



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	イネ胚乳澱粉のアミロース含量に関する遺伝学的研究 : 稲の交雑に関する研究 第XCVI報
Author(s)	菊地, 治己; KIKUCHI, Harumi; 木下, 俊郎 他
Citation	北海道大学農学部邦文紀要, 15(3), 299-319
Issue Date	1987-03-26
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/12073
Type	departmental bulletin paper
File Information	15(3)_p299-319.pdf



イネ胚乳澱粉のアミロース含量に関する遺伝学的研究

一稲の交雑に関する研究 第 XCVI 報—^{1,2)}

菊地 治己*・木下 俊郎

(北海道大学農学部作物育種学教室)

(*北海道立上川農業試験場)

(昭和62年1月19日受理)

Genetical Study on Amylose Content in Rice Endosperm Starch

—Genetical studies on rice plant, XCVI—

*Harumi KIKUCHI and Toshiro KINOSHITA

(Plant Breeding Institute, Faculty of Agriculture,
Hokkaido University, Sapporo, 060 Japan)

(*Kamikawa Branch, Hokkaido Prefectural Agricultural
Experiment Station, Asahigawa, 078-02 Japan)

緒 論

北海道の稲作は品種改良と栽培技術の発達により収量水準を大きく向上し、冷害年における減収率こそ低下したものの、収量の年次変動は他府県に比べて依然として高い水準にある。こうした不安定性の解消は北海道稲作の重要な課題となっている。また、産米の品質についても検査等級と食味の両面において北海道産米は府県産米に比べて大きく劣るため、食味の改良に対する社会的要請も極めて強い。

道産米の食味の不良原因については、これまで多くの研究がなされてきたが^{9,10,18,19)}、その結果、道産米と府県産米とでは米の理化学的特性に大きな差異が存在し、特に道産米では胚乳澱粉に占めるアミロース成分の割合(アミロース含量)が府県産米に比べて高いことが明らかにされ^{9,10)}、低アミロース化による良食味育種の方向性が示されて今日に至っている。今後、さらに道産米の食味を改良し、登熟温度などの環境条件による制約の少ない品種を効率的・計画的に育成するためには、米の食味に大きく影響する胚乳澱粉を始め、蛋白質などの米粒の化学的成分に関する遺伝解析のみならず、それらの生合成や蓄積さらには分解に対する遺伝的制御機構について

の理解が必須である。

本研究は、登熟温度の低い北海道においても安定して食味の良好な品種を育成することを目的として、主に胚乳澱粉のアミロース含量に関する遺伝解析を行い、良食味への育種についての基礎知見として取りまとめたものである。

第1章 北海道品種群および北大検定系統群の遺伝変異

北海道の栽培品種のアミロース含量の遺伝変異についてはこれまで稲津ら⁹⁾、佐々木²⁵⁾らおよび新井²⁾らによる報告があるが、本章ではさらに、北海道大学で長年にわたり保存あるいは育成した北海道の在来種、新育成品種および連鎖分析用の検定系統について、胚乳中のアミロース含量と蛋白含量を調べた。

材料および方法

供試材料は、北海道大学農学部作物育種学教室で保存中の新・旧両品種17種(うち4種は糯種)と連鎖分析用の検定系統49系統(うち17種は糯種)の計66系統である(Table 1)。

これらは、1982年に札幌市の北海道大学農学部試験圃

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(一般B, 課題番号61480030)による研究成果

場へ、また1984年には岩見沢市北海道立中央農業試験場稲作部圃場にそれぞれ栽植した。栽培法はそれぞれの慣行法によった。

調査形質は、アミロース含量、蛋白含量、千粒重、玄米の形態形質、玄米の着色等であった。玄米の調査、出穂日調査等は常法により行った。また、成分分析のための試料としては、個体単位で収穫した後、脱穀し、特殊な系統(小粒や粒厚のうすい系統)を除き、1.8ないし1.9 mmのライスグレーダーで精選した玄米を用いた。

アミロース含量の測定は、テクニコン社製のオートアナライザーを用いる稲津の方法¹⁾によった。すなわち、試料には90%程度に搗精された後50メッシュのナイロン篩を通した米粉を用い、1回分のサンプル量は100 mgとし、これに0.05 NのNaOH 20 mlを加え、5~12時間室温で放置後、オートアナライザーで測定した。

蛋白含量の測定には、同じくテクニコン社製のインフラライザーを用いる新井の方法²⁾によった。

なお、1982年は最近10年間の中では平年に近い登熟温度であり、1984年は最も高温であった。兩年とも、出穂遅延や不稔などの障害の発生は認められず、生育は正常であった。

実験結果

Table 1には調査7形質について、栽培品種(C)ならびに検定系統(T)の2群に分けて、それぞれの平均値、変異幅、標準偏差および変動係数を示した。いずれの形質についても、栽培品種(C群)に比べて検定系統(T群)の変異幅がかなり大きかった。T群の中にはアミロース含量の最高値が29.3%と極めて高いものがあった。これらの高アミロース系統の由来を調べたところ、それらのほとんどは、インド型などとの交雑によって育成された系統であることがわかった。

蛋白含量についてもT群の変異が大きく、栽培品種の最高値である12.5%以上の系統(H-21, H-59, H-93, H-135, H-152, H-201, WS-5, WS-15)が見出された(Appendix I)。

玄米の形態的特性についても、T群では多様であり、玄米千粒重が12.3 gの極小粒から、同30.5 gの大粒のものまでであった。また、玄米の長さと同幅で表わされる粒形についても極円粒からインド型品種に多く見られる長粒までその変異幅は極めて大きかった。

次に、胚乳成分と玄米の形態的特性の関係をj知るため、

Table 1. Comparison of amylose and protein contents and five grain characters between Hokkaido cultivars (C) and Hokudai genetic testers (T)

Character	Cultivar or tester	Number of lines	Mean	Range of variation	Standard deviation	Coefficient of variation (%)
Amylose content (%)	C	13	21.6	17.6—24.2	±2.11	9.8
	T	41	23.7	16.8—29.3	±2.91	12.3
Protein content (%)	C	17	10.4	8.3—12.5	±1.23	11.8
	T	49	10.7	8.0—14.5	±1.50	14.0
1000-grain weight (g)	C	17	21.2	18.0—24.5	±2.31	10.9
	T	49	20.5	12.3—30.5	±3.61	17.6
Grain length (mm)	C	17	5.29	4.97—5.56	±0.20	3.8
	T	49	5.20	3.59—6.71	±0.55	10.6
Grain width (mm)	C	17	3.10	2.84—3.24	±0.12	4.0
	T	49	2.96	2.38—3.30	±0.24	8.0
Grain shape index	C	17	1.71	1.60—1.94	±0.098	5.7
	T	49	1.77	1.14—2.45	±0.26	14.9
Grain thickness (mm)	C	17	2.10	1.85—2.25	±0.087	4.1
	T	49	2.03	1.45—2.34	±0.13	6.5

1) Grain shape index = Grain length / Grain width.

2) Hokkaido cultivars: See Appendix I.

Hokudai genetic testers: See Appendix I.

Table 2. Correlation coefficients related to amylose and protein contents and five grain characters in Hokkaido cultivars and Hokudai genetic testers

Non-glutinous ¹⁾ Glutinous ²⁾	P	L	W	L/W	T	GW
	Amylose content	-0.462**	0.388**	0.163	0.169	0.038
Protein content (P)		-0.125	-0.417**	0.167	0.428**	-0.342**
Grain length (L)	-0.084		-0.137	0.802**	-0.031	0.707**
Grain width (W)	-0.024	-0.489		-0.697**	0.624**	0.402**
Grain shape (L/W)	0.076	0.763**	-0.927**		-0.394**	0.261
Grain thickness (T)	-0.160	-0.722**	0.825**	-0.901**		0.566**
1000-grain weight (GW)	-0.284	-0.235	0.840**	-0.715**	0.801**	

*, **: Significant at the 5% and 1% levels, respectively.

- 1) Upper diagonal means correlations in non-glutinous Hokkaido cultivars and Hokudai genetic testers, (n=54).
- 2) Lower diagonal means correlations in glutinous Hokkaido cultivars and Hokudai genetic testers, (n=12).

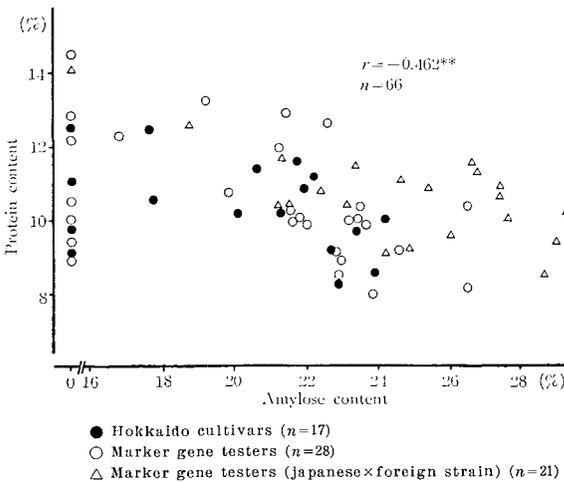


Fig. 1. Relation between amylose and protein contents in Hokkaido cultivars and Hokudai genetic testers.

