

第5章 放射線による半矮性遺伝子の人為的誘発

中国の半矮性在来品種低脚烏尖や半矮性品種矮脚南特などは、多くのインド型半矮性品種の半矮性遺伝子源となった (Hargrove *et al.* 1980、Shen 1980)。また、わが国においては九州の半矮性在来品種十石の半矮性遺伝子を利用して、九州や四国などの西南暖地で栽培される半矮性品種が多数育成されている (岡田 1979)。そしてこれらの品種は、すべて半矮性遺伝子 sd-1 を有している。一方、人為突然変異によって誘発された多くの半矮性品種・系統、すなわちわが国のレイメイやアメリカ合衆国の Calrose 76 のように実用となった半矮性品種や、第1章第4節で明らかにした X 4 6 などの突然変異由来の半矮性系統も、sd-1 と同じ遺伝子座に半矮性遺伝子を持つことが明らかにされた (Rutger 1983、Chang *et al.* 1984)。したがって、由来を異にする多くの半矮性品種・系統が存在するにも関わらず、そのほとんどが sd-1 遺伝子座に半矮性遺伝子を持っている。

半矮性遺伝子が特定の遺伝子座に限られるということは、半矮性品種の遺伝的多様性を狭め、ひいては半矮性品種の遺伝的脆弱性をもたらすことが懸念される。実際、第4章第1節で指摘したように、低脚烏尖、矮脚南特あるいは十石などの脱粒易の品種を育種母本として育成された半矮性品種の多くは脱粒易を示すが、これは sd-1 と連鎖する脱粒性遺伝子によるものである。インド型品種の多くは脱粒易を示すため、脱粒難のインド型半矮性品種を効率的に育成するためには、sd-1 と脱粒性遺伝子との連鎖関係が問題となる。このため脱粒性遺伝子と連鎖しない半矮性遺伝子があれば、目的の品種を効率的に育成するのに有利である。

実用品種に広く利用されたという実績はないが、sd-1 と非対立でか

つ穂や粉などの収量関連形質への多面発現作用が小さい幾つかの半矮性遺伝子が人為突然変異によって誘発されている (Reddy and Padma 1976、Chang *et al.* 1984、Awan *et al.* 1985、Hu 1987)。しかしながら、半矮性育種に有望と思われる多数の半矮性遺伝子が sd-1 とは異なる遺伝子座に誘発される可能性があるにも関わらず、実際の半矮性突然変異育種では sd-1 遺伝子座に半矮性遺伝子を持つ系統が選抜されてきた。これは、sd-1 遺伝子座における半矮性遺伝子の誘発頻度が他の遺伝子座に比べて高いためではないかと考えられるが、この点に関しては調べられていない。また、突然変異処理を行った分離世代の集団中から sd-1 とは異なる遺伝子座に半矮性遺伝子を持つ個体を効率的に選抜することができれば、半矮性遺伝子の多様性を一挙に拡大することが可能である。

そこで本章では、農林29号に放射線照射を行って突然変異を誘発し、多数の半矮性突然変異系統を得た。これら突然変異系統に sd-1 の検定系統を交雑し、誘発された半矮性遺伝子と sd-1 との対立性の検定を行い、sd-1 の人為突然変異率を明らかにした。sd-1 の検定系統には、農林29号の遺伝的背景に台中在来1号から7回の連続戻し交雑で半矮性遺伝子 sd-1 を導入した半矮性準同質遺伝子系統 S C-TN1を用いた。さらに、sd-1 を持つ半矮性系統の草丈がジベレリン処理によって著しく伸長することを利用して、sd-1 の有無に関する半矮性突然変異系統の選抜の可能性を検討した。

第1節 農林29号に由来する半矮性突然変異系統の作出

育種において遺伝的変異を拡大する方法としては、i) 交雑による既存遺伝子の組換えによる新しい遺伝子型の作出、ii) 倍数化を含む種々の程度の染色体レベルでの改変、およびiii) 突然変異による新しい遺伝子の誘発などがある。このなかで、突然変異の利用は、分子遺伝学的手法を用いた遺伝子の組換え技術が実用化していない現段階では、単一形質の改良を目的とする育種に有効である。

イネにおける最初の突然変異品種は、1966年にわが国で育成された半矮性品種レイメイである（蓬原ら 1967）。レイメイは、長稈品種フジミノリの乾燥種子に ^{60}Co の γ 線を20kR照射して誘発された。また、アメリカ合衆国のカリフォルニア州で育成された半矮性品種Calrose 76も、長稈のCalroseの乾燥種子に ^{60}Co の γ 線を25kR照射して誘発された突然変異品種である（Rutger *et al.* 1976）。突然変異を用いた半矮性育種はこの他にも多数行われており（Reddy *et al.* 1975、佐本・金井 1975、Okuno and Kawai 1977、Rutger 1983、Hu 1987）、長稈から短稈への突然変異育種は比較的成し易いことが知られている。

放射線突然変異は、病虫害を含む種々のストレスに対する耐性や品質に優れた長稈品種の遺伝的背景を変えることなく半矮性・多収品種に改良する有力な育種法である。しかしながら、これまで報告された半矮性突然変異に関する論文のほとんどは、半矮性品種・系統の形質や遺伝特性に関するもので、蓬原ら（1967）がレイメイの育成経過について、また佐本・金井（1975）が北陸100号の育成経過について記述した以外には半矮性品種・系統の選抜や育成経過を詳しく述べた論文は少ない。突然変異によって誘発された半矮性個体の形質の多様性や選抜系統の育成

経過を記すことは、半矮性個体の選抜方法を検討するうえで必要である。

本節では、放射線照射によって誘発された半矮性突然変異系統の選抜・育成の経過について述べるとともに、半矮性系統の稈長、穂長ならびに穂数の変異について検討した。

1) 材料および方法

1984年5月15日、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日本水稲品種農林29号を播種した。6月21日、茨城県大宮町にある放射線育種場の1/2000aのワグネルポットに、1ポット5個体ずつ計21ポットに苗を移植した。γ線照射圃場において⁶⁰Co線源から13m、14mおよび15mの位置にそれぞれ7ポットずつ配置し、7月9日から生体照射を開始した。収穫は10月18日に行った。照射線量は、13m、14mおよび15m区でそれぞれ25.6kR、21.8kR、18.8kRであった。放射線感受性の指標として結実率を調査した。

1985年、各照射区から穂別系統ごとに採取した種子を育苗箱に播種し、M₁穂別系統ごとにM₂世代におけるアルビノ出現頻度を調査した。これとは別に、M₁系統の各穂から5粒ずつ種子を取り、3線量の処理区ごとに混合種子を作り6月20日に育苗箱に播種した。7月23日から9時間の短日処理を行い、出穂促進を行った。この時、雄性不稔個体が他の半矮性品種・系統の花粉によって他殖しないよう、半径50m内に半矮性品種・系統がないようにした。成熟後、個体ごとに採種した。

1986年、25.6kR区については各M₂個体に由来する系統として1系統当たり5個体～10個体ずつ系統栽培した。また21.8kR区と18.8kR区では、1個体1粒ずつ採種しそれぞれ混合集団を作り栽培した。4月23日に育苗箱に播種し、6月3日に系統ごとに水田に移植した。栽植密度は、畦間

24cm、株間20cmとし1株1個体植えとした。個体ごとに出穂日および稈長を調べ、原品種農林29号と出穂が同じで稈長が短い個体を圃場選抜し、さらに稈長が40cm~60cm、穂長が15cm以上の個体を室内選抜した。この時、結実率については選抜を行わなかったため、結実率の低い個体も含まれた。

1987年、選抜されたM₄世代の突然変異系統を系統栽培した。比較として、農林29号と農林29号の遺伝的背景に半矮性遺伝子 sd-1 を導入した半矮性準同質遺伝子系統 S C-TN1を栽培した。4月18日に育苗箱に播種し、5月27日1系統23個体を畦間24cm、株間20cmとして1株1個体植えで水田に移植した。10畦ごとに農林29号とS C-TN1をはさんだ。成熟期に1系統当たり約10個体を地際から刈り取り、稈長、穂長および穂数を調査した。さらに、穂先端部の一次枝梗に着生した籾5粒の籾長、籾幅および籾重を測定した。

2) 結果

γ線生体照射当代 (M₁) の農林29号について、個体当りの平均穂数、1穂穎花数および結実率を調べた結果をTable 5-1に示した。平均穂数は約13本で、25.6kR区、21.8kR区ならびに18.8kR区の間には差は認められなかった。しかし、γ線照射量が増加するに従って1穂穎花数が減少するとともに結実率が低下し、結実種子数が少なくなる傾向があった。

M₂世代における穂別系統内のアルビノ出現率をTable 5-2に示した。アルビノが出現した系統数は、25.6kR区で21系統、21.8kR区で24系統、18.8kR区で24系統であり各照射区とも全系統数に占める割合は約5%であった。しかし、各照射区ごとに系統内アルビノ出現率の平均は、18.8kR区で4.7%、21.8kR区で5.5%、25.6kR区で7.4%となり、照射線量が増え

ると系統内のアルビノ出現率が高くなる傾向が見られた。また、系統内アルビノ出現率が10%を越える系統は25.6kR区で4系統、21.8kR区で2系統あり、照射線量が増えると穂内にキメラが生じ易くなることがわかった。

M₃世代において、農林29号より種々の程度で短稈と見られた個体を圃場選抜した (Table 5-3)。農林29号より出穂が1週間以上早い個体が集団全体で約20個体出現したが、これら個体は短稈であっても短稈個体数の中には含めなかった。穂別系統として養成された25.6kR区では、1379系統の中146系統が短稈個体であった。また混合集団として植物体を養成した21.8kR区と18.8kR区では、1278個体と1219個体の中に短稈個体がそれぞれ50個体と31個体ずつ出現した。21.8kRと18.8kRのγ線照射によって出現した短稈個体の稈長と穂長の変異をFig. 5-1に示した。25.6kRの照射に由来する短稈個体の稈長と穂長の変異は省略したが、その変異の傾向は Fig. 5-1と同じであった。稈長が40cm以下の個体のほとんどは穂長が15cm以下で短穂であった。また、穂数が5本以下の生育の劣った個体が多数見られた。各照射区の短稈個体の出現率は、25.6kR区で10.6%、21.8kR区で3.9%、18.8kR区で2.5%となり、照射線量の高かった材料に由来する集団ほど短稈個体の出現率が高い傾向が認められた。25.6kR区では、短稈個体を分離した系統内から短稈個体を1個体、また他の2つの区では出現した全短稈個体を地際から刈り取り、室内調査を行った。室内選抜によって稈長が40cm~60cm、穂長が15cm以上の個体を選抜した。またこの時、穂数が3本以下で生育の極めて不良な個体は選抜対象から外した。その結果、25.6kR区で39個体、21.8kR区で23個体、18.8kR区で15個体の計77個体が選抜された。

M₃世代で選抜された77個体に由来する突然変異系統を農林29号、S C

-TN1とともに水田に養成したところ、8月27日から9月2日までの間に
出穂が揃い、系統間差は多少あったものの極めて小さかった。M₄世代の
突然変異系統の稈長と穂長をFig. 5-2に示した。農林29号の平均稈長は
72.3cmであったが、S C-TN1は農林29号より約20cm短い52.7cmであった。
突然変異系統では、M₃世代で半矮性と思われる系統を選抜したにも関わ
らず、稈長が37cmしかない矮性系統や農林29号なみの稈長を示す系統が
出現した。しかしながら、突然変異系統の大部分はM₃世代と同様M₄世代
においても40cm~60cmの稈長を示し、これらの系統が遺伝的に半矮性で
あることを裏付けた。

穂長については、農林29号が平均20.4cmであったのに対しS C-TN1で
は18.6cmで約2cm短かった。また、稈長が65cm以上の突然変異系統では
穂長も長く、農林29号と同程度であった。一方半矮性を示した突然変異
系統では、穂長は15cm~22cmの間で幅広い変異を示した。稈長が40cm以
下の矮性系統の穂長は約15cmと農林29号に比べてかなり短かった。

