HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	イネ品種「しおかり」より生じた長粒突然変異の特性と遺伝子同定 : 稲の交雑に関する研究　第XCIX報
Author(s)	佐藤, 毅; 高牟禮, 逸朗; 菊地, 治己; 木下, 俊郎
Citation	北海道大学農学部邦文紀要, 16(4), 391-398
Issue Date	1989-09-05
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/12114
Type	bulletin (article)
File Information	16(4)_p391-398.pdf

Instructions for use

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

北大農邦文紀要 16(4): 391～398, 1989

イネ品種「しおかり」より生じた長粒突然変異の特性と遺伝子同定[1)]

——稲の交雑に関する研究 第XCIX報——

佐藤 毅*・高牟禮逸朗
菊地治己**・木下俊郎
*** 北海道大学農学部作物育種学教室

(平成元年6月12日受理)

Gene Identification and Characteristics of the Long Grain Mutant Induced from the Variety "Shiokari"

Takeshi SATO, Itsuro TAKAMURE, Harumi KIKUCHI and Toshiro KINOSHITA
(Plant Breeding Institute, Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo, 060, Japan)

I. 緒 言

米を食糧以外の他用途に供する場合には，従来の食用の場合とは異なる多様な形質たとえば飼料用や工業原料などに適する粒質や粒大さらには経済的競合に耐え得る超多収性などが問題となる。かかる場合には既存の遺伝資源の活用を計ることと共に，新形質を突然変異により誘発することが重要と考えられる。

本研究では北海道品種「しおかり」より玄米千粒重が29 g前後の大粒(長粒)突然変異体を作出して，その収量性や形態的特性を調べ，さらに遺伝子分析を行って既存の遺伝資源との遺伝子同定を行った。

本文に入るに先立ち，供試材料の養成や実験遂行のために御援助を戴いた北海道中央農業試験場稲作部の方々に厚く御礼を申し上げる。また遺伝子分析に協力された加藤清明氏に感謝する。

II. 材料および方法

北海道の水稲品種「しおかり」にガンマー線を照射した後代(M_3)へさらにEMS処理(0.5%, 30°C 6時間)を行った。処理次代のM_2集団中に長粒突然変異体を発見し，1978年以来，毎代自殖を続けて完全な長粒固定系統を育成しN-173と命名した。

形態的特性並びに収量試験はいずれも1981年に岩見沢市の北海道立農業試験場稲作部の水田で実施した。形態的特性の調査のためには圃場に1本植え(畦幅30 cm×株間15 cm)とし，収量試験の場合には慣行法に準拠して，播種は4月30日，移植は5月30日で，栽植密度は25株/m² (畦幅30 cm×株間13.3 cm)，1株3本植えとして，1区面積は5 m²とした。栽培に当たっては標準施肥(標肥と略称)区(A)ではN, P_2O_5, K_2Oをそれぞれ7, 8.5, 6 kg/10 aとし，追肥区(B)ではかかる基肥の外に止葉期の7月31日にNを3 kg/10 a加えた。

遺伝子分析に供試された材料(Table 1)の中で，「房吉」は明治初年にアメリカ合衆国から導入されたと言われる[1)]大粒品種で武田・斎藤[2)]による遺伝子分析の結果によれば，長粒性主働遺伝子，*Lk-f*により支配されている。

実験は1984年から1986年にわたり，F_2集団ならびにF_3系統を用いて，粒形や標識形質の遺伝を調査した。材料は4月下旬に播種し，育苗後6月下旬に北海道大学農学部水田に1株1本植えにより栽植した。栽培は慣行法

1) 北海道大学農学部作物育種学教室業績
2) 文部省科学研究費(綜合A，課題番号62304013)による研究成果
3) 現住所 *北海道立中央農業試験場，**北海道立上川農業試験場

Table 1. List of the strains used

Strain	Marker genes	Grain type
A-136 Shiokari		Normal (middle)
N-173 Mutant*		Long
Fusayoshi	*Lk-f*	Long
A-58 Kokushokuto-2	*C^B, A, Ph, Pn, Pr wx*	Normal (middle)
H-79	*d-2, bc-1, lg, la*	Normal (middle)
H-82	*d-2, g-1, bc-1*	Normal (middle)
H-84	*d-6, bc-1, wx, fs-1*	Normal (middle)
H-165	*C^B, A, Pl, Pn, Hl-a, gl-1*	Normal (middle)
H-343	*C^{Bp}, A, Pr, Mi, wx*	Minute

* Induced from 'Shiokari' by EMS treatment.

