

第6章 総合考察

作物の単位面積当り収量の向上を図るために、肥料投入量を増やすとともに単位面積当りの栽培個体数を多くする多肥・密植栽培が普及した。ところが茎の上部に穂を着けるイネ科作物では、少肥条件に適応した長稈品種は肥料が多くなると稈が伸長して倒伏し易くなり、また過繁茂となって群落光合成が悪化し、肥料投入量に比例した収量を確保するのが困難であった。このため、多肥・密植栽培に適した品種として、短稈で草型に優れた半矮性品種が育成・利用されるようになった。

イネの半矮性品種は、在来品種が自然に持っていたりあるいは突然変異によって人為的に誘発した半矮性遺伝子を利用して育成されてきた。近年、世界各地の半矮性・多収品種の多くが中国の半矮性在来品種低脚烏尖の半矮性遺伝子 sd-1 と同じ遺伝子座に半矮性遺伝子を持つことが明らかにされた (Mackill and Rutger 1979、Chang *et al.* 1984、菊池ら 1985)。sd-1 遺伝子座の半矮性遺伝子は、温帯・熱帯の環境の違いや日本型・インド型という生態型の違いを越えて利用されており、この半矮性遺伝子の環境や遺伝的背景に対する適応の良さが注目される。イネ収量の一層の向上を図るためには、半矮性品種の基盤である半矮性遺伝子 sd-1 を効率的に利用し多収性品種を育成していく必要がある。そのためには半矮性遺伝子の特性を形質発現や遺伝相関の面から解明し、さらに sd-1 の多用によって生じる半矮性品種の遺伝的脆弱性について検討することが重要である。

そこで本研究では、sd-1 を中心として行った半矮性遺伝子の遺伝・育種学的研究の結果に基づき、sd-1 遺伝子座の半矮性遺伝子が半矮性育種に多用される原因、半矮性遺伝子を利用した今後の多収性育種の展

開、および半矮性品種の遺伝的脆弱化と多様性の拡大方法について考察した。

sd-1 遺伝子座の半矮性遺伝子が半矮性育種に多用される原因としては、i) 他の半矮性遺伝子と比較してこの半矮性遺伝子の形質発現が多収性を発揮する上で優れている、ii) sd-1 遺伝子座における半矮性遺伝子の突然変異率が比較的高く、そのため自然および人為突然変異由来の半矮性品種の多くがこの遺伝子座の半矮性遺伝子を持つ、という2点が考えられる。しかしながら、sd-1 遺伝子座の半矮性遺伝子が多用される理由については詳しく検討されていない。

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7回の連続戻し交雑によって台中在来1号の持つ半矮性遺伝子 sd-1 を導入した半矮性準同質遺伝子系統 S C-TN1 を用いて、半矮性遺伝子 sd-1 の形質発現を調査した。その結果、sd-1 は上部節間の伸長を特に抑制することによって短稈化するが、上部節間と密接な遺伝相関を持つ穂長に対しては伸長抑制作用が小さかった。しかし、短縮率として sd-1 の作用を器官ごとに比較すると、下部節間での短縮率が著しく大きく、上部節間になるに従い短縮率が小さくなった。sd-1 による上部節間の短縮率が小さいにも関わらず上部節間の短稈化に対する寄与が大きいのは、上部節間が下部節間に比べて長いことで、短縮率が小さくとも短縮の程度は下部節間と比較して大きいためである。このことから、sd-1 は下部節間で強く発現し、収量と密接な関連のある穂長、籾の大きさ、あるいは穂長と相関の強い上部節間では発現が小さいことがわかった。節間の伸長抑制は、倒伏抵抗性を付与し多肥・多収性を発揮するうえで重要である。sd-1 とは異なる半矮性遺伝子には、稈の伸長を抑制するとともに穂長や籾の大きさを小さくしたり、あるいは葉身を狭くするなど収量性に不

利な多面発現を示すものがある (Rutger *et al.* 1979、Rutger 1983)。したがって、世界各地で個別に sd-1 遺伝子座の半矮性遺伝子が多収性品種の育種に利用される原因の1つとして、収量関連形質への多面発現の小さいことがあげられる。