調査形質間の相関係数を糯・粳別にもとめた (Table 2)。粳種ではアミロース含量は蛋白含量と負の ($r = -0.462^{**}$) また千粒重とは正の ($r = 0.407^{**}$) 相関があり、蛋白含量は玄米の幅、玄米の厚さ、および千粒重とそれぞれ有意な相関関係を示した。糯種では、蛋白含量と玄米の形態的特性の間には有意な相関関係が認められなかった。

Fig. 1 には、アミロース含量と蛋白含量による調査系統の散布図を示したが、栽培種で構成される範囲 (図中、黒丸) を越えるアミロース含量を有するものはほとんどインド型との交雑により育成された北大検定系統であった。

考 察

国際稲研究所 (IRRI) の調査によれば、インド型品種にはアミロース含量が 25% 以上のものが多い²⁾。一方、日本稲の大部分はアミロース含量が 20% 前後で、その品種間差異はインド型のそれに比べて小さく⁷⁾、北海道品種は本州産品種に比べると 3% 前後高いもの⁹⁾、栽培品種間の差異は比較的小さいと考えられている²⁵⁾。

本実験では北大保存の検定系統中の一部である日本稲系統と外国稲 (主にインド型品種群) との交雑後代に由来する検定系統中に多数の高アミロース含量の含まれることを見出した。1984 年に供試系統数を増して追試した結果によれば、これらのアミロース含量は 25% 以上 30% までに分布しており、北海道の新・旧栽培品種の遺伝変異はもとより、日本稲の遺伝変異を越えていた (Fig. 2)。

また、蛋白含量についても栽培品種では極めてまれな 14~15% という高い含量をもつ系統が見出された。

この他、玄米の形態的特性についても北大検定系統は極めて多様であり、例えば粒形については長粒のインド型品種程度のものから、ほぼ円粒に近いものまで見られた。

北大検定系統には、花青素着色形質を始めとする多数の標識遺伝子を集めて育成した系統が多い。これらの中には、遠縁稲間交雑の後代より選抜固定された系統もある。アミロース含量や蛋白含量についても、北大検定系統が極めて多様な変異を有していたのは、検定系統の育成過程において、直接、遺伝子分析の対象とならなかった形質についても外国稲から取込まれ、潜在的に多様な

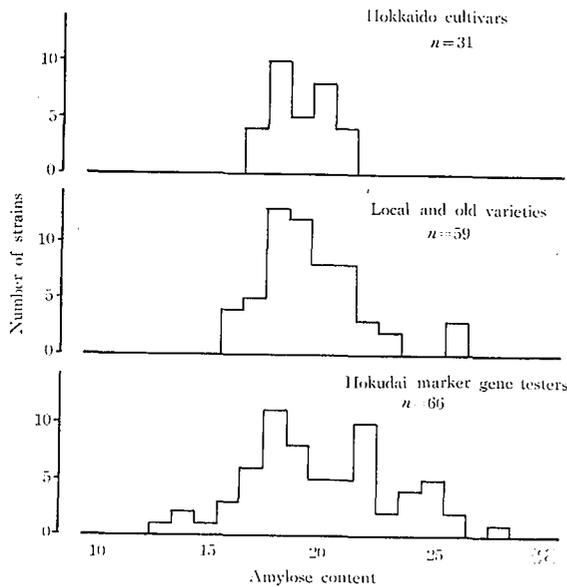


Fig. 2. Variation of amylose content in Hokkaido cultivars and Hokudai genetic testers.

遺伝変異を構成していたことになる。

SANO²²⁾によれば、日印間に見られるアミロース含量に関する品種間差異は、第I連鎖群に座乗し、胚乳澱粉の糯硬性を支配している *wx* 遺伝子座のアレーレの差異によって説明され、インド型品種では高アミロース性の *Wx^a* を有し、日本型品種群では低アミロース性の *Wx^b* を有することを明らかにした。

現在、北海道で進められている良食味育種は、米の成分を改変することによって食味の改良を計ろうとするものであり、実際にアミロース含量や蛋白含量に関する選抜を実施している。このように、米の食味を成分育種で改良しようとする場合、それらの成分に係わる遺伝的制御機構を明らかにすることが、育種の基礎的知見として極めて重要であるが、そのためには多様な変異に関する遺伝解析を進める必要があろう。北大検定系統は、このような遺伝解析のために、必要な標識遺伝子を有するのみでなく、それら自身が胚乳成分について遺伝的に多様であることから、今後の米の成分育種の遺伝子資源としても有用である。

第2章 胚乳澱粉のアミロース含量に関する遺伝子分析

イネの低アミロース性突然変異体については、これまでいくつか知られているが^{1,14,21,26)}、本実験に用いられ

た低アミロース系統は、SM-1, NM-391, N8-ES No. 58 であり、それぞれしおかり、ニホンマサリ、農林8号から人為的に誘発された突然変異系統である。N8-ES No. 58 の低アミロース性についてはすでに単純劣性遺伝子 *du* の関与することが明らかとなっている²¹⁾。

本実験ではSM-1とNM-391の低アミロース性に関与する遺伝子分析を中心にして、北海道品種中では比較的低アミロース含量の低い農林20号とアミロースの比較的高いインカリの間でも交雑実験を行なって、アミロース含量に関する遺伝を調べた。

材料及び方法

供試系統とその特性を Table 3 に示した。SM-1 は、しおかりの γ 線照射処理後代にさらにEMS処理を行って誘発された低アミロース性突然変異体から由来している系統でアミロース含量が原品種の約80%まで減少している。K-583067は農林8号の低アミロース性突然変異系統であるN8-ES No.58にインカリを交配して育成された低アミロース性の固定系統である。永系-84268 (E-84268) はNM-391×道北36号から育成された低アミロース系統であり、NM-391に由来する低アミロース性遺伝子を有していると推定される。BC-19-*du* はNM-391×道北糯18号から、戻し交雑によって育成された低アミロース性固定系統であり、道北糯18号の遺伝的背景を有して、しかもNM-391に由来する低アミロース性遺伝子も保有していると推定される。また、BC-16-*wx* は同じく、道北糯18号とArpa Saly (ソ連品種) との戻し交雑後代から育成された固定系統であり、その遺伝的背景は道北糯18号とはほぼ同じである。

A-5赤室, H-59, H-69, H-143およびH-337はいずれも北大検定系統であり、それぞれTable 3に記した標識遺伝子を有する。

供試交雑組合せ、世代、 F_2 の個体数をTable 4に示した。これらの交雑組合せの F_2 集団は個体単位に栽植して、成熟期に個体毎に収穫し、アミロース含量や蛋白含量の分析に用いた。なお、必要に応じて、 F_3 系統を用いて後代検定を実施した。

実験結果

A しおかり突然変異系統SM-1由来の低アミロース性と早生型に関する遺伝子分析

Table 5にはSM-1とその原品種であるしおかりおよびそれらの F_1 植物の特性とアミロース含量並びに蛋白含量を示した。SM-1はしおかりに比べて、1週間程

Table 3. Strains used in the experiment

Strain	Amylose type	Origin or marker genes
Low amylose strains		
SM-1	Low	Mutant induced from Shiokari
K-583067	do.	F ₈ line (N8-ES No. 58×Ishikari), dull endosperm
E-84268	do.	F ₅ line (NM-391×Kitaake), dull endosperm
Hokkaido Cultivars		
Norin 20	Intermediate	
Ishikari	do.	
Shiokari	do.	
Linkage testers		
A-5 Akamuro	Intermediate	<i>C^{Bp} A Rc Rd I-Bf⁺</i>
A-58 Kokushokuto-2	Glutinous	<i>wx C^B A Pr Pn Ph</i>
H-59	do.	<i>wx lg d-2</i>
H-69	Intermediate	<i>C^{Bp} A nl-1 gl-1</i>
H-143	do.	<i>st-2</i>
H-337	High	<i>Cl gl-1</i>
<i>wx</i> isogenic lines		
BC-16-wx	Glutinous	<i>wx</i>
BC-17	High	High amylose <i>Wx</i>
BC-19	Intermediate	Normal amylose <i>Wx</i>
BC-19-du	Low	Dull endosperm originated from NM-391

Table 4. List of the cross combinations used

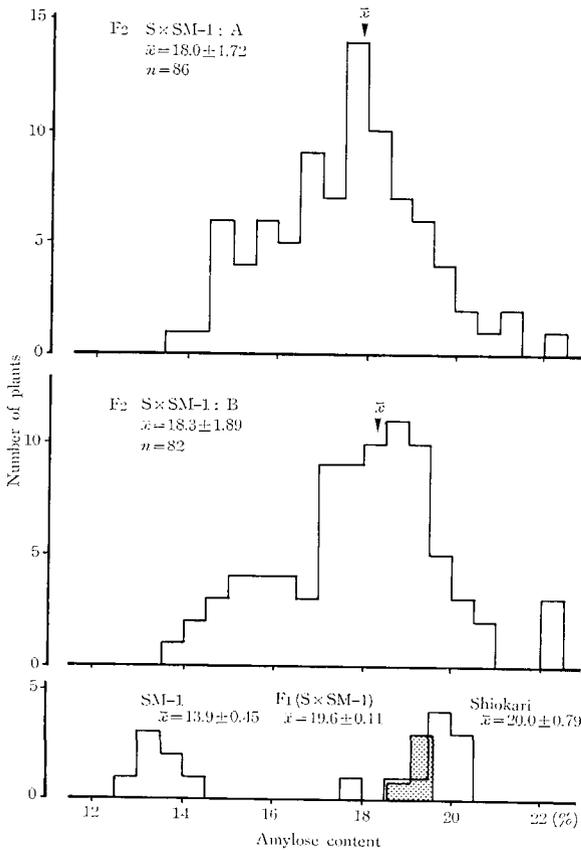
No.	Cross combination	No. of F ₂ plants	Test generation	Year of experiment
1.	Norin 20×Ishikari	281	F ₂ , F ₃	1981, 1982
2.	Shiokari×SM-1	170	F ₂ ~F ₄	1982~1985
3.	SM-1×A-5	81	F ₂ , F ₃	1983, 1984
4.	H-59×SM-1	84	F ₂ , F ₃	1983, 1984
5.	H-69×SM-1	161	F ₂ , F ₃	1983, 1984
6.	H-143×SM-1	124	F ₂	1985
7.	SM-1×K-583067	264	F ₂	1985
8.	SM-1×E-84268	172	F ₂	1985
9.	BC-19-du×BC-19	351	F ₂	1985
10.	BC-19-du×BC-16-wx	428	F ₂	1985
11.	BC-19-du×BC-17	208	F ₂	1979
12.	Shiokari×H-337	357	F ₂	1985

度早生化しており、稈長、穂長も共に短かった。千粒重はほとんど同じか、わずかに小粒で、アミロース含量は原品種の70%までに低下した。蛋白含量は原品種より約19%多く、高蛋白性となった。これらのF₁植物の

出穂期はSM-1と同程度になり、しおかりより約1週間早かった。稈長、穂長などもSM-1に近い値であった。千粒重は両親より1~2g重かった。アミロース含量はしおかりよりやや低かったが、ほとんど差がみられな

Table 5. Amylose and protein contents and five agronomic characters

Strain or population	Heading date	Culm length (cm)	Panicle length (cm)	No. of panicles	1000-grain weight (g)	Amylose content (%)	Protein content (%)
SM-1	Aug. 1	47.4	14.2	24.0	19.1±1.04	13.9±0.45	12.7±0.26
Shiokari	Aug. 7	60.8	17.1	19.1	19.9±1.26	20.0±0.79	10.7±0.43
F ₁ (SM-1×Shiokari)	Aug. 1	43.2	12.5	23.6	21.1±1.18	19.6±0.11	12.2±0.34

**Fig. 3.** Frequency distributions of amylose content in the F₁ (dotted) and F₂ populations of the cross, Shiokari (S)×SM-1.