によった。標識形質の調査は9月下旬に主として水田における肉眼観察によった。また籾および玄米の長さや幅については，収穫後1個体から5粒ずつを採り，0.1 mmまで測定できるマイクロメーターを用いて測定し，個体の平均値を算出した。遺伝子の連鎖・独立関係を調べるにあたり，組換価をImmerの乗積比法または最尤法により算出した。

III. 実験結果

A. 形態的特性

変異体(N-173)の籾や玄米は肉眼的にもそれとわかる大粒 (Plate 1) であったが，籾長，玄米長，玄米幅および粒形指数 (玄米長/玄米幅) はいずれも原品種 (A-136) に比べると，t検定で有意差を生じていた (Table 2)。一方籾幅と玄米の厚さについては原品種と有意差はみられなかったが，玄米千粒重は原品種 (A-136) の21.2 gに対し，変異体 (N-173) では29.2 gもあってかなり大粒であった。原品種(A-136)に対する比率でみると主として籾長，玄米長が1.2乃至1.3倍となることから長粒変異体と言ってよかろう。

変異体 (N-173) の農業的特性 (Table 3) ならびに穂長の Idiogram (Fig. 1) を原品種 (A-136) と比較すると，変異体 (N-173) では出穂日が4～5日遅く，成熟期も遅れたが，登熟日数は原品種 (A-136) と変らなかった。稈長は12～19 cm，穂長も4～5 cm長くなり，変異体の草型はむしろ穂重型へ変化していた。変異体 (N-173) の節間構成は第1，第2節間がいずれも原品種 (A-136) より有意に長く，下位節間や伸長節間数には変化が認められなかった (Fig. 1)。

Table 2. Grain characters of N-173 (long grain mutant) and its original strain (A-136, Shiokari)

Character	Mutant (N-173)	Shiokari (A-136)	Ratio for Shiokari	Difference	
				Mean	t
Spilelet length (mm)	7.70	6.19	1.24	1.51	7.14**
Spikelet width (mm)	3.79	3.76	1.01	0.03	0.32
Grain length (mm)	6.44	5.01	1.29	1.43	9.31**
Grain width (mm)	3.24	3.09	1.05	0.15	2.38*
Grain thickness (mm)	2.29	2.24	1.02	0.05	0.88
Grain shape (length/width)	1.99	1.62	1.23	0.37	5.13**
1000-grain weight (g)	29.2	21.2	1.38	8.00	

* Significant at the 5% level.
** Significant at the 1% level.

Table 3. Plant characters of N-173 (long grain mutant) and its original strain, A-136 Shiokari

Character	Trial A		Trial B	
	Mutant (N-173)	Shiokari (A-136)	Mutant (N-173)	Shiokari (A-136)
Plant height at young stage (cm)	28.3	24.2		
Heading date	Aug. 7	Aug. 3	Aug. 8	Aug. 3
Maturation date	Oct. 6	Oct. 2	Oct. 7	Oct. 4
Ripening period	60	60	60	62
Culm length (cm)	73	61	84	65
Panicle length (cm)	18.9	15.1	21.3	16.3
Number of panicles	11.4	14.7	13.1	18.8

Trial A ; Basal fertilization only.
Trial B ; Basal fertilization and top dressing at July 31.

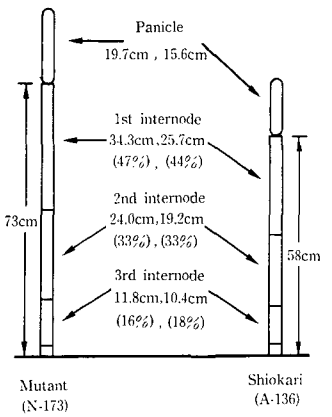

Fig. 1. Idiogram of culm and panicle in N-173 (long grain mutant) and A-136 (Shiokari).