さらに本研究では、中国のインド型半矮性品種矮脚南特、わが国の半矮性突然変異品種・系統のレイメイとX46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。矮脚南特は南特16号から自然突然変異として選抜された半矮性品種である (Shen 1980)。中国のインド型在来品種低脚烏尖とわが国の在来品種十石についても、その sd-1 遺伝子座の半矮性遺伝子は自然突然変異によって生じたものである。また、人為突然変異によって育成された半矮性品種・系統の多くが sd-1 遺伝子座に半矮性遺伝子を持つことが明らかにされており (Hu 1973、Rutger 1983)、レイメイとX46も sd-1 遺伝子座に半矮性遺伝子を持っていた。これらのことから、この遺伝子座は半矮性育種に有望な遺伝子を誘発し易いのではないかと推測された。

そこで、長稈品種農林29号に γ 線照射を行い半矮性遺伝子的人為的誘発を試みた。M₃世代に穂別系統で栽培した25.6kR区の1,389系統約9,000個体から1個体、1穂1粒法でM₃集団を養成した18.8kR区の1,219個体から1個体、それぞれ選抜された個体に由来する2系統が sd-1 遺伝子座に半矮性遺伝子を持っていた。18.8kR区について sd-1 遺伝子座における半矮性遺伝子的人為突然変異率を推定したところ、0.33%であった。鶴飼・山下 (1979) は、放射線や化学物質などによってオオムギに早熟性突然変異を誘発し突然変異率を推定したところ、0.11%~0.82%となった。ただしこの突然変異率は、早熟性突然変異を誘発した複数の遺伝子座についてまとめて推定したものであることから、1遺伝子座当りの突

然変異率はこれより低くなると推察される。Yamashita and Kawai (1968) は、イネの種子に放射線照射を行いM₂世代51,530個体の中からもち病抵抗性を示す3つの突然変異系統を選抜した。Takagi (1970) はナタネに生体照射を行い M₂世代 2,000個体中に1個体、Daskalof (1968) はピーマンでM₂世代620系統 15,000個体中に1系統8個体の雄性不稔突然変異を得た。この他にも多くの作物で種々の形質の突然変異が誘発されているが (Doll et al. 1974、Jorgensen 1975、Hentrich 1977、Yamaguchi and Yamashita 1979、Murray 1969)、誘発方法や突然変異個体の評価方法が異なるため sd-1 遺伝子座と他の遺伝子との突然変異率を単純には比較できない。しかしながら、1遺伝子座当たりとしては、sd-1 遺伝子座は比較的突然変異を生じ易いのではないかと考えられる。

さらに、sd-1 を持つ農林29号の半矮性準同質遺伝子系統 S C-TN1の稈長を育種目標として農林29号に由来する半矮性突然変異系統の選抜を行った場合、S C-TN1と同様稈長が50cm~60cmの系統は17系統あった。この中には sd-1 遺伝子座に半矮性遺伝子を誘発したA1-48とC2-25の2系統が含まれ、その形態はS C-TN1と極めて類似したが、他の系統は生育がやや劣る傾向が認められた。

以上のことから、世界各地の多くの半矮性品種が sd-1 遺伝子座に半矮性遺伝子を持つ原因は、この遺伝子座が半矮性遺伝子を比較的誘発し易く、かつ他の半矮性遺伝子と比較して収量関連形質に不利な多面発現を示さないことで半矮性・多収育種への利用頻度が高まった結果と考えられた。

イネは、年間を通して平均気温が高く水さえあれば周年栽培が可能な低緯度の熱帯地域から夏の短期間しか栽培できない高緯度の寒冷地域ま

で幅広く栽培される。栽培地域が異なればイネが受ける環境条件は大きく異なり、特に生育期間中の気温や日長変動が稲の生育に大きな影響を与える。したがって、環境条件の異なる地域間では稲の生育が異なるため、地域適応性を考慮した半矮性品種の育成を行う必要がある。

