



Title	イネの形態および生理的突然変異に関する遺伝学的研究
Author(s)	高牟禮, 逸朗; TAKAMURE, Itsuro
Citation	北海道大学農学部邦文紀要, 19(2), 151-202
Issue Date	1994-11-09
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/12161
Type	departmental bulletin paper
File Information	19(2)_p151-202.pdf



イネの形態および生理的突然変異に関する 遺伝学的研究*

高牟禮 逸朗

(北海道大学農学部植物育種学講座)

(平成6年3月29日受理)

Genetic Studies on Several Mutants Related to Morphological and Physiological Characters in Rice

Itsuro TAKAMURE

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

目 次

I. 緒論	151
II. 粒大の遺伝子分析	
緒言	152
材料および方法	153
結果	
1. 「しおかり」より生じた長粒変異体 (N-173)	154
2. IRAT 13の長粒性	158
3. 遺伝子間相互作用	160
4. <i>lhs-1</i> (葉化穎不稔)を用いた粒大 変異の解析	165
考察	167
III. 少分げつ変異体	
緒言	168
材料および方法	169
結果	
1. 少分げつ変異体の遺伝子分析	170
2. 少分げつ遺伝子と他の標識遺伝子 間の相互作用	175
考察	179
IV. 温度感受性変異体	
緒言	180
材料および方法	180
結果	
1. 小粒型矮性変異体	181
2. 奇形穎花変異体	184

3. N-133 (<i>rcn-1</i>) とふ系 71号矮性 (<i>d-50</i>) の温度感受性	187
考察	189
V. 総合論議	190
摘要	192
謝辞	194
引用文献	194
Summary	197
Plate	201

I. 緒 論

イネ (*Oryza sativa* L.) の形態形質は収量等の農業形質と関連が深く、また様々な遺伝変異に富むことから、育種学や遺伝学の重要な研究対象となってきた。農業上重要な形態形質の遺伝様式を明らかにすることは、実際の育種においてそれらの形質導入を計り、安定した形質発現を得るために不可欠である。しかし、一般に形態形質は量的形質であり、微働遺伝子の関与する場合が多く、環境変動も大きいことから、それらの遺伝解析を困難にしている。一方、形態形質に関与する主働遺伝子も多数存在し、それらの中には、半矮性遺伝子や無芒遺伝子等の如く実際の育種において直接に利用されているものも存在する。また、たとえそれが直接的に育種素材として役立たない奇形形質の遺伝子であっても、標識遺伝子として、また、形態形質の発現機構を探るための遺伝学・生理学的研究に格好の材料となり得る。

現在イネにおいて遺伝子記号を与えられている約

*本報は北海道大学博士論文 (平成6年) の一部である。

500種の主働遺伝子のうち、形態形質に関するものは約160種である¹⁾。また、その内の約50種が矮性または半矮性遺伝子である。矮性は突然変異としての出現頻度が高く、また短稈品種の育種素材となり得ることから集中的に研究が進められて来た。しかし、世界の主要な食糧作物であるイネの多種多様な栽培条件や利用法を考慮すると、それぞれに対応した育種を行うためには形態形質に関わる多岐にわたる遺伝変異を探索・収集・保存し、さらに遺伝解析を行うことがきわめて重要であると考えられる。

作物育種の基礎として、標識遺伝子から成る連鎖地図の作成もまた重要な研究課題である。イネにおいてはNAGAO and TAKAHASHI²⁾により半数染色体数に相当する12連鎖群が試作されて以来、連鎖地図の拡充と改訂が繰り返されてきた。また、平行して進められた細胞遺伝学的研究(核型分析・相互転座分析・トリソミック分析)の結果とを対比させながら、日本型およびインド型イネにおいて、それぞれ12対の染色体と連鎖群との対応関係が明らかにされた^{3,4,5)}。その後、染色体番号の標準化についての努力が重ねられて、1990年5月、フィリピンの国際イネ研究所(IRRI)で開催された第2回国際イネ遺伝学シンポジウムにおいて従来の連鎖群、染色体、トリソミックシリーズを通じて共通の染色体番号を用いることが承認された。

近年の分子生物学的手法の目ざましい発展に伴い、形態および生理的な標識遺伝子に代わって、DNAを制限酵素で切断した時の断片長の多型をマーカーとするRFLPによる連鎖地図が、アメリカ合衆国のコーネル大学および日本の農業生物資源研究所のグループによってそれぞれ作成された^{6,7)}。これらの2種のRFLP地図は両グループ間でプローブを交換することによって、染色体の対応および位置関係も明らかにされた⁸⁾。また、従来の連鎖地図とこれらのRFLP地図の統合が進められる⁹⁾と共に、*in situ*ハイブリダイゼーションによって染色体上に直接DNAをマッピングすることも可能となった^{10,11,12)}。今後はDNAマーカー、連鎖群、染色体を統一化した真の染色体地図の作成が可能となろう。

形態形質の発現機構を解明するためには、突然変異体を材料として遺伝学的解析を行うことが有効である。このような方法によって、変異を生じた遺伝子の本来の機能も明らかにすることができよう。特に、遺伝的背景が斉一な同質遺伝子系統間で比較を

行うならば、より正確に遺伝子の作用を知ることができ、遺伝子の多面作用と連鎖を区別することが可能である。また、交雑により複数の突然変異形質を集積した個体を作り、形質発現を解析することによって遺伝子間の相互作用を明らかにできる。さらに、分子や蛋白質レベルにおける形質発現機構の解明が期待される。

本研究では、イネの形態形質の中から農業的に重要な意味を持つ粒大および分げつの変異体に着目し、遺伝解析を行った。また、突然変異体の中に温度条件に反応して、形態が著しく変化する条件変異体を見出し、それらの温度感受性を調べた。遺伝子分析では、まず関与遺伝子および遺伝子作用を明らかにし、標識遺伝子との連鎖関係から染色体上の座位の決定を試みた。また、同一形質あるいは同一の器官に作用する複数の遺伝子間の相互作用を検討した。

II. 粒大の遺伝子分析

緒 言

イネの粒大および粒形は、収量構成要素の一つである粒重と不可分の重要な農業形質である。また、環境の影響を比較的受けにくい安定した形質であることから、品種あるいは品種群分類上の基礎となり得る¹³⁾と共に、これまでに多くの遺伝学的研究がなされてきた。

一般に粒大および粒形はポリゾーン支配による量的形質であると考えられているが、主働遺伝子の関与する例も知られている。大粒あるいは長粒方向へ作用する遺伝子としては *bk*^{14,15)}、*Gr*¹⁶⁾、*Lk-f*¹⁷⁾ など、小粒あるいは短粒方向へ作用する遺伝子としては *Sp*¹⁸⁾、*Mi*^{19,20)} などの外、*d-1*、*d-7*、*d-11*、*d-13*、*d-30* などの矮性遺伝子が多面発現により短粒化の作用を有することが知られている²¹⁾。

玄米の大きさと形は大部分が玄米の外側を囲む糊殻によって規制されるため、糊を切除した場合を除き、玄米は糊の形態を反映する。すなわち、糊と玄米の大きさ・形は高い正の相関を示し、両者は同一形質として取り扱うことができる²²⁾。一方、糊と玄米の長さが、異なる遺伝子系に支配され、アンバランスを生じることがあり、このアンバランスが「くびれ米」を生ずる原因となることが明らかにされている^{23,24)}。

本実験では、粒大、粒形に関与する新たな主働遺伝子の探索を目的として2種の大粒系統について遺

伝子分析を試みた。また、粒大に係わる数種の遺伝子間の相互作用を検討した。さらに、粳による規制を受けない場合の玄米の大きさの変異を調べるために、粳を葉片化する葉化穎不稔遺伝子 *lhs-1*²⁵⁾ を有する系統を片親に用いて交雑 F₂ 集団を育成し、分離した葉化穎不稔型について粳長および玄米長の変異を調査した。

材料および方法

供試材料を Table 1 に、交雑組合せを Table 2 に示した。「房吉」は明治初年にアメリカ合衆国から導入されたといわれる²⁶⁾ 大粒品種で不完全優性の長粒遺伝子 *Lk-f* を有する。N-173 は北海道品種「しおかり」のガンマ線照射後代 (M₃) へさらに EMS 処理を行い、処理次代 (M₂) に発見された長粒変異体に由来する長粒系統である^{27,28)}。IRAT 13 は IRRI より分譲された大粒系統である。また、H-343 はアメリカ合衆国から導入された系統 L-36 (Minute purple bram) に「北海糯 1 号」を交雑して作られた標識遺伝子検定系統 (以後、検定系統と略称) で不

完全優性の *Mi* (極小粒遺伝子) を有する。H-726 と H-1020 は *lhs-1* (葉化穎不稔遺伝子) を有する。

供試材料は 4 月下旬に北海道大学農学部温室内で播種し、ビニールハウス内で育苗後、5 月下旬に弘前大学農学部附属金木農場 (青森県金木町) または 6 月上旬に北大農学部附属農場の水田へ 1 株 1 本植えて移植した。なお栽培は慣行法に従った。9 月下旬から 10 月下旬にかけて水田で標識形質を調査した後、個体ごとに採種した。粒大調査は各個体から 5 粒ずつマイクロメーターを用いて 0.1 mm 単位で測定し、各個体の平均値を算出した。*lhs-1* (葉化穎不稔) 型の玄米は粳による規制がないが、種子稔性が低く、その上、複胚粒や胚乳の発育不良などの奇形が多くみられたので、*lhs-1* 型の粒大については各個体につき奇形を除く 5 粒を、H-726×しおかり、H-726×房吉の F₂ に生じた *lhs-1* 型については個体当たり 20 粒について粳長と玄米長を測定して、個体の平均値を求めた。なお、*lhs-1* 型では外穎より内穎が長くなったので内穎の長さを粳長とした。フェノール反応の検定は採種後各個体につき 3 粒の玄米

Table 1. List of the experimental lines used

Strain	Marker genes	Spikelet type
Shiokari	<i>A</i> ^d	Middle
N-173 Mutant*		Long
IRAT13		Long
Fusayoshi	<i>Lk-f</i>	Long
A-58	<i>C</i> ^B , <i>A</i> , <i>Ph</i> , <i>Pn</i> , <i>Pr</i> , <i>wx</i>	Middle
A-32	<i>Ur-1</i>	Middle
A-133		Middle
H-79	<i>d-2</i> , <i>bc-1</i> , <i>Ig</i> , <i>1a</i>	Short
H-82	<i>d-2</i> , <i>g-1</i> , <i>bc-1</i>	Short
H-84	<i>d-6</i> , <i>bc-1</i> , <i>wx</i> , <i>fs-1</i>	Middle
H-126	<i>C</i> ^{Bp} , <i>A</i> , <i>Pl</i> , <i>Hg</i> , <i>d-6</i>	Middle
H-165	<i>C</i> ^B , <i>A</i> , <i>Pl</i> , <i>Pn</i> , <i>Hl-a</i> , <i>gl-1</i> ,	Middle
H-343	<i>C</i> ^{Bp} , <i>A</i> , <i>Pr</i> , <i>Mi</i> , <i>wx</i>	Minute
H-504	<i>dl</i>	Middle
H-545	<i>Mi</i> , <i>d-11</i>	Short
H-726	<i>lhs-1</i> , <i>Pl</i>	Leafy hull sterile
H-1020	<i>lhs-1</i>	Leafy hull sterile
N-177	<i>d-20</i>	Middle
ID**-11(B ₉)	<i>d-11</i>	Short
ID-42(B ₁₀)	<i>d-42</i>	Middle
ID-47(B ₇)	<i>sd-1</i>	Middle

* Induced from 'Shiokari' by gamma-ray and EMS treatments.

** Near isogenic line of 'Shiokari' for dwarf gene.

Table 2. List of the cross combinations used

Cross combination	Cross combination
A-32 × N-173	IRAT 13 × A-58
H-82 × do.	do. × H-61
H-343 × do.	do. × H-165
H-504 × do.	do. × H-343
Fusayoshi × do.	do. × N-173
N-173 × A-58	Fusayoshi × IRAT 13
do. × H-79	ID-11 × do.
do. × H-84	ID-42 × do.
do. × H-504	ID-47 × do.
do. × Fusayoshi	H-343 × H-79
A-5 × do.	H-726 × Shiokari
A-32 × do.	do. × Fusayoshi
H-79 × do.	H-1020 × do.
H-343 × do.	
H-545 × do.	
N-177 × do.	
do. × H-343	

を1.5%フェノール溶液に24時間浸漬処理し、風乾後着色の有無を観察した²⁹⁾。なお、組換え価の算出には最尤法³⁰⁾を用いた。

結 果

1. 「しおかり」より生じた長粒変異体 (N-173)

(1) 遺伝子分析

N-173と粒大に関しては正常型の検定系統との交雑F₁個体の粒長はいずれも両親の中間値となった。また、各F₂集団の粒長分布はF₁と検定系統の粒長付近にピークを有する2頂分布、あるいはさらにN-173付近にピークを持つ3頂分布を示した。各F₂集団は粒長と粒形から肉眼で長粒型と正常型の2群に分類すると、ほぼ3:1の比に適合した(Table 3)。

Table 3. F₂ segregations of long grain character in the crosses between N-173 and linkage testers

Cross combination	Long grain	Normal	Total	Goodness of fit	
	<i>Lk-f</i>	+		$\chi^2(3:1)$	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

したがって、N-173の長粒性には1対の不完全優性遺伝子が関与する。一方、各F₂集団の粒幅の変異はいずれも連続的となり、N-173の有する主働遺伝子の粒幅に対する作用は小さかった。各F₂集団の長粒型(ヘテロ型を含む)は正常型に比べると約20%粒長が長く、N-173の有する長粒遺伝子は*Lk-f*(房吉長粒)と同程度の作用力を示した(Table 4)。

次にN-173の長粒遺伝子と*Lk-f*との対立性検定を行った。Plate 1には「房吉」、N-173および「しおかり」の粉の実物写真を示した。「房吉」は不完全優性遺伝子の*Lk-f*の作用により、長粒、長稈、長穂等を示すことが明らかにされている。N-173と「房吉」の相反交雑のF₁個体の粒大は共に両親の中間型となり、F₂集団では粒長が7mm以下の正常型は出現せず、長粒型に固定した。したがって、N-173の長粒遺伝子は*Lk-f*と同座であると推定された。さらに相反交雑のF₂集団からそれぞれ無作為に約40個体を抽出してF₃系統を養成したところ、すべての系統が長粒型で固定した。また、粒長に関する相反交雑のF₂-F₃間の親子相関はいずれも1%水準で有意な正の相関を示し、*Lk-f*以外にも粒長に関する

Table 4. Mean spikelet length in three F₂ 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.