B. 収量試験

標肥区と追肥区の2条件を用いて変異体 (N-173) と原品種 (A-136) の間で収量特性を比較した (Table 4)。調査年 (1981) は5月から6月にかけて低温に推移したため，初期生育が極めて不良であった。そのため一般の作況も平年の80～90%であった。したがって本収量試験の収量水準もやや低かった。

標肥区における変異体 (N-173) の粗玄米収量は原品種 (A-136) に比べて17 kg減となったが，追肥区では逆に14 kg多収となった。精玄米重でも同じ傾向がみられた。なおN-173では，もみわら比が標肥区，追肥区共に1.13であったのに対して，A-136では1.28 (標肥区)，1.21 (追肥区) となり，明らかな低下がみられた。これは変異体 (N-173) の稈重が原品種 (A-136) より約10%重くなったのに対して，籾重がほとんど同じであったことによ

Table 4. Yield trials (kg/10 a) of N-173 (long grain mutant) and its original strain, A-136 Shiokari

Character	Trial A		Trial B	
	Mutant (N-173)	Shiokari (A-136)	Mutant (N-173)	Shiokari (A-136)
Total weight	940	914	1061	1010
Culm weight	440	402	498	456
Spikelet weight	498	513	563	554
Milled rice weight	377	389	443	426
Rough rice weight	392	409	460	446

Trial A ; Basal fertilization only.
Trial B ; Basal fertilization and top dressing at July 31.

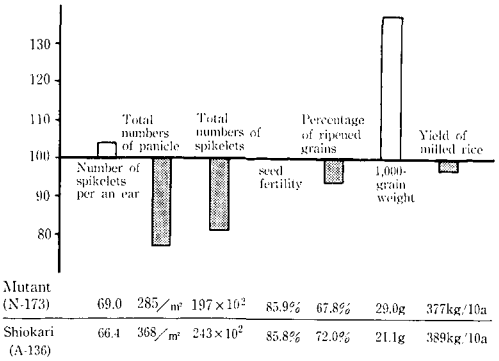

Fig. 2. Yield component characters in the yield trial A with the basal fertilization.

る。変異体 (N-173) の収量構成要素 (Fig. 2) の特徴は，穂数が少なく，千粒重が極端に重く，1穂籾数，稔実歩合および登熟歩合には大きな差がみられないことで，総籾数は穂数減の分だけ少なくなっており，籾数減と千粒重の増加が丁度よくバランスしていた。

C. 遺伝子分析

長粒突然変異体の N-173 と正常型系統の雑種 F_1 の籾長は，いずれも両親の中間値となり，2種の交雑の F_2 集団の籾長分布はいずれも F_1 と検定系統の籾長付近とにピークを有する2頂または3頂分布を示した (Fig. 3, 4)。さらに，各 F_2 集団を籾長と粒形から肉眼で長粒型と正常型の2群に類別することができ，5種の交雑組合せではほぼ 3:1 の分離比に適合した (Table 5)。したがって N-173 の長粒性には1対の遺伝子が関与し，やや不完全優性を示した。

一方，F_2 集団の籾幅の変異はいずれも連続的となり，

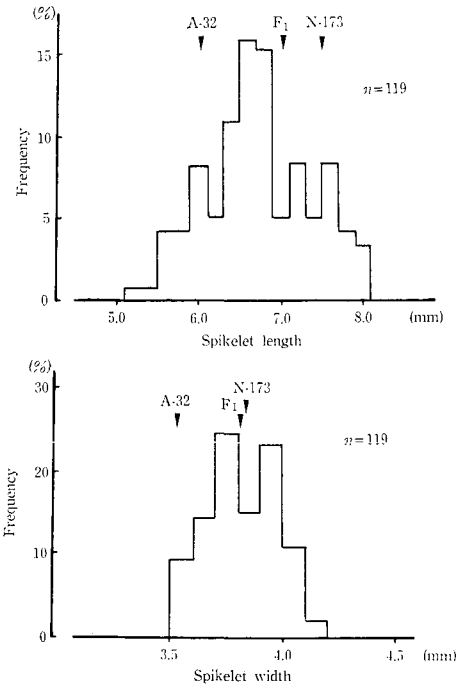

Fig. 3. Frequency distributions of spikelet length and width in F_2 population (A-32×N-173).