った。蛋白含量は、しおかりよりも高く、SM-1と同程度の値となった。

Fig. 3 には、しおかり (S)×SM-1 の F₂ におけるアミロース含量の変異を示した。A, B いずれの集団も連続分布を示したが、しおかりよりも低アミロース個体が多く分離しており、集団 B では 15~16% と、18~19% の 2 つの頂点を有する 2 頂分布となり、17% を境に低アミロース群と正常群に分けられた。

また、F₂ 個体の主稈の出穂日についても不連続な分布が得られ、8月6日を境に、早生群と晩生群に分割可能となった。

出穂日区分毎にアミロース含量について 17% を境に個体の群別を試みた結果を Table 6 に示した。出穂日の区分が、(3)~(5) の晩生群ではアミロース含量 17% 未満の個体がみられなかった。また A, B いずれの集団においても、正常アミロース群と低アミロース群の個体数がほぼ単遺伝子仮説に基づく 3:1 の比に適合した。

SM-1 由来の低アミロース性に係わる単純劣性遺伝子を *lam(t)* (low amylose endosperm) とする遺伝子仮説をたて、F₃ 検定を行なった。F₂ の出穂日の分布からみて、SM-1 は 1 個の優性早生遺伝子を有すると推定されたので、まずこれを確かめるために F₃ 検定を行なった。F₃ 系統はその出穂性から早生固定、早生~晩生分離、および晩生固定の 3 種に分類され、それら 3 型の出現頻度はほぼ 1:2:1 の比率に適合した (Table 7)。従って、SM-1 が優性の早生遺伝子、*Ef(t)* を有することがまず明らかとなった。

次に、F₃ 系統の中から、早生固定、分離、晩生固定の 3 種を層別にして合計 20 系統を抽出し、それらのアミロース含量を個体単位で測定した。その結果、アミロース含量についても低アミロース固定、高低の分離、正常アミロース固定の 3 種のあることが認められた (Fig. 4)。これらの F₃ について、アミロース性と出穂日の同時分離を調べたところ、Table 8 に示す如く、それぞれ *lam(t)*, *Ef(t)* なる 2 種の遺伝子による独立分離に良く適合した。

lam(t) と標識遺伝子との連鎖関係を明らかにするため、SM-1 と 4 種の検定系統の交雑 F₂ 集団についてアミロース含量を調べた。

まず H-59 (*wx*)×SM-1 では、*wx* に関して、++、+*wx*、*wx wx* がほぼ 1:2:1 の比に分離し、*wx*⁺ ホモ群のアミロース含量は、SM-1 程度の階級が 5 個体、それより高いものが 17 個体あり、ほぼ 3:1 の比率に適合した (Fig. 5)。従って、*lam(t)* が *wx* とは独立であると推定された。

Table 6. Relation between amylose content and heading date in F₂ of the cross, Shiohari×SM-1

Cross	Heading date in F ₂	Amylose content in F ₂		Total	Goodness of fit (3:1)	
		$\geq 17\%$ ++, + lam(t)	$< 17\%$ lam(t) lam(t)		χ^2	p
A	(1) July 31-Aug. 2	41	19	60	0.140	0.7-0.8
	(2) Aug. 3- " 5	9	4	13		
	(3) " 6- " 8	9	0	9		
	(4) " 9- " 10	4	0	4		
	Total (A)	63	23	86		
B	(1) July 31-Aug. 2	35	13	48	0.797	0.3-0.5
	(2) Aug. 3- " 5	14	4	18		
	(3) " 6- " 8	8	0	8		
	(4) " 9- " 10	7	0	7		
	(5) " 11- " 13	1	0	1		
Total (B)	65	17	82			
Total (A+B) Obs.		128	40	168	0.127	0.7-0.8
Cal.		126.0	42.0	168.0		
(3:1)		Homogeneity $\chi^2=0.809$, d.f.=1, p=0.3-0.5				

Table 7. F₃ progeny tests for heading date in the cross of Shiohari×SM-1

Cross	Heading date in F ₂	Estimated genotype in F ₂	Segregation in F ₃ line			Total	Goodness of fit (1:2:1)	
			Early fixed Ef(t)	Segregating Ef(t) +	Late fixed ++		χ^2	p
A	(1) July 31-Aug. 2	$\left. \begin{matrix} Ef(t) Ef(t), \\ Ef(t) + \\ + + \end{matrix} \right\}$	18	40	2	60	3.558	0.1-0.2
	(2) Aug. 3-Aug. 5		2	11	0	13		
	(3) Aug. 6-Aug. 8		0	0	9	9		
	(4) Aug. 9-Aug. 10		0	0	4	4		
Total (A)		20	51	15	86			
B	(5) July 31-Aug. 2	$\left. \begin{matrix} Ef(t) Ef(t), \\ Ef(t) + \\ + + \end{matrix} \right\}$	19	29	0	48	2.171	0.3-0.5
	(6) Aug. 3-Aug. 5		4	14	0	18		
	(7) Aug. 6-Aug. 8		0	0	8	8		
	(8) Aug. 9-Aug. 10		0	0	7	7		
	(9) Aug. 11-Aug. 13		1	0	0	1		
Total (B)		24	43	15	82			
Total (A+B)			44	94	30	168	4.714	0.05-0.1
Cal.			42.0	84.0	42.0	168.0		
				Homogeneity $\chi^2=2.892$, d.f.=2, p=0.2-0.3				

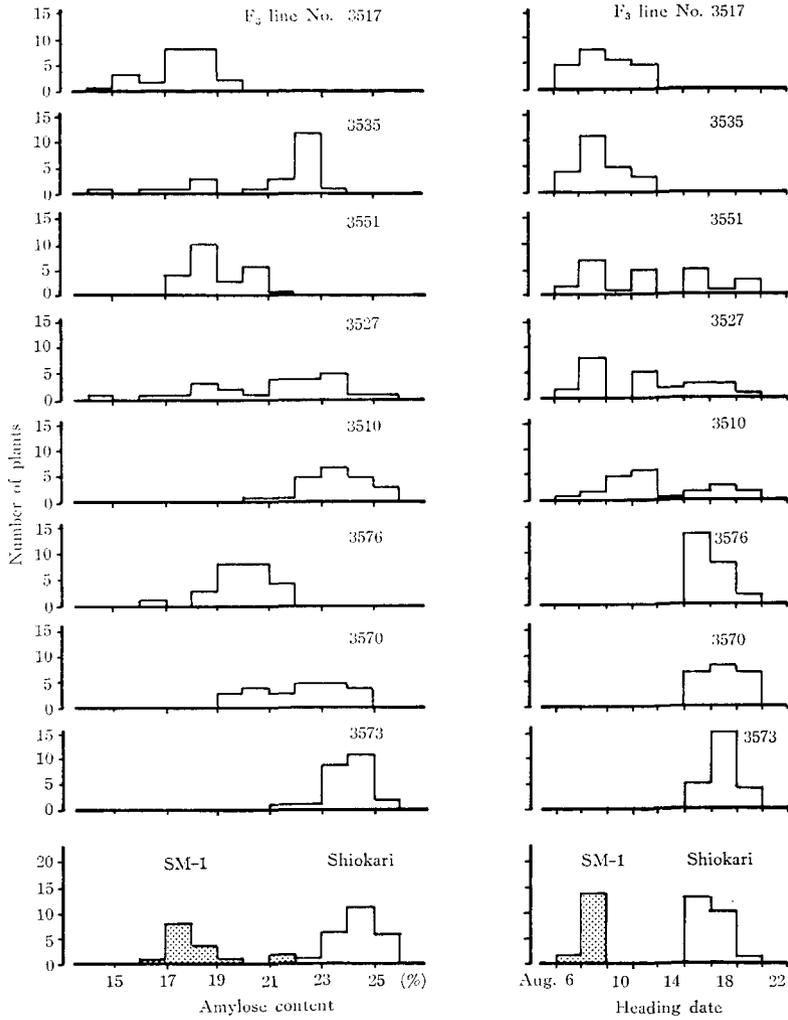


Fig. 4. Frequency distributions of amylose content and heading date in the F₃ lines from the cross, Shiokari x SM-1.

Table 8. Segregations of amylose content and heading date in the F₃ lines of the cross, Shiokari x SM-1

F ₃ line	Early		Late		Total	Goodness of fit			Estimated F ₂ genotype
	Normal	Low amylose	Normal	Low amylose		Ratio	χ ²	p	
3525	13	10	0	0	23	3:1	4.19	0.02-0.05	<i>Ef(t) Ef(t) + lam(t)</i>
3535	17	6	0	0	23	do.	0.01	0.9-0.95	do.
3537	19	4	0	0	23	do.	0.71	0.3-0.5	do.
Total	49	20	0	0	69	do.	0.58	0.3-0.5	

F ₃ line	Early		Late		Total	Goodness of fit			Estimated F ₂ genotype
	Normal	Low amylose	Normal	Low amylose		Ratio	χ ²	p	
3571	0	24	0	0	24	—			<i>Ef(t) Ef(t) lam(t) lam(t)</i>
3528	0	24	0	0	24	—			do.
3510	15	0	7	0	22	3:1	0.55	0.3-0.5	<i>Ef(t) + + +</i>
3522	0	16	0	8	24	3:1	0.89	0.3-0.5	<i>Ef(t) + lam(t) lam(t)</i>
3548	0	18	0	6	24	do.	0		do.
3551	0	15	0	9	24	do.	2.00	0.1-0.2	do.
Total	0	49	0	23	72	do.	1.85	0.1-0.2	
3505	15	4	3	1	23	9:3:3:1			<i>Ef(t) + + lam(t)</i>
3507	13	3	2	4	22	do.			do.
3514	14	2	5	2	23	do.			do.
3519	13	4	5	1	23	do.			do.
3520	12	5	5	0	22	do.			do.
3527	10	7	4	3	24	do.			do.
3538	7	7	5	3	22	do.			do.
Total	84	32	29	14	159	do.	2.17	0.5-0.7	
3573	0	0	24	0	24	—			+ + + +
3570	0	0	21	3	24	3:1	2.00	0.1-0.2	+ + + <i>lam(t)</i>
3571	0	0	0	22	22	—			+ + <i>lam(t) lam(t)</i>
3576	0	0	0	24	24	—			+ + <i>lam(t) lam(t)</i>

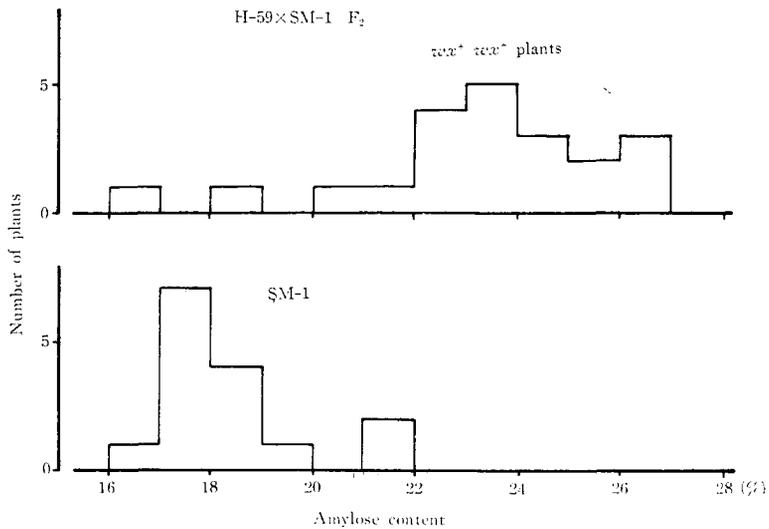


Fig. 5. Frequency distributions of amylose content in glutinous plants in the F₂ population of the cross, H-59×SM-1 and SM-1.