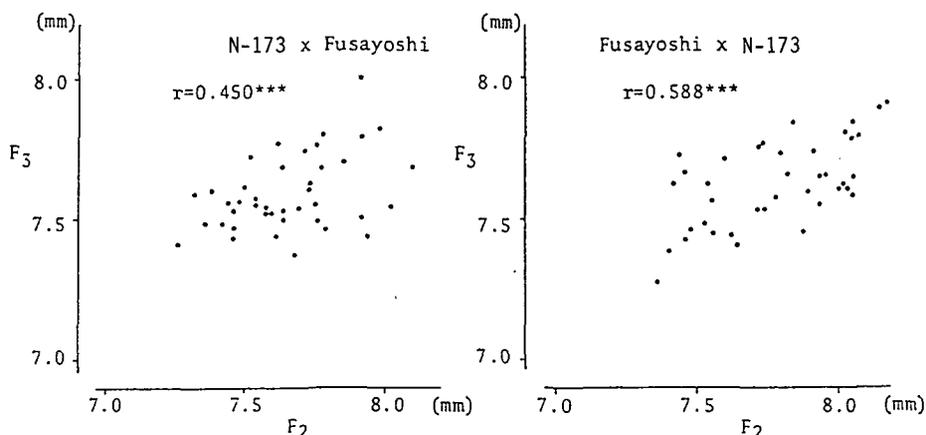


Fig. 1. Correlation of spikelet length between F₂ plants and F₃ lines in the reciprocal crossings between N-173 and Fusayoshi.

*** Significant at the 0.1% level.

微動遺伝子の存在することが示唆された (Fig. 1)。

(2) N-173 の特性

N-173 と原品種「しおかり」の特性を比較した (Table 5, Fig. 2)。粒形質に関して、N-173 の初長、玄米長、粒形指数 (玄米長/玄米幅) は原品種の 1.2~1.3 倍を示したのに対して、初幅、玄米幅、玄米の厚さについては両系統間に大きな差異は認められなかった。玄米干粒重については原品種の 21.2 g に対し、N-173 では長粒化に伴って 29.2 g となり、約 1.4 倍を示した。また、N-173 は原品種より長稈、長穂と穂数の減少が認められ、長稈には第 1、第 2 節間の長さが関与していた。さらに、N-173 は出穂日が 4~5 日遅く、成熟期も同程度遅れ、登熟日数は原品種と変わらなかった。

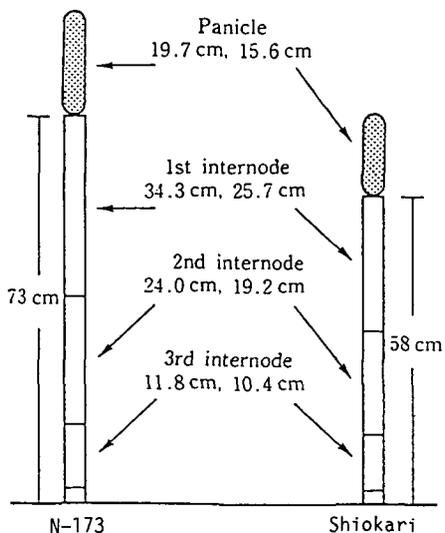


Fig. 2. Idiogram of culm and panicle in N-173 and its original line, Shiokari.

Table 5. Grain characters of N-173 (long grain) and its original strain (Shiokari)

Character	Mutant (N-173)	Shiokari	Ratio to Shiokari	Difference	
				mean	t
Spikelet 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	8.0	

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

(3) 連鎖分析

Lk-f (房吉長粒) は品種「房吉」の有する芒遺伝子と7.6%の組換え価で連鎖するが¹⁷⁾, 所属連鎖群が不明であったので, 連鎖分析を試みた。「房吉」またはN-173に検定系統を交雑して, F₂ 集団を供試した。なお, N-173も有芒を示すが「房吉」との交雑F₂ 集団では無芒の個体を生じたことから「房吉」の芒遺伝子とは異なる遺伝子を有していた。連鎖分析の結果, *Lk-f* は染色体3の標識遺伝子である*bc-1* (鎌不要-1), *dl* (たれ葉) および*lhs-1* (葉化穎不稔-1) との間にそれぞれ相引で連鎖関係が認められた (Table 6)。その他, *Lk-f* と *Mi* (極小粒) の間には24.1% (相反), *Mi* と *bc-1* の間に18.8% (相引) の組換え価が算出された。また, *d-20* (はやゆき矮性) を有するN-177と「房吉」の交雑F₂ 集団においては, *Lk-f* と *d-20* の間に44.3% (相引), 「房吉」の

有する芒遺伝子 *An* (t) と *Lk-f* の間に11.3% (相引), *An* (t) と *d-20* の間に38.3% (相引) の組換え価が得られたことから, この芒遺伝子 *An* (t) はおそらく SASTRY³¹⁾ の報告と同一の *An-3* であると考えられた。したがって, これまでに明らかにされた連鎖関係をも考慮に入れると, 染色体3では *Mi-bc-1-Lk-f-An-3-lhs-1-dl* (*Hg*) - *d-20* の位置関係で各標識遺伝子が座乗すると推定された (Fig. 3)。

連鎖分析に用いたF₂ 集団のうち, H-504 (*dl*) × N-173 および H-726 (*lhs-1*) × 「房吉」の2組合せにおいて, 芒遺伝子と *dl* あるいは *lhs-1* の特異な分離がみられた。そこで *Lk-f*, *lhs-1* および *dl* の3遺伝子と芒性 (*An*) との間で独立性の χ^2 検定を行ったところ, H-504 × N-173 の交雑F₂ 集団の *Lk-f* と芒遺伝子以外は全て有意となった (Table 7)。H-726 ×

Table 6. Linkage analyses between marker genes on the chromosome 3

Gene pair	Linkage phase	R.C.V. (%)	F ₂ segregation					Goodness of fit			
			A		a		Total	Ratio	χ^2	p	
A:B	phase	(%)	B	b	B	b					Total
H-79 × Fusayoshi											
<i>Lk-f:bc-1</i>			Obs.	204	31	21	46	302	9:3:3:1	79.85	<0.001
	Coup.	19.5 ± 2.6	Cal.	199.93	26.57	26.57	48.93	302.00		2.16	0.50-0.60
H-504 × N-173											
do.: <i>dl</i>			Obs.	40	9	12	7	68	9:3:3:1	3.01	0.30-0.40
	Coup.	37.4 ± 7.7	Cal.	40.66	10.34	10.34	6.66	68.00		0.47	0.90-0.95
H-726 × Fusayoshi											
do.: <i>lhs-1</i>			Obs.	396	96	94	60	646	9:3:3:1	23.75	<0.001
	Coup.	36.9 ± 2.5	Cal.	387.30	97.20	97.20	64.30	646.00		0.60	0.80-0.90
H-343 × H-79											
<i>Mi:bc-1</i>			Obs.	141	15	19	31	206	9:3:3:1	55.39	<0.001
	Coup.	18.8 ± 3.1	Cal.	136.99	17.51	17.51	33.99	206.00		0.87	0.80-0.90
N-177 × H-126											
<i>Hg:d-20</i>			Obs.	263	33	50	43	389	9:3:3:1	52.37	<0.001
	Coup.	26.2 ± 2.7	Cal.	247.47	44.28	44.28	52.97	389.00		6.46	0.05-0.10
N-177 × H-343											
<i>Mi:d-20</i>	Coup.	53.7 ± 4.1	Obs.	209	67	77	19	372	9:3:3:1	1.64	0.60-0.70
N-177 × Fusayoshi											
<i>Lk-f:d-20</i>			Obs.	150	44	54	24	272	9:3:3:1	4.08	0.20-0.30
	Coup.	44.3 ± 4.3	Cal.	157.13	46.87	46.87	21.13	272.00		1.97	0.50-0.60
<i>Lk-f:An(t)</i>			Obs.	192	2	67	11	272	45:3:15:1	19.95	<0.001
	Coup.	11.3 ± 5.4	Cal.	200.38	3.62	54.62	13.38	272.00		4.31	0.10-0.20
<i>d-20:An(t)</i>			Obs.	196	8	63	5	272	45:3:15:1	2.03	0.50-0.60
	Coup.	38.3 ± 9.2	Cal.	193.48	10.52	61.52	6.48	272.00		1.01	0.70-0.80

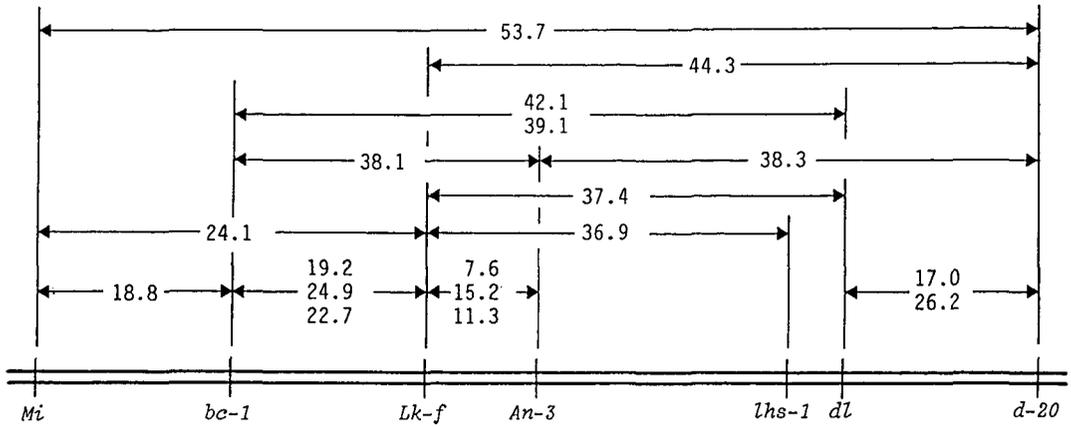


Fig. 3. Linkage map of the chromosome 3 showing the order of eight genes (*Mi*, *bc-1*, *Lk-f*, *An-3*, *lhs-1*, *dl*, *Hg* and *d-20*).

Table 7. Homogeneity tests between awnness and marker characters of the chromosome 3 in F₂ populations derived from the crosses H-79 × Fusayoshi, H-504 × N-173 and H-726 × Fusayoshi

Cross combination		Awn			Homogeneity	
		<i>An</i>	+	Total	χ^2	p
H-79 × Fusayoshi	<i>Lk-f</i>	219	16	235	80.5334	<0.001
	+	31	36	67		
	Total	250	52	302		
do.	+	208	17	225	57.8084	<0.001
	<i>bc-1</i>	42	35	77		
	Total	250	52	302		
H-504 × N-173	<i>Lk-f</i>	40	9	49	2.5971	0.1-0.2
	+	12	7	19		
	Total	52	16	68		
do.	+	52	0	52	68.0001	<0.001
	<i>dl</i>	0	16	16		
	Total	52	16	68		
H-726 × Fusayoshi	<i>Lk-f</i>	382	95	477	75.5284	<0.001
	+	65	83	148		
	Total	447	178	625		
do.	+	447	43	490	432.4195	<0.001
	<i>lhs-1</i>	0	135	135		
	Total	447	178	625		

「房吉」の $Lk-f$ と $An-3$ の有意性については両遺伝子の連鎖関係によると考えられる。H-504×N-173の F_2 において分離した芒性は、N-173の有する芒遺伝子によるものと推定され、これは「房吉」の有する $An-3$ とは異なるために、本交雑組合せでは $Lk-f$ と芒性が独立性を示したものと考えられる。また、H-504×N-173の F_2 における dl 型はすべて無芒となり、またH-726×「房吉」の F_2 では $lhs-1$ 型がすべて無芒となった。これらのことから、 dl と $lhs-1$ は芒の発生を抑制する多面作用を有するか、あるいは両遺伝子と芒遺伝子がきわめて強い連鎖関係を有するという2つの可能性が考えられる。