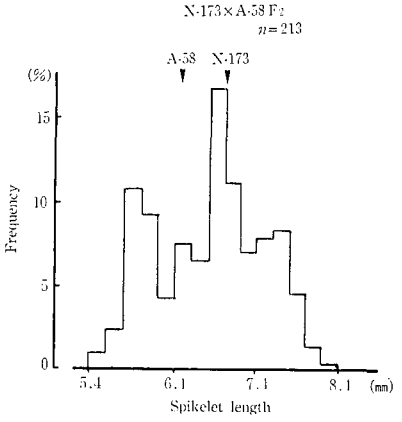

Fig. 4. Frequency distribution of spikelet length in F_2 population (N-173×A-58).

Table 5. F_2 segregations of long grain mutant character in the crosses between N-173 and linkage testers

Cross combination	Long grain *Lk-f*	Normal +	Total	Goodness of fit χ^2 (3:1)	p
A- 32×N-173	91	28	119	0.14	0.70-0.80
N-173×A- 58	161	52	213	0.04	0.80-0.90
N-173×H- 79	91	31	122	0.01	0.90-0.95
H- 82×N-173	99	34	133	0.02	0.80-0.90
N-173×H- 84	222	76	298	0.04	0.80-0.90

Table 6. Mean spikelet length in three F_2 populations

Cross combination	Spikelet length (mm) Long	Normal
A- 32×N-173	6.99±0.48 (119)	5.88±0.24 (100)
N-173×A- 58	7.15±0.46 (120)	5.96±0.19 (100)
A- 32×Fusayoshi	7.31±0.50 (122)	6.01±0.20 (100)

Parenthesis means percentage to normal type.

変異体 (N-173) の有する主働遺伝子の籾幅に対する作用は小さかった。各 F_2 集団の長粒型 (ヘテロ型を含む) は正常型に較べ約20% 籾長が長かった (Table 6)。この遺伝子作用は「房吉」由来の *Lk-f* 遺伝子[2] によるものとほぼ同程度の作用力を示した。

D. *Lk-f* との遺伝子同定

変異体 (N-173) と「房吉」は出穂期その他の特性ではかなり異っていたが，両者の相反交雑の F_1 の籾型は共に両親の中間型となり，F_2 集団では籾長が 7 mm 以下の正常型は出現せず，長粒型のみの正規分布となった (Fig. 5)。したがって変異体 (N-173) の関与遺伝子は *Lk-f* 遺伝子と同座であると推定された。さらに相反交雑の F_2 集団からそれぞれ無作為に約 40 個体を抽出して F_3 系統を養成した。籾長の F_2-F_3 親子相関はいずれも

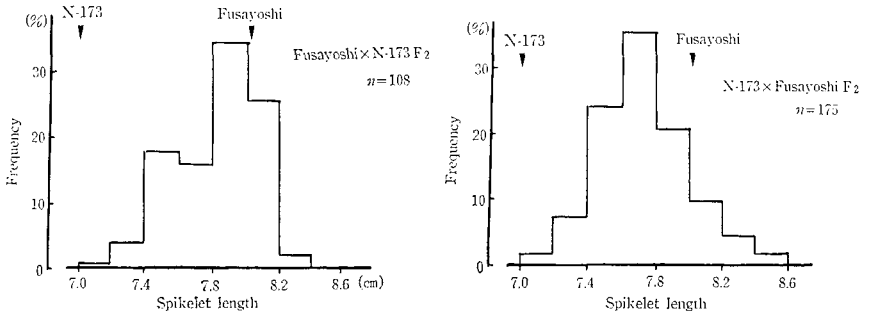

Fig. 5. Frequency distributions of spikelet length in F_2 populations from the reciprocal crossings between N-173 (long grain mutant) and Fusayoshi.