農林29号とS C-TN1の穂数は8本~15本の間で変異したが、品種・系
統間差は認められなかった(Fig. 5-3)。農林29号と同程度の稈長を示
した突然変異系統は、農林29号とほぼ同じ穂数であった。しかし、稈長
が60cm以下の系統では穂数が7本以下の系統も多数出現した。半矮性突
然変異系統の中で穂長が17cm以上の系統は39系統あったが、その内8本
以上の穂を持つのは18系統あった。

農林29号やS C-TN1の籾長は約7.3mmで、籾幅や籾重についても両者
の間に大きな差は認められなかった。突然変異系統の籾の大きさを見る
と、籾長が約6.5mmと農林29号やS C-TN1より明らかに短かいものが15
系統あった。このうち4系統は籾長が6mm未満の小粒であった。S C-
TN1と同様の稈長、穂長および穂数を示した18系統について籾の大きさ

を比較すると、ほとんどの系統が農林29号やS C-TN1と同様の大きさであった。しかし、S C-TN1よりも約1mmほど初長の短いものも1系統あった。

3) 考察

γ 線を生体照射した当代 (M_1) の植物体では、栄養生長期と生殖生長期にそれぞれ突然変異が誘発されるため体細胞と配偶子に突然変異遺伝子が生じる。突然変異の生じた体細胞が器官の始原細胞であった場合、この細胞が分裂・生長し器官を形成すると同一個体上にあっても遺伝子型が他の部分と異なるキメラを形成する。後代に出現した複数の突然変異個体が同じキメラに由来する場合、これらの個体が有する突然変異遺伝子は同一である。本実験では、 M_2 世代の養成に当たって各照射区ごとに M_1 植物体からの種子を混合して取り扱い、 M_3 世代で半矮性個体の選抜を行った。このため、 M_1 世代のキメラ個体に由来する半矮性突然変異系統の存在を考慮する必要がある。

穂や枝梗の始原細胞にアルビノの突然変異が生じると、その始原細胞が生長して形成された穂はアルビノに関してキメラとなり、この穂に着生した種子はアルビノを高頻度で発生する。 M_2 世代において穂ごとのアルビノ出現率を調査した結果、10%以上の頻度でアルビノが発生した穂が、25.6kR区で4系統、21.8kR区で2系統あった。これらの系統をアルビノに関するキメラとすると、キメラの頻度は25.6kRで0.8%、21.8kRで0.4%に過ぎないことがわかった。一般に、半矮性の突然変異率はアルビノの突然変異率より低いことから、 M_1 での半矮性に関するキメラが発生する可能性はさらに低く、無視できる程度であると推測された。

蓬原ら (1967) は、フジミノリの種子に 60°C の γ 線を20kRと30kR照

射し穂別系統ごとに栽培した結果、原品種より稈長が短い個体が7.6%の頻度で出現したことを報告した。本実験におけるM₃世代の短稈個体の出現頻度は、穂別系統として栽培した25.6kR区で10.6%であったが、1穂1粒法による混合集団として栽培した21.8kR区と18.8kR区ではそれぞれ3.9%と2.5%にすぎなかった。突然変異の多くは劣性方向に起きることから、穂別系統による栽培では突然変異によって生じた半矮性個体が系統内に分離してくるため高い確率で半矮性突然変異個体を選抜することができる。しかし1穂1粒法では、半矮性突然変異が誘発されたヘテロ個体に由来する種子1粒当りの半矮性個体の出現確率は25%であるため、半矮性の出現頻度は低くなる。したがって、25.6kR区における半矮性の出現頻度が21.8kR区と18.8kR区に比べて高かったのは、照射線量が多かったのに加えて穂別系統として材料を養成したことで半矮性突然変異を高い確率で選抜できたためと考えられた。

しかし突然変異育種においては、選抜に際しての圃場面積、労働量あるいは労働時間などのコストを考えた場合、1穂1粒法が効率的であるとされている (Freislehen and Lein 1943、Yoshida 1962、Ukai and Yamashita 1974)。実際、本実験において穂別系統とした25.6kR区では1379系統、合計約9000個体を系統ごとに栽培したが、1穂1粒法とした21.8kR区と18.8kR区ではそれぞれ約1200個体を集団で栽培しただけであった。1穂1粒法とした21.8kR区と18.8kR区において、25.6kR区なみに短稈個体を選抜するには、集団の大きさをそれぞれ3800個体と6000個体にすればよく、穂別系統とした25.6kR区よりも個体数が少なくて済み経済的である。

放射線照射によって原品種より稈長が短くなった個体の多くは、穂長、穂数および籽の大きさなどの収量関連形質も減少した。稈長が40cm~60

cm、穂長が15cm以上の条件を満たした個体は77個体に過ぎず、M₃世代で出現した短稈個体の約30%でしかなかった。さらに、M₄世代で圃場栽培し形質調査を行った結果を見ると、稈長が40cm~60cm、穂長が17cm以上で穂数が8本以上の系統は19系統であった。Mackill and Rutger(1979)は、突然変異によって誘発された半矮性遺伝子 sd-2 と sd-4 が、sd-1 と異なり穂長や籾の大きさを小さくする多面発現を示すことを報告した。また蓬原ら(1967)も、突然変異で誘発された半矮性系統の多くは、短稈化にともなって穂長および一穂籾数が減少して低収となることを見出した。sd-1 のように半矮性育種に有用な半矮性遺伝子としての条件は、稈長の伸長を抑制するほかは、他の農業形質特に収量関連形質に不利な多面発現を示さないことである。稈長が原品種よりも短い個体は突然変異によって多数誘発されるが、それらの多くは多収性を発揮するうえで不利な形質をともなった。したがって、半矮性・多収品種として通用し得る実用的な個体が登場する可能性は比較的小さい。そこで、人為突然変異によって作出された半矮性突然変異系統の中から特に sd-1 遺伝子座以外の半矮性遺伝子によって支配される半矮性有望系統を選抜するには、突然変異処理を行うM₁世代の集団を大きくするとともに、半矮性分離集団の規模を大きくする必要がある。

第2節 農林29号に由来する半矮性突然変異系統の優性遺伝効果と ジベレリン反応

実用的な半矮性遺伝子は現在のところ sd-1 遺伝子座に限られているため、sd-1 遺伝子座以外の半矮性遺伝子を探索・同定することは半矮性育種を行ううえで重要である。人為突然変異は、育種に有用でかつ新しい半矮性遺伝子を誘発する可能性があり、積極的な利用が望まれるところである。新しい半矮性遺伝子の同定には、まず誘発された半矮性遺伝子と sd-1 との異同を明らかにする必要がある。これには、半矮性突然変異系統と sd-1 を持つ半矮性系統との間で検定交雑を行い、雑種の稈長の変異を調べるのが普通である。しかし、誘発された多数の半矮性突然変異系統について、個々に検定交雑を行うのは時間と労力から見て効率的でない。

第2章第2節で述べたように、半矮性遺伝子 sd-1 を持つ系統は外生ジベレリンによく反応し草丈が伸長することから、ジベレリン反応の低い系統は sd-1 とは異なる遺伝子を持つと考えられる。矮性イネではジベレリン反応の低い系統が多数あることが知られており（上島 1972、金谷・蓬原 1987）、半矮性系統についても Harada and Vergara (1972)、Sing et al. (1981a)、Sing et al. (1981b) および Min et al. (1986) がジベレリン反応の低い系統の存在を報告している。したがって、半矮性系統にジベレリン処理を行い、ジベレリン反応の低い系統を選抜すれば、効率的に sd-1 以外の半矮性遺伝子を得ることが可能ではないかと考えられる。

そこで本節では、農林29号に放射線処理を行い作出した半矮性突然変異系統に原品種農林29号と半矮性遺伝子 sd-1 を持つ半矮性系統をそれ

ぞれ検定交雑し、 F_1 の稈長を調べることによって sd-1 との対立性を検定した。また、半矮性突然変異系統の持つ半矮性遺伝子の優性・劣性の程度を調べた。さらに、半矮性突然変異系統にジベレリン処理を行い草丈の伸長反応を調べ、ジベレリン反応と各突然変異系統の持つ半矮性遺伝子との関係を検討した。

1) 材料および方法

(実験1) 半矮性突然変異系統の遺伝子型効果

農林29号、農林29号の放射線処理に由来する M_5 世代の突然変異系統ならびに農林29号の半矮性準同質遺伝子系統SC-TN1を用いた。SC-TN1は、農林29号の遺伝的背景に半矮性遺伝子 sd-1 を持つ系統である。

1987年、これら品種・系統を水田に養成し、突然変異系統に農林29号とSC-TN1をそれぞれ交雑した。その結果、50系統について突然変異系統/農林29号と突然変異系統/SC-TN1の雑種 F_1 種子が得られた。

1988年4月20日、 M_5 自殖突然変異系統、突然変異系統/農林29号の F_1 、突然変異系統/SC-TN1の F_1 およびSC-TN1/農林29号の F_1 を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た。6月3日、栽植密度を畦間24cm、株間20cm、1株1個体植えとして水田に移植した。1系統約14個体を栽培したが、 F_1 については種子が少なかったために1個体しか栽培できない系統もあった。比較として農林29号とSC-TN1を20畦ごとにはさんだ。成熟期に稈長を測定した。測定した個体数は、1系統10個体以上ある系統については10個体を、また10個体に満たない系統では全個体を調査した。

稈長に及ぼす遺伝子型効果を以下のようにして算出した (Table 5-4)。半矮性遺伝子 sd-1 と突然変異によって誘発された未知の半矮性遺伝子

について両遺伝子座のそれぞれの相加効果と優性効果を推定した。さらに、これを基に両遺伝子座がヘテロの場合の遺伝子座間の交互作用を推定した。まず、sd-1 遺伝子座について、長稈方向へ作用する野生型遺伝子の相加効果を $+d_o$ 、半矮性方向へ作用する sd-1 の相加効果を $-d_o$ とし、ヘテロ接合時の優性効果を $+h_o$ とした。次に突然変異遺伝子座について、対立遺伝子である長稈方向へ作用する野生型遺伝子の相加効果を $+d_m$ 、半矮性方向へ作用する突然変異遺伝子の相加効果を $-d_m$ とし、ヘテロ接合時の優性効果を $+h_m$ とした。これによって農林29号の遺伝子型効果は $+d_o + d_m$ 、S C-TN1は $-d_o + d_m$ 、突然変異系統は $+d_o - d_m$ と表された。また、農林29号/S C-TN1の F_1 は $+d_o + h_o$ 、突然変異系統/農林29号の F_1 は $+d_o + h_m$ 、突然変異系統/S C-TN1の F_1 は $+h_o + h_m$ と表された。これらの式を解くことによって、各遺伝子座の相加効果と優性効果を推定した。両遺伝子座がヘテロの場合の遺伝子座間の交互作用は、突然変異系統/S C-TN1の F_1 の稈長とこの遺伝子型において $+h_o + h_m$ として推定した値の間の偏差として表した。

(実験2) 半矮性突然変異系統のジベレリン反応

M_5 世代の半矮性突然変異系統66系統とともに、原品種農林29号とその遺伝的背景に半矮性遺伝子 sd-1 を持つ半矮性準同質遺伝子系統S C-TN1を用いた。さらに、sd-1 とは異なる半矮性遺伝子のジベレリン反応を調べるために、長稈品種コシヒカリとその半矮性突然変異系統北陸100号、長稈品種銀坊主と銀坊主に由来すると考えられる半矮性品種短銀坊主を供試した。北陸100号と短銀坊主は、それぞれ sd-1 と非対立の半矮性遺伝子 d (谷坂ら 1985) と d-35 (Kinoshita 1984) を持って