わが国の暖地で栽培される水稲は寒冷地水稲に比較して一定量の籾数を確保するのに、必要以上の茎葉が生産されるため、暖地水稲は収穫指数が低くなる傾向にある（星野 1981）。これは、イネの生育初期にすでに気温が高く、茎葉の繁茂が盛んなためである。さらにこれら地域では日長との関係で一般に感光性の強い品種が栽培され、幼穂形成期までの栄養生長期間が長いことも暖地水稲品種の茎葉の繁茂を盛んにする原因となる。半矮性化は、このような茎葉部分の過繁茂を抑制するのに有効であり、半矮性遺伝子の利用は群落内への光の透過に優れた草型への改良に貢献した（角田 1960）。また、子実生産効率の面から見ると、半矮性化は収穫指数を高め、この点からも半矮性遺伝子の利用は暖地水稲品種で大きな役割を果たしたと考えられる。

収量を上げるためには、倒伏しないようにしながら地上部乾物重と収穫指数を同時に向上させる必要がある。九州や四国を中心にして栽培される日本型半矮性品種は一般に穂数が多く、地上部乾物重の増大を図ると分けつが多く発生し株内への光の透過を低下させる（武田ら 1983）。このため、半矮性穂数型品種の地上部乾物重を増大させるには限界がある。これに対し、東南アジア諸国で栽培されるインド型半矮性品種や韓国の日印交雑品種は、日本型半矮性品種と比較して著しく長い穂を有し、収量を1穂当たり籾数によって確保する穂重型である。これら品種では、生長速度の増大によって地上部乾物重が増加しても穂数が比較的少ないため登熟期に過繁茂となりにくい。半矮性遺伝子はこの様な穂重型の遺

伝的背景でその利点をよく発揮していると考えられる。このことから、暖地の日本型半矮性品種において過繁茂を防ぎながら地上部乾物重を増大させ収量性をより一層向上させるには、穂重型半矮性への転換を図る必要がある。

一方、北海道のようにイネの栽培期間が非常に短い地域では、半矮性品種はほとんど栽培されていない。おそらくこれは、生育期間が短いことで稈の伸長が抑制され倒伏する危険性が小さいためと考えられる。むしろ、生育期間が短いことで地上部乾物重が小さい傾向にあるのに、半矮性化すればさらに地上部乾物重が小さくなり収量性を低下させてしまうことが推測される。事実、北海道の代表的な品種しおかりとその半矮性準同質遺伝子系統を用いた北海道における栽培試験では、半矮性系統の地上部乾物重および子実収量はしおかりに比べ小さかった（森ら 1985）。したがって、高緯度寒冷地域では、半矮性遺伝子を利用した育種は適さないと考えられた。

しかし、半矮性突然変異品種として有名なレイメイは青森県の藤坂支場で育成されており、東北北部に広く普及した実績を持つ。また、レイメイの半矮性遺伝子を持つと推測される半矮性品種アキヒカリも東北北部の単位面積当り収量の向上に大きく貢献した。レイメイの原品種フジミノリは生育初期から旺盛な生育を示すが、レイメイもこの特性を遺伝しており幼穂形成期までの草丈がフジミノリとほぼ同じで、また地上部乾物重も幼穂形成期までに十分確保している。これによってレイメイは東北北部で多収性を発揮することができたと推測される。さらにレイメイの半矮性遺伝子が他の半矮性遺伝子と比較して伸長抑制作用が小さいことも、地上部乾物重を確保するうえで有利に働いたと考えられる。しかし、レイメイの半矮性遺伝子を栽培期間の気温が高い暖地の品種に利

用したならば、十分な半矮性効果をもたらさないことが推測される。平均気温の高い地域では、過繁茂が問題となる。レイメイの半矮性遺伝子は伸長抑制作用が小さいため過繁茂を十分に抑制できないが、これよりも伸長抑制作用の大きい半矮性遺伝子 sd-1 の場合はこの要求を充たすことが可能であると考えられる。育種に当たっては、栽培地域の環境に適した遺伝子型個体を選抜することが重要である。由来を異にする半矮性遺伝子は互いに伸長抑制作用が少しずつ違うことから、稈の伸長抑制程度の異なる各種の半矮性遺伝子を栽培地域に応じて選択し育種に利用する必要がある。