2. IRAT 13の長粒性

(1) 遺伝子分析

大粒(長粒)系統のIRAT 13に粒大に関しては正常型の系統A-58およびH-165を交雑し、後代の粒大変異を調査した。 F_1 個体の粒長は両親系統の中間値より短粒に偏っており、 F_2 集団の粒長頻度分布は F_1 およびこれよりやや長粒付近にピークを有する2頂の連続分布を示した。この F_2 集団を2つのピークの谷間を境として正常型と長粒型の2群に類別すると、3:1の分離比に適合し、IRAT 13の長粒性には1対の新劣性遺伝子 $lk-i$ が関与していた。また、2つのピークは両親系統の粒長付近にみられず、中間親に偏って存在したことからIRAT 13の長粒性には単純劣性遺伝子の他に微働遺伝子も関与していると考えられた。一方、粒幅については両親系統間に大きな差異はなく、 F_2 集団でも主働遺伝子の分離は見出されなかった。さらに、両 F_2 集団から無作為に69個体(IRAT 13×A-58)および54個体(IRAT 13×H-165)を抽出して、 F_3 系統(1系統約50個体)を養成し、系統内の粒大変異に基づいて F_2 世代の遺伝子型を推定した。すなわち、長粒型固定系統、 F_2 集団と同様に幅広い分離を示す系統、正常型固定系統の3型に分類され、これらの F_2 世代に

おける遺伝子型はそれぞれ、 $lk-i lk-i$ 、 $+ lk-i$ 、 $+ +$ と推定された(Table 8)。かくして、IRAT 13の長粒性には単純劣性遺伝子 $lk-i$ が関与していた。

F_2 集団の粒長および粒幅の頻度分布を F_3 検定から F_2 代の遺伝子型を推定識別し、Fig. 4に示した。 $+ lk-i$ と $+ +$ の粒長の変異幅は重複しており、 F_2 だけで両遺伝子型を識別することはできなかった。また、 $lk-i lk-i$ の粒長の変異幅は $+ lk-i$ と一部重複したが、両者の区別は可能であった。粒幅については、3種の遺伝子型が完全に重複し、 $lk-i$ の作用はみられなかった。

さらに、 F_2 集団の各遺伝子型の粒長、粒幅の平均値を比較した(Table 9)。粒長については $+ +$ に対して $lk-i lk-i$ では20%増大したが、 $+ lk-i$ では5%増にとどまり、粒幅については各遺伝子型間に差異は見出されなかった。したがって、 $lk-i$ は粒長のみ作用する劣性遺伝子である。 $Lk-f$ (房吉長粒)は同型接合体間の比較で玄米長を30~40%増大させることが報告されており¹⁷⁾、 $lk-i$ の作用力は $Lk-f$ に比べて小さいと推定された。

$Lk-f$ は粒長を伸長させる外に多面発現として、穂長を伸ばし一穂粒数を減少させることが知られている。本実験では、 $lk-i$ と $Lk-f$ の作用の差異を明らかにするため、IRAT 13×A-58の F_2 集団における粒長と穂長あるいは一穂粒数との相関を検討した。粒長と穂長間での相関係数は0.28、粒長と一穂粒数間では0.003と小さく、有意な相関関係はみられなかった。したがって、 $lk-i$ は穂長および一穂粒数に対して多面作用を有さず、 $Lk-f$ の遺伝子作用とは明らかに異なった。

$lk-i$ と $Lk-f$ の対立性検定を行った。IRAT 13は「房吉」より約1.5 mm長い粒長を有するが、房吉×IRAT 13の交雑 F_1 は「房吉」程度の粒長を示した(Plate 2)。 F_2 集団の粒長分布は F_1 付近をモードとして、6.6~10.1 mmにわたる連続変異を示し、両親

Table 8. Segregation of the three genotypes estimated from F_3 progeny tests in F_2 populations derived from the crosses IRAT13 × A-58 and IRAT13 × H-165

Cross combination	Genotype	F_2 segregation				Total	Goodness of fit		
		++	+ $lk-i$	$lk-i lk-i$	Ratio		χ^2	p	
IRAT 13×A-58	Obs.	19	36	14	69	1:2:1	0.86	0.6-0.7	
IRAT 13×H-165	Obs.	11	32	11	54	1:2:1	1.85	0.3-0.4	

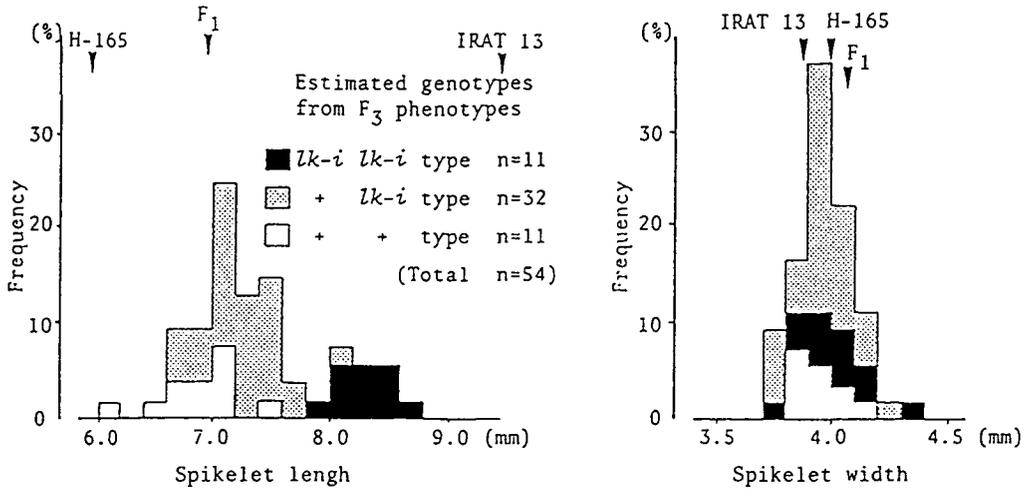


Fig. 4. Frequency distributions of spikelet length and width in F_2 population of the cross between IRAT13 and H-165.

Table 9. Comparison of spikelet length and width among the three genotypes in F_2 population of the cross IRAT13 \times H-165

	Estimated genotype in F_2		
	++	+ <i>lk-i</i>	<i>lk-i lk-i</i>
Spikelet length	6.87 \pm 0.23 ¹⁾ (100) ²⁾	7.21 \pm 0.11 (105)	8.26 \pm 0.15 (120)
Spikelet width	3.96 \pm 0.11 (100)	3.96 \pm 0.05 (100)	3.96 \pm 0.10(100)

1): Mean \pm S.D. (mm).

2): Percentage to that of normal type (++) .

系統を越える長粒や短粒の個体を含む変異が認められた(Fig. 5)。したがって、*lk-i*と*Lk-f*は明らかに異座であった。なお、*Lk-f*と*lk-i*の両遺伝子は粒長を増大させる方向に相加的に作用していた。

(2) 連鎖分析

*lk-i*についての連鎖分析を試みた。*lk-i*は染色体4に属する*Pr*(穎全面紫色)および*Ph*(フェノール反応)との間にそれぞれ相引で33.2%および43.2%の組換え価が算出された(Table 10)。したがって、*lk-i*は染色体4に座乗し、*Ph-Pr-lk-i*の位置関係により配列していることが推定された(Fig. 6)。さらに、染色体4に座乗する*d-11*(農林28号矮

性)と*lk-i*の間には37.2%(相反)の組換え価が算出されたが、本実験では*d-11*の座位を特定すること

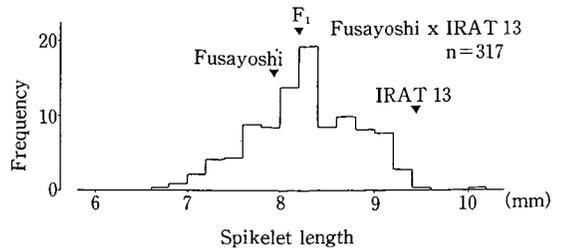


Fig. 5. Frequency distribution of spikelet length in F_2 population of the cross between IRAT13 and Fusayoshi.

Table 10. Combined segregations between *lk-i* and linkage markers in F₂ populations derived from the crosses IRAT13 × A-58 and ID-11 × IRAT13

Gene pair A:B	Linkage phase	R.C.V. (%)	F ₂ segregation						Goodness of fit	
			A		a		Total	Ratio	χ^2	
			B	b	B	b				
IRAT13 × A-58										
<i>Pr:lk-i</i>	Coup.	33.2±3.6	Obs.	78	17	18	14	127	9:3:3:1	8.60*
			Cal.	77.67	17.58	17.58	14.17	127.00		0.03
<i>Ph:lk-i</i>	Coup.	43.2±3.5	Obs.	101	32	29	15	177	9:3:3:1	2.00
			Cal.	102.78	29.97	29.97	14.28	177.00		0.24
<i>Pr:Ph</i>	Coup.	19.3±2.7	Obs.	85	10	12	20	127	9:3:3:1	34.78**
			Cal.	84.18	11.07	11.07	20.68	127.00		0.21
ID-11 × IRAT13										
<i>d-11:lk-i</i>	Rep.	37.2±4.9	Obs.	175	57	57	7	296	9:3:3:1	7.06*
			Cal.	158.26	63.24	63.24	10.26	296.00		4.23

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

ができなかった。

さらに IRAT 13×A-58 の F₂ 集団を分離の見られた 6 種の標識遺伝子について、優性型と劣性型に 2 分し、両型の間で初長の平均値についての t 検定を行った (Table 11)。 *lk-i* の優劣型間では最も大きな t 値が得られ、0.1% 水準で有意差が認められた。

Pr および *Ph* の優劣型間にはそれぞれ 0.1% および 1% 水準で有意差が認められ、両遺伝子と *lk-i* との連鎖関係が支持された。*C* と *lk-i* 間には独立関係が示されており、所属する染色体も異なるが、*C* の優劣型間にも 5% 水準で有意差が認められた。なお、連鎖分析から *lk-i* と独立関係にある *Pn* については優劣型間で初長に有意差は認められなかった。

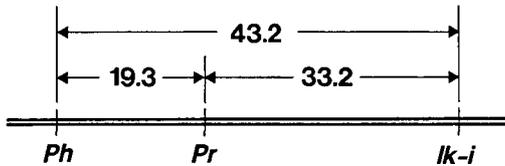


Fig. 6. Linkage map of the chromosome 4, showing the loci of *Ph*, *Pr* and *lk-i*.

3. 遺伝子間相互作用

(1) *Mi* (極小粒) と *Lk-f* (房吉長粒)

H-343×房吉およびH-545×房吉の交雑後代を供試し、粒大の変異を調べた。H-343は不完全優性の *Mi* (極小粒) を有する短粒系統で、H-545は *Mi* と短粒の多面作用を有する *d-11* (農林 28 号矮性) を併せ持ち、極短粒の系統である。両交雑組合せの F₁ 個体の初長はそれぞれ両親のほぼ中間値となり、初幅

Table 11. Comparison of spikelet lengths between dominant and recessive phenotypes in F₂ population derived from the cross IRAT 13 × A-58

Gene	Spikelet length (mm)		Difference	t-value
	Dominant	Recessive		
<i>lk-i</i>	6.82±0.05	7.50±0.05	0.68	15.67***
<i>Pr</i>	6.89±0.08	7.16±0.15	0.27	3.39***
<i>Ph</i>	6.95±0.07	7.14±0.11	0.19	2.73**
<i>C</i>	6.96±0.07	7.11±0.10	0.15	2.24*
<i>Pn</i>	6.95±0.08	6.98±0.18	0.03	0.27

***and** Significant at the 5, 1 and 0.1% levels, respectively.

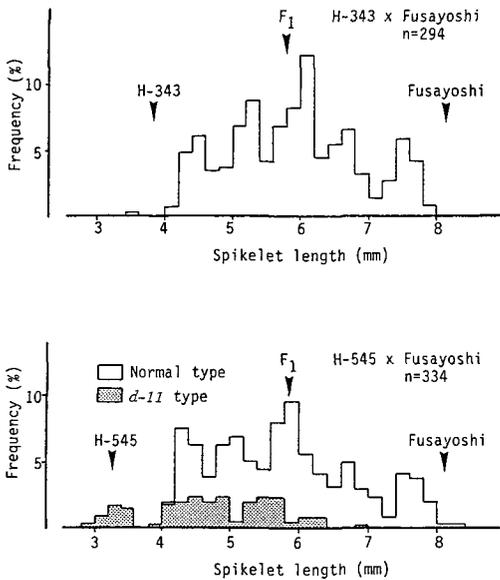


Fig. 7. Frequency distributions of spikelet length in F₂ populations of the crosses between Fusayoshi and small grain lines (H-343 and H-545).