いる。

上記品種・系統を1/5000aワグネルポットに1ポット9粒、1系統当たり2ポットずつ播種した。発芽約2週間後に生育のそろった苗を残して間引きし、1ポット3個体とした。各ポットには、窒素、リン酸、カリウムを各成分量にして14.3kg/10aずつ基肥とし、さらに7月5日に3要素を各7.2kg/10aずつ追肥した。1ポットを対照区とし、他の1ポットにジベレリン処理を行った。用いたジベレリンは、GA₃を主体とする明治製菓製の植物生長調節用ジベレリンである。ジベレリン処理は、第6葉期（5月31日）から出穂1週間後までの期間、1週間ごとに行った。ジベレリンの処理濃度は、第6葉期から第9葉期（6月14日）までは40ppmとし、その後は60ppmとした。1回の処理につき1ポット当たり10mlを葉面散布した。出穂約1ヶ月後に草丈を調査した。

半矮性突然変異遺伝子の形質発現とジベレリン処理による草丈の伸長との相互関係を明らかにするために、以下の式によって草丈のジベレリン反応に及ぼす突然変異遺伝子の作用を推定した。

$$\begin{aligned} \text{ジベレリン処理時の草丈の長さ (P H}_{GA}) &= \\ &\quad \text{無処理時の草丈の長さ (P H}_{\text{CONT}}) \\ &\quad + \text{ポテンシャル伸長量 (\Delta h)} \\ &\quad + \text{草丈のジベレリン反応に及ぼす} \\ &\quad \text{突然変異遺伝子の作用 (G F)} \end{aligned}$$

ここでポテンシャル伸長量 (Δh) とは、突然変異遺伝子の存在に関わりなくジベレリン処理によって細胞伸長や細胞分裂が促進され草丈が伸びる潜在的な能力である。これは、突然変異遺伝子座以外の遺伝子型に固有であると考えた。また、ポテンシャル伸長量は無処理時の草丈の長さとは比例関係があると考え、 Δh をさらに単位長当りのジベレリン反応

と無処理時の草丈の長さの積として

$$\Delta h = \frac{\text{農林29号の } P H_{GA} - \text{農林29号の } P H_{CONT}}{\text{農林29号の } P H_{CONT}} \times P H_{CONT}$$

と表した。なおここでは、各系統ごとに得られたGFをSC-TN1のGFで割った値を用いることで、半矮性遺伝子 sd-1 と各半矮性突然変異遺伝子をそれぞれ持つ系統の間でのジベレリン反応の相対的比較を行った。

2) 結果

(実験1) 半矮性突然変異系統の遺伝子型効果

原品種農林29号の平均稈長は73.5cmであったのに対し、半矮性準同質遺伝子系統SC-TN1は55.1cmで、半矮性遺伝子 sd-1 は農林29号の稈長を約18cm短くした。50の突然変異系統の稈長は45cm~75cmまで幅広い変異を示し、農林29号と同程度の稈長を示す系統もあったが大部分は農林29号より短稈であった (Fig. 5-4)。各突然変異系統ごとに農林29号とSC-TN1を交雑したF₁の稈長を比較すると、すべての系統で突然変異系統/農林29号のF₁が突然変異系統/SC-TN1のF₁より平均稈長が長かった。また、SC-TN1/農林29号のF₁の稈長は66.5cmで、両親の平均より約2cm長いだけであった。

突然変異系統と農林29号とのF₁の稈長を見ると、A1-48とC2-25の2系統を除くすべての系統でF₁の稈長が農林29号と同程度になった。A1-48/農林29号ならびにC2-25/農林29号のF₁はともに稈長が約65cmで、農林29号より約8cm短かった (Table 5-5)。

次に、突然変異系統とSC-TN1とのF₁の稈長を見ると、ほとんどの系統のF₁が60cm以上であった (Fig. 5-4)。しかし、A1-48とC2-25の2系統のF₁は他の系統のF₁より稈長が短く、特にSC-TN1の自殖系統とほぼ

同程度の稈長であったことが注目された。稈長が65cm以下の突然変異系統ではS C-TN1を交雑したF₁の稈長は自殖系統よりも長かったが、65cm以上の突然変異系統では自殖系統より短かった。これは、S C-TN1の持つ半矮性遺伝子 sd-1 が不完全劣性を示し、稈長の伸長抑制作用をヘテロ接合時にも発現するためである。

そこで、各突然変異系統の稈長に対する遺伝子型効果を推定したのがFig. 5-5である。相加効果は突然変異遺伝子が劣性ホモの場合の中間親からの偏差を表し、優性効果はヘテロの場合の中間親からの偏差を表す。A1-48とC2-25は約 -8cmの相加効果を示したが、その優性効果はほぼ0cmであった。また、半矮性遺伝子 sd-1 を持つS C-TN1についても、相加効果は約 -8cmあったが、優性効果は約2cmで小さかった。これは、A1-48、C2-25ならびにS C-TN1の3系統の半矮性が長稈に対し不完全劣性であることを示す。一方、他の突然変異系統については、相加効果と優性効果との間に $r = -0.77$ の1%水準で有意な高い負の相関が見られた。この回帰係数は $b = -0.84$ で、平均の優性度 (= 優性効果/相加効果) が大きく、これら系統では長稈が半矮性に対して完全劣性に近かった。

次に、半矮性遺伝子 sd-1 と突然変異によって生じた半矮性遺伝子の両遺伝子座がヘテロ接合の時、すなわち突然変異系統/S C-TN1のF₁における両遺伝子座間の稈長に及ぼす交互作用の影響を調べた(Fig. 5-6)。その結果、稈長に及ぼす交互作用は -5.5cm~2.7cm の間で変異し、平均は -1.1cmであった。農林29号とS C-TN1を用い推定した稈長の環境分散は 4.0cmであったことから、この交互作用は比較的小さいことがわかった。

(実験2) 半矮性突然変異系統のジベレリン反応

ジベレリン処理開始1週間後から、供試したすべての品種・系統で草丈の伸長が見られた。草丈の伸長は出穂期まで続いたが、出穂が完了すると伸長の程度は著しく小さくなりジベレリン処理を行っても伸長促進は認められなかった。Fig. 5-7に一例として、農林29号、S C-TN1ならびにB2-14の草丈の変化を示した。B2-14は、ジベレリン処理を行っても草丈の伸長が比較的小さい半矮性突然変異系統である。

長稈品種コシヒカリとコシヒカリに由来する半矮性突然変異系統北陸100号が、対照区ならびにジベレリン処理区とも8月17日から8月23日までの間に出穂した。次に、農林29号、半矮性準同質遺伝子系統S C-TN1ならびに農林29号に由来する突然変異系統が8月22日から8月31日までの間に出穂し、銀坊主と短銀坊主も8月28日から9月3日の間に出穂した。したがって、遺伝的背景の異なる品種・系統間では出穂期に差が見られたが、同質遺伝子系統内では長稈系統と半矮性系統の間に差は認められなかった。

最終草丈を見ると、ジベレリン生合成経路の異常によって半矮性化している短銀坊主が最も良く伸長し、むしろジベレリン処理によって銀坊主よりも草丈が長くなった (Fig. 5-8)。またコシヒカリに由来する半矮性突然変異系統北陸100号もジベレリンによって草丈が著しく伸長し、ジベレリン処理区におけるコシヒカリと同程度の草丈となった。

半矮性遺伝子 sd-1 を持つS C-TN1の対照区における草丈は農林29号より約25cm短かったが、ジベレリン処理を行うと両品種・系統とも草丈が140cm以上になった (Fig. 5-8)。農林29号に由来する突然変異系統の対照区での草丈は、54cm~94cmまで幅広く変異したが、そのほとんどは農林29号より短かった。これらの系統はすべてジベレリン処理を行うと

草丈が伸長したが、S C-TN1や農林29号と同様草丈が140cmに達する系統は13系統しかなかった。これらの系統の内11系統は対照区における草丈が80cm以上で比較的草丈が長い系統であった。対照区における草丈がS C-TN1と同様約70cmで、かつジベレリン処理区での草丈が140cm以上になる系統はA1-48とC2-25の2系統しかなかった。

農林29号に由来する供試系統の約80%に相当する53系統は、ジベレリン処理を行っても原品種農林29号やS C-TN1と同程度の草丈には伸長しなかった。対照区での草丈が小さい系統はジベレリン処理を行っても伸長程度が小さい傾向が見られたが、対照区の草丈が90cmと長い系統でもジベレリン処理によって約110cmほどしか伸長しない系統があった。

ジベレリン処理によって草丈がよく伸長する系統と伸長程度の小さい系統があったことから、半矮性突然変異遺伝子の形質発現とジベレリン処理による草丈の伸長との関係を調べた (Fig. 5-9)。直線Aは、半矮性突然変異系統がジベレリン処理によって農林29号と同じ草丈に伸長した場合のジベレリン反応を示す。この直線上に位置する系統は、ジベレリン処理を行うと半矮性遺伝子の伸長抑制作用が解消されることを表し、ジベレリンの欠損によって半矮性化したことが示唆される。対照区の草丈が約70cmである比較的短稈の系統では、S C-TN1、A1-48およびC2-25の3系統だけが直線Aに近接した。直線Bはポテンシャル伸長量を示す。この直線上の系統はポテンシャル伸長量分のジベレリン反応は示すが、ジベレリン処理を行っても半矮性遺伝子の伸長抑制作用は解消せず、半矮性遺伝子は草丈の伸長を抑制し続けることを意味する。直線Aと直線Bの間に挟まれる領域に位置する系統では、その半矮性遺伝子の伸長抑制作用はジベレリン処理によってある程度弱められるが、ジベレリン処理による草丈の伸長が不完全なものである。直線Bの下の領域に位置す

る系統は、半矮性遺伝子がポテンシャル伸長量に影響したもので、ジベレリンの生合成や代謝とは異なる原因によって半矮性化した系統である。大部分の系統は直線 A と直線 B の間に分布したが、ジベレリンとの関連からだけで半矮性を説明できない直線 B の下の領域に分布する系統もみられた。このことから、人為誘発半矮性突然変異系統には、ジベレリン反応に関する極めて多様な変異が存在することが明らかになった。

3) 考察

原品種農林29号と突然変異系統との間のF₁の稈長を見ると、A1-48とC2-25の2系統を除くすべての突然変異系統のF₁が農林29号とほぼ同じ稈長であった (Fig. 5-4)。各突然変異系統の稈長に対する遺伝子型効果を推定したところ、A1-48とC2-25の2系統を除くすべての突然変異系統で平均の優性度が大きく、これら系統の示す半矮性は長稈に対してほぼ完全劣性であると考えられた (Fig. 5-5)。しかし、半矮性遺伝子 sd-1 を持つ半矮性準同質遺伝子系統 S C-TN1に加えA1-48とC2-25では、農林29号とのF₁の稈長は農林29号よりも短くまた平均の優性度もほぼ0に近かった。第1章では、sd-1 遺伝子座の半矮性遺伝子の遺伝子分析を行ったが、その結果を見ると農林29号と半矮性準同質遺伝子系統の間のF₁の稈長は農林29号よりやや短く、sd-1 が長稈に対して不完全劣性であることが示された。また、Futsuhara (1968)、Foster and Rutger (1978)、菊池ら (1985) も半矮性遺伝子 sd-1 が長稈に対して不完全劣性であることを報告している。

これに対し、半矮性遺伝子 sd-4 のように sd-1 と非対立であっても不完全劣性を示す遺伝子はあるが (Foster and Rutger 1978)、sd-1 と非対立な半矮性遺伝子の多くはほぼ完全劣性と考えてよいほど平均の優

性度が大きい (Reddy and Padma 1976、Foster and Rutger 1978、谷坂ら 1985)。本実験で供試した放射線照射由来の50系統のほとんどは完全劣性を示し、A1-48とC2-25の2系統だけが不完全劣性を示した。このことから、sd-1 のように不完全劣性を示す半矮性遺伝子は非常に少ないことがわかった。