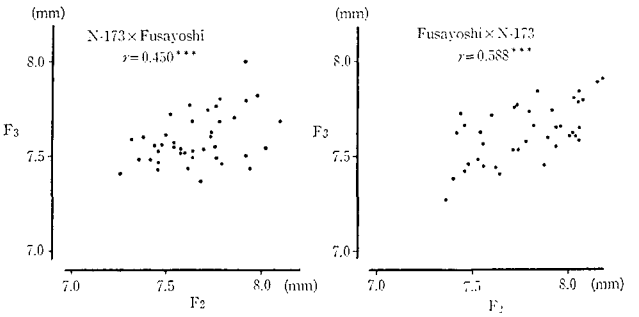

Fig. 6. Correlation of spikelet length between F_2 plants and F_3 derived lines in the crosses between N-173 and Fusayoshi.

Table 7. Linkage relationships between *Lk-f* gene from N-173 (long grain mutant) and *bc-1* for brittle culm in F_2 populations

	Long kernel Normal *Lk-f* +	Long kernel Brittle *Lk-f bc-1*	Normal Normal ++	Normal Brittle + *bc-1*	Total
Cross A (N-173×H-79)					
Observed	77	13	14	18	122
Calculated (p=24.9%)	78.20	13.30	13.30	17.20	
Cross B (N-173×H-84)					
Observed	192	30	30	46	298
Calculated (p=22.5%)	193.75	29.75	29.75	44.75	

* Recombination values; Cross A 24.9±3.1, Cross B 22.5±1.9, Total 23.2±1.6.

** Goodness of fit; Cross A, $\chi^2=0.099$, $P>0.99$. Cross B, $\chi^2=0.055$, $P>0.99$.

Table 8. Independent segregations between *Lk-f* and marker genes in F_2 populations

Cross	Linkage group	Gene pair A	Gene pair B	F_2 segregation AB	Ab	aB	ab	Total	Goodness of fit $\chi^2(9:3:3:1)$	p
N-173×H- 79	I	*Lk-f*	*C*	60	31	22	9	122	1.60	0.5-0.7
H-343×N-173	〃	〃	〃	41	7	13	4	65	4.25	0.2-0.3
N-173×H- 84	〃	〃	*fs-1*	165	57	56	20	298	0.17	0.3-0.5
H- 82×N-173	II	〃	*d-2*	87	12	24	10	133	9.08	0.02-0.05
N-173×H- 79	II	〃	*lg*	68	23	22	9	122	0.29	0.95-0.98
N-173×H- 84	IV	〃	*d-6*	163	59	54	22	298	0.98	0.8-0.9
H- 82×N-173	〃	〃	*g-1*	74	25	25	9	133	0.07	0.95-0.98
N-173×H- 79	VIII	〃	*la*	74	17	27	4	122	4.40	0.2-0.3

1% 水準で有意な正の相関を示し，主働遺伝子以外に籾長を支配する変更遺伝子の関与が示唆された (Fig. 6)。

次に変異体 (N-173) の長粒遺伝子を *Lk-f* として標識遺伝子との連鎖関係を調べたところ，高牟禮・木下[3] が見出したのと同様に N-173 由来の *Lk-f* は第 XI 連鎖群に所属する *bc-1* (鎌不要) との間で 22.5～24.9% の組換価が算出された (Table 7)。その外の I, II, IV, VIII の各群に属する7種の標識遺伝子との間にはいずれも独立関係が確かめられた (Table 8)。

IV. 考　　察

これまで人為突然変異体が育種に有効利用されている例は少くない。イネでは蓬原[4] によって「フジミノリ」のガンマー線処理から育成された短稈品種「レイメイ」や RUTGER ら[5] による半矮性品種「Calrose 76」などは育種材料として共に大きく貢献した。

穀粒に関する人為突然変異の誘発例もきわめて多く，粒型，粒質，成分などに関して多様な変異が作出された[6]。粒型では長，短いずれの方向にも比較的変異しやすく，また，粒型に随伴して生理的形質をも惹起する場合としない場合の両方が認められている。胡[7] によればカリフォルニア州の中粒品種にガンマー線や Azide 処理を行って多様な粒型が得られたことから，日本型の遺伝的背景を有する長粒突然変異誘発が実際の育種上有望であることを示唆した。