Table 9. Relationship between amylose content and linkage markers in F₂ populations of the crosses involving SM-1

Cross combination	Marker gene	Number of F ₂ plants			Amylose content (Mean±S.D.)		Difference A-a	F test	t test
		A	a	Total	A	a			
SM-1×A-5	<i>Rd</i> (III)	43	23	66	23.48±1.69	23.13±1.50	0.35	1.27	0.982
do.	<i>I-Bf</i> (V)	63	18	81	23.00±1.66	25.02±1.18	-2.02	1.99	4.807**
do.	<i>Rc</i> (IV)	66	15	81	23.36±1.62	23.85±2.37	-0.49	2.14*	0.963
H-69×SM-1	<i>C</i> (I)	119	42	161	24.06±1.88	23.68±1.83	0.38	1.05	1.134
do.	<i>fs-1</i> (VI+IX)	113	43	156	24.11±1.69	23.64±2.31	0.47	1.87**	1.403
do.	<i>nl-1</i> (VI+IX)	126	35	161	24.40±1.53	22.39±2.07	2.01	1.82**	6.332**
H-143×SM-1	<i>gh-1</i> (VI+IX)	97	27	124	24.88±1.21	25.21±0.72	-0.33	2.75**	1.348
do.	<i>st-2</i> (VI+IX)	100	23	123	25.07±1.03	24.42±1.41	0.65	1.88*	2.539*

*, **: Significant at the 5% and 1% levels, respectively.

次に、Table 9 に示した8種の標識遺伝子について、それぞれ標識形質をもつ個体ともたない個体とに分けて、アミロース含量の平均値について分散のF検定と平均値の差に関するt検定を実施した。*Rd*, *Rc*, *C*, *fs-1*, *gh-1* および *st-2* では、両群の分散の異なる場合もあったが、いずれも平均値の差は有意でなかった。これに対して、*I-Bf* と *nl-1* では、それぞれ1%水準で有意差が認められた。*nl-1* については、高アミロース系統が有していた *nl-1* をもつ個体群の方がむしろ低アミロース性となったのに対して、*I-Bf* については、Fig. 6 に示すように両親の場合と同様に *I-Bf*⁺ を有する個体群には低アミロース個体が全く出現しなかった。供試個体数が少なく、かつ連鎖の相が相反ではあるが、*I-Bf* と *lam* (t) の間には連鎖関係が示唆された。

K-583067 と永系 84268 (E-84268) は、それぞれ、農

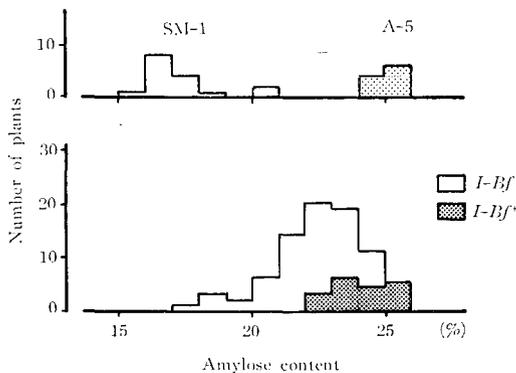


Fig. 6. Frequency distributions of amylose content in F₂ population of the cross, SM-1×A-5 Akamuro.

林8号とニホンマサリに由来する *dull* 胚乳に関する遺伝子をもつと推定され、それらの玄米は白色不透明ないしは半透明のいわゆる *dull* 胚乳を呈する。そこで、まず、SM-1×K-583067 と SM-1×E-84268 の F₂ 集団について、F₂ 個体に稔った F₃ 代の玄米の表現型により、*dull* 固定群、*dull* 分離群と正常固定群の3群に分けて、*dull* 固定群と正常固定群について、アミロース含量の分布を見た (Fig. 7, Fig. 8)。いずれの組合せにおいても、正常群にはSM-1より高アミロースの個体を多数分離した。また、*dull* 固定群のアミロース含量は顕著に低かったが、SM-1×E-84268 では6~13%で、SM-1×K-583067

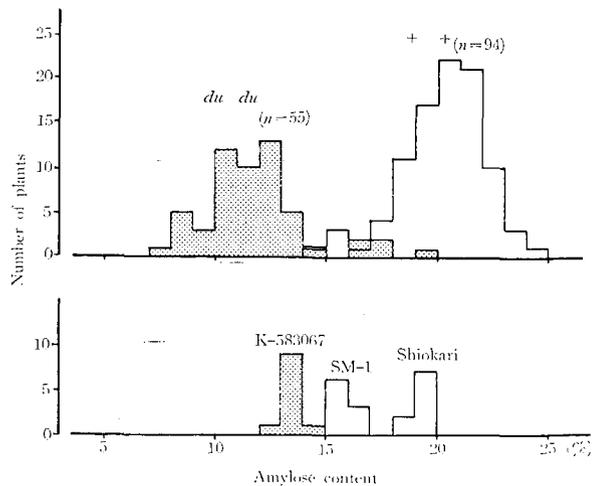


Fig. 7. Frequency distributions of amylose content in *du du* and *++* of F₂ plants in the cross, SM-1×K-583067.

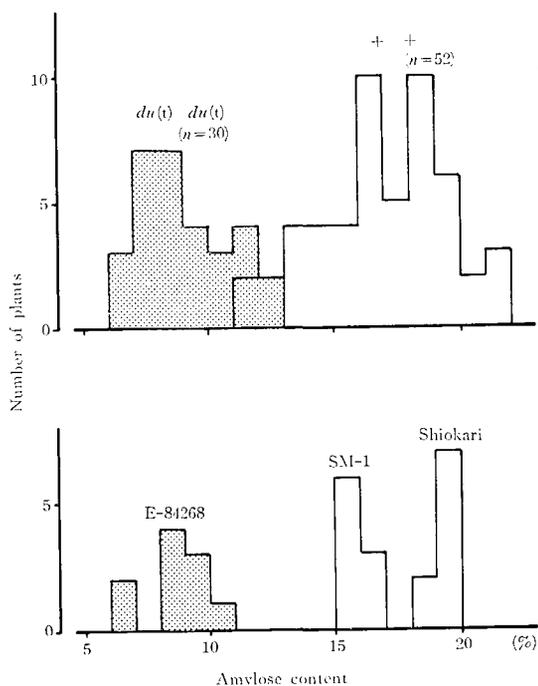


Fig. 8. Frequency distributions of amylose content in F₂ population of the cross, SM-1 × E-84268.

では、7~20%のアミロース含量の広い変異幅を示し、肉眼判定による dull 胚乳の発現程度と実際のアミロース含量の関係では、dull 型が正常型に比べてアミロース含量が高くなるような逆転現象を生ずる場合があった。

B. SM-1 の示す高蛋白性の遺伝

Table 5 に示すように、SM-1 はその原品種に比べて早生で高蛋白となった。SM-1 は優性の早生遺伝子 *Ef(t)* を有していたので、F₂ における胚乳の蛋白含量と早生遺伝子 *Ef(t)* との関連を調べた。Fig. 9 には SM-1、しおかり、F₁ および F₂ の蛋白含量の頻度分布を示した。F₁ は SM-1 に近く、F₂ では両親の中間値付近を平均値とする単頂の連続分布となった。早生群の平均値は 11.52% で晩生群の 10.43% に比べて 1.09% 高く、その差は統計的に有意であった ($F=1.08$, $t=48.884$, $p.<0.001$, $d.f.=84$)。なお、早生群には少数の低蛋白個体が、また、晩生群には少数の高蛋白個体が出現した。

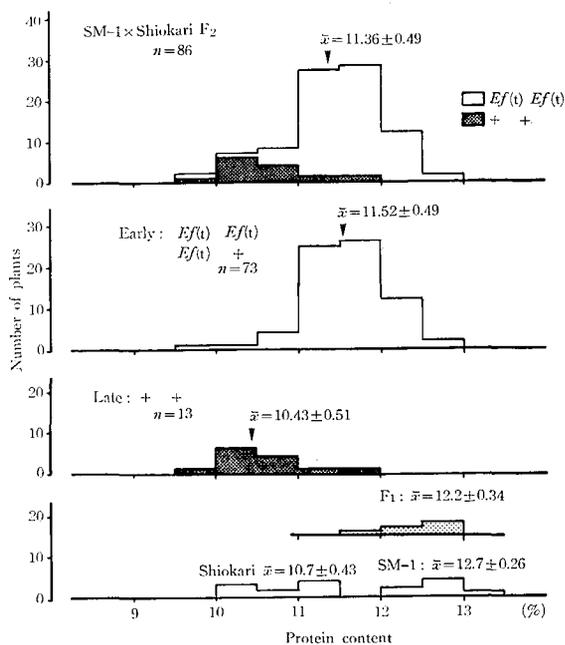


Fig. 9. Frequency distributions of protein content in Shiohari, SM-1, F₁ and F₂ population of the cross, SM-1 × Shiohari.

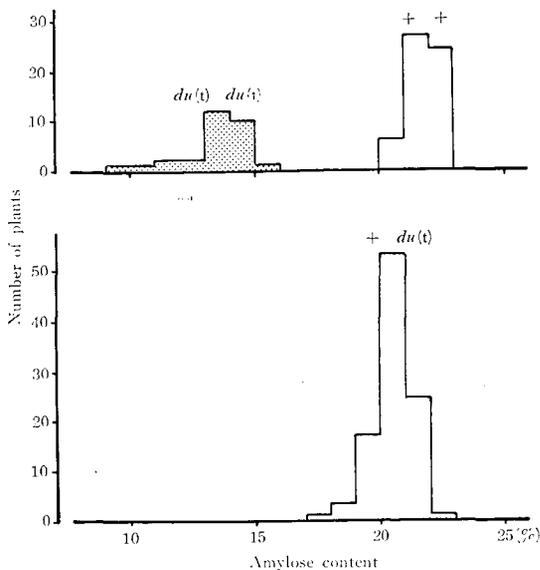


Fig. 10. Frequency distributions of amylose content in F₂ population of the cross, BC-19-du × BC-19.