は「房吉」に近い値を示した (Plate 3)。両 F₂ 集団の籾長分布は F₁ の値をモードとし、両親の値を両端とする連続変異を示した (Fig. 7)。H-343×房吉の F₂ 集団では 5 個のピークが存在し、H-545×房吉の F₂ 集団では 6 個のピークが見出された。しかし、矮性の形態的特徴から d-11 型は識別でき、これを除くならば、ほぼ H-343×房吉の F₂ 分布に等しくなり、5 個のピークを持った。一方、F₂ 集団の籾幅の変

異は連続的で、主働遺伝子の作用は見出せなかった。

さらに、H-343×房吉の F₂ 集団より 72 個体を無作為に抽出し、F₃ 系統を養成した。各系統内の籾長の平均値と変異に基づき、5 種の系統群に類別して、F₂ 代の遺伝子型を推定した。これらの系統群はそれぞれ F₂ において生じた 5 個のピークに対応していた (Table 12)。第 I 群は H-343 と同様の短粒型に固定した 9 系統から成り、遺伝子型は *Mi Mi + +* と推定された。第 II 群の 10 系統は籾長の平均値が H-343 と F₁ の中間で、系統内では短粒型 (H-343 型)：や>短粒型 (H-343 と F₁ の中間型)：中粒型 (F₁ 型) をほぼ 1：2：1 の比で分離し、F₂ 代の遺伝子型は *Mi Mi Lk-f +* あるいは *Mi + + +* のいずれかと推定された。第 III 群には F₁ に近い籾長で固定した 1 系統と、平均値は F₁ 程度であるが系統内では F₂ と同様の幅広い変異を示した 25 系統が含まれた。固定系統の遺伝子型は *Mi Mi Lk-f Lk-f* か *+ + + +* のいずれかであり、変異の見られた 25 系統の F₂ 代の遺伝子型は F₁ と同じく、*Mi + Lk-f +* と考えられた。第 IV 群の 16 系統は籾長の平均値が F₁ と「房吉」の中間にあり、系統内では中粒型：や>長粒型 (F₁ と「房吉」の中間型)：長粒型 (「房吉」型) をほぼ 1：2：1 の比で分離した。したがって、F₂ 代の遺伝子型は *Mi + Lk-f Lk-f* と *+ + Lk-f +* の 2 種のいずれかと考えられた。最後の第 V 群は「房吉」型の長粒に固定する 11 系統から成り、遺伝子型は *+ + Lk-f Lk-f* と推定された。以上の結果より、*Mi* と *Lk-f* は籾長に対して相反する方向に相加的に作用し、その作用力はほぼ等しく、両遺伝子が共存すると中粒型を示すと考

Table 12. F₂ genotypes estimated from F₃ progeny tests in the cross H-343 × Fusayoshi

	F ₂ genotype	F ₃ phenotype	Obs.
I	<i>Mi Mi + +</i>	Short (bred true)	9
II	<i>Mi Mi Lk-f +</i> <i>Mi + + +</i>	Intermediate short (segregating)	10
III	<i>Mi Mi Lk-f Lk-f</i> <i>+ + + +</i> <i>Mi + Lk-f +</i>	Middle (bred true) Middle (segregating)	1 25
IV	<i>Mi + Lk-f Lk-f</i> <i>+ + Lk-f +</i>	Intermediate long (segregating)	16
V	<i>+ + Lk-f Lk-f</i>	Long (bred true)	11
	Total		72

Table 13. Linkage relationship detected between *Mi* and *Lk-f*

Phenotype	I	II	III	IV	V	Total	Goodness of fit	
							χ^2	p
Obs.	9	10	26	16	11	72		
Cal. (1:4:6:4:1)	4.50	18.00	27.00	18.00	4.50	72.00	17.70	<0.01
Cal. (R.C.V.=24.1%)	10.37	13.17	24.92	13.17	10.37	72.00	1.64	0.8-0.9

Table 14. Estimated genotypes of F_3 lines which were bred true around the middle spikelet length of the both parents in the cross H-343 \times Fusayoshi

Strain No.	No. of plants	Spikelet length (Mean \pm S.D.)	Estimated genotype
14	43	6.07 \pm 0.11	+ + + +
33	41	5.56 \pm 0.10	+ + + +
38	38	6.03 \pm 0.15	+ + + +
56	48	5.73 \pm 0.14	<i>Mi Mi Lk-f Lk-f</i>
104	48	5.68 \pm 0.13	<i>Mi Mi Lk-f Lk-f</i>
193	32	6.16 \pm 0.08	+ + + +

られた。

もし、*Mi* と *Lk-f* が独立関係であれば、 F_2 では第 I 群から第 V 群に至る遺伝子型を 1 : 4 : 6 : 4 : 1 の比に分離することが期待される。しかし、実際には第 I 群と第 V 群が過剰となり、反対に第 II 群と第 IV 群が過少となった。また、第 III 群の固定系統は 1 系統しか見出せず、期待数から著しく少なかった。そこで、*Mi* と *Lk-f* の連鎖関係を考慮して、最尤法により組換え価を算出すると、相反で 24.1% の組換え価が得られた。 F_3 系統の観察値は組換え価により期待される値に良く適合し、*Mi* と *Lk-f* は連鎖関係にあった (Table 13)。

さらに、*Mi* と *Lk-f* の連鎖関係についての追試と中粒型固定系統を得る目的から F_2 集団中で F_1 程度の籾長を示した約 90 個体のすべてを F_3 系統として育成し、系統内の粒大の変異を調査した。もし *Mi* と *Lk-f* が独立関係にあるならば、 F_2 の 294 個体から F_1 程度の籾長で固定する F_3 系統は 36.75 系統を期待できる。しかし、実際に生じた固定系統は先の 1 系統を含めても 6 系統であり、他の系統はすべて短粒から長粒に至る変異を示し、 F_2 代の遺伝子型は *Mi* + *Lk-f* + と推定された。この結果からも *Mi* と *Lk-f* の連鎖関係が確認された。また、固定した 6 系統に検定系統を交雑し、 F_2 集団の粒大

変異を調べた結果、2 系統 (系統番号 56, 104) については短粒から長粒に至る変異が認められ、遺伝子型は *Mi Mi Lk-f Lk-f* と推定された。他の 4 系統の組合せについては大きな変異が認められず、遺伝子型は + + + + と推定された (Table 14)。

(2) *Mi* (極小粒) と *d-2* (夷型矮性)

d-2 (夷型矮性) は染色体 4 に座乗し、多面作用として籾を短円粒化する²¹⁾。*Mi* を有する H-343 と *d-2* を有する H-79 の交雑 F_2 集団において分離した 4 種の表現型を比較し、*Mi* と *d-2* の相互作用を検

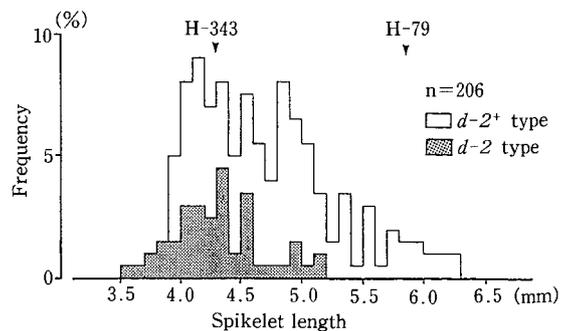


Fig. 8. Frequency distribution of spikelet length in F_2 population of the cross between H-343 and H-79.

Table 15. Mean spikelet length of four phenotypes which were segregated in F₂ population of the cross H-343 × H-79

Phenotype	<i>Mi</i> +	<i>Mi d-2</i>	+ +	+ <i>d-2</i>
Spikelet length	4.54 ± 0.36 ¹⁾ (80) ²⁾	4.11 ± 0.23 (72)	5.67 ± 0.32 (100)	4.76 ± 0.23 (84)
Spikelet width	3.39 ± 0.14 (97)	3.29 ± 0.18 (94)	3.49 ± 0.13 (100)	3.43 ± 0.17 (98)

1) Mean ± S.D. (mm), 2) Percentage to that of normal type (+ +).

討した。F₂を草型より正常型と*d-2*型に類別して、
 籾長に関する頻度分布図を作成した (Fig. 8)。両群
 とも連続的な変異であったが、*Mi*の分離によると
 3頂あるいは2頂分布を示した。そこで正常型では
 5.2 mm, *d-2*型では 4.5 mmを境に *Mi*型と正常
 型を区別したところ両群ともほぼ 3 : 1の比に適合
 した。次に各表現型の籾長, 籾幅の平均値と正常型
 (+ +)を100としたときの指数を算出し, Table 15
 に示した。籾長に関して表現型の大小関係
 は+ + > *d-2* > *Mi* + > *Mi d-2*となり, *Mi*
 は*d-2*より短粒化作用の強いことが明らかとなっ
 た。また両遺伝子が共存すると極短粒となったこと
 から, 両遺伝子は相加的に短粒化へ作用していた。
 籾幅に関しては両遺伝子は共に作用力が小さいもの
 の, やや減少方向に作用し, 籾長と同様に相加的な
 相互作用を示した。

(3) *lk-i* (IRAT 13長粒) と *Mi* (極小粒)

IRAT13と *Mi*を有するH-343との交雑F₁個体
 の籾長はH-343の籾長より約1 mm長い5 mmを
 示し, 籾幅はほぼ両親の中間値となった。F₂集団の
 籾長はF₁付近をピークとする4 mmから6 mmに
 わたる変異 (A群) とF₁とIRAT 13の中間付近の
 7 mmから8 mmに至る変異 (B群) の2群に分かれ
 る分布を示した。A群 : B群の個体数は123 : 11と
 なり重複遺伝子による15 : 1の分離比に適合した
 ので, B群の遺伝子型は+ + *lk-i lk-i*と推定され
 た。さらにF₂集団から無作為に74個体を抽出し
 て, F₃の1系統につき22~48個体を養成した。F₃
 系統内の籾長変異を肉眼観察により調査して6群に
 分類し, 親であるF₂個体の遺伝子型を次のよう
 に推定した。

F ₃ 系統の籾長変異	F ₂ 遺伝子型
(I) 4~5 mm	<i>Mi Mi</i> + +
(II) 4~7 mm	<i>Mi Mi</i> + <i>lk-i</i> あるいは <i>Mi</i> + + +
(III) 4~8 mm	<i>Mi</i> + + <i>lk-i</i>
(IV) 5 mm 付近で固定	<i>Mi Mi</i> <i>lk-i lk-i</i> あるいは + + + +
(V) 5~8 mm	<i>Mi</i> + <i>lk-i lk-i</i> あるいは + + + <i>lk-i</i>
(VI) 7~8 mm	+ + <i>lk-i lk-i</i>

各群の観察値は期待比である1 : 4 : 4 : 2 :
 4 : 1にほぼ適合した (Table 16)。このF₃検定か
 らF₂74個体の遺伝子型を類別して, F₂の籾長頻度
 分布図を作成した (Fig. 9)。VI群を除くI~V群
 では重複する部分が多く連続変異を示した。一方,
 籾幅に関するF₂の変異は, F₁の値をピークとする
 正規分布となり, *Mi*と*lk-i*の籾幅に対する作用は
 小さいと推定された。

Table 16. Estimated F₂ genotypes and the observed F₃ lines

Group	Estimated F ₂ genotype	No. of F ₃ lines	
		Obs.	Exp.
I	<i>Mi Mi</i> + +	10	4.63
II	<i>Mi Mi</i> + <i>lk-i</i> <i>Mi</i> + + +	12	18.50
III	<i>Mi</i> + + <i>lk-i</i>	22	18.50
IV	<i>Mi Mi</i> <i>lk-i lk-i</i> + + + +	7	9.25
V	<i>Mi</i> + <i>lk-i lk-i</i> + + + <i>lk-i</i>	17	18.50
VI	+ + <i>lk-i lk-i</i>	6	4.63
Total		74	74.00

Goodness of fit : Ratio (1:4:4:2:4:1), d.f.=5,
 $\chi^2=10.27, p=0.05-0.10.$

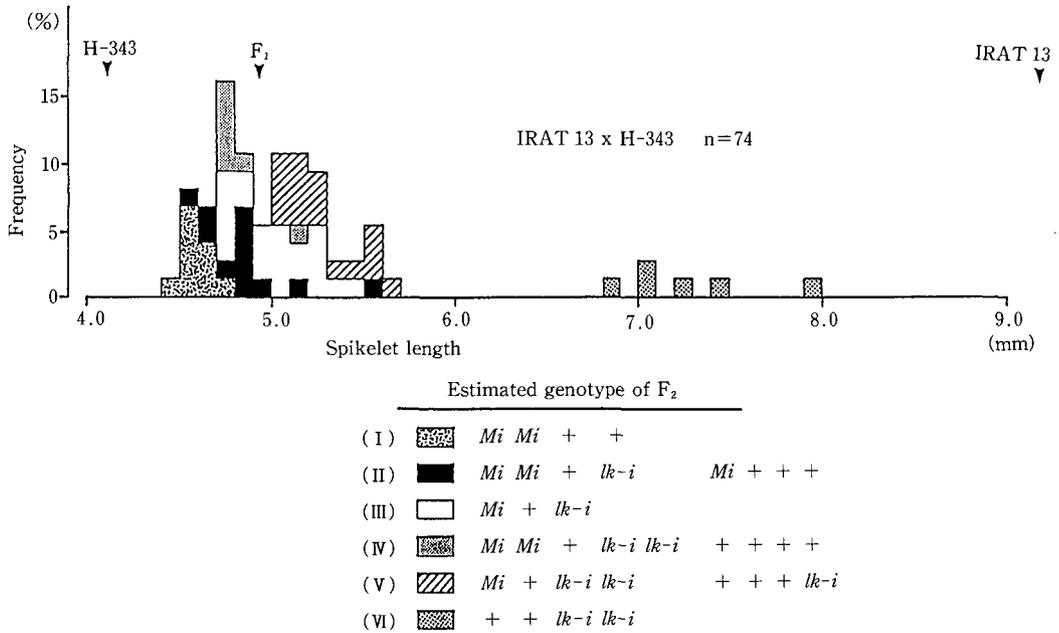


Fig. 9. Frequency distribution of spikelet length in F₂ population of the cross between IRAT13 and H-343.

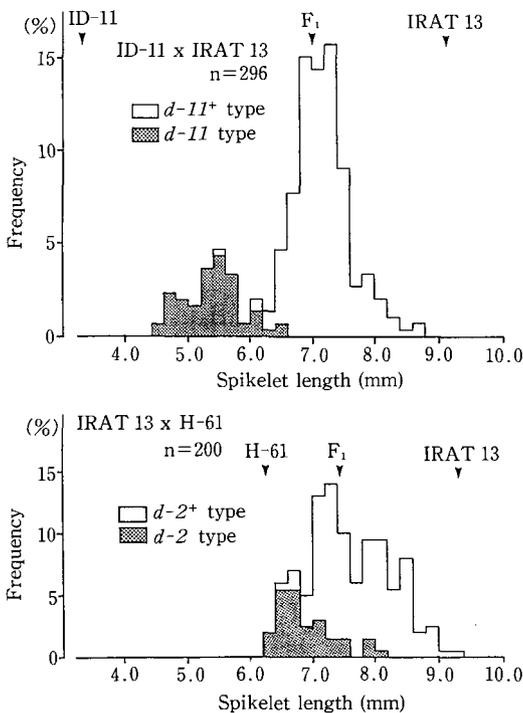


Fig. 10. Frequency distributions of spikelet length in F₂ populations of the crosses ID-11 x IRAT13 and IRAT13 x H-61.