突然変異系統とS C-TN1とのF₁の稈長を見ると、ほとんどの系統がS C-TN1よりも長稈となった。しかし、稈長が約58cmでS C-TN1とほぼ同じ長さであったA1-48とC2-25の2系統においては、S C-TN1とのF₁が両親と同様半矮性であることが注目された。sd-1 遺伝子座に半矮性遺伝子を有する系統をS C-TN1と交雑した場合、そのF₁は sd-1 遺伝子座に半矮性遺伝子を劣性ホモで持つことになるため、稈長は半矮性となる。したがって、S C-TN1とのF₁が半矮性であった2系統A1-48とC2-25は、S C-TN1と同様 sd-1 遺伝子座に半矮性遺伝子を持つことが推測された。このことは、A1-48とC2-25にそれぞれ農林29号を交雑したF₁がS C-TN1/農林29号のF₁と同じように農林29号より稈長が短く、両系統の半矮性が長稈に対して不完全劣性を示したことから支持された。

ジベレリン処理においても、A1-48とC2-25は他の突然変異系統とは異なりS C-TN1と類似の反応を示した (Fig. 5-8、Fig. 5-9)。すなわち、他の多くの突然変異系統はジベレリン処理を行っても農林29号と同程度の草丈にならなかったが、A1-48とC2-25はS C-TN1と同様ジベレリン処理を行うと著しく伸長しジベレリン処理区の農林29号と同程度の草丈となった。このことから、A1-48とC2-25は sd-1 遺伝子座に半矮性遺伝子を持つことが推測された。

半矮性突然変異系統のジベレリン反応を、ジベレリンに対する潜在的な草丈の伸長量 (Δh) と半矮性遺伝子による内生ジベレリンの不足が

ジベレリン処理によって補給され伸長する量 (GF) に分割した。半矮性遺伝子がジベレリン生合成を支配する場合、半矮性系統とその原品種にジベレリンを過飽和量与えると半矮性系統の体内ジベレリン含量が外生ジベレリンによって補われ両品種・系統とも同程度の草丈に伸長する。しかし、半矮性遺伝子がジベレリン生合成に関与しない場合は、ジベレリン処理を行っても Δh 分の伸長しか示さない。

ジベレリン反応に関する突然変異系統の分布は連続的であったが、大きく4つの反応群に分類することができると考えられた (Fig. 5-8)。

第1群は、ジベレリン処理を行うと原品種と同程度まで草丈が伸長する系統である。この群には、S C-TN1とともに A1-48とC2-25が含まれた。また、短銀坊主と北陸100号もこの群に含まれると考えられる。これら系統がジベレリン処理によって著しく草丈が伸長するのは、植物体内のジベレリン含量が不足状態にあるためと考えられる。このことから、この群に含まれる系統の持つ半矮性遺伝子は、ジベレリン生合成を阻害して草丈を短くすると推測される。実際、短銀坊主の半矮性遺伝子は、ジベレリン生合成を阻害する遺伝子であることが明らかにされている (Murakami 1972)。

第2群に含まれる系統はジベレリン処理に対して草丈が伸長反応するが、その反応程度は第1群よりやや低いものである。この群には、突然変異系統の多くが含まれた。ジベレリン処理時の草丈が原品種と同じにならない理由は、この半矮性遺伝子の多面発現によるものか、もしくは半矮性遺伝子と同時に生じた Δh に影響する微小突然変異のために Δh が減少し見かけのうえでジベレリン反応が低下したためと推定された。実際、ジベレリン生合成系に阻害作用を持つ突然変異系統の秋晴矮性はジベレリン処理を行うと著しく伸長するが、その草丈は原品種秋晴にジ

ベレリン処理を行ったときの草丈よりやや短かったことが報告されている（蓬原 1979）。このことから、第2群に分類される系統についても、半矮性化の主因はジベレリンにあると考えられた。

第3群は、ジベレリン処理によって Δh 分の伸長は示すが、半矮性遺伝子の伸長抑制作用の消失が認められない系統である。これら系統の半矮性遺伝子はジベレリンの生合成とは全く別の調節系を支配するため、ジベレリン処理を行っても植物体が伸長するのは Δh 分だけであると考えられる。例えば、半矮性突然変異系統ふ系71号では、細胞壁にリグニンが過剰集積し細胞伸長や細胞分裂が抑制され半矮性化すると考えられ（金谷ら 1987）、ジベレリン処理を行っても草丈の伸長は小さいことが知られている（北野ら 1982）。

第4群は、ジベレリン処理に反応するものの、その伸長量は Δh に満たない系統である。これらの系統の持つ半矮性遺伝子は、おそらくジベレリンとは全く異なる調節系かまたはジベレリンの受容機構を支配し、ジベレリンに対する植物の潜在的な伸長をも抑制する遺伝子ではないかと考えられる。ジベレリン処理を行っても草丈がほとんど伸長しないコムギのジベレリン不感応性の半矮性遺伝子 Rht1、Rht2 および Rht3 がこの群に含まれると考えられる。

一般に矮性はジベレリンとの関係から研究されることが多い。本実験で用いられた半矮性突然変異系統においても、その半数についてはジベレリンとの関係で半矮性化したのではないかと考えられた。しかし、ジベレリンだけでは説明できない系統も多数あった。草丈の伸長は、実に多数の遺伝子が関与していると考えられることから、ジベレリンのみで半矮性を説明することは限界がある。おそらく半矮性の発現は、突然変異によって草丈の伸長を調節する多数の遺伝子の反応連鎖の均衡が崩れ

たために生じるものである。実用的な半矮性遺伝子 sd-1 はジベレリンの生合成に関係することが示唆されたが、半矮性を促す種々の遺伝子はジベレリンだけではなくその他の多様な調節機構で草丈の伸長を支配しているものと推察された。形態形成を支配する遺伝的要因を明らかにするためには、このような半矮性を発現する遺伝子間の調節機構の差異を明らかにする必要がある。

sd-1 とは異なる半矮性遺伝子を同定することは、半矮性遺伝子源を拡大するうえで重要である。突然変異の利用は、sd-1 とは異なる半矮性遺伝子を誘発する方法として有用であるが、誘発された半矮性遺伝子について sd-1 との異同を明らかにすることは容易ではない。一般に、遺伝子の異同を決定するには対立性の検定が行われるが、これは突然変異系統と検定系統との交雑によらねばならず交雑のための労力と世代を進めるための時間がかかる。コムギでは、半矮性遺伝子 Rht1、Rht2 を持つ半矮性個体の選抜には、半矮性個体がジベレリン不感応性であることを利用したジベレリン処理による早期選抜が行われている (O'Brien and Pugsley 1981)。本実験においてジベレリン処理を行った結果、農林29号やS C-TN1と同様に草丈がよく伸長した半矮性突然変異系統は、対立性の検定によって sd-1 を持つのではないかと推測されたA1-48とC2-25の2系統であった。したがって、イネの半矮性では、sd-1 ならびにその対立する野生型遺伝子を持つ個体はともにジベレリンに対してよく伸長することから、ジベレリン処理をコムギの早期選抜のように使うことはできない。しかし、形態形質に優れ、かつジベレリン処理に対して草丈の伸長反応が低い系統があれば、それは sd-1 とは異なる有望な半矮性遺伝子を持つ可能性がある。sd-1 とは異なる新しい半矮性遺伝子の探索には、このジベレリン処理を用いたスクリーニングが有効であ

ると考えられた。

第3節 農林29号に由来する半矮性突然変異系統の遺伝子分析

前節では、農林29号に由来する50の半矮性突然変異系統に sd-1 の検定系統である S C-TN1 を交雑した F₁ の稈長とジベレリン処理を行った草丈の結果から、A1-48 と C2-25 の 2 系統が sd-1 遺伝子座に半矮性遺伝子を持つ可能性を示唆した。

そこで本節では、A1-48 と C2-25 が持つ半矮性遺伝子と sd-1 との遺伝子座の異同を明らかにするために、この 2 つの半矮性突然変異系統に農林29号および S C-TN1 をそれぞれ交雑し得られた雑種 F₁、F₂ 世代における稈長の変異を調べた。さらに、sd-1 遺伝子座の半矮性遺伝子の人為突然変異率について検討した。

1) 材料および方法

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A1-48、C2-25、農林29号、S C-TN1とともに、2つの半矮性突然変異系統に農林29号とS C-TN1をそれぞれ交雑した雑種F₁とF₂を播種した。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半矮性準同質遺伝子系統である。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、両親をそれぞれ約48個体、F₁を約24個体とした。また、A1-48/農林29号のF₂は133個体、A1-48/S C-TN1のF₂は199個体、C2-25/農林29号のF₂は87個体、C2-25/S C-TN1のF₂は322個体とした。

成熟期に個体ごとに稈長を測定した。

2) 結果

A1-48、C2-25、農林29号、S C-TN1の出穂期は8月28日で、これらの雑種も同時期に一斉に出穂した。

1. A1-48の半矮性に関する遺伝子分析

農林29号の稈長は82.3cmであったのに対し、A1-48とS C-TN1の稈長はそれぞれ61.3cmと58.6cmであった。A1-48と農林29号のF₁の稈長は77.2cmで、農林29号より約5cm短かった。また、A1-48とS C-TN1とのF₁の稈長は59.1cmで、両親と同様半矮性であった。

A1-48と農林29号の雑種F₂の稈長は54cmから90cmまで幅広く変異し、59cmと75cmにピークを持つ2頂分布を示した (Fig. 5-10)。68cmを境として集団を長稈と半矮性の2つに分けると、長稈97個体、半矮性36個体となった (Table 5-6)。この個体比は1対の劣性遺伝子モデルの理論比3:1に適合したことから、A1-48の半矮性は1対の劣性半矮性遺伝子に支配されることがわかった。

次に、A1-48とS C-TN1のF₂の稈長を見ると、48cmから70cmまでの間に変異し、ほとんどの個体が両親の範囲内に分布した。この結果は、A1-48の持つ1対の半矮性遺伝子がS C-TN1の持つ半矮性遺伝子 sd-1 と対立関係にあることを示す。

2. C2-25の半矮性に関する遺伝子分析

農林29号の稈長は79cmだったのに対し、C2-25とS C-TN1の稈長はそれぞれ60.1cmと56.0cmであった。C2-25と農林29号のF₁の稈長は72.8cmで、農林29号より約6cm短かった。また、C2-25とS C-TN1とのF₁の稈長は57.0cmで、両親と同様半矮性であった。

C2-25と農林29号の雑種F₂の稈長は54cmから82cmまで幅広く変異し、57cmと71cmにピークを持つ2頂分布を示した (Fig. 5-11)。60cmを境として集団を長稈と半矮性の2つに分けると、長稈62個体、半矮性25個体となった (Table 5-6)。この個体比は1対の劣性遺伝子モデルの理論比3 : 1に適合したことから、C2-25の半矮性は1対の劣性半矮性遺伝子に支配されることがわかった。

次に、C2-25とS C-TN1のF₂の稈長を見ると、50cmから70cmまでの間に変異し、ほとんどの個体が両親の範囲内に分布した。この結果は、C2-25の持つ1対の半矮性遺伝子はS C-TN1の持つ半矮性遺伝子 sd-1 と対立関係にあることを示す。

3) 考察

長稈品種農林29号に放射線照射を行い誘発した半矮性突然変異系統A1-48とC2-25が 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。A1-48はγ線を25.6kR照射した個体に由来する系統で、M₃世代において穂別系統で水田に展開した466系統の中から選抜された1系統である。これに対し、C2-25は18.8kR照射した個体に由来し、M₂個体から1穂1粒法によって等量採種して作った1219個体の混合集団から選抜された系統である。