Table 10. F₂ segregations of dull endosperm confirmed by F₃ progeny test

Cross combination	Population	Normal ++	Dull (hetero) + du(t)	Dull (homo) du(t) du(t)	Total	Goodness of fit (1:2:1)	
						χ^2	p
BC-19-du × BC-19	:1	44	93	28	165	5.78	0.05-0.1
	:2	57	100	29	186	9.48	0.001-0.01
	Total	101	193	57	351	14.52	<0.001
	Cal.	87.75	175.50	87.75	351.0	Homogeneity (d.f.=2) 0.74 0.5-0.7	
BC-19-du × BC-16-wx	:1	46	92	34	172	2.51	0.2-0.3
	:2	25	96	31	152	11.00	0.001-0.01
	Total	71	188	65	324	8.57	0.01-0.02
	Cal.	81.0	162.0	81.0	324.0	Homogeneity (d.f.=2) 4.94 0.05-0.10	
BC-19-du × BC-17	:1	125	72	11	208	144.65	<0.001
	Cal.	52.0	104.0	52.0	208.0		
	Cal. (9:6:1)	(117.0)	(78.0)	(13.0)	(208.0)	(1.32)	(0.5-0.7)
SM-1 × E-84268	:1	33	55	17	105	5.11	0.05-0.1
	:2	19	35	13	67	1.21	0.5-0.7
	Total	52	90	30	172	6.00	0.02-0.05
	Cal.	43.0	86.0	43.0	172.0	Homogeneity (d.f.=2) 0.32 0.8-0.9	

C. ニホンマサリ突然変異系統, NM-391 に由来する dull 胚乳の低アミロース性に関する遺伝子分析

NM-391 に由来する低アミロース性を有する BC-19-du と、これとほとんど同一の遺伝的背景を有する梗系統 BC-19 との交雑の F₂ 集団では、F₂ 個体に稔った F₃ 代の玄米の表現型により、dull 粒固定 (dull ホモ)、dull 粒分離 (dull ヘテロ)、正常粒固定の 3 群に分類された。群別にアミロース含量の頻度分布を Fig. 10 に示した。dull ホモ群のアミロース含量は顕著に低く、正常群や dull ヘテロ群とは、アミロース含量によっても明確に区別できた。各群の個体数の比率を見ると、dull ホモ群の出現頻度が理論数より低い傾向が認められたが、ほぼ 1:2:1 の比に適合する結果となり、単純劣性遺伝子、du(t) の関与することが推定された (Table 10)。なお du(t) と既知の dull 胚乳に関する du-1、du-2、du-3 などとの遺伝子同定は今後の実験を必要とする。

次に同じく BC-16 より派生した糯系統と BC-19-du との間で交雑を行なったところ、F₂ 個体に生じた玄米 (F₃ 代) の表現型には次の 7 型が認められた。すなわち、① 正常粒固定、② 正常粒と dull 粒の分離、③ dull 粒固定、④ 正常粒と糯粒が分離、⑤ 正常粒と糯粒と dull 粒の分離、⑥ dull 粒と糯粒の分離、⑦ 糯粒固定の計 7 種である。これらの表現型を生ずるのは du(t) と wx が独立で、かつ、du(t) に対して wx が上位性を示すとする遺伝子仮説により説明可能と考えられるが、観察数と理論数の適合度はあまり良くなかった (Table 11)。しかし、du(t) についての分離のみを見ると 1:2:1 の比に良く適合した。

上系 6487 に由来する高アミロース性の Wx 遺伝子をもつ BC-17 と BC-19-du との交雑の F₂ 集団では、F₂ 個体に生じた玄米 (F₃ 代) の表現型により、dull 粒固定、dull 粒分離、正常粒固定の 3 群に分けられたが、正常粒群の個体数が dull 群や分離群に比べて顕著に多く、1:2:1 の

Table 11. Combined segregations (F_2) of glutinous and dull endosperm in the F_2 populations of the cross, BC-19-du \times BC-16-wx

No.	++			+wx			wx wx		Total	Goodness of fit	
	++	+du(t)	$\frac{du(t)}{du(t)}$	++	+du(t)	$\frac{du(t)}{du(t)}$	++	$\frac{+du(t)}{du(t)}$		χ^2	p
Cross A Obs.	25	29	5	21	63	29	47		219	18.99	0.01-0.001
	Cal.	13.69	27.38	13.69	27.38	54.75	27.38				
Cross B Obs.	20	26	13	5	70	18	57		209	29.76	<0.001
	Cal.	13.06	26.13	13.06	26.13	52.25	26.13				
Total	Obs.	45	55	18	26	133	47		428	34.64	<0.001
	Cal.	26.75	53.50	26.75	53.50	107.0	53.50				

Homogeneity $\chi^2=14.11$, d.f.=6, $p=0.02-0.05$

- 1) Confirmed by F_3 progeny test.
- 2) Expected ratio is 1:2:1:2:4:2:4.

比には適合せず、むしろ同義遺伝子による9:6:1の比に良く適合した (Table 10)。各群のアミロース含量を測定したところ、Fig. 11 に示したように、dull 群のアミロース含量の分布は、BC-19-du \times BC-19 の場合の dull 群のそれ (Fig. 10) に近かったが、正常群では、アミロース含量が20~22%と言った正常型梗に相当する個体の他に、高アミロース性 Wxアレルによるとみられる25~30%の高アミロース個体を多数分離した。この正常型梗個体と高アミロース個体の数比はそれぞれ21個体と104個体でほぼ3:1の比に適合した ($\chi^2=4.48$, $p=0.025\sim 0.05$)。しかし、dull 分離群と dull 群では、高アミロース個体の出現が正常群に比べて少なかった。

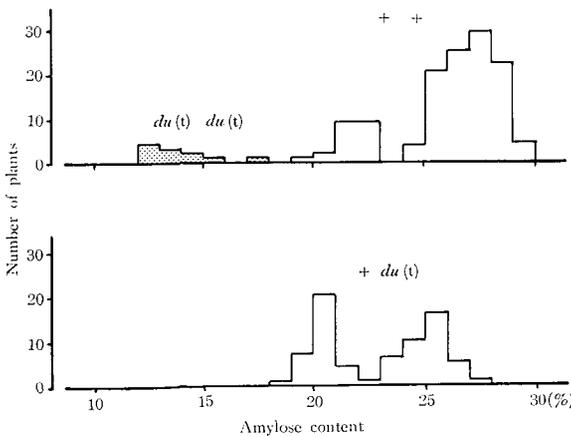


Fig. 11. Frequency distributions of amylose content in F_2 population of the cross, BC-19-du \times BC-17.

D. 農林20号 \times イシカリの F_2 集団におけるアミロース含量の変異

農林20号は北海道品種の中では比較的低アミロース性であるが、本実験では、イシカリより約2%低いに過ぎなかった。 F_2 におけるアミロース含量の頻度分布もほぼ平均値を頂点とする正規分布に近かった (Fig. 12) なお、 F_2 集団において、アミロース含量と出穂期ならびに玄米千粒重の間には、それぞれ $r=0.520^{**}$ および $r=0.278^{**}$ なる1%水準で有意な相関係数が得られた。

前年度養成した集団から抽出して育成した F_3 系統について、アミロース含量の系統内個体間変異を調べたところ、 F_3 系統平均値の高いものと低いものはそれぞれ標準偏差が小さく、中間的な値のものは高い傾向が認めら

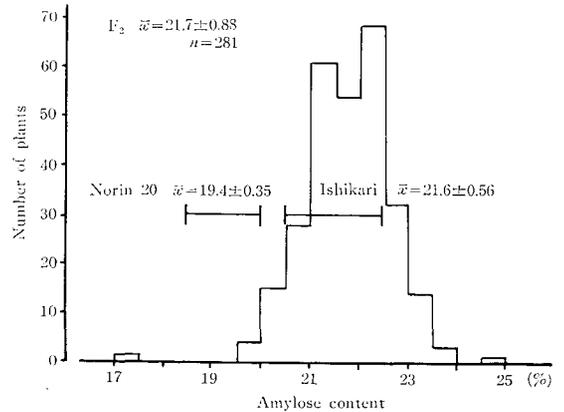


Fig. 12. Frequency distribution of amylose content in F_2 population of the cross, Norin 20 \times Ishikari.

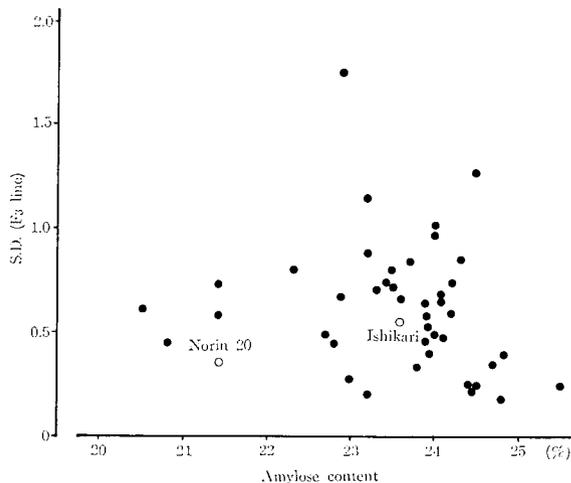


Fig. 13. Relationship between mean values and standard deviations (S.D.) for amylose content in F₃ lines derived from F₂ population of the cross, Norin 20 × Jshikari.

れた (Fig. 13)。また、F₂ 個体のアミロース含量と F₃ 系統平均値の親子相関は $r=0.334^*$ で 5% 水準で有意となった。

考 察

2 種の突然変異系統, SM-1 と NM-391 にそれぞれ由来する低アミロース性遺伝子の解析を行なった。本形質は胚乳の澱粉に係わるからキヤニア現象を生じているが、アミロース含量の測定は個体単位で行なわねばならなかったため、実際は F₃ 世代の玄米から F₂ 個体の遺伝子型を推定した。SM-1 と NM-39 はそれぞれ *wx* 座とは独立の関係にある互いに異なった低アミロース性に関する遺伝子を持ち、かつ、それらは互いに独立であるこ

とが交雑実験から明らかになった。SM-1 のもつ *lam(t)* による低アミロース性は、NM-391 由来の *dull* 胚乳の低アミロース性遺伝子 *du(t)* による場合と異なり、そのアミロース含量の低下度が小さく、外見も正常で透明な玄米になった。従って玄米の外見による遺伝子分析は不可能であり、さらに、F₂ におけるアミロース含量の変異も連続的となったので、同時に分離した早生型に関する遺伝子分析と共に F₃ の後代検定を行った。SM-1 の早生化には優性の早生突然変異遺伝子 *Ef(t)* が関与しており、これとは独立に低アミロース性遺伝子 *lam(t)* を分析することができた。

一般に、アミロース含量は登熟温度の影響を強く受けるので¹⁰⁾、北海道の早生品種では登熟温度が高く、逆に晩生種では登熟温度が低くなりがちであり、アミロース含量の環境変動が大きいため、本実験でも、農林 20 号 × イシカリの F₂ 集団では、出穂日とアミロース含量の間に正の相関係数が得られた。従ってアミロース含量は出穂の早晩を通しての登熟温度の影響を強く受けると思われる。しかし、早生種のアミロース含量が低い理由としては、登熟温度効果の他に、他の低アミロース性遺伝子を早生種が有するためか、あるいは、早生遺伝子自体がアミロース含量に対して多面作用を有することによる可能性が考えられる。