(4) *lk-i* (IRAT13長粒) と *d-11* (農林28号矮性)

ID-11×IRAT 13 の F₁ 個体の 籾長 および 籾幅 は 両親の中間値より若干 IRAT 13 寄りに位置した。F₂ 集団の籾長に関する頻度分布 (Fig. 10) は、草型により識別した正常型および *d-11* 型のそれぞれについて、*lk-i* の分離による複数のピークを有する連続変異を示した。そこで正常型では 7.4 mm、*d-11* 型では 6.0 mm を境に *lk-i* 型と *lk-i*⁺ 型に分け、*d-11* と *lk-i* の分離に基づく 4 種の表現型へ類別した。それぞれの籾長と籾幅の平均値および正常型を 100 としたときの指数 (%) を求めて Table 17 に示した。籾長に関しては、+ *lk-i* > + + > *d-11* *lk-i* > *d-11* + の順となり、*d-11* は *lk-i* と逆方向 (短粒方向) へ約 2 倍の作用力を有し、両遺伝子の存在下では正常型より -11% の籾長を示した。したがって、両遺伝子は籾長に対し相加的に作用していた。また両遺伝子の籾幅に対する作用は小さいと推定された。

(5) *lk-i* (IRAT 13 長粒) と *d-2* (夷型矮性)

IRAT 13×H-61 の F₁ 個体の 籾長 および 籾幅 は ほぼ両親の中間値を示した。F₂ 集団の籾長に関する頻度分布 (Fig. 10) は、草型より識別した正常型および *d-2* 型の個体群のそれぞれについて *lk-i* の分

Table 17. Mean spikelet length and width of four phenotypes which were segregated in F₂ population of the cross ID-11 × IRAT13

Phenotype	++	<i>d-11</i> +	+ <i>lk-i</i>	<i>d-11 lk-i</i>
Spikelet length	6.97 ± 0.27 ¹⁾ (100) ²⁾	5.27 ± 0.38 (76)	7.75 ± 0.34 (111)	6.20 ± 0.22 (89)
Spikelet width	3.70 ± 0.15 (100)	3.57 ± 0.18 (96)	3.74 ± 0.18 (101)	3.70 ± 0.21 (100)

1) Mean ± S.D. (mm), 2) Percentage to that of normal type (+ +).

Table 18. Mean spikelet length and width of four phenotypes which were segregated in F₂ population of the cross IRAT13 × H-61

Phenotype	++	+ <i>d-2</i>	<i>lk-i</i> +	<i>lk-i d-2</i>
Spikelet length	7.54 ± 0.29 ¹⁾ (100) ²⁾	6.60 ± 0.90 (88)	8.60 ± 0.29 (114)	7.44 ± 0.55 (99)
Spikelet width	3.73 ± 0.35 (100)	3.58 ± 0.29 (96)	3.71 ± 0.25 (99)	3.63 ± 0.64 (97)

1) Mean ± S.D. (mm), 2) Percentage to that of normal type (+ +).

離に基づく複数のピークを有する連続変異を示した。そこで正常型では 8.3 mm, *d-2* 型では 7.0 mm を境に *lk-i*+型と *lk-i*型へ分け、*d-2* と *lk-i* に基づく 4 種の表現型に類別した。それぞれの初長・初幅の平均値と正常型を 100 としたときの指数 (%) を求めて **Table 18** に示した。初長に関しては *lk-i* + > + = *lk-i d-2* > + *d-2* の順となり、*d-2* と *lk-i* は初長に対して逆方向に作用するものの、作用力はほぼ等しく、両遺伝子の存在下では正常型とほぼ等しい初長を示した。したがって、両遺伝子は初長に対して相加的に作用することが示された。また、初幅に対しては両遺伝子の作用力は小さかった。

4. *lhs-1* (葉化穎不稔) を用いた粒大変異の解析

lhs-1 (葉化穎不稔) は内外穎が葉片化し、鉤合が不完全になる。それ故に玄米は切穎処理を行った時と同様に初幅の制限を受けずに生育すると考えてよい。ここでは玄米本来の大きさの変異を調べる目的で、葉化穎不稔系統 (H-726, H-1020) を片親に用いた 4 種の交雑組合せを供試した。検定親には「しおかり」と「房吉」の外に、遺伝子型が *Mi Lk-f* の系統 (No.104) を用いた。

すべての交雑で F₁ 個体は正常型を示し、各 F₂ 集団においては *lhs-1* の分離に基づき、正常型と *lhs-1*

型を 3 : 1 の比に生じた。F₂ 集団の正常型における初長頻度分布は、H-726 × しおかりの組合せでは正規分布、H-726 × 房吉および H-1020 × 房吉の組合せでは *Lk-f* の分離に基づく 2 頂分布、No.104 × H-726 の組合せでは *Mi* と *Lk-f* の分離による幅広い変異を示した。また、*lhs-1* 型の初長は正常型のほぼ 2 倍となったものの、その変異はそれぞれの正常型における変異と類似し、*Mi* あるいは *Lk-f* の作用を示す変異が認められた。玄米長については、正常型では明らかに各個体の初長に制限される変異であるが、それに対して *lhs-1* 型では No.104 × H-726 の組合せにおいて、短粒個体がやや少なかったものの、その他の組合せでは正常型とほぼ重なる変異を示した (**Fig. 11, Plate 4**)。さらに、各 F₂ 集団の初長と玄米長について相関係数を調べたところ、各組合せにおいて正常型では $r=0.95$ を越える高い値を示し、*lhs-1* 型では正常型に比べてやや低かったものの、有意な正の相関が認められた (**Fig. 12**)。したがって、*lhs-1* 型の玄米長には初長と共通な遺伝子系の関与が示唆され、*Mi* および *Lk-f* は *lhs-1* 型の初長では当然のこと、玄米長にもある程度作用していることが明らかとなった。

No.104 × H-726 の F₂ 集団の正常型では *Mi* によると考えられる短粒個体が「くびれ米」が発生した。

一方, *lhs-1* 型では「くびれ米」が全く生ぜず, 正常型にみられる短粒の玄米も存在しなかった。

H-1020×房吉の F₂ 集団に分離した *lhs-1* 型につ

いて F₃ 検定を行い, F₂ 代の遺伝子型を推定したところ, *Lk-f Lk-f*:*Lk-f + +* の分離比はほぼ 1 : 2 : 1 に適合した (Fig. 13)。各遺伝子型の粉

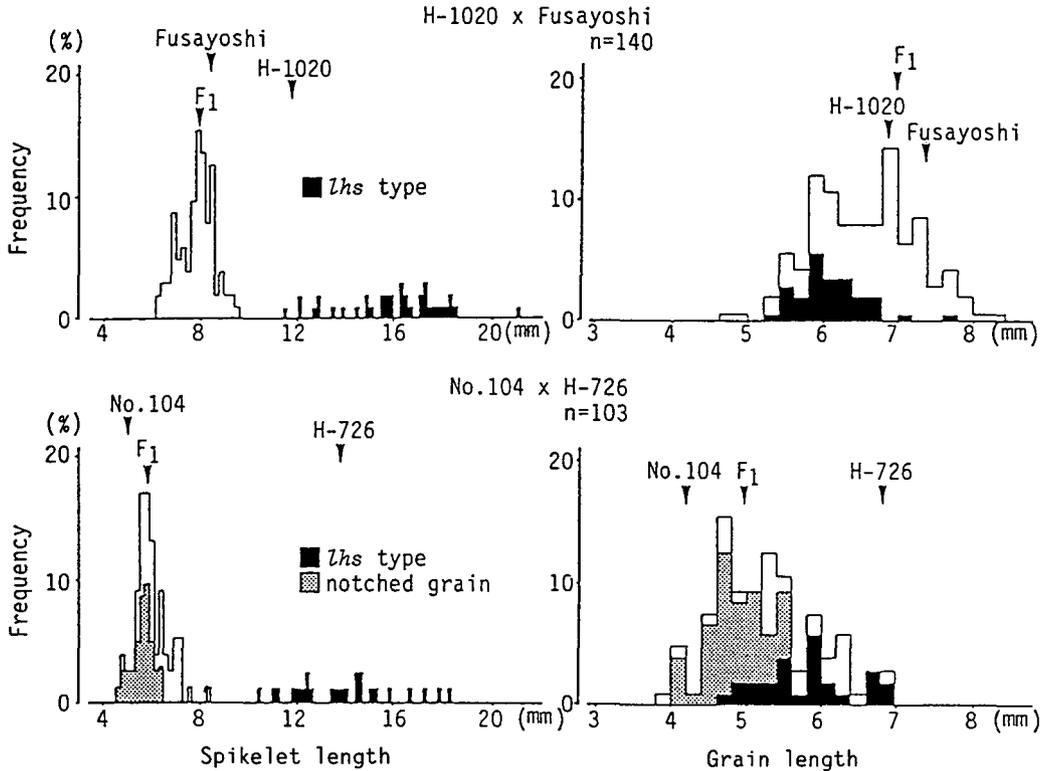


Fig. 11. Frequency distribution of spikelet length and grain length in F₂ populations of the crosses H-1020 x Fusayoshi and No.104 x H-726.

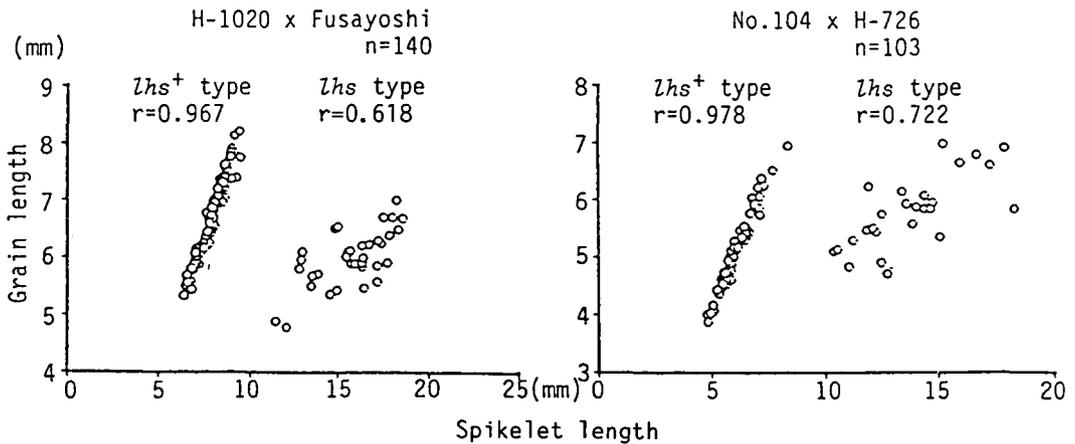


Fig. 12. Correlations between spikelet length and grain length in F₂ populations of the crosses H-1020 x Fusayoshi and No.104 x H-726.

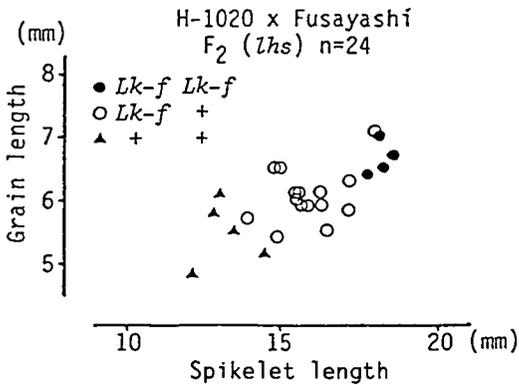


Fig. 13. Correlation between spikelet length and grain length of *lhs-1* type in F₂ population of the cross H-1020 x Fusayoshi.