第1章第2節で示したように、突然変異によって育成された半矮性品種レイメイは sd-1 遺伝子座に半矮性遺伝子を持つが、その稈長の伸長抑制作用は sd-1 よりも小さく、農林29号の遺伝的背景にレイメイの半矮性遺伝子を持つS C-Reimeiは、農林29号の遺伝的背景に sd-1 を持つS C-TN1より5cm~10cm程稈長が長い。このことから、レイメイについては sd-1 とは複対立な半矮性遺伝子を持つか、もしくは sd-1 を持

つと同時に sd-1 と密接に連鎖する変更遺伝子を持つことが考えられる。これに対し、本実験で 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A1-48とC2-25の2系統の稈長はS C-TN1とほぼ同じ稈長であったことから、A1-48とC2-25が持つ半矮性遺伝子は sd-1 と同程度の伸長抑制作用を示すことがわかった。

Yamashita (1983) は、生体照射によって誘発された遺伝子の突然変異率を推定する式を提案した。

$$p = \frac{1 - f_{AA}}{f_{aa}} a_2 + \frac{1}{f_{aa}} a_3 (1 - a_2) \times 100$$

ここで、突然変異率 p とは突然変異処理を行った後に生存した変異細胞数の比である。 a_2 と a_3 は、それぞれ M_2 、 M_3 世代における変異個体率である。 f_{AA} と f_{aa} は、突然変異遺伝子に関するヘテロ個体と劣性ホモ個体のそれぞれの分離比を示す。1穂1粒法によって M_3 集団を作りC2-25を選抜した18.8kR区について、この式を用いて sd-1 遺伝子座における半矮性遺伝子の突然変異率を推定する。突然変異遺伝子はヘテロ個体の自殖による分離比が多面発現などの影響によって1遺伝子支配の理論比3:1にならない場合がある。しかし、半矮性遺伝子 sd-1 については第1章ならびに第4章で示したように3:1の分離を示すことから、ここでは f_{AA} を0.50、 f_{aa} を0.25とする。 M_2 世代では半矮性個体の選抜を行わなかったが、この世代で半矮性個体が出現する可能性は非常に小さいと考え $a_2=0.0$ とした。これは、 M_2 世代で分離する半矮性遺伝子は M_2 世代の栄養生長期に生じた突然変異であり、栄養生長期の突然変異は生殖生長期に比べ一般に低いためである。 M_3 世代では、水田に栽培した1219個体の中から1個体が sd-1 遺伝子座に半矮性遺伝子を持っていたことから $a_3 = 8.20 \times 10^{-4}$ となり、sd-1 遺伝子座の突然変異率は $p =$

は著しく伸長したが、他の系統のジベレリン反応はこれら3系統に比較して小さかった。ジベレリン反応の低い系統は、sd-1とは異なる半矮性機構で稈の伸長を抑制する半矮性遺伝子を持つことが推測された。このことから、ジベレリン処理によって草丈の伸長反応の低い半矮性突然変異系統を選抜すれば、sd-1遺伝子座以外の半矮性遺伝子を効率的に同定できると考えられた。

第4節 要約

本章では、長稈品種農林29号に γ 線生体照射を行い誘発した半矮性突然変異系統について、その半矮性遺伝子の遺伝子型効果とジベレリン処理による草丈の伸長を調べ、半矮性遺伝子 sd-1 との比較を行った。半矮性突然変異遺伝子と sd-1 との比較には、農林29号の遺伝的背景に sd-1 を導入した半矮性準同質遺伝子系統 S C-TN1を用いた。さらに、sd-1 遺伝子座に半矮性遺伝子を持つと考えられた2系統について遺伝子分析を行い、sd-1 との異同を検討するとともに、sd-1 遺伝子座における半矮性遺伝子の突然変異率を推定した。

γ 線照射は25.6kR、21.8kRと18.8kRの3処理を行い、半矮性遺伝子の分離世代であるM₃世代に25.6kR区は穂別系統として栽培し、21.8kR区と18.8kR区は1穂1粒法による混合集団とした。農林29号より稈長が短い個体の出現頻度は、25.6kR区で10.6%、21.8kR区で3.9%、18.8kR区で2.6%で、照射線量の多い区で出現頻度が高かった。

50の半矮性突然変異系統にS C-TN1を交雑したF₂の稈長から、A1-48とC2-25の2系統のF₂が両親と同様半矮性を示した。そこで、A1-48とC2-25の半矮性について遺伝子分析を行った結果、両系統とも sd-1 遺伝子座に半矮性遺伝子を持っていた。sd-1 遺伝子座の半矮性遺伝子は不完全劣性を示したが、sd-1 とは異なる半矮性突然変異遺伝子はすべて完全劣性であることが注目された。1穂1粒法で養成し半矮性個体を選抜した18.8kR区において、sd-1 遺伝子座の人為突然変異率を推定したところ0.33%であった。

半矮性突然変異系統にジベレリン処理を行った結果、sd-1 遺伝子座に半矮性遺伝子を有するS C-TN1、A1-48ならびにC2-25の3系統の草丈

0.33% となった。

突然変異は遺伝子座によって、また突然変異誘発源によって誘発率が異なる。Persson and Hagberg (1969) は、オオムギの *erectoides* と呼ばれる短稈突然変異が26個の遺伝子座に属し、突然変異源によって各遺伝子座の突然変異率が異なることを明らかにした。鶴飼・山下(1979) は、オオムギに放射線ならびに化学物質によって早熟性と葉緑素の突然変異を誘発し、表現型で見た早熟性突然変異率が0.11%~0.82%、葉緑素突然変異率が1.29%~9.96%であることを報告した。イネの半矮性に関しても多数の遺伝子が関与していると考えられ、それら遺伝子の突然変異率はそれぞれ異なることが推察される。本実験によって、sd-1 遺伝子座が γ 線の18.8kRの生体照射によって0.33%の突然変異率で半矮性遺伝子を誘発することを明らかにしたが、sd-1 以外の半矮性遺伝子については突然変異率は不明である。sd-1 遺伝子座の突然変異率を相対評価するためには、他の遺伝子座の突然変異率に関する情報が必要である。このため、さらに多くの遺伝子座に関して突然変異率を推定する研究を行わなければならない。

Table 5-1. The number of panicles, glumous flowers and the seed set percentage of Norin 29(M₁) irradiated with gamma ray

Distance from gamma ray source	Total dose	Number of		Seed set percentage
		panicle	glumous flower	
m	kR			%
13	25.6	13.3	42.1	69.3
14	21.8	13.2	49.7	74.5
15	18.8	12.6	73.9	78.6

Table 5-2. Distribution of appearance rate of albino plants in M₂ panicle-row lines

Total dose(kR)	Total number of lines	<u>Appearance rate (%) of albino plants in line</u>								No. lines observed albino	Mean appearance rate (%) of albino plants in line
		0	2	4	6	8	10	12	14		
25.6	466	445	0	8	8	1	3	0	1	21	7.4
21.8	449	425	2	20	0	0	0	1	1	24	5.5
18.8	379	355	9	10	5	0	0	0	0	24	4.7

Table 5-3. Number of short stature plants appeared at M_3 generation derived from Norin 29 irradiated with gamma ray

Total dose (kR)	Total number of lines and/or plants	Number of short stature plants	appearance rate (%)
25.6	1379 ¹⁾	146 ²⁾	10.6
21.8	1278 ²⁾	50 ²⁾	3.9
18.8	1219 ²⁾	31 ²⁾	2.5

1) Number of lines.

2) Number of plants

Table 5-4. Parameters of gene effects in two semidwarfing genes

Variety and lines	Genotypes	<u>Parameters of gene effects</u>	
		Additive	Dominant
Norin 29	+/, +/	+d _o +d _m	0
SC-TN1	<u>sd-1</u> / <u>sd-1</u> , +/	-d _o +d _m	0
Semidwarf mutant (SM)	+/, <u>d_x</u> / <u>d_x</u>	+d _o -d _m	0
SC-TN1 /Norin 29	F ₁ <u>sd-1</u> /+, +/	+d _m	+h _o
SM /Norin 29	F ₁ +/, <u>d_x</u> /+	+d _o	+h _m
SM/SC-TN1	F ₁ +/ <u>sd-1</u> , <u>d_x</u> /+	0	+h _o +h _m

d_o and h_o are the additive and dominant gene effects of sd-1.

d_m and h_m are the additive and dominant gene effects of semidwarf mutant genes.

Table 5-5. Culm length of Norin 29, its semidwarf near-isogenic line SC-TN1, two semidwarf mutants and their F₁s

Variety and lines	Culm length (cm)		
	Self	/SC-TN1 ¹⁾	/Norin 29 ²⁾
Norin 29	73.5	—	—
SC-TN1	55.1	—	66.5
A1-48	57.5	54.9	65.1
C2-25	57.9	54.9	66.0

1) Semidwarf mutant/SC-TN1 F₁.

2) Semidwarf mutant/Norin 29 F₁.

Table 5-6. Segregation of plant height in two F₂ populations of
A1-48/Norin 29 and C2-25/Norin 29

Population	Number of plants			χ^2	P value
	Tall	Semidwarf	Total		
A1-48/Norin 29 F ₂	97	36	133	0.30(3:1)	0.50-0.75
C2-25/Norin 29 F ₂	62	25	87	0.49(3:1)	0.25-0.50

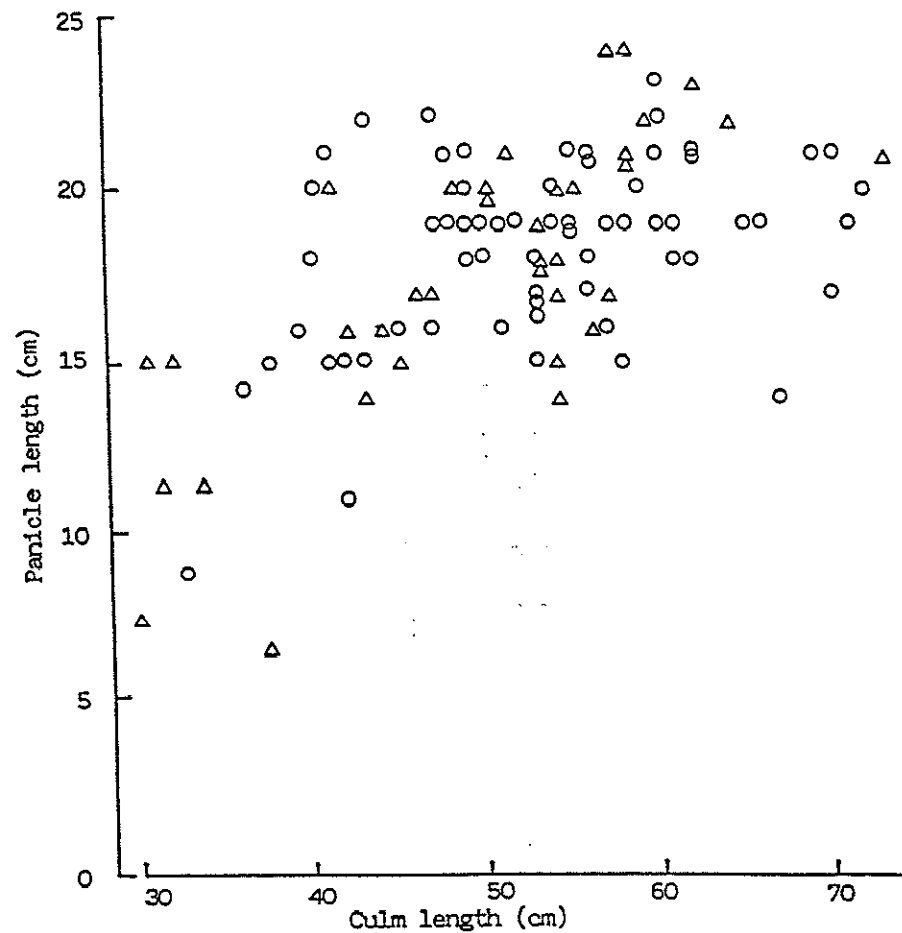


Fig. 5-1 Culm length and panicle length of short stature plants (M_3 generation) induced from Norin 29 irradiated with gamma-ray.