本実験の結果から SM-1 由来の早生遺伝子 *Ef(t)* は登熟温度とは独立に、単独でアミロース含量を低下させる作用をもち、その作用は *lam(t)* に近いことまた両遺伝子は累積的に作用することが同質遺伝子系統を育成し、作用性を調べて明らかとなった (Table 12)。また、SM-1 の高蛋白質性が、*Ef(t)* による早生化によって説明されることも明らかとなったが、これは、子実における貯蔵蛋白質の蓄積に対する endogeneous な要因を解析する上で興味深い。イネの蛋白質含量は出穂早晩性によって大きく影響されるとする報告が多い^{8,25,28)}。早生化による子実

Table 12. Effect of the genes for earliness *Ef(t)* and low amylose endosperm *lam(t)* on the amylose content in the genetic background of Shiohari

Strain	Genotype	Heading date	Temperature (°C)		Amylose content (%)	Relative values	
			T 1 ¹⁾	T 2 ²⁾			
Shiohari	+ + + +	Aug. 8	24.8	21.1	20.8	100	—
A 16*	+ + <i>lam(t) lam(t)</i>	Aug. 7	24.8	21.3	17.3	83	100
A 1*	<i>Ef(t) Ef(t)</i> + +	Aug. 3	25.0	22.4	18.9	91	— 100
A 8*	<i>Ef(t) Ef(t) lam(t) lam(t)</i>	Aug. 3	25.0	22.4	16.1	77	93 85

*: Isogenic lines (F₃) derived from the cross, Shiohari × SM-1.

1), 2): Mean temperature for 20 days and 40 days after heading, respectively.

の高蛋白化は、早生種の出穂時における体内窒素濃度が晩生種に比べて高いことがその理由と考えられており²⁸⁾、早生遺伝子と稲体の窒素吸収特性の関連を探る上でも、このような同質遺伝子系統は有用な素材となろう。

NM-391 由来の低アミロース性遺伝子 (*du(t)*) はアミロース含量の低下作用が著しく、正常梗に比べて約半分程度にまで減少させる。しかも、アミロース含量についての温度反応が著しく^{7,15)}、低温登熟年においてその表現型は正常型玄米のそれに近づくことが知られている。今回 F₂ 集団の分析を行なった 1985 年における dull 胚乳の発現には特に異常が認められず、dull 胚乳は通常の梗胚乳および糯胚乳から明確に区別することができて、同質遺伝子系統間の交雑においては、表現型によっても、またアミロース含量によっても明確に区別できた (Fig. 10)。農林 8 号に由来する dull 遺伝子の場合も同様であったが、これらの dull 遺伝子を有する系統と SM-1 との交雑の F₂ 集団においては、アミロース含量が dull 親と SM-1 の中間レベルとなると、たとえ dull 胚乳であってもアミロース含量が必ずしも低くなく、逆にアミロース含量がかなり低くとも、dull 胚乳を示さないものもみられた (Fig. 7, Fig. 8)。これは、胚乳の透明度がアミロース含量によってのみ一義的に決定されるものではないことを強く示唆しており、異常のない (すなわち、dull 胚乳とならない) 低アミロース米の育成を進める上から興味深い現象と思われる。

du(t) と正常型との交雑の F₂ 集団では、*du(t)* ホモ個体の出現が過少となる傾向が認められたが、特に高アミロース性の *Wx* 遺伝子をもつ BC17 と交雑した F₂ では *du(t)* ホモ型の出現頻度が極めて少なく、また dull 粒を分離したおそらく *du(t)* に関してヘテロと思われる個体の出現頻度が極めて少なく、正常ホモ:dull ヘテロ:dull ホモの分離比は 1:2:1 ではなく、むしろ 9:6:1 に良く適合していた。このような分離様式を示す原因については現在のところ不明であるが、交雑に用いた BC19-*du* と BC17 はそれぞれ道北糯 18 号に対して戻し交雑を 6~7 回繰り返して育成された同質遺伝子系統であるので、*wx* と *du(t)* 遺伝子座以外の遺伝的背景はほぼ同一であるとみなされる。故に高アミロース性の *Wx* 遺伝子と *du(t)* の相互作用がこれに関連している可能性が高いと考えられる。

総 合 考 察

イネの胚乳澱粉のアミロース含量は、米の食味の調理特性に影響する最大の原因の一つである¹²⁾。特にアミロ

ース含量の少ないものは日本人の嗜好に合致し、いわゆる“粘りが強くておいしい”と言われている¹⁶⁾。

イネの糯澱粉はアミロースを含まずアミロペクチンのみよりなるが、通常の梗澱粉は 20~30% のアミロース成分を含む。インド型品種では 25% 以上の高アミロース含量のものが多くに對し、日本型品種では 20% 前後のものがほとんどであり、両群には明瞭な品種間差異が認められる。

アミロース含量の遺伝についても、インド型品種の高アミロース性には 1 個の優性または不完全優性遺伝子と少数の変更遺伝子が関与するとして報告が多いが^{4,5,6,17,27)}、最近、SANO²²⁾ は、日印間のアミロース含量の差は、第 I 連鎖群の *wx* 座のアレーレの分化により説明され、高アミロース性のインド型品種は Wx^a を、また、低アミロース性の日本型品種は Wx^b を有することを報告した。

現在、低アミロース性に関する遺伝子としては、*wx* 座に生じた leaky 型の突然変異¹⁾ と *wx* 座とは独立の dull 胚乳に関する遺伝子が複数個報告されている^{21,26)}。これらの *du* 遺伝子は *Wx* の生成する *Wx* 蛋白のレベルに影響を及ぼす一種の調節遺伝子であろうと推定されている²³⁾。

このように、胚乳澱粉のアミロース含量に関する遺伝的制御機構は、アミロース合成酵素の構造遺伝子である *wx* 座を中心に次第に明らかになってきたものの、未解明の部分が多い。

本実験では、北大で長年にわたり保存、育成されてきた検定系統のアミロース含量をはじめ蛋白含量などの遺伝変異を調査して、外国稲に由来すると推定される多数の高アミロース系統や高蛋白系統をはじめ、粒形などの多様な遺伝変異を見出し、特に、アミロース含量については、日本稲の遺伝変異を上まわり、ほぼインド型にまでまたがる変異幅を示すことを明らかにした。これらの検定系統は、イネの穀粒特性の遺伝子資源として利用しうるものと考えられる。低アミロース性突然変異遺伝子については、しおかりの突然変異体 (SM-1) からの *lam(t)* とニホンマサリからの *du(t)* の 2 つの遺伝子を新たに見出した。これらは、ともにアミロース含量を低下させる作用を有するが、*lam(t)* はその低下度がやや小さいものの、玄米は通常の梗米と変りなく透明であった。これに對して、*du(t)* によるとアミロースの低下度は著しく、その玄米は dull 胚乳を呈した。

lam(t) については、*Wx* 蛋白の生成を減少させることがすでに明らかとなっているが²³⁾、*du(t)* についても同

様の現象が見出された(菊地未発表)。したがって、これらは、 Wx 蛋白の形質発現の制御に係わる一種の調節遺伝子であろうと思われる。特に *dull* 胚乳の発現に関して、高アミロース性の Wx (SANO の Wx^a と同一の可能性が高い) との相互作用によると考えられる分離が認められた。

これらの低アミロース性遺伝子は、現在、北海道で行なわれている良食味育種に実際に用いられており、その有用性についても検討されている^{7,14,15)}。

一方、アミロース含量が互いにほぼ接近した北海道品種間の交雑では、上記のような低アミロース性遺伝子を単離することができなかった。しかも、アミロース含量は出穂期、玄米千粒重と正の相関関係を示していた。アミロース含量と玄米千粒重との相関関係は、多様な遺伝子型系統を供試した場合にも同様であったので、粒大自体がアミロースの生合成に何らかの影響を及ぼしている可能性を示唆している。

なお、SM-1 は、早生型の突然変異遺伝子 $Ef(t)$ を有することが明らかになったが、この $Ef(t)$ 自体もアミロース含量に影響を及ぼしていた。また、 $Ef(t)$ による早生化に伴い子実の蛋白含量が増加したが、これはイネにおける窒素吸収特性と出穂特性の関連を探る上で興味深い現象と思われる。

以上のように、アミロース含量や蛋白含量の遺伝的調節は、それらの合成系に関与する遺伝子群による場合と、発育のパターン(出穂の早晩性など)や器官の大きさの多面発現による場合のあることが示唆された。

これらの知見を活用して、今後イネの穀粒特性に関する遺伝解析や育種を進める必要があろう。

摘 要

第1章

1. 北海道品種と北大検定系統について、アミロース含量、蛋白含量を含む米質関連形質を調査した。
2. 米質関連形質については、北大検定系統の中に、極めて多様な変異がみられ、玄米の形態的形質に関する変異も大きかった。
3. アミロース含量に関しても、北大検定系統の変異が大きく、通常の日本稲品種には見られない25%以上の高アミロース系統が多数見出された。
4. これらの高アミロース系統の多くは、日本型とインド型イネとの交雑後代系統であったが、北海道の在来種の一部にも高アミロース性が含まれていた。
5. インド型品種から由来した高アミロース性につい

ては、 Wx^a との関連が示唆された。

6. 北大検定系統は蛋白含量に関しても変異が大きく、北海道栽培品種にはみられない14~15%という高蛋白含量の系統が見出された。

7. 以上の結果より、北大検定系統は、胚乳成分に関する遺伝子資源として有用であることが明らかとなった。

第2章

8. 北海道の栽培品種と2種の低アミロース性突然変異系統を用いて、アミロース含量に関する遺伝子分析を行なった。

9. しおかりからガンマー線とEMS処理によって誘発された低アミロース性突然変異系統であるSM-1では、外見は正常粒であったが、アミロース含量は原品種の80%までに減少していた。この低アミロース性には、単純劣性遺伝子 $lam(t)$ の関与することが明らかとなった。

10. $lam(t)$ は第I連鎖群に属する wx (胚乳糯性) や、農林8号ならびにニホンマサリより由来した2種の *dull* 胚乳遺伝子とはそれぞれ独立関係にあった。しかし、第V連鎖群の $I-Bf$ との間には連鎖関係が示唆された。

11. lam 型× du 型の交雑集団では、両遺伝子がおそらく独立遺伝をするために、外見から、正常型と *dull* 型に分けられても、アミロース含量の高低はそれと必ずしも一致しない場合が認められ変異幅は著しく拡大した。これは、低アミロース米の育種をすすめる上で興味深い結果として注目される。