著者らがガンマー線と EMS 処理の2重処理で得た長粒突然変異体 (N-173) もかかる範ちゅうに入るもので，本変異体の収量性は原品種程度であり，栽培条件 (密植・追肥) によっては原品種を上まわることが示された。

最近，北海道でも大粒化による多収品種の育成の可否が検討され，一部その育種が開始されているが，北海道の実用品種の千粒重は 20～25 g であり，25 g 以上の極大粒種を育成する場合にはその遺伝子源を道外や外国の大粒種などに求めねばならないのが実情である。本変異体の農業的諸特性は「しおかり」並みであり，長稈となる欠点は半矮性遺伝子を用いることによって改良できるので，大粒種育種の母本としての利用価値はきわめて高いと思われる。

変異体 (N-173) と原品種 (A-126) は共に「しおかり」の遺伝的背景を有し，長粒遺伝子以外は斉一な準同質遺伝子系統と考えられる。そこでこの長粒遺伝子による作用性を両系統間の形質比較から考察すると，籾長や玄米長を1.2～1.3倍とする外に，多面作用として稈長や穂長を長くし，穂数を減じる。草型は中間型からむしろ穂重型へ変った。かかる作用性は「房吉」由来の大粒性について *Lk-f* の作用を調べた結果[8] とほぼ一致している。そこで変異体 (N-173) の示す長粒性について遺伝子分析ならびに *Lk-f* との遺伝子同定を行ったところ，変異体 (N-173) に関与する長粒遺伝子は少なくとも *Lk-f* と同一座であることが示された。N-173×房吉の F_2 集団からランダムに抽出して F_3 系統を作り，親子 (F_2-F_3) 間の相関関係が有意であることを認めた。おそらく主働遺伝子以外にも変異遺伝子が作用していると思われる。なお連鎖分析からも本変異体 (N-173) の有する *Lk-f* と *bc-1* (鎌不要) の間には 22.5～24.9% の組換価が得られ，これは従来「房吉」を用いた交雑における *Lk-f* と *bc-1* 間の組換価に近い値であった。これまでも「低脚烏尖」や「十石」「しらぬい」などの有する半矮性遺伝子，*sd-1* と同座における人為突然変異を生じた例が知られている[5,9]。今回「房吉」と同じ遺伝子源が遺伝的背景を全く

異にする北海道品種の「しおかり」から人為突然変異によって誘発されたことは，大粒化を目指す北海道の稲育種にとってきわめて意義が大きい。

V. 摘　　要

1. 北海道品種「しおかり」にガンマー線照射を行った後代(M_3)を用いてさらにEMS処理を加え，その2代目の集団(M_2)において大粒(長粒)突然変異体を発見した。以後自殖を行って固定系統としてN-173と名付けた。

2. 変異体(N-173)と原品種「しおかり」(A-126)の間で籾と玄米の特性を比較し，変異体の籾長や玄米長が1.2～1.3倍となり，幅や厚さにはあまり変りがないことを認めた。なお玄米千粒重は29 gで1.38倍となった。

3. 粒形質以外では原品種と比較して，変異体(N-173)では出穂が3～4日遅く，稈長は15 cm，穂長も4 cm長かった。しかし穂数は40%少なく，草型は穂重型へと変化した。節間構成は第1，第2節間が長くなったが，下位節間長や伸長節間数に変化はみられなかった。

4. 標準施肥とそれに追肥を加えた2条件で収量試験を行った。標準施肥区では変異体(N-173)の精玄米重がやや減じたが，追肥区ではむしろ原品種を上回る結果が得られた。収量構成要素についての特徴では千粒重が極端に大で，穂数，総籾数および稔実歩合がやや減じたが，籾数減と千粒重の増加分が丁度釣合って収量には変りがなかった。

5. 変異体(N-173)と正常型系統との交雑実験の結果から長粒型は1対の主働遺伝子支配であることが明らかとなり，長粒の方がやや不完全優性を示した。

6. 既存の長粒品種「房吉」は*Lk-f*を有しているが，遺伝子同定の結果，変異体(N-173)に係わる長粒遺伝子も*Lk-f*と同座であることが明らかとなった。