松島（1973）は、追肥時期を変えると伸長節間の長さが増加し、また単位面積当り籾数や稔実歩合が増加することを明らかにした。特に、幼穂形成期の追肥は下部節間を中心とした節間の伸長をもたらす、倒伏し易くする。また、単位面積当り籾数が増加することによって稔実歩合が低下し減収し易くなる。これは松島のV字理論と呼ばれ、稲作を行う上での重要な知見である。しかし、この理論は農林25号やマンリョウなどの長稈品種を用いて展開されたため、半矮性品種にどの程度適用可能かは不明である。特に日本型半矮性品種では、肥料が増加しても節間の伸長は小さく、単位面積当り籾数がソース量に対し相対的に少ないことから、V字理論とは異なった肥料反応を示す可能性がある。したがって、半矮性品種・系統の栽培方法、特に施肥法に関しては、さらに検討が必要である。

世界各地で広く栽培される半矮性品種の多くは、第III連鎖群の sd-1 遺伝子座に同一もしくは複対立の半矮性遺伝子を持つ。このため、第III連鎖群上の sd-1 と連鎖する遺伝子の種類を明らかにすることは、sd-1 を利用した半矮性育種を行う上で重要である。

本研究では、半矮性遺伝子 sd-1 が脱粒易を支配する遺伝子 sh-2 と連鎖することを明らかにした。さらに、インド型半矮性品種低脚烏尖、矮脚南特ならびに日本型半矮性品種十石を半矮性遺伝子源として育成された半矮性品種の多くは、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 を低脚烏尖、矮脚南特ならびに十石から遺伝したことが推測された。

韓国では、インド型品種の半矮性・多収性と日本型品種の耐冷性との結合を育種目標としてインド型半矮性品種台中在来1号ならびにIR8と日本型品種ユーカラの交雑から日印交雑品種統一を育成した。台中在来1号とIR8は、低脚烏尖を半矮性親として育成された品種である。統一はインド型品種から半矮性遺伝子 sd-1 を遺伝し、それまでの韓国品種に見られなかった著しい多収性を示した。しかしながら一方では、インド型品種から脱粒し易い形質も遺伝した。さらに、半矮性・多収でかつ脱粒し易い傾向は、統一の後に育成された多くの日印交雑品種にも認められた。これは、低脚烏尖に由来する半矮性遺伝子 sd-1 とともに sd-1 と連鎖する脱粒性遺伝子 sh-2 が遺伝したためと考えられる。

現在、発展途上国では打穀法による脱穀体系が用いられており、これら地域では脱粒易の品種が収穫作業上好まれている。しかし、収穫作業様式の機械化が急速に普及することが予測されるため、今後イネの脱粒性程度が大きな問題になると考えられる。半矮性遺伝子 sd-1 は半矮性品種の育成に多用されているが、この遺伝子は脱粒性遺伝子 sh-2 と連鎖関係にあるため、sd-1 とともに sh-2 を持つ半矮性品種を半矮性親として育成された半矮性品種は脱粒し易くなる。

脱粒性と同様に他の農業形質についても、sd-1 を多用することによって sd-1 と密接に連鎖する遺伝子が半矮性品種に遺伝し、この連鎖遺伝

子のために半矮性品種が遺伝的に脆弱化していることが考えられる。実際、半矮性品種の多くは白葉枯病に罹病し易く(岡田ら 1967、Kauffman and Rao 1972、Hu 1973)、これは sd-1 が白葉枯病罹病性遺伝子と連鎖関係にあるためではないかと考えられる (Chang and Vergara 1972、Hu 1973)。したがって、半矮性遺伝子の多様性を拡大し、半矮性品種の遺伝的脆弱性を防ぐ必要がある。

半矮性品種の多様性を拡大するには、i) 半矮性主働遺伝子を用いず、微働遺伝子の集積により半矮性品種を育成する、ii) sd-1 とは異なる遺伝子座の半矮性遺伝子を用いる、iii) 遺伝的背景を大きく異にする品種に半矮性遺伝子 sd-1 を導入し、sd-1 遺伝子座近傍の連鎖遺伝子による遺伝的脆弱化を防ぐ、という3つの方法が考えられる。