12. SM-1 は優性の早生遺伝子 $Ef(t)$ を有していたが、 $Ef(t)$ は出穂を約1週間早める作用をもち、低アミロース性遺伝子 $lam(t)$ とは独立関係にあった。

13. $Ef(t)$ による早生化に伴い、SM-1 では子実の蛋白含量が増加した。また、 $Ef(t)$ は、それ自身、アミロース含量を原品種の90%程度まで減少させる作用を有していた。

14. ニホンマサリ由来の低アミロース性突然変異系統であるNM-391の玄米は *dull* 胚乳であり、アミロース含量についても、約半分程度にまで減少させる多面作用をもつ単純劣性遺伝子 $du(t)$ の関与することが推定された。

15. $du(t)$ は第I連鎖群の wx とは独立関係にあったが、既報の $du-1$ 、 $du-2$ および $du-3$ との関係については、今後対立性検定を必要とする。

16. F_2 集団では $du(t)$ の分離が歪む場合も見られ、一般に $du(t)$ ホモ個体の出現頻度の過少を生じた。特に、高アミロース性の Wx アレーレを有するとみられる

BC-17とBC-19-duとの交雑によるF₂集団では、正常粒固定:dull粒分離:dull粒固定に分けた分離比がむしろ9:6:1の比に適合する結果となった。

17. 北海道の栽培品種中で比較的低アミロース性の農林20号と比較的高アミロース性のインカリとの間で交雑を行い、F₂集団におけるアミロース含量の変異をみると、両親の中間値を平均値とする正規分布を示し、その変異幅は小さかった。

18. F₃系統では、低アミロース性と高アミロース性においてアミロース含量の系統内変異の小さくなる傾向が認められた。

19. 農林20号×インカリのF₂集団では、アミロース含量と出穂日ならびに玄米千粒重との間にそれぞれ有意な正の相関関係が認められた。

20. 以上の知見を総合して、今後のイネの穀粒特性に関する遺伝解析や育種の進め方について論議した。

謝 辞

本研究を実施して取りまとめるにあたっては、元北海道立上川農業試験場長長内俊一博士、ならびに北海道立上川農業試験場長中野博之氏に格別の御配慮をいただいた。また、研究の遂行にあたっては、北海道立上川農業試験場水稲育種科、北海道立中央農業試験場稲作部育種科、同米質検定室の皆様方に多大の御協力をいただいた。また、供試材料の一部を農林水産省農業技術研究所放射線育種場田中幸彦博士、ならびに農林水産省北陸農業試験場奥野員敏博士よりいただいた。これらの方々に対し厚く感謝する。

引用文献

1. 天野悦夫：イネのEMS誘発モチ変異体の形質表現，育種，28別2：4-5. 1977
2. 新井利直・佐々木忠雄・稲津 脩・菊地治己：水稲における低アミロース品種の探索 第1報 道内種および北陸，古川両農試の最近の系統について，日本育種・日本作物北海道談話会報，20：23. 1980
3. 新井利直：米の食味検定—インフラライザーの原理と測定，北海道立農業試験場資料，15：65-71. 1982
4. BOLLIICH, C. N. and WEBB, B. D.: Inheritance of amylose in two hybrid population of rice. *Cereal Chem.*, 50: 631-636. 1973
5. CHAUHAN, J. S. and NANDA, J. S.: Inheritance of amylose content and its association with grain yield and yield contributing characters in rice *Oryza*, 20: 81-85. 1983
6. DWIVEDI, J. L. and NANDA, J. S.: Inheritance of amylose content in three crosses of rice. *Indian J. agric. Sci.*, 49: 753-755. 1979
7. 江部康成・木間 昭・国広泰史・新橋 登・丹野久：低アミロース突然変異遺伝子をとりにこんだ種育成系統の理化学的食味特性，日本育種・日本作物北海道談話会報，25：10. 1985
8. 東 正昭・楠淵欽也・伊藤隆二：高蛋白米品種の育種に関する基礎的研究 I 玄米蛋白含有率の品種間差異および諸形質とくに収量との関係について，育種，24(2)：88-96. 1974
9. 稲津 脩・渡辺公吉・前田 巖・伊東恵子・長内俊一：北海道産米の品種改善に関する研究(第1報)米澱粉のアミロース含有率の差異，澱粉科学，2：115-119. 1974
10. 稲津 脩：北海道産米の品質改善に関する研究，澱粉科学，26：191-197. 1979
11. 稲津 脩：米の食味検定—食味の理化学性—北海道立農業試験場資料，15：49-64. 1982
12. JULIANO, B. O.: The chemical basis of rice quality. Proc. of the workshop on chemical aspects of rice grain quality. *IRRI Symposium Report*. 1979
13. JULIANO, B. O. and PASCUAL, C. G.: Quality characteristics of milled rice grown in different countries. *IRRI Research Paper Series*, 48: 1-25. 1980
14. 菊地治己：水稲品種「しおかり」より誘発された低アルミロース突然変異体の育種の利用，北海道立農業試験場資料，15：103-108. 1982
15. 菊地治己・佐々木忠雄・稲津 脩：数種の水稲低アミロース遺伝子の食味特性に及ぼす影響，日本育種・日本作物学会北海道談話会報，25：9. 1985
16. 倉沢文夫：コメの味 II. コメの味と精白米の構成成分，遺伝，23：42-47. 1969
17. MCKENZIE, K. S. and J. N. RUTGER: Genetic analysis of amylose content, alkali spreading score, and grain dimensions in rice. *Crop Sci.* 23: 306-313. 1983
18. 南 松雄・土居晃郎：北海道産米の品質に関する物理化学的研究 第1報 米の食味特性と栽培環境要因との関係，道農試集報，24：43-55. 1971
19. 南 松雄・土居晃郎：北海道産米の品質に関する物理化学的研究 第2報 米の食味特性と蛋白質含量との関係，道農試集報，26：49-58. 1973
20. 西村 実・山内富士雄・大内邦夫・浜村邦夫：北海道の最近の水稲品種及び系統の食味特性の評価—低温年及び高温年産米における理化学特性と官能試験結果の対応，北海道農試研報，144：77-89. 1985
21. OKUNO, K., H. FUWA and M. YANO: A new

- mutant gene lowering amylose content in endosperm starch of rice, *Oryza sativa* L. *Japan J. Breed.* 33: 387-394. 1983
22. SANO, Y.: Differential regulation of waxy gene expression in rice endosperm. *Theor Appl Genet* 68: 467-473. 1984
23. SANO, Y., M. MAEKAWA and H. KIKUCHI: Temperature effects on the *Wx* protein level and amylose content in the endosperm of rice. *J. Heredity* 76: 221-222. 1985
24. SANO, Y., M. KATSUMATA and K. OKUNO: Genetic studies of speciation in cultivated rice. 5. Inter- and intraspecific differentiation in the waxy gene expression of rice. *Euphytica* 35: 1-9. 1986
25. 佐々木忠雄・長内俊一・稲津 脩・江部康成: 北海道水稲品種の理化学的食味形質についての育種的一考察, 道農試集報, 37: 1-10. 1977
26. SATOH, H. and T. OMURA: New endosperm mutation induced by chemical mutagens in rice, *Oryza sativa* L. *Japan J. Breed.* 31: 316-326. 1979
27. SOMRITH, B., T. T. CHANG and B. R. JACKSON: Genetic analysis of traits related to grain characteristics and quality in two crosses of rice. *IRRI Research Paper Series* 35. 1979
28. 徐 錫元・茶村修吾: 玄米蛋白質含有率の品種間差の発現, 日作紀, 48(1): 34-38. 1979
29. 渡辺公吉・稲津 脩・今野一男: 栽培環境条件の異なる米デンプン組成の差異について, 北農, 昭46. 2月号: 2-16. 1961

Summary

It is widely accepted that different amylose contents of rice kernels are preferred from region to region in the world, though it is mostly utilized as the genetic nature of intermediate amylose content. In Japan, the so-called "sticky and delicious rice" means that the amylose content is around 20% as found in by the cultivar, "Koshihikari". In Hokkaido where the rice cultivation was extensively carried out close to the north limit of the rice cropping, even modern cultivars possess a higher amylose content than those of the cultivars in the mainland. Therefore, it is one of the most important points in Hokkaido cultivars to attempt to reduce the amylose content from the standpoint of the improvement of eating, cooking and processing quality.

In this study, first the authors explored the genetic sources of the grain quality and then performed the artificial induction of mutation on low amylose and high protein rice. By the development of technology and instruments, it is possible to measure both the amylose and protein contents instantly on the basis of a single plant. The Autoanalyzer and Infralyzer from Technicon Co. were used for this purpose and the selection of the promising plants was conducted by using the segregating populations.

As a result of an extensive survey of old and new cultivars in Hokkaido and various genetic testers which are preserved in Hokkaido University, it was shown that a noticeable variation exists in both amylose and protein contents especially among the genetic testers. Most of them are derived from the crosses between distantly related strains in an attempt to introduce the major genes of coloration and morphological characters from Indica strains to Japanese testers. As suggested by SANO (1984), it is probable that high amylose testers possess an allele of high amylose at *wx* locus which was introduced from Indica strains. In addition, there was also a wide range of variation in the morphological traits ranging from minute to big and long grains.

Secondly the mode of inheritance of biochemical traits was examined by using two kinds of low amylose mutants, namely, SM-1 arising from the progenies of Shiokari treated with gamma-rays and EMS successively and a dull endosperm mutant, NM-391. Amylose content of SM-1 was reduced to 80% in the original Shiokari and a single recessive gene named *lam(t)* was found responsible for the nature of low amylose because of the bimodal distribution in F_2 and the 1:2:1 segregation ratio of the genotypes confirmed by F_3 progeny test. It was also found that *lam(t)* has an independent relation with *wx* (glutinous endosperm, no amylose) and the two genes of dull endosperm (low amylose). In the relation with the linkage markers representing each linkage group, it was estimated that *lam(t)* belongs to the fifth linkage group showing a rare recombinant of low amylose in the $I-Bf^+I-Bf^+$ genotype in a repulsion phase. SM-1 also possessed a mutant gene *Ef(t)* for earliness that accelerates the heading date about a week from the original Shiokari.