Δ : Derivatives at 21.8 KR. ○ : Derivatives at 18.8 KR.

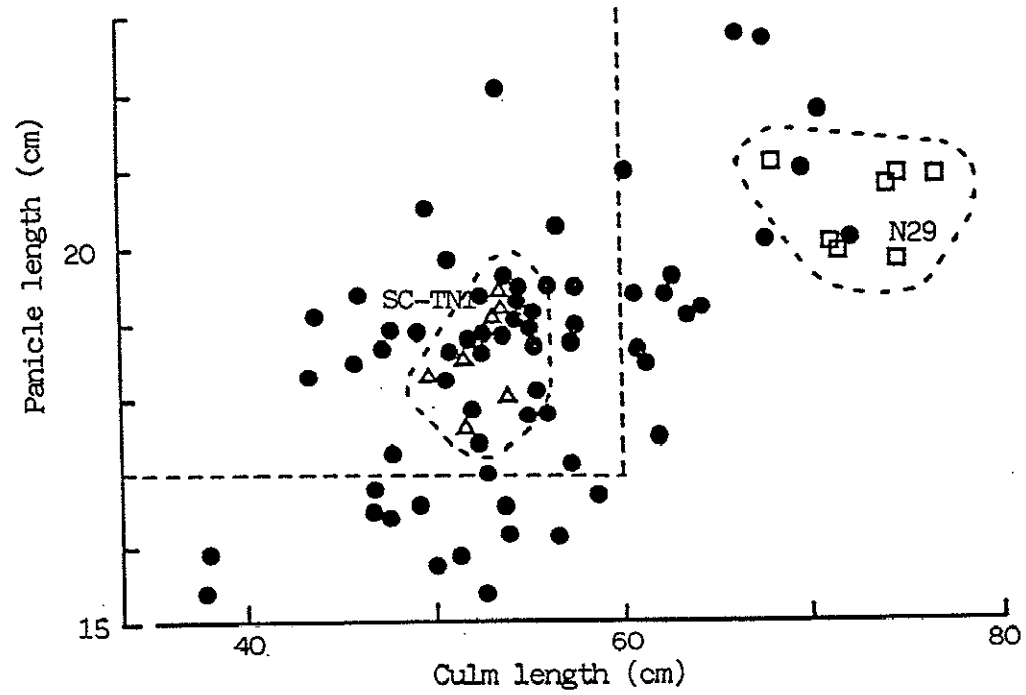


Fig. 5-2 Culm length and panicle length of semidwarf mutant lines induced from Norin 29(N29), SC-TN1 and Norin 29.

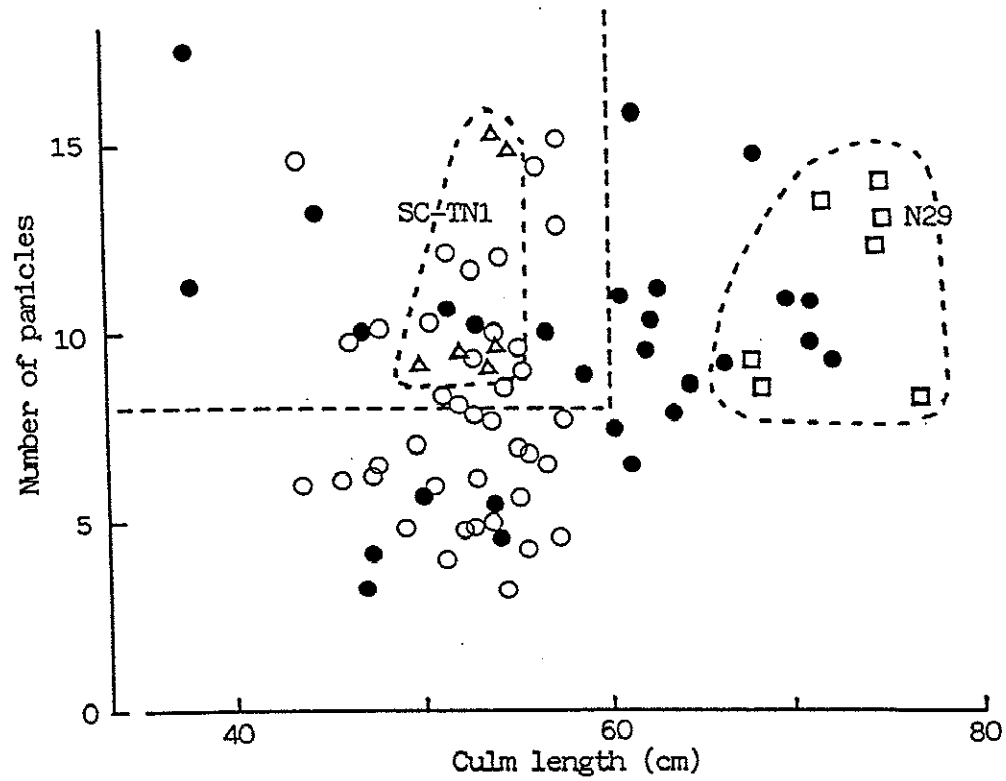


Fig. 5-3 Culm length and number of panicles of semidwarf mutant lines induced from Norin 29(N29), SC-TN1 and Norin 29.
 ○ : Semidwarf mutant lines with shorter than 60cm culm length and longer than 17cm panicle length.
 ● : Other mutant lines.

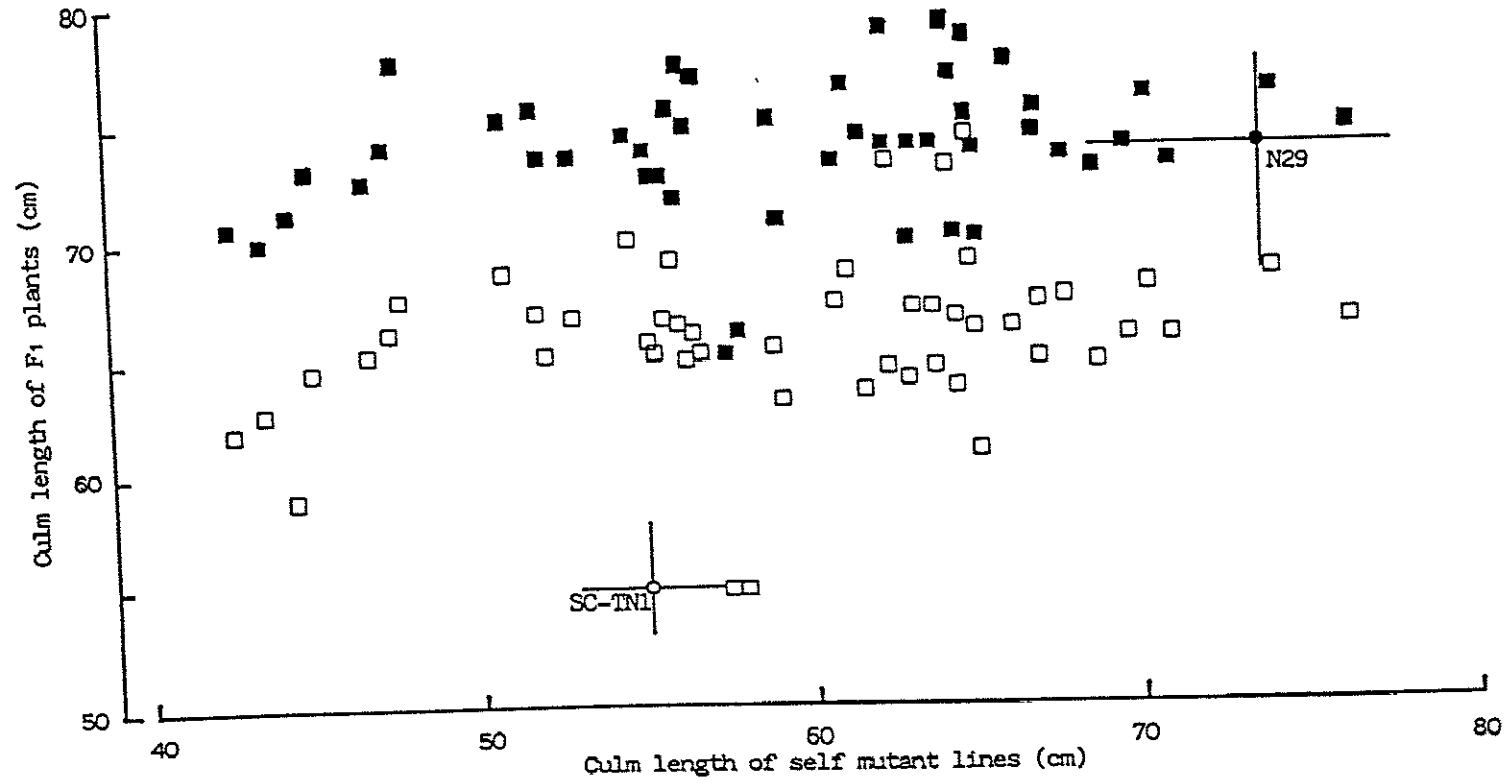


Fig. 5-4 Association of culm length between self mutant lines and their F₁ hybrids for Norin 29(N29) and its semidwarf near-isogenic line SC-TN1.
 ■, □: F₁ plants of mutant lines with N29 and F₁ plants of mutant lines with SC-TN1, respectively.

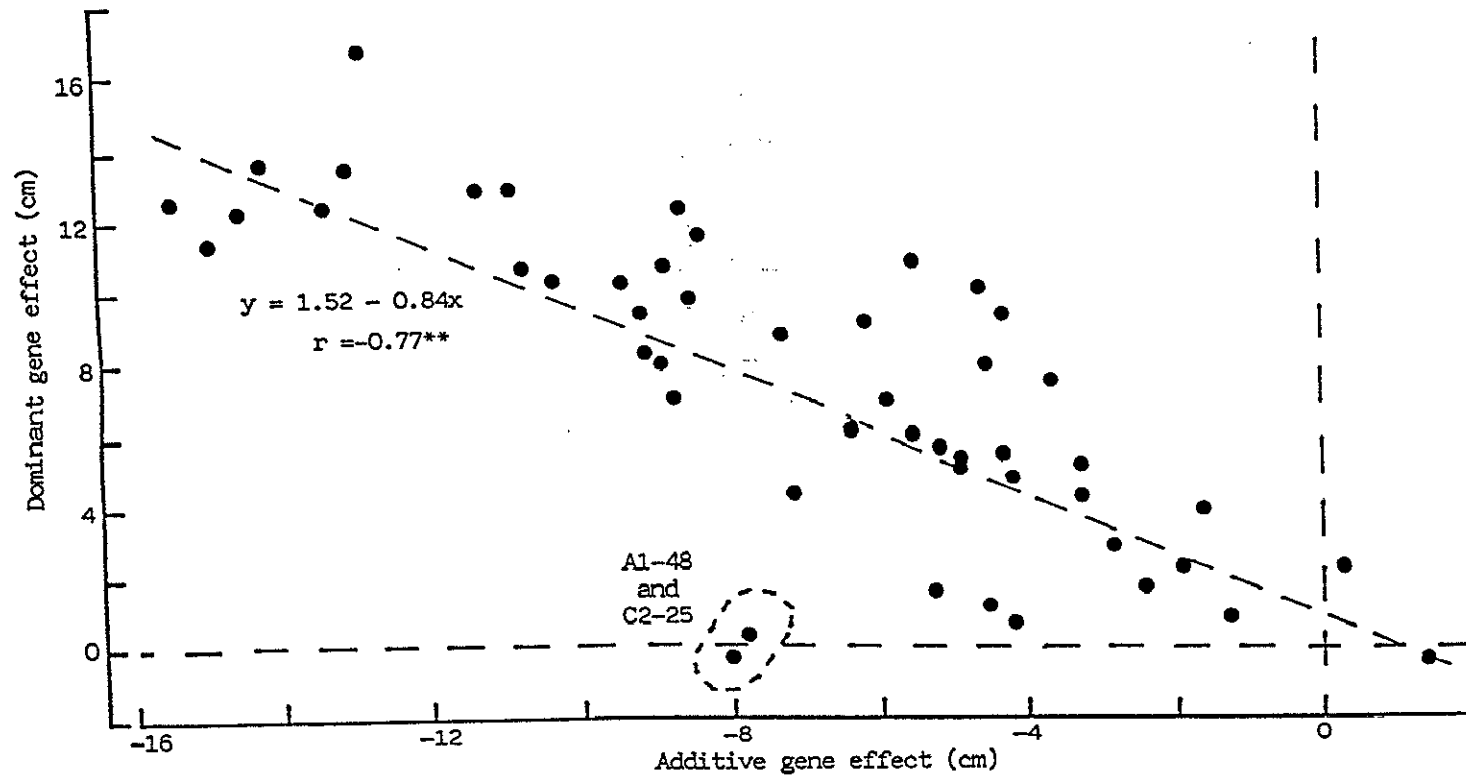


Fig. 5-5 Variations of additive and dominant gene effect of induced semidwarf mutant genes.

