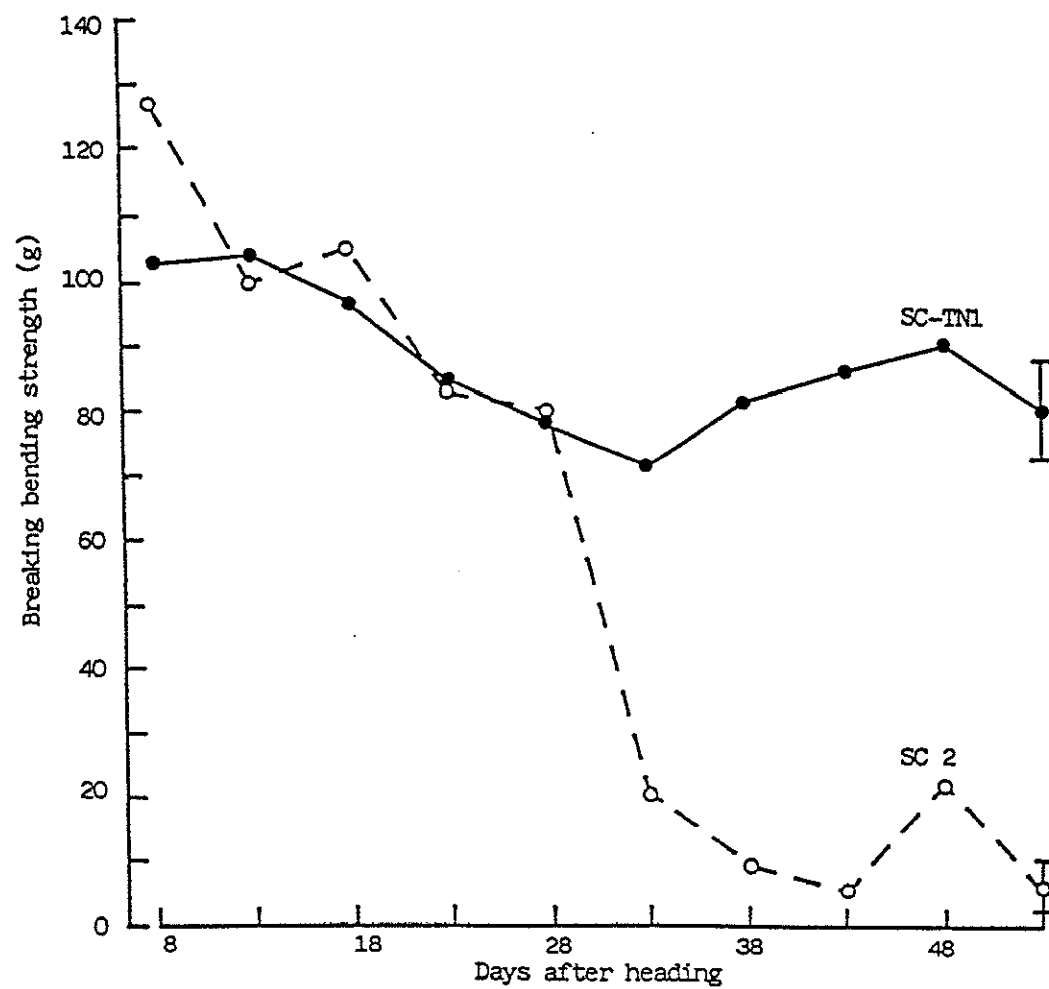


Fig. 4-11 Changes in the breaking bending strength of the sterile lemmas base after heading.