微働遺伝子を用いて半矮性品種を育成するには、交雑育種によって半矮性方向に作用する多数の遺伝子を選抜目標の遺伝子型に集積させなければならない。微働遺伝子の集積・固定には、雑種初期世代に遺伝子の固定を図り、後期世代に育種目標に適合した個体を選抜する集団育種法が有効である。しかしながら、雑種分離世代を集団で養成した場合、集団中に半矮性個体とともに長稈個体も出現し、両者間で競争が起こることが考えられる。一般に、半矮性個体と長稈個体が混植された条件では、半矮性個体が長稈個体に庇蔭され生育が抑制されてしまう。このため、半矮性個体が淘汰されてしまい、半矮性品種として有望な個体の出現頻度が著しく低下する可能性がある (Jennings and Herrera 1968、Jennings and Aquino 1968)。愛知県農業試験場で育成された日本晴は、世代促進を使った集団育種法によって育成された微働遺伝子集積型の短稈品種である (香村 1979)。世代促進法は冬期間の自然日長や人工調節によって短日条件とした環境下でイネの出穂・開花を促進し登熟まで日

数を短縮し集団の固定度を短期間で向上させる方法である。世代促進法ではイネの生育を抑制するため草丈に対する自然淘汰は働きにくく、また各個体から等量採種すれば種々の遺伝子型個体を雑種集団に保持できる。このように、世代促進法や集団の養成方法を工夫することによって微働遺伝子を集積した半矮性品種を育成することは、半矮性品種の遺伝的多様性の拡大に貢献する。

イネの収量向上に貢献した半矮性遺伝子のほとんどは sd-1 遺伝子座にあるが、sd-1 遺伝子座の半矮性遺伝子が多用される原因は、この遺伝子座の半矮性遺伝子が多収性に不利な多面発現をともなわず、また自然ならびに人為突然変異によって誘発され易いためである。したがって、多収性に不利な多面発現を示さない sd-1 とは異なる遺伝子座の半矮性遺伝子が得られれば、この半矮性遺伝子を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できる。

sd-1 とは異なる遺伝子座に突然変異によって誘発された半矮性遺伝子は多数あるが (Reddy and Padma 1976、Rutger 1983、Okuno and Kawai 1977、McKenzie and Rutger 1986)、これらの中で広く実用となった遺伝子はまだない。近年 Hu (1987) は、アメリカの長粒・長稈品種 California Belle に放射線照射を行い、sd-1 とは非対立な半矮性遺伝子 sd-6 を持つ半矮性突然変異系統 R-34 を育成した。R-34 は、California Belle に比べ 1 穂籾数が多くまた分けつのやや広がった草型 (Open-stemmed plant type) を示す。これに対し sd-1 を持つ品種・系統は、一般に分けつが多く群落内での葉身の空間配置が密になり通気を悪くして病虫害の発生を促す傾向にある (Smith and Robinson 1983、Gunnel and Webster 1984)。このため、R-34 の持つ新しい半矮性遺伝子 sd-6 は、半矮性品種の草型を改善する遺伝子として期待される。

本研究では、sd-1 遺伝子座が半矮性育種に有望な半矮性遺伝子を誘発し易い遺伝子座であることを明らかにした。このことから、突然変異を利用して育成される半矮性・多収品種のほとんどは sd-1 遺伝子座に半矮性遺伝子を持つと考えられる。そこで、遺伝的背景の異なる多くの品種に半矮性遺伝子を人為的に誘発させるならば、そのほとんどが sd-1 遺伝子座に半矮性遺伝子を持つものであったとしても、sd-1 が座乗する染色体断片の遺伝的な差異があるため半矮性品種・系統の遺伝的多様性を拡大することができる。例えば、脱粒易の半矮性品種を半矮性遺伝子源として育成された多くの半矮性品種は、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 を持つため脱粒易を示す。しかし、脱粒難の長稈品種に sd-1 遺伝子座の半矮性遺伝子を誘発したならば、脱粒難の半矮性品種・系統を育成することができる。これをさらに育種母本として半矮性品種の育成を行えば、多数の脱粒難の半矮性品種が育成可能である。

現在の半矮性品種のほとんどは、sd-1 遺伝子座に半矮性遺伝子を有している。品種の遺伝的多様性を拡大することは育種の大きな命題であり、遺伝的多様性を拡大することによってより優れた品種が作出される可能性が生じる。したがって、上記の方法で半矮性品種の遺伝的多様性を拡大するならば、イネの収量性をさらに向上させる半矮性育種の新展開が期待される。