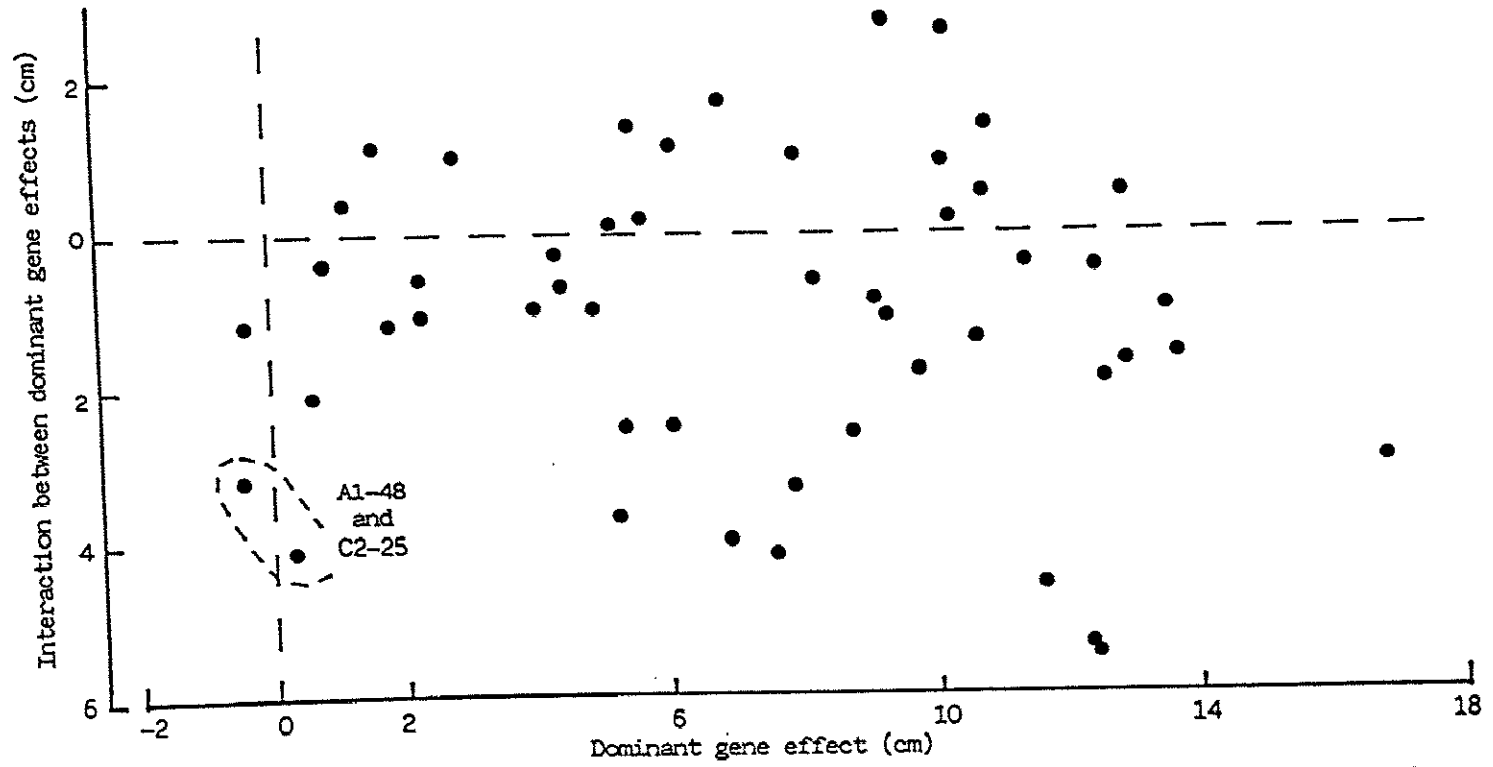


Fig. 5-6 Interactions between dominant gene effects of the semidwarfing gene sd-1 and induced semidwarf mutant genes.

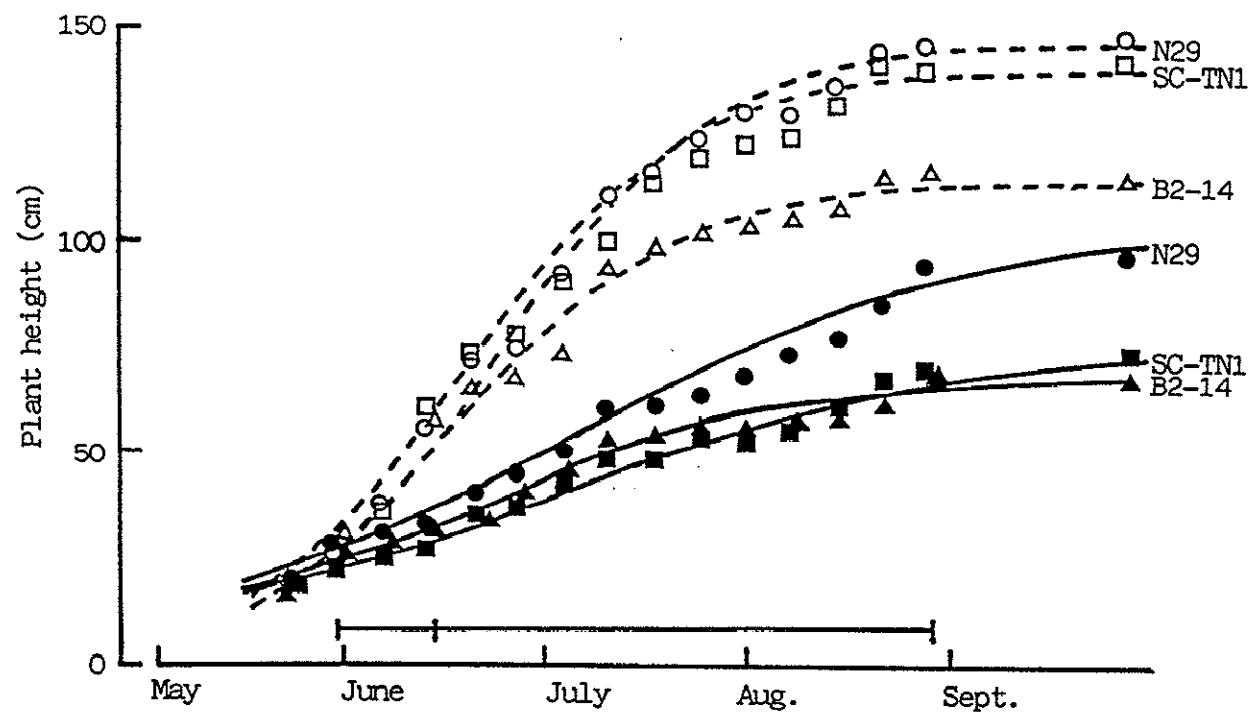


Fig. 5-7 Effects of gibberellin treatment on Norin 29(N29), SC-TN1 and semidwarf mutant line B2-14.

Treated gibberellin concentrations were 40ppm from 31, May to 14, June and 60ppm from 21, June to 30, Aug..

Solid lines and broken lines represent plant height under controls and gibberellin treatments, respectively.

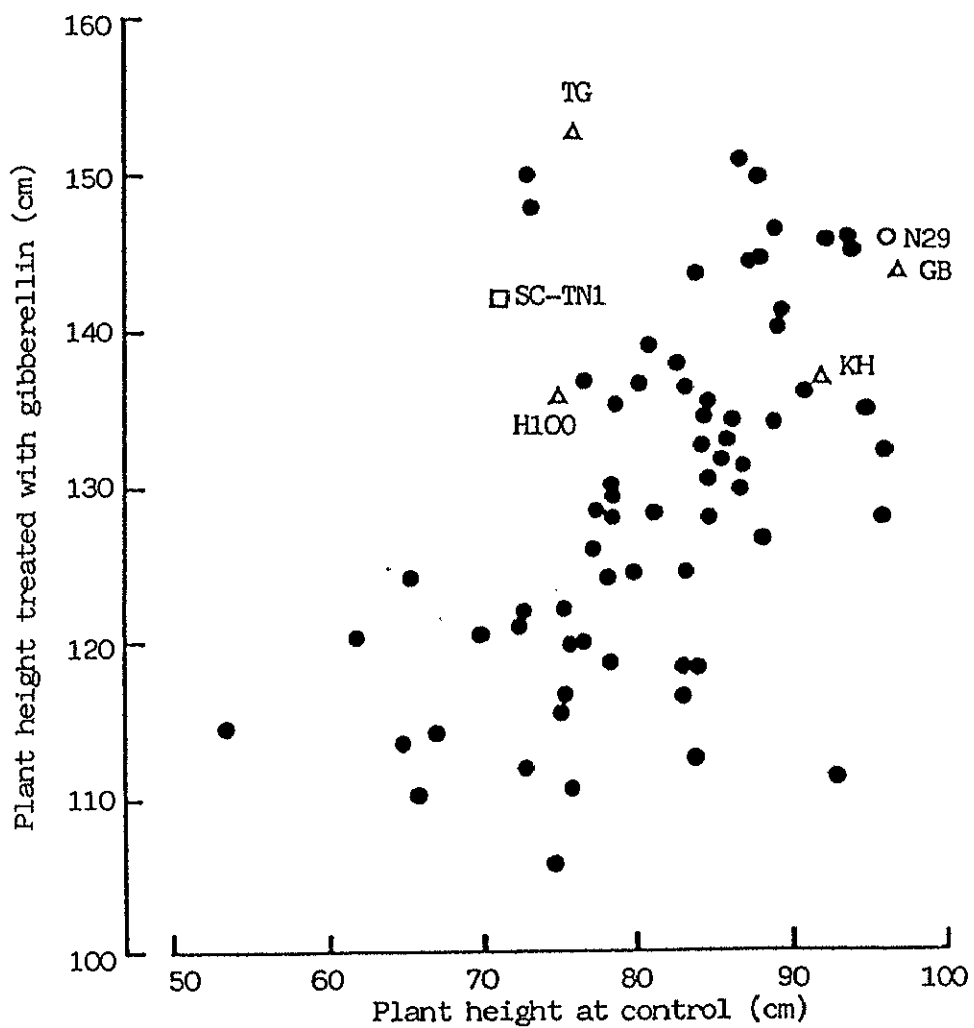


Fig. 5-8 Effect of gibberellin treatment on the plant heights of semidwarf mutant lines induced from Norin 29(N29) and three pair of semidwarf near-isogenic lines.
 GB, TG : Tall variety Ginbozu and semidwarf line Tanginbozu.
 KH, H100 : Tall variety Koshihikari and semidwarf line Hokuriku 100.