長および玄米長の平均値を比較すると、+ +に対して、*Lk-f* +では籾長と玄米長はそれぞれ20%と10%の増加、*Lk-f Lk-f*ではそれぞれ40%と20%の増加が認められた。したがって、*Lk-f*は*lhs-1*型の籾長と玄米長の両者に対して、不完全優性遺伝子として作用し、玄米長での作用力は籾長の約50%と推定された。

考 察

イネの粒大および粒形は遺伝率の高い形質で、微働遺伝子支配の場合が多いことから、ダイアレル分析等の統計遺伝学的手法を用いた解析が行われてきた^{32,33)}。一方、粒大・粒形に関わる主動遺伝子の存在も知られている。本章では、新たな長粒遺伝子の探索を目的として2種の長粒変異系統について遺伝子分析を行った。

「しおかり」へガンマー線とEMSの2重処理をして誘発された長粒変異系統(N-173)には*Lk-f*(房吉長粒)と同座の不完全優性遺伝子が関与していた。これまで、イネの人為突然変異の中でも穀粒に関する誘発例は多く、粒形、成分などに関して多様な変異が作出され、粒形については長、短いずれの方向へも比較的変異し易いことが報告されている³⁴⁾。Kato³⁵⁾は銀坊主に由来する7種の長粒突然変異体のうち6種が*Lk-f*と同一座の不完全優性遺伝子を有することを明らかにしており、*Lk-f*座は変異を起し易い可能性がある。

N-173は遺伝的背景が「しおかり」と同一の準同質遺伝子系統と考えられる。そこでN-173の長粒遺

伝子の作用性を「しおかり」と比較したところ、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も伸長させ、穂数を減少させた。このような遺伝子作用は*Lk-f*の調査結果³⁶⁾と全く一致する。

連鎖分析の結果、*Lk-f*は染色体3で*Mi-bc-1-Lk-f-An-3-lhs-1-dl(Hg)-d-20*の順に位置することが明らかとなった。籾長に対して逆方向に作用する*Mi*と*Lk-f*の間にも連鎖関係が認められたことは興味深い。また、染色体3の連鎖分析に用いたF₂集団において、たれ葉(*dl*)あるいは葉化穎不稔(*lhs-1*)の個体はすべてが無芒性を示した。このことから*dl*および*lhs-1*が芒性の発現を抑制するか、あるいは両遺伝子と芒遺伝子の間に強い連鎖関係があると考えられた。芒は外穎の先端が突出した器官であり、組織学的に内外穎は葉鞘と相同な器官で、芒は葉身と相同な器官であると考えられている³⁷⁾。したがって、中肋の欠失変異である*dl*が芒を抑制する可能性は高い。また、葉化穎不稔(*lhs-1*)は穎花が葉鞘に変わったホメオティック変異体であり³⁸⁾、芒の発生も抑制された可能性が考えられる。

IRAT 13の長粒には*Lk-f*と異なる*lk-i*の関与していることが明らかとなった。また、*lk-i*は穂長や一穂粒数に多面作用を有さず、*Lk-f*の遺伝子作用とは明らかに異なることが示された。また、連鎖分析の結果、*lk-i*は染色体4上で、*Ph-Pr-lk-i*の順に位置していた。さらに、IRAT 13×A-58のF₂で分離のみられた標識遺伝子を用いて、F₂集団を優性型と劣性型に2分し、それぞれの籾長の平均値についてt検定を試みたところ、*lk-i*との組換え価が小さい遺伝子座であるほど大きなt値が得られ、連鎖分析の結果を全面的に支持した。このような標識遺伝子と量的形質の遺伝的相関関係の解析は耐冷性などで行われてきた³⁹⁾。近年、DNAの制限酵素断片長多型(RFLP)をマーカーとして、量的形質の遺伝子座の分析にまで至っている^{40,41)}。

IRAT 13の遺伝的背景は北海道品種とかなり異なる。また、IRAT 13の長粒には*lk-i*の他に微働遺伝子も関与していると考えられ、交雑後代の籾長変異は連続的となった。*lk-i*のさらに詳細な遺伝子作用を解析するためには準同質遺伝子系統³⁶⁾の作成が必要である。

次に、粒大(籾長)に係わる遺伝子間の相互作用を検討した。長粒遺伝子として*Lk-f*(房吉長粒)と

lk-i (IRAT 13長粒), 短粒遺伝子として *Mi* (極小粒), *d-2* (夷型矮性), *d-11* (農林 28 号型矮性) を用いて, 長粒×長粒 (*Lk-f*×*lk-i*), 長粒×短粒 (*Lk-f*×*Mi*, *Lk-f*×*Mi*+*d-11*, *lk-i*×*Mi*, *lk-i*×*d-2*, *lk-i*×*d-11*), 短粒×短粒 (*Mi*×*d-2*) の各交雑組合せを作成し, 後代における粒大の変異を調査した。長粒同士の交雑から両親系統を上回る長粒個体が, 短粒同士の交雑から両親系統より短粒の個体を得た。また, 長粒と短粒の両遺伝子を併せ持つ個体では, 両遺伝子の作用力がほぼ等しい場合には遺伝子作用が相殺され, 表現型としてはほぼ正常型となった。しかし, 遺伝子の作用力に差がある場合には作用力の強い方の表現型に近づいた。*Mi* と *Lk-f* の交雑組合せから中粒型 (F₁ 型) に固定する系統を選抜し, 検定交雑により 2 種の遺伝子型 (*Mi Mi Lk-f Lk-f* あるいは + + + +) を識別した。以上の結果より, 今回供試した遺伝子間には初長に対して上位性がなく, 互いに相加的に作用を有することが明らかとなった。この様な初長に係わる遺伝子を組み合わせると粒大変異を拡大することが可能となる。

lhs-1 (葉化穎不稔遺伝子) を有する系統を用いて F₂ 集団を作成し, 初と玄米の大きさの関係を調査した。*Mi* および *Lk-f* は *lhs-1* 型においても正常型と同様に作用し, 穎 (初) の長さを支配していた。穎による規制を除いた切穎玄米と無処理玄米の長さには部分的ではあるが, 共通の遺伝子系により支配され, F₂ 集団では $r=0.6-0.8$ の正の相関を示すことが報告されている²³⁾。本実験の F₂ 集団における初長と玄米長の関係は, 正常型では $r=0.95$ 以上の高い正の相関を示し, *lhs-1* 型でも正常型よりはやゝ低いものの, 有意な正の相関が認められた。したがって, *lhs-1* 型のように初による規制を受けない場合の玄米長にも *Mi* や *Lk-f* が関与することがわかった。玄米幅については, *Mi* と *Lk-f* の作用は見られず, F₂ 集団では正常型と玄米幅の狭い *lhs-1* 型を明らかに分離した。切穎処理を行った玄米は長さを増し, 幅を減じて長卵形を呈するが²²⁾, *lhs-1* 型でも切穎玄米と同様な幅の減少が認められた。武田²³⁾ は *Mi* を有する短粒系統の切穎処理実験から, *Mi* は初長を短縮する割には玄米本来の長さを短縮しないため, 初と玄米のアンバランスを生じ, 'くびれ米' の発生することを報告した。*lhs-1* を用いた本実験でも同様の結果が得られた。葉化穎不稔 (*lhs-1*) は高度

の不稔や複胚等の奇形を伴うものの²⁵⁾, 切穎処理と同様に, 玄米本来の遺伝性を示すものと考えられた。また, 初の規制を受けない玄米は胚乳 (3n) 自身の遺伝子型を示すことから, 同質遺伝子系統等を育成すれば, 不完全優性遺伝子の *Mi* や *Lk-f* の Dosage effect も検出されよう。

III. 少分げつ変異体

緒 言

イネの分げつ性は草型に関連する重要な農業形質であるため古くから多くの形態学的並びに解剖学的研究が行われてきた。また, 分げつ数は環境の影響を受け易い量の形質であり, 微働遺伝子支配の場合が多いものの, 主働遺伝子に支配される突然変異形質も報告されている。すなわち, 分げつ数が増加し, 短稈で繊細な茎葉を伴う分げつ矮性 (以下分矮と略称) があり, *d-3*, *d-4*, *d-5* の重複遺伝子, *d-10*, *d-14*, *d-17* (t), *d-27* および *d-33* の各単純劣性遺伝子の関与する場合が知られている²¹⁾。一方, 分げつ数の減少する変異体としては蓬原・山口⁴²⁾ により誘発された単純劣性遺伝子支配による少分げつ稲があるが, 著しい不稔性を伴うため, 現在その変異株は保存されていない。

イネの分げつ性に関する生理学的研究も多数行われており, Yamada *et al.*⁴³⁾ は葉面散布試験を行い, 頂芽優性に関係するオーキシン (NAA) により分げつ数が減少し, 抗オーキシン (TIBA) により分げつ数が増加することを報告した。また, 分矮系統における分げつ芽の発生とオーキシン代謝の間には密接な関係があることが示唆されている⁴⁴⁾。さらに, 稈が倒れて斜めに伸長し, 分げつが展開する「もつれ」型の関与遺伝子である *la* についてはオーキシンの前駆物質である L-トリプトファン合成を阻害することにより, 負の屈地性を失わせ, 「もつれ」を発現することが報告されている⁴⁵⁾。

本章では, 新たに見出した 4 種の少分げつ変異体について, 形質を調査すると共に遺伝子分析, 対立性検定および連鎖分析を行った。さらに, 少分げつ変異体の関与遺伝子と各種の分矮遺伝子, その他の矮性遺伝子および「もつれ」*la* との間の相互作用について検討を行った。

材料および方法

供試した少分げつ系統と検定系統を Table 19 に示した。4 種の新しい少分げつ系統のうち N-133 は A-5 (赤室) ヘガンマー線照射した後代に発見された変異体由来である⁴⁶⁾。N-174 は品種「しおかり」の EMS 処理後代に誘発された変異体から、N-175 および N-176 はそれぞれ検定系統間の交雑 F₁ 個体の蒔培養よりの倍化半数体 (AC-34, AC-15) ヘガン

Table 19. List of experimental lines used

a. Reduced culm number types

Strain	Original strain	Mutagen
N-133	A-5 Akamuro	Gamma-ray
N-174	Shiokari	EMS
N-176	AC-15*(H-59 × H-120)	Gamma-ray
N-175	AC-34*(A-5 × H-69)	do.

* Produced by anther cultrue of F₁ plants.

b. Linkage testers

Strain	Marker genes
Shiokari	<i>A</i> ^d
A-5 Akamuro	<i>C</i> ^{B_r} , <i>A</i> , <i>Pr</i> , <i>Rc</i> , <i>Rd</i> , <i>I-Bf</i> ⁺
A-32 Furen bozu	<i>Ur-1</i>
A-58 Kokushokuto-2	<i>C</i> ^B , <i>A</i> , <i>Ph</i> , <i>Pn</i> , <i>Pr</i> , <i>wx</i>
A-133 Norin 9 go	
H-61	<i>C</i> ^{B_p} , <i>A</i> , <i>P</i> ⁺ , <i>Pn</i> , <i>d-2</i> , <i>I-Bf</i> ⁺
H-69	<i>C</i> , <i>nl-1</i> , <i>fs-1</i>
H-79	<i>d-2</i> , <i>bc-1</i> , <i>lg</i> , <i>la</i>
H-85	<i>d-2</i> , <i>Ur-1</i>
H-86	<i>d-1</i> , <i>Ur-1</i>
H-140	<i>d-1</i> , <i>ri</i> , <i>bl-1</i> , <i>fs-1</i>
H-143	<i>st-2</i> , <i>gh-1</i>
H-151	<i>C</i> ^B , <i>A</i> , <i>Pl</i> ^w , <i>Hl-a</i> , <i>Hl-b</i> , <i>I-Pl</i>
H-358	<i>C</i> ^{B_p} , <i>A</i> , <i>Pr</i> , <i>la</i> , <i>gl-1</i> , <i>d-2</i>
H-489	<i>Cl</i> , <i>ri</i>
H-491	<i>ri</i>
H-726	<i>lhs-1</i> , <i>Pl</i>
ID-10(B ₉)	<i>d-10</i>
ID-14(B ₁₀)	<i>d-14</i>
ID-17(B ₈)	<i>d-17</i> (t)
ID-27(B ₉)	<i>d-27</i>
ID-35(B ₁₀)	<i>d-35</i>
N-70	<i>d-10</i>
N-140	<i>d-3</i> , <i>d-4</i> , <i>d-5</i>

マー線を生体緩照射した後代に誘発された突然変異体に、それぞれ由来している。

形質調査：

4 種の少分げつ系統およびそれぞれの原系統を 5 月上旬に北大農学部温室内に播種し、ビニールハウスで育苗した。各系統の低温と高温条件での形質を比較するために、低温条件として水田栽培区、高温条件としてビニールハウス栽培区を設定し、6 月上旬にそれぞれ 1 株 1 個体植えて移植して、慣行の栽培管理を行った。ただし、ビニールハウス内では 2 リットルポットに単植した。各系統はそれぞれの条件で 2 反復とし、1 反復 4 個体について出穂後の 9 月中旬に茎数、稈長および穂長を調査した。さらに、N-133 と原系統の A-5 については水田条件で肥料と栽植密度を変えて、形質の変動を調査した。実験区の配置は肥料条件と栽植密度を 1 次因子とし、系統を 2 次因子とする 2 回反復の分割区法とした。肥料条件としては無肥区、標準肥区、倍肥区の 3 条件を設け、標準肥区には N, P, K をそれぞれ 7.2, 7.2, 4.5 kg/10 a, 倍肥区にはその倍量を基肥として与えた。栽植密度は 15×30 cm の標準区と 7.5×30 cm の密植区の 2 水準とした。各処理区は 1 列 6 個体の 3 列植えとして、周縁列を除いた 4 個体について形質調査を行った。

遺伝子分析：

4 種の少分げつ系統と検定系統との間で Table 20 に示した交雑を行った。それぞれの親系統ならびに交雑後代について、形質調査と同様な播種、育苗を行い、6 月上旬に北大農学部附属農場の実験水田へ 1 株 1 本植えて移植した。ただし晩生の検定系統を含む 4 種の交雑組合せについては弘大農学部金木農場の実験水田に移植した。栽培は慣行法に従い、出穂後の 9 月上旬から 10 月下旬に個体ごとに形質調査を行った。フェノール反応については、収穫後各個体につき 10 粒の玄米を 1.5% フェノール溶液に 24 時間浸漬処理して風乾後着色の有無を観察した。なお、組換え価の算出には ALLARD³⁰⁾ の最尤法を用いた。

Table 20. List of cross combinations used

Cross combination	Cross combination
N-133 × A-5	N-176 × Shiokari
do. × A-32	do. × A-5
do. × A-58	do. × A-58
do. × H-85	do. × H-69
do. × H-126	do. × H-79
do. × N-70	do. × H-151
do. × N-140	do. × H-489
N-176 × N-133	do. × H-726
N-175 × do.	do. × N-175
N-174 × do.	do. × ID-27
do. × A-58	ID-10 × N-176
do. × A-133	ID-14 × do.
do. × N-176	ID-17 × do.
do. × N-175	ID-27 × do.
do. × H-79	H-358 × do.
N-176 × N-174	N-175 × A-58
H-358 × do.	do. × H-69
H-491 × do.	do. × H-86
ID-10 × do.	do. × H-143
ID-14 × do.	do. × H-151
ID-17 × do.	do. × H-359
ID-27 × do.	do. × H-489
IRAT13 × do.	do. × ID-10
	do. × ID-14
	ID-27 × N-175

Table 21. Character expression of the four mutants and original lines under two conditions

Strain	Paddy field		Plastic house	
	CL ¹⁾	PN ²⁾	CL	PN
A-5	75.4	8.4	79.2	9.6
N-133	36.2**	2.3**	73.4	10.0
Shiokari	72.1	15.6	66.8	13.8
N-174	61.8	6.7**	67.1	9.8**
AC-15	99.2	11.8	88.3	4.4
N-176	55.2**	1.9**	83.2	4.0
AC-34	95.6	25.4	78.2	8.1
N-175	66.0**	1.7**	86.6**	7.0

1) Culm length (cm), 2) Panicle number.