A pleiotropic action was expressed for the reduction of the amylose content and the increment of the protein content. It was also confirmed that there is an independent relation between *lam(t)* and *Ef(t)*. In addition, the both genes worked cumulatively for the reduction of amylose contents in the genetic background of the cultivar, Shiokari. It is already known that the dull endosperm remarkably decreases the amylose content. Mutants from Norin 8 and Nihonmasari having the gene for dull endosperm were crossed with SM-1 to examine the genic relation. It was found that the high amylose plants having dull endosperm and the low amylose plants having translucent non-glutinous endosperm segregated in F_2 populations, because of an independent association of the both dull and low amylose genes. NM-391, a mutant having dull endosperm and low amylose, was induced from Nihonmasari and it was shown that a single gene, *du(t)* was responsible for the dull endosperm. The gene, *du(t)* reduced the amylose content up till about a half of that of Nihonmasari. In the F_2 segregations from several crossings involving *du(t)*, a marked reduction of the

homozygous genotype, *du(t) du(t)* from the theoretical value was frequently recognized. F_2 segregation of dull endosperm from the crossing with BC-17 having an allele of high amylose in *wx* locus, resulted in 9:6:1 ratio suggesting the action of polymeric genes.

A crossing experiment was made between the low and high amylose cultivars in Hokkaido and a normal distribution having a relatively narrow range was observed in the F_2 population. In this case, a positive correlation was recognized between the amylose content and heading date or 1000-grain weight.

From the standpoint of breeding, a low amylose mutant such as SM-1 is a very important source for the breeding objective of good eating quality in Hokkaido cultivars. From the present studies it may be pointed out that the strategy depending on the scientific findings on the inheritance mode, interrelationship with the agronomic characters and environmental fluctuations related to the mutant genes is required to achieve an efficient and successful breeding programme.

Appendix I. Amylose and protein contents and six grain characters in Hokkaido cultivars and Hokudai genetic testers

Strain	Marker gene	AC (%)	PC (%)	GW (g)	L (mm)	W (mm)	L/W	T (mm)	C	
Hokkaido cultivars and their derivatives (C group)										
A- 1	Akage	$B^{Bp} A^+ An-1 An-2$	24.2	10.0	23.7	5.55	3.22	1.72	2.14	W
2	Akamuro	$C^{Br} A Pr Rc Rd I-Bf^+$	21.7	11.6	22.7	5.56	2.96	1.88	2.11	R
26	Ebisu-1	$C^{Bp} A^+ Pr^+ d-2$	17.6	12.5	18.3	4.97	3.11	1.60	2.10	W
27	Ebisu-2	$d-2$	22.2	11.2	19.0	5.07	3.15	1.61	2.11	W
28	Ebisumochi	$C^B A^+ Pr^+ wx d-6$	0	9.1	18.8	5.24	2.84	1.85	2.07	W
29	Eiko		21.9	10.8	23.9	5.41	3.24	1.67	2.18	W
31	Fukoku	$C^+ A^+ Pr^+ An-3$	17.7	10.6	21.1	5.17	3.06	1.69	2.18	W
32	Furenbozu	$Ur-1$	22.9	8.3	22.7	5.23	3.20	1.63	2.25	W
43	Hokkaimochi-1	$C^{Bm} A^m Pr^+ wx$	0	12.5	20.3	5.43	3.10	1.75	2.02	W
58	Kokushokuto-2	$C^B A Pr Pn Ph wx$	0	10.3	8.0	5.54	2.86	1.94	1.85	W
83	Norin-20	$C^B A^d Pr$	20.1	10.2	21.8	5.20	3.12	1.67	2.13	W
96	Shimadamochi	$C^B A Pr^+ wx$	0	11.1	17.0	5.00	2.96	1.69	2.03	W
131	Wasenishiki		20.6	11.4	20.5	5.17	3.10	1.67	2.07	W
133	Norin-9	$C^{Bm} A^d Bh-b$	23.4	9.7	23.6	5.52	3.12	1.77	2.08	W
134	Yukara	A^+	23.9	8.6	24.5	5.56	3.22	1.73	2.13	W
136	Shiokari		21.3	10.2	21.7	5.17	3.20	1.62	2.09	W
138	Hayayuki		22.7	9.2	22.6	5.23	3.17	1.64	2.17	W
Hokudai genetic testers (T group)										
H- 9	Linkage tester	$d-2 bc-1 er^+$	23.2	10.0	20.6	4.82	3.07	1.57	2.06	W
21	do.	$bl-1 Rc Rd sh$	22.6	12.7	20.2	5.63	2.90	1.94	1.90	R
23	do.		21.3	11.7	20.1	5.32	3.00	1.77	1.90	R
25	de.	$g-1 la$	23.5	10.4	21.3	4.96	2.94	1.69	2.08	W
30	do.	$g-1 ch-1 sh$	19.8	10.8	19.3	4.98	2.59	1.92	2.09	W
45	do.	$C^+ A Pn lg-1 wx$	0	12.2	18.1	5.48	2.89	1.90	1.86	W
59	do.	$C^B A^d lg-1 wx$	0	14.5	20.4	4.68	3.33	1.41	2.25	W
61*	do.	$C^{Bp} A P^+ Pn I-Bf^+ d-2$	29.3	9.6	22.2	5.46	3.13	1.74	2.05	W
68	do.	$ri bl-1$	21.0	11.0	25.4	5.42	3.13	1.73	2.18	W
69	do.	$C fs-1 nl-1$	23.7	9.9	22.5	5.31	3.19	1.66	2.17	W
73	do.	$C^{Bp} A^d d-6 bc-1 Rc Rd wx$	0	10.5	18.2	4.92	2.85	1.73	2.07	Y B
75	do.	$gh-1 Rc rd er$	26.7	8.1	24.0	5.72	3.12	1.83	2.15	P
79	do.	$d-2 bc-1 la lg-1$	21.8	10.1	21.6	5.28	3.18	1.66	2.07	W
80	do.	$C^+ d-1 bl-1 la$	16.8	12.3	15.5	3.67	3.24	1.13	2.18	W
82	do.	$C d-2 g-1 bc-1 chl-1 gl-1$	23.0	8.9	18.3	4.56	2.98	1.53	2.11	W
84	do.	$d-6 bc-1 fs-1 wx$	0	8.9	20.7	5.16	2.97	1.74	2.07	W
85	do.	$C^+ Ur-1 d-2$	21.6	10.1	18.9	4.55	3.04	1.50	2.09	W
91*	do.	$C^B A gl-1$	25.4	10.9	19.5	5.58	2.72	2.05	1.89	W
93*	do.	$C^B A Pn gl-1 wx$	0	14.1	14.8	5.48	2.45	2.24	1.72	W
97*	do.	$C^{Bp} A Pl I-Pl gl-1 d-6$	27.6	10.0	27.9	5.80	3.12	1.86	2.22	W

Strain	Marker gene	AC (%)	PC (%)	GW (g)	L (mm)	W (mm)	L/W	T (mm)	C
H-108*	do. $C^B A gl-1$	29.2	10.2	19.3	5.78	2.66	2.17	—	W
112*	do. $C^{Br} A Rc Rd gl-1$ $Hl-a Hl-b$	23.1	10.4	17.3	5.38	2.46	2.19	1.96	R
113*	do. $C^{Br} A Pl^w I-Pl Hl-a$ $Hl-b I-Bf^+$	26.0	9.6	27.7	6.71	3.21	2.09	2.01	P
122*	do. $C^{Bp} A Pl^w I-Pl I-Bf^+$ $gl-1$	21.2	10.4	19.1	4.64	2.93	1.58	2.13	P
126*	do. $C^{Bp} A Pl Hg d-6$	28.6	8.5	22.7	5.26	3.22	1.63	2.20	W
128*	do. $C^+ A^+ Er$	23.4	10.0	22.7	5.68	2.85	1.99	2.11	W
131*	do. $Ur-1 ri$	23.9	8.0	21.7	5.10	3.28	1.55	2.19	W
135	do. $C^{Bp} A^+ d-1 gh-1 g-1$	19.2	13.3	12.3	3.59	3.15	1.14	1.98	W
138	do. $C^B A^d d-6 wx g-1$	0	9.4	18.9	5.17	2.92	1.77	2.04	W
143	do. $C^+ st-2 gh-1 Rc rd$	26.5	10.4	20.8	5.41	3.06	1.77	2.10	W
147	do. $C^+ A^+ Dn-1 d-14$	22.7	9.2	14.6	4.23	2.98	1.42	1.90	W
150*	do. $C^B A^+ Pl^w gl-1 Hl-a$ $Hl-b$	21.5	10.4	20.7	5.73	2.90	1.98	1.88	R
151*	do. $C^{Bp} A Pl^w I-Pl Hl-a$ $Hl-b$	24.6	11.1	21.2	5.86	2.79	2.10	1.92	P
152*	do. $C^{Bp} A Pl^w I-Pl Hl-a$ $Hl-b$	21.8	12.9	19.7	5.52	2.79	1.98	1.86	P
165*	do. $C^B A Pl Pn Hl-a$ $Hl-b gl-1$	27.4	10.6	20.8	5.09	3.19	1.60	2.02	W
178*	do. $C^+ I-Bf^+ gl-1 Rc Rd$	23.4	11.5	20.7	5.23	2.70	1.94	2.10	R
184*	do. $C^+ I-Bf gl-1 Hl-a$ $Hl-b sh Rc Rd$	24.2	9.1	25.2	5.39	3.18	1.69	2.13	R
188*	do. $C^+ gl-1 Rc Rd$	24.9	9.3	15.8	4.40	3.11	1.41	1.95	R
194*	do. $C^B A Pr Pl gl-1 Hg$ $I-Bf^+ d-6$	27.4	10.9	18.4	4.58	3.01	1.52	1.99	W
201*	do. $C^B A Pl^w I-Pl$	18.7	12.6	17.8	5.83	2.38	2.45	1.85	P
232	do. $C A^+ Ur-1$	22.0	9.9	22.8	5.10	3.05	1.67	2.15	W
288*	do. $C^B A^d Pl^w I-Pl lg-1$ $gl-1$	24.6	9.2	24.1	5.13	3.30	1.55	2.16	DP
376*	do. $C^+ I-Bf^+ gl-1$	22.4	10.8	23.5	5.36	5.13	1.71	2.07	W
445*	do. $C^+ wx$	0	10.0	16.8	5.20	2.89	1.80	1.85	W
462	do. $C^+ Dn-1 Hl-a Hl-b$	26.8	11.4	24.1	5.32	3.16	1.68	2.01	W
469	do.	21.2	12.0	22.8	5.29	2.64	2.00	2.04	W
488*	do. big grain	26.6	11.6	30.5	5.81	3.27	1.78	2.34	W
ws-5*	do. $st-1$	21.4	12.9	16.9	5.03	2.63	1.91	1.87	W
ws-15*	do. $st-1 wx$	0	12.8	14.5	5.14	2.59	1.98	1.80	W

- 1) Abbreviation of characters: AC; Amylose content, PC; Protein content, GW; 1000-grain weight, L; Grain length, W; Grain width, L/W; Ratio of length/width, T; Grain thickness, C; Coloration of pericarp (W: White, R: Red, YB: Yellowish brown, DR: Dilute purple, P: Purple).
- 2) * Inbred derived from the crosses between distantly related strains.