7. N-173×房吉における籾長に関してはF_2個体とF_3系統の相関関係が有意となった。おそらく籾長の変異に関して*Lk-f*以外にも変更遺伝子が関与していると推定された。

8. 変異体(N-173)を含む交雑のF_2集団において，*Lk-f*と*bc-1*(鎌不要-1)の間には22.5～24.9%の組換価で連鎖関係が認められた。なお「房吉」を用いた交雑でも同様な連鎖関係が見出されている。

引 用 文 献

1) 盛永俊太郎：日本の稲 pp. 324, 養賢堂, 東京, 1957
2) 武田和義・斉藤健一：イネの粒大を支配する主働遺伝子. 育種, **30**: 280-282. 1980
3) 高牟禮逸朗・木下俊郎：粒大および粒形に係わる2種の主働遺伝子の関係. 稲の交雑に関する研究第LXXXVII報　北大農邦文紀 **14**: 1-10. 1983
4) FUTSUHARA, Y.: Breeding of a new rice variety Reimei by gamma-ray irradiation. *Gamma Field Symposia* **7**: 87-109. 1968
5) RUTGER, J. N., AZZINI, L. E., BROOKHOUZEN, P. J.: Inheritance of semidwarf and other useful mutant genes in rice. In Rice Genetics. *Proc. of the Int. Rice Genet. Symposium*, IRRI, 27-31 May 1985: 261-271. 1986
6) 渡辺好郎・山口彦之：突然変異育種. *Gamma Field Symposia* No. **20** 別冊 pp. 343. 養賢堂, 東京, 1983
7) 胡兆華：カリフォルニアにおけるイネの突然変異育種. 育雑, **28** 別1: 40-41. 1978
8) 武田和義・斉藤健一・山崎季好・三上泰正：イネの大粒性同質遺伝子系統における収量関連形質の環境変動. 育雑 **37**: 309-317. 1987
9) KIKUCHI, F.: Semidwarfing genes of high yielding rice varieties in Japan. In Rice Genetics. *Proc. of the Int. Rice Genet. Symposium*, IRRI, 27-31 May 1985: 285-295. 1986

Summary

A long grain mutant was induced from the middle grain variety, Shiokari, by successive treatments with gamma rays and EMS.

In the true bred line (N-173) derived from the mutant, spikelet and grain length increased to about 1.2 or 1.3 times those of the original line, Shiokari, while width and thickness of grain remained unchanged. It is notable that 1000-grain weight of N-173 was increased to 29.2 g in comparison with 21.2 g for the original. The plant type of N-173 shifted to the panicle weight type from the intermediate type in the original, showing the elongation of panicle and culm.

Yield trials under two kinds of fertilization were carried out in the paddy field of the Hokkaido Central Agricultural Experiment Station. Total weight of milled grains was rather increased in the mutant line under the top dressing at booting stage. As to yield components, it is noted that the increment of 1000-grain weight counterbalanced with the decrease of the total number of spikelets in the mutant line. It is pointed out that the use of semidwarfness combined with the grain type is for the development of the long-grain variety

decreasing the elongation of culm length caused by the long grain gene.

A single gene was responsible for the long grain mutant character's showing an incomplete dominance. As a pleiotropic effect, an elongation of panicle and culm with a decrease in panicle numbers was prominent. In the allelism test with *Lk-f*, which is derived from Fusayoshi, the identical allele or the isoallele was responsible for the long grain mutant in the *Lk-f* locus because the F_2 populations showed normal distribution and no middle grain types appeared. In addition to this, the participation of the modifying gene or genes was suggested by the close correlation between the spikelet lengths of F_2 plants and F_3 derived lines. A linkage relation between *Lk-f* and *bc-1* (brittle culm) was confirmed in the crosses involving N-173.

Thus the long grain mutant may be utilized effectively for rice breeding in Hokkaido.

Pate I. 1. 50 grains of A-136 Shiokari
2. 50 grains of N-173 long grain mutant
3. 50 grains of "Fusayoshi"