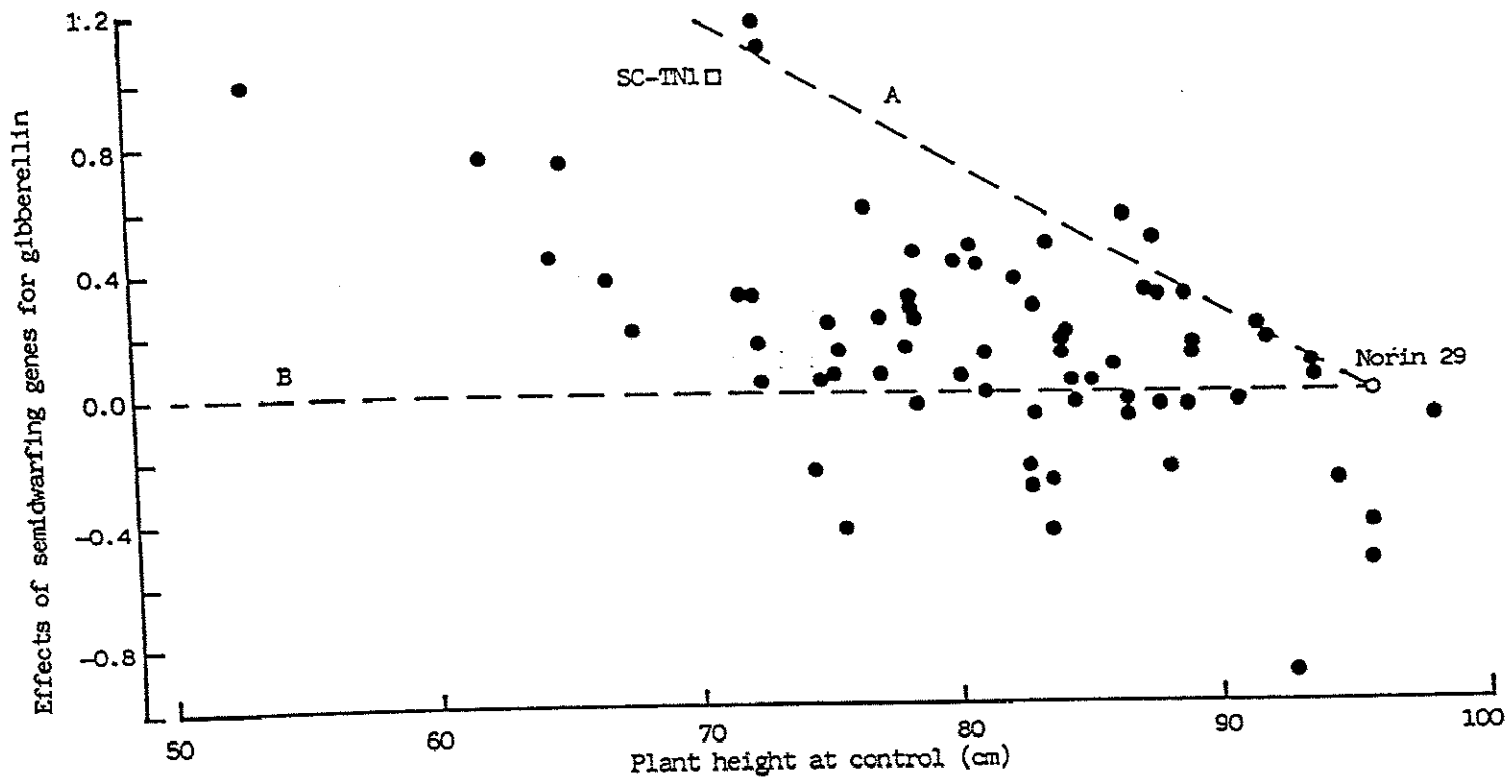


Fig. 5-9 Effects of semidwarfing genes for gibberellin treatment..

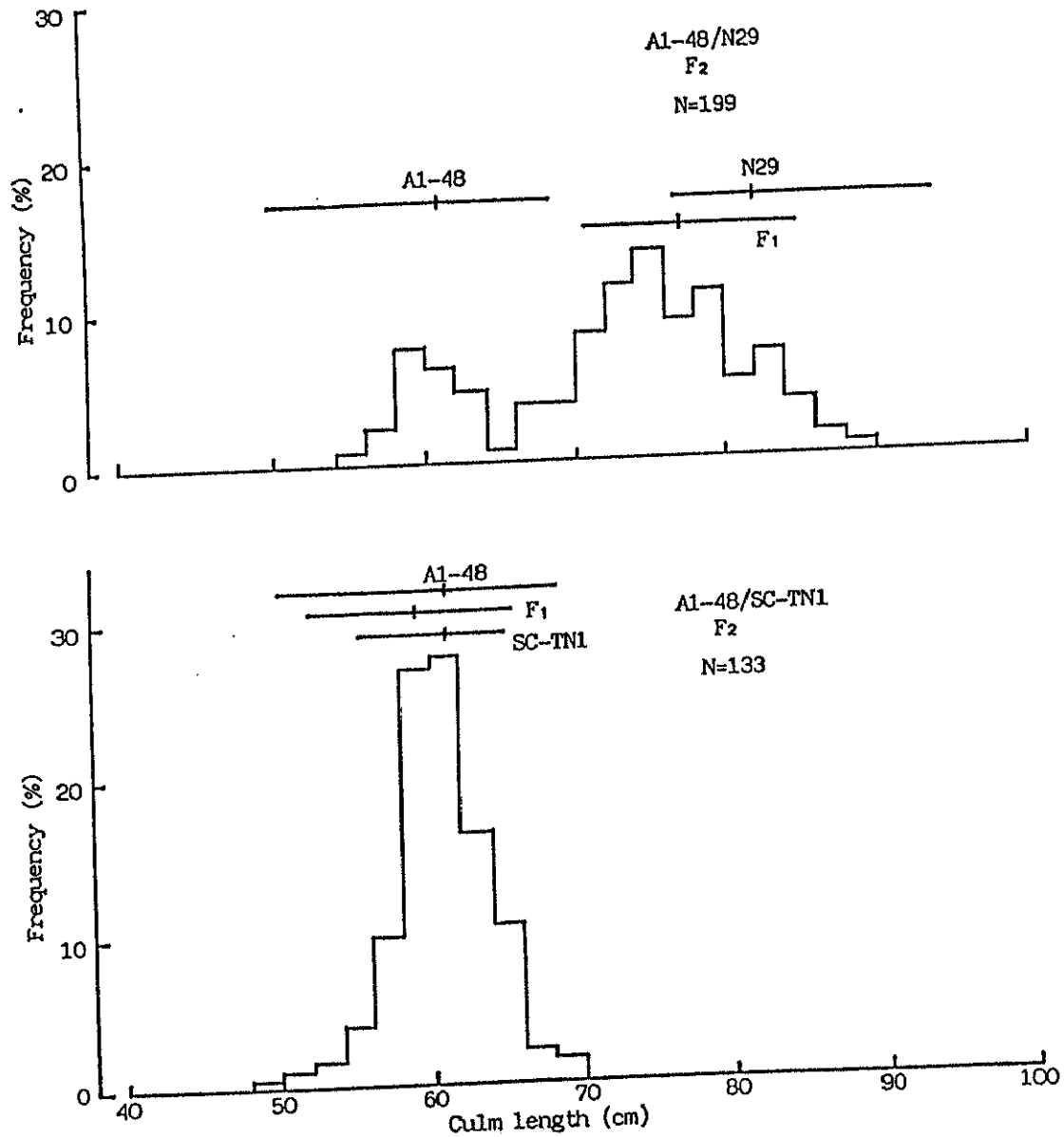


Fig. 5-10 Frequency distribution of culm length in the F₂ populations derived from crosses among A1-48, Norin 29(N29) and SC-TN1.

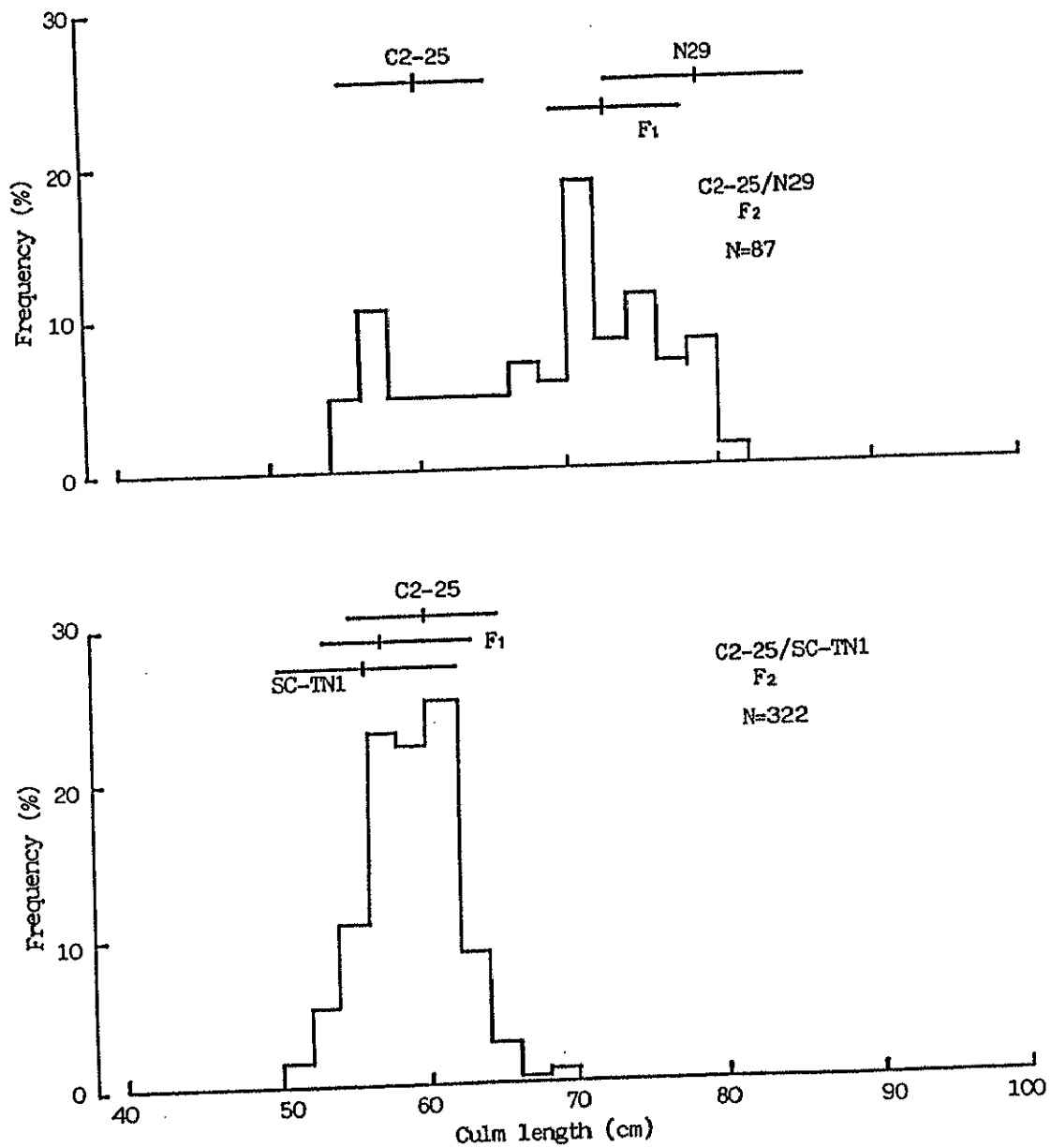


Fig. 5-11 Frequency distribution of culm length in the F₂ populations derived from crosses among C2-25, Norin 29(N29) and SC-TN1.