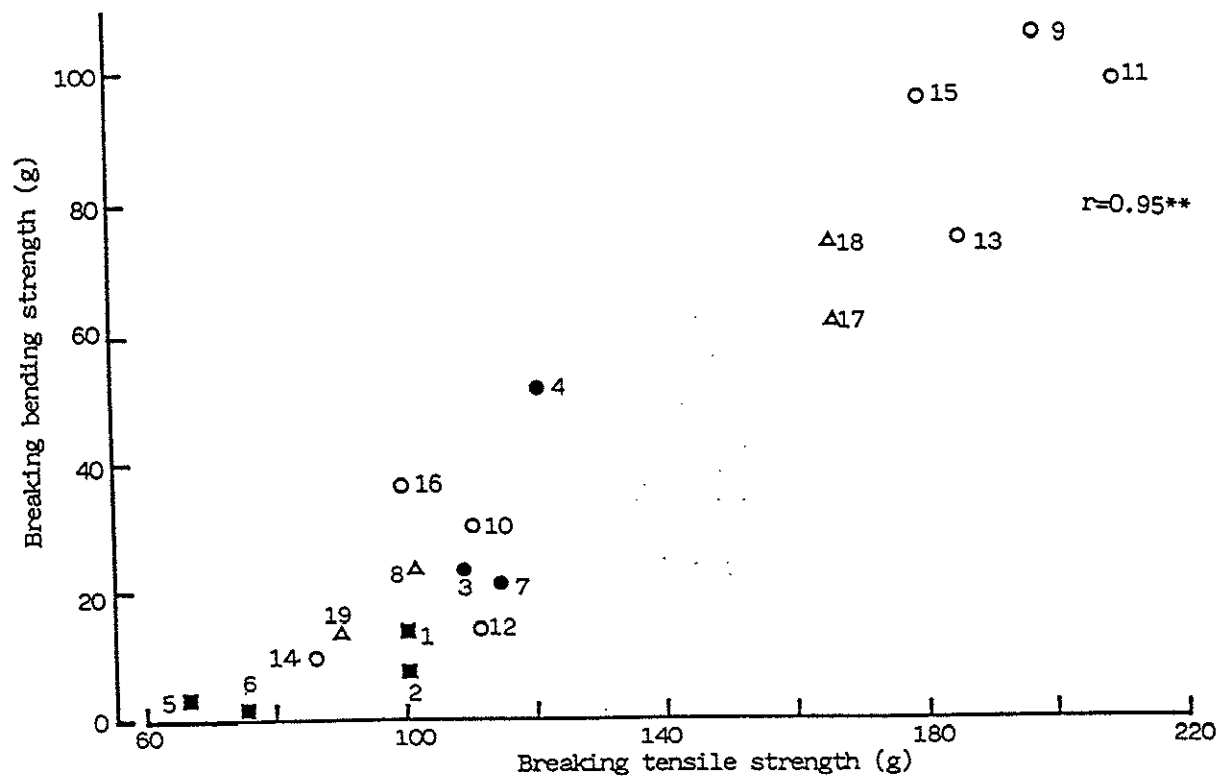


Fig. 4-12 Association between breaking tensile strength and breaking bending strength of sterile lemmas base.

■ : Indica and Indica-Japonica hybrid varieties. ● : Japonica varieties.
 ○ : Semidwarf and/or shattering near-isogenic lines of Norin 29.
 Δ : F₁ hybrids.

Line no. are the same as those in Table 4-5.

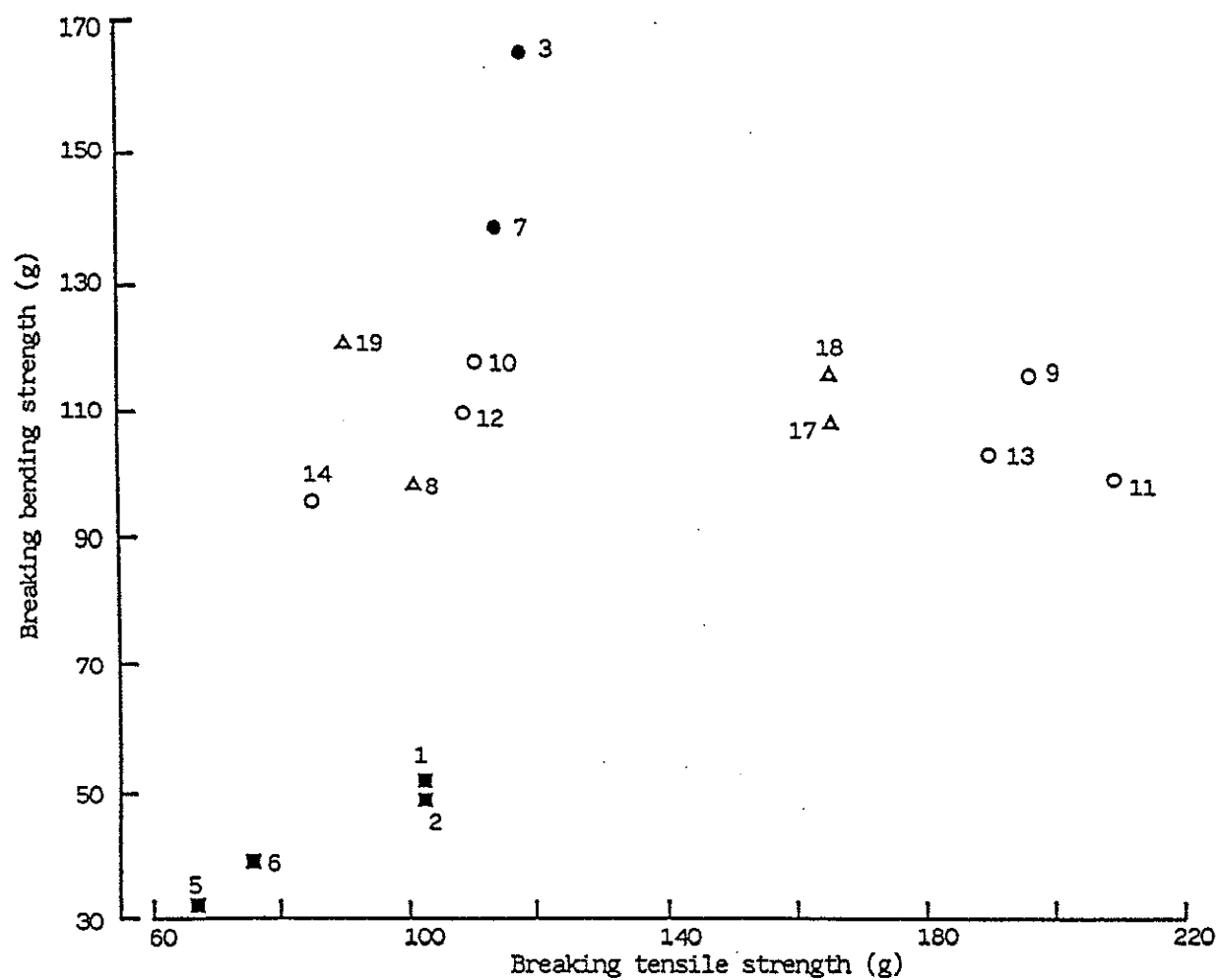


Fig. 4-13 Association between breaking tensile strength of sterile lemmas base and breaking bending strength of pedicel.
 ■ : Indica and Indica-Japonica hybrid varieties. ● : Japonica varieties.
 ○ : Semidwarf and/or shattering near-isogenic lines of Norin 29.
 △ : F₁ hybrids.
 Line no. are the same as those in Table 4-5.