** Significantly different from the original line at the 1% level.

結 果

1. 少分げつ変異体の遺伝子分析

(1) 形態形質と温度感受性

4種の少分げつ系統とこれらの正常型原系統の特性を水田栽培（低温区）ならびにビニールハウス内でのポット栽培（高温区）の2温度条件で比較した（Table 21）。

N-133は低温区で顕著な少分げつと短稈、短穂を示したが（Plate 5）、高温区では正常型と同様の生育を示した。N-174の少分げつ性は低温区のN-133ほど顕著ではなかったが、両温度区ともに原系統に比べて少分げつでやゝ長穂となり、稈長については両系統間に有意差が認められなかった。N-176は低温区では原系統に比べ顕著な少分げつと短稈、短穂を示した。しかし、高温区では両系統がほぼ同様な生育を示し、稈長と茎数について有意差は認められなかった。ただし、ポット栽培により肥料が限定されたため、両系統の茎数は4本程度にとどまった。N-175は低温区では原系統に比べ顕著な少分げつと短稈を示したのに対し、高温区では生育が回復して、分げつ数では原系統と有意差が認められず、稈長はむしろ原系統よりも長くなった。

以上のように4種の少分げつ系統間では形質表現に差異がみられた。特に温度反応に大きな違いが認められ、以下の2群に分類できた。すなわち、低温区で生育が抑制され植物体全体が矮小化して少分げつ性を示すが、高温区では生育の回復する低温感受性の少分げつ型（N-133, N-176, N-175）と、温度反応が小さく茎数の減少以外には形質の変化が小さい、温度感受性の小さい少分げつ型（N-174）である。

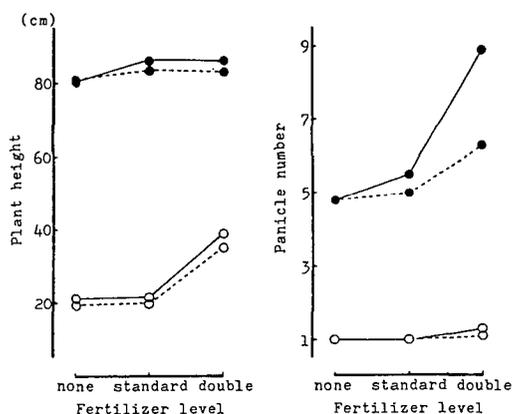
N-133と原系統赤室（A-5）の諸形質を水田栽培の標準肥、標準栽植密度の条件下で比較した（Table 22）。N-133の穂数は1本で、顕著な少分げつ矮性となり、稈長、各節間長、穂長、1穂穎花数はすべてA-5より小さな値を示した。ただし、N-133の種子稔性は正常で、A-5とほとんど変わらなかった。両系統の諸形質について年次変動も調べたところ、N-133はA-5に較べて、稈長、穂長、1穂穎花数についての変動が大きく、水田への移植後に低温が続いた年では著しい矮化が見られた。しかし、N-133の特徴である少分げつは変わらず、種子稔性は常にA-5と同程度であった。

水田条件下で肥料並びに栽植密度を変えた場合のN-133とA-5の草丈と穂数の変化を調査した（Fig.

Table 22. Comparison of ten characters between A-5 Akamuro and the mutant line, N-133, under paddy field condition

Character	Line		
	A-5	N-133	
Plant height (cm)	86.4	21.6	(25)*
Panicle number per plant	5.5	1.0	(18)
Panicle length (cm)	19.6	5.7	(29)
Culm length (cm)	65.6	15.9	(24)
1st internode length (cm)	31.6	9.5	(30)
2nd do.	17.1	3.3	(19)
3rd do.	13.4	2.7	(20)
4th do.	4.3	0.6	(14)
No. of spikelets per panicle	104.4	6.5	(6)
Seed fertility(%)	88.7	92.0	(103)

* Percentage to the normal line, A-5.

**Fig. 14.** Effects of fertilizer and plant density in A-5 and N-133 under paddy field condition.

Note. ● A-5 — Standard planting
○ N-133 - - - - Dense planting

14)。草丈に関してはN-133が肥料水準に敏感に反応し、倍肥区では標準肥区の約2倍に達した。穂数についてはA-5の方が肥料水準および栽植密度による変動が顕著であった。分散分析の結果から、両形質ともに系統、肥料水準、栽植密度に関して有意となった (Table 23)。しかし、N-133の穂数とA-5の草丈に関しては肥料、栽植密度の処理効果が小さく、形質表現は安定していた。

(2) 遺伝子分析

少分けつ系統 (N-133, N-174, N-176 および N-175) と分けつ数に関しては正常型の原系統および検定系統との交雑 F_1 個体はすべて正常型の分けつとなった。 F_2 集団ではすべての交雑組合せにおいて分けつ数の頻度分布が2頂分布を示し、正常型：少分けつ型の分離比が3：1に適合した (Table 24)。したがって、各少分けつ系統が水田で示す少分けつ性には、それぞれ単純劣性遺伝子が関与していた。また、 F_2 集団に分離した少分けつ型はそれぞれの親の少分けつ型に類似しており、N-133を片親とする交雑組合せの F_2 集団では最も顕著な少分けつ矮性個体を分離し、N-176あるいはN-175を含む F_2 集団に分離した少分けつ型もや、矮性を伴っていた。N-174を含む交雑 F_2 集団に分離した少分けつ型は弱い少分けつで、稈長については正常型と大差がなかった。

(3) 少分けつ遺伝子の対立性検定

4種の少分けつ系統が有する少分けつ遺伝子間に対立性検定を行った。4種の少分けつ系統を互いに交雑した6組合せの F_1 個体はすべてが正常型を示したことから、4種の少分けつ型にはそれぞれ座が

Table 23. Analysis of variance for plant height and panicle number per plant under paddy field condition

Source of variance	d.f.	F-value	
		Plant height	Panicle number
A: Strain	1	1301.76**	1109.76**
B: Fertilizer	2	103.33**	62.99**
C: Density of planting	1	11.32*	21.46**
A × B	2	10.13*	30.48**
A × C	1	<1	12.40*
B × C	2	2.12	12.99*
A × B × C	1	<1	7.20*

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

Table 24. F₂ segregations in the 20 crosses between the four reduced culm number types and normal testers

Cross combination		F ₂ segregation			Goodness of fit	
		Normal	rcn*	Total	$\chi^2(3:1)$	p
N-133 × A-5	Obs.	58	20	78	0.02	0.80-0.90
do. × A-32	do.	207	63	270	0.40	0.50-0.60
do. × A-58	do.	135	33	168	2.57	0.10-0.20
Total	do.	400	116	516	1.75	0.10-0.20
N-174 × A-58	do.	350	117	467	0.00	>0.95
do. × A-133	do.	97	37	134	0.49	0.40-0.50
H-491 × N-174	do.	181	64	245	0.16	0.60-0.70
Total	do.	628	218	846	0.27	0.60-0.70
N-176 × Shiokari	do.	273	89	362	0.03	0.80-0.90
do. × A-5	do.	266	75	341	1.64	0.10-0.20
do. × A-58	do.	277	85	362	0.45	0.50-0.60
do. × H-69	do.	154	53	207	0.04	0.80-0.90
do. × H-151	do.	136	47	183	0.05	0.80-0.90
do. × H-489	do.	120	45	165	0.45	0.50-0.60
do. × H-726	do.	87	31	118	0.10	0.70-0.80
Total	do.	1313	425	1738	0.28	0.50-0.60
N-175 × A-58	do.	69	14	83	2.93	0.05-0.10
do. × H-69	do.	102	23	125	2.90	0.05-0.10
do. × H-86	do.	97	32	129	0.00	>0.95
do. × H-143	do.	60	20	80	0.00	>0.95
do. × H-151	do.	60	16	76	0.63	0.40-0.50
do. × H-359	do.	92	23	115	1.53	0.20-0.30
do. × H-489	do.	108	26	134	2.24	0.10-0.20
Total	do.	588	154	742	7.13	0.05-0.01

* Reduced culm number type.

Table 25. F₂ segregations of the reduced culm number in the five crosses between different types of reduced culm number

Cross combination	F ₁ phenotype		F ₂ segregation		Total	Goodness of fit	
			Normal	rcn*		$\chi^2(9:7)$	p
N-176 × N-133	Normal	Obs.	86	62	148	0.21	0.60-0.70
N-175 × N-133	Normal	Obs.	40	28	68	0.18	0.60-0.70
N-174 × N-176	Normal	Obs.	182	132	314	0.37	0.50-0.60
N-174 × N-175	Normal	Obs.	48	33	81	0.30	0.50-0.60
N-176 × N-175	Normal	Obs.	88	59	147	0.78	0.30-0.40

* Reduced culm number type.

異なる劣性遺伝子が関与していると考えられた。さらに、各 F₂ 集団における分けつ数の変異をみると、いずれの組合せでも正常型から少分けつ型に至る連続変異を示し、N-176×N-133, N-175×N-173, N-

174×N-176, N-174×N-175 および N-176×N-175 の組合せでは正常型：少分けつ型を 9 : 7 の比に生じ、2 因子分離が認められた (Table 25)。また、F₂ 集団で正確なデータの得られなかった N-174×N-

133の組合せの他、N-175×N-133、N-174×N-176 およびN-176×N-175の4組合せについては、F₂ 集団中に分離した正常型から無作為に30~40個体を抽出し、各F₃系統につき約50個体を養成して、F₃ 検定を行った。F₃系統内での少分げつ型の分離様式により、正常型固定系統、少分げつ型が1因子分離する系統、2因子分離する系統の3群に分類できて、F₃の系統比は2因子の分離による理論比(1:2:2:4あるいは1:4:4)に適合した(Table 26)。以上の結果より、4種の少分げつ遺伝子は独立関係であることが明らかとなった。そこで、N-133、N-174、N-176およびN-175が有する少分げつ遺伝子に対して、それぞれ*rcn-1*、*rcn-2*、*rcn-3*および*rcn-4(t)*なる遺伝子記号を与えることとする。

次に、各少分げつ遺伝子間の遺伝的關係に着目した。N-133を片親とした交雑組合せ(N-174×N-133、N-176×N-133、N-175×N-133)の後代の2因子分離の様式は、正常型:N-133と異なる種々の少分げつ:N-133型少分げつがほぼ9:3:4の比に適合し、2重劣性型個体はN-133型少分げつと同じ表現型を示すものと推定された。したがって、

水田条件下においては*rcn-1*が*rcn-2*、*rcn-3*および*rcn-4(t)*に対して上位性を示すことが示された。N-174×N-176およびN-176×N-175のF₃系統のうち2因子分離を示す系統では、両親系統よりも少分げつと矮性が顕著となる2重劣性型と推定される個体が出現し、9:3:3:1の分離比に適合した。したがって、*rcn-2*と*rcn-3*および*rcn-3*と*rcn-4(t)*は水田条件ではそれぞれ相加的に作用し、2重劣性の遺伝子型では植物体の生育がより抑制され、少分げつ、矮性が顕著となった。

(4) 連鎖分析

N-133×A-58(黒色稲の二)のF₂集団において連鎖分析を行った結果、N-133の有する*rcn-1*は染色体6に座乗するC(花青色素原素)との間に32.2%(相引)、*wx*(胚乳糯性)との間に39.8%(相反)の組換価が算出された(Table 27)。なお、Cと*wx*は22.8%の組換価での連鎖が報告されているが²⁾、本交雑においても19.4%の組換価が算出された。また、N-133×H-69の組合せから*rcn-1*と*fs-1*(かすり縞-1)の間に27.5%(相反)の組換価が算出された。以上の結果から*rcn-1*は染色体6に座乗し、*wx-*

Table 26. Segregations of the reduced culm number in F₃ lines derived from the normal plants in F₂ populations of the crosses N-174 × N-133, N-175 × N-133, N-174 × N-176 and N-176 × N-175

a. N-174 × N-133

Estimated genotype (F ₂)	Phenotype in F ₃ lines		No. of F ₃ lines	
	Normal	Reduced culm no.	Obs.	Exp.
++	1(fixed)		8	4.56
+ <i>rcn-1</i> ++	3	1	19	18.22
++ + <i>rcn-2</i>	3	1	14	18.22
+ <i>rcn-1</i> + <i>rcn-2</i>	9	7	41	41.00
Total			41	41.00

Goodness of fit : $\chi^2(1:4:4)=3.61, p=0.1-0.2.$

b. N-175 × N-133

Estimated genotype (F ₂)	Phenotype in F ₃ lines			No. of F ₃ lines	
	Normal	N-133 type	N-175 type	Obs.	Exp.
++	1(fixed)			3	3.33
+ <i>rcn-1</i> ++	3	1		9	6.67
++ + <i>rcn-4(t)</i>	3		1	5	6.67
+ <i>rcn-1</i> + <i>rcn-4(t)</i>	9	4	3	13	13.33
Total				30	30.00

Goodness of fit : $\chi^2(1:2:2:4)=1.27, p=0.7-0.8.$

c. N-174 × N-176

Estimated genotype (F ₂)	Phenotype in F ₃ lines				No. of F ₃ lines	
	Normal	N-174 type	N-176 type	Double recessive	Obs.	Exp.
++	1(fixed)				3	3.11
+ <i>rcn-2</i> ++	3	1			6	6.22
++ + <i>rcn-3</i>	3		1		7	6.22
+ <i>rcn-2</i> + <i>rcn-3</i>	9	3	3	1	12	12.45
Total					28	28.00

Goodness of fit : $\chi^2(1:2:2:4)=0.14, p=0.90-0.95.$

d. N-176 × N-175

Estimated genotype (F ₂)	Phenotype in F ₃ lines				No. of F ₃ lines	
	Normal	N-176 type	N-175 type	Double recessive	Obs.	Exp.
++	1(fixed)				5	3.330
+ <i>rcn-3</i> ++	3	1			11	13.335
++ + <i>rcn-4(t)</i>	3		1		14	13.335
+ <i>rcn-3</i> + <i>rcn-4(t)</i>	9	3	3	1	30	30.000
Total					30	30.000

Goodness of fit : $\chi^2(1:4:4)=1.28, p=0.5-0.6.$

Table 27. Combined segregations between *rcn-1* and linkage markers on the chromosome 6

Gene pair	Linkage phase	R.C.V. (%)	F ₂ segregation					Goodness of fit			
			A		a		Total	Ratio	χ ²	p	
A:B			B	b	B	b					
<i>C:rcn-1</i>	Coup.	32.2±4.5	Obs.	111	18	24	15	168	9:3:3:1	12.38	<0.01
			Cal.	103.31	22.69	22.69	19.31	168.00		2.58	
<i>wx:rcn-1</i>	Rep.	39.8±6.4	Obs.	89	46	26	7	168	9:3:3:1	9.12	.025-0.05
			Cal.	90.64	35.36	35.36	6.64	168.00		5.73	
<i>C:wx</i>	Rep.	19.4±7.4	Obs.	78	51	37	2	168	9:3:3:1	22.79	<0.001
			Cal.	85.58	40.42	40.42	1.58	168.00		3.84	
<i>rcn-1:fs-1</i>	Rep.	27.5±12.0	Obs.	31	18	8	1	58	9:3:3:1	7.41	0.05-0.10
			Cal.	30.10	12.40	12.40	1.10	58.00		3.79	

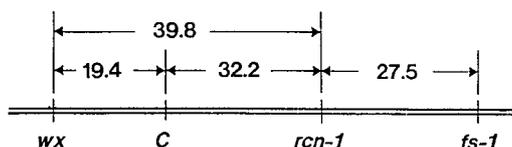


Fig. 15. Linkage map of the chromosome 6, showing the loci of *wx*, *C*, *rcn-1* and *fs-1*.

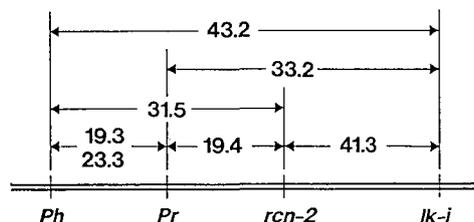


Fig. 16. Linkage map of the chromosome 4, showing the loci of *Ph*, *Pr*, *rcn-2* and *lk-i*.

C-rcn-1-fs-1 なる位置関係にある (Fig. 15)。

N-174×A-58 の F₂ 集団における連鎖分析から、N-174 の有する *rcn-2* と染色体 4 に所属する *Pr* (穎全面紫色) および *Ph* (フェノール反応) との間にそれぞれ 19.4% (相引) および 31.5% (相引) の組換え価が算出された (Table 28)。また、*Pr* と *Ph* は 22.4% の組換え価での連鎖が報告されているが²⁾、本交雑においても 23.2% の組換え価が算出された。さら

に、*rcn-2* と第 2 章で染色体 4 上の座位を明らかにした *lk-i* (IRAT 13 長粒) との間に 41.3% (相反) の組換え価が算出された。したがって、*rcn-2* は染色体 4 に座乗し、*Ph-Pr-rcn-2-lk-i* なる位置関係にある (Fig. 16)。

N-176 および N-175 へ検定系統を交雑した F₂ 集

Table 28. Combined segregations between *rcn-2* and linkage markers on the chromosome 4

Gene pair	Linkage phase	R.C.V. (%)	F ₂ segregation					Goodness of fit			
			A		a		Total	Ratio	χ ²	p	
A:B			B	b	B	b					
<i>Pr:rcn-2</i>	Coup.	19.4±1.6	Obs.	233	31	31	58	353	9:3:3:1	101.92	<0.01
			Cal.	233.87	30.88	30.88	57.37	353.00		0.01	
<i>Ph:rcn-2</i>	Coup.	31.5±1.8	Obs.	286	61	64	56	467	9:3:3:1	41.09	<0.01
			Cal.	288.28	61.97	61.97	54.78	467.00		0.13	
<i>Pr:Ph</i>	Coup.	23.3±1.8	Obs.	227	37	36	53	353	9:3:3:1	74.11	<0.01
			Cal.	228.48	36.27	36.27	51.98	353.00		0.05	
<i>rcn-2:lk-i</i>	Rep.	41.3±5.8	Obs.	105	43	41	9	198	9:3:3:1	2.63	0.40-0.50
			Cal.	107.43	41.07	41.07	8.43	198.00		0.18	

団を用いて連鎖分析を試みた結果、*rcn-3* および *rcn-4(t)* と標識遺伝子の間には独立関係あるいは30%以上の組換え価が算出されたものの、明確な連鎖関係は見出されず、両遺伝子の所属染色体を特定することはできなかった。

2. 少分げつ遺伝子と他の標識遺伝子間の相互作用

(1) 分矮遺伝子との相互作用

N-133 (*rcn-1*) へ2種の分矮系統N-70 (*d-10*), N-140 (*d-3, d-4, d-5*)を交雑したところ、F₁ 個体はいずれも正常型を示し、F₂ 集団では正常型：分矮型：少分げつ矮性型の3群をほぼ9：3：4の比に分離した (Table 29)。少分げつ矮性型に含まれる *rcn-1* と分矮遺伝子の2重劣性型と *rcn-1* 単独型を明確に識別することはできなかったが、矮性の程度が顕著な少分げつ型がおそらく2重劣性型と考えられた。以上の結果より *rcn-1* は *d-10* や *d-3, d-4, d-5* に対して、分げつ数については上位的に作用し、稈長に関してはむしろ相加的に作用していた。

次に3種の少分げつ遺伝子 (*rcn-2, rcn-3, rcn-4(t)*) と4種の分矮遺伝子 (*d-10, d-14, d-17(t), d-27*) の間で遺伝子間相互作用を検討した。N-174, N-175 および N 176 へそれぞれ分矮系統 (ID-10, ID-14, ID-17, ID-27) を交雑したところ、F₁ 個体

はいずれも正常型となった。N-174 へID-10, ID-14, ID-17 をそれぞれ交雑した F₂ 集団では *rcn-2* と分矮遺伝子の二重劣性型を分矮型から識別できず、正常型：少分げつ型：分矮型を9：3：4の比に分離した (Table 30)。ただし、分矮型では分げつ数の変異が各親系統における変異幅よりも広がった。N-174×ID-27 の F₂ 集団では稈長がID-27 様の矮性で分げつ数は両親の中間型となる二重劣性型を判別でき、前記の3型に新型を加えると9：3：3：1の比に適合した (Fig. 17)。さらに、ID-14×N-174 の F₂ に生じた分矮型の中から無作為に54個体を抽出して F₃ 系統 (各系統につき約50個体) を養成した。すべての F₃ 系統において稈長についてはID-14 型の矮性に固定していたが、分げつ数に関しては変異が認められ、系統内における分げつ数の変異パターンから、少分げつで固定した15系統、F₂ 同様の幅広い分離を示した28系統、ID-14 程度の多分げつで固定した11系統の3群に分けられた。したがって、F₂ 代の遺伝子型は共通に *d-14* をホモに有していて、*rcn-2* のホモ型、*rcn-2* のヘテロ型、正常ホモ型と推定された。なお、F₃ の系統比は1：2：1の比によく適合した (Table 31)。他の組合せに関しては、さらに後代検定を重ねる必要があるものの、4種の分矮遺伝子は *rcn-2* とは独立に稈長に

Table 29. Combined segregations between *rcn-1* and tillering dwarf in F₂ populations of the crosses between N-133 and tillering dwarfs

Cross combination	Tillering dwarf gene	Obs.	F ₂ segregation				Goodness of fit		
			+	<i>d</i>	+	<i>rcn-1</i>	Total	Ratio	χ^2
N-133 × N-70	<i>d-10</i>	Obs.	129	40	49	218	9:3:4	0.91	0.6-0.7
do. × N-140	<i>d-3(or d-4,d-5)*</i>	Obs.	70	21	21	112	do.	2.53	0.2-0.3

* One of triplicate genes.

Table 30. Combined segregations between *rcn-2* and tillering dwarf in F₂ populations of the crosses between N-174 and tillering dwarfs

Cross combination	Tillering dwarf gene	Obs.	F ₂ segregation				Goodness of fit		
			+	<i>rcn-2</i>	+	<i>rcn-2</i>	Total	Ratio	χ^2
ID-10 × N-174	<i>d-10</i>	Obs.	122	39	47	208	9:3:4	0.69	0.70-0.80
ID-14 × N-174	<i>d-14</i>	Obs.	152	50	68	270	do.	0.01	.990-.995
ID-17 × N-174	<i>d-17</i>	Obs.	75	30	37	142	do.	0.79	0.60-0.70
ID-27 × N-174	<i>d-27</i>	Obs.	87	34	50	182	9:3:3:1	9.68	.010-.025

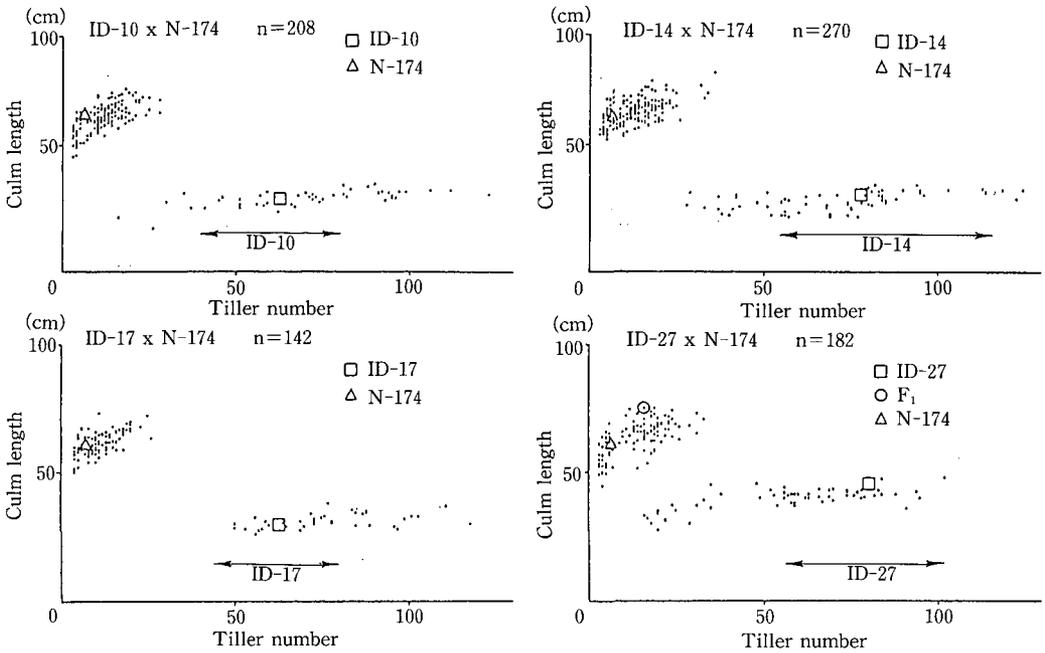


Fig. 17. Correlations between tiller number and culm length in F₂ populations of the crosses between N-174 and four tillering dwarf lines.

Table 31. Segregation of three genotypes* in F₂ population of the cross ID-14 × N-174

Genotype	<i>d-14 d-14</i>			Total	Goodness of fit	
	+	+			$\chi^2(1:2:1)$	p
Obs.	11	28	15	54		
Exp.	13.5	27.0	13.5	54.0	0.67	0.7-0.8

* Estimated from F₃ progeny test.

作用し、分けつ数に関しては、相反する方向に相加的に作用し、両遺伝子が共存すると作用が相殺され、両親系統の中間の分けつ数を示したと考えられる。

N-176 および N-175 へ 4 種の分矮系統を交雑した F₁ 個体はいずれも正常型を示し、F₂ 集団では正常型、分矮型並びに少分けつ型の他に顕著な短稈で、分けつ数は両親の中間を示す新型の 4 型を分離して、ほぼ 9 : 3 : 3 : 1 の比に適合した (Table 32, 33)。新型の個体群は少分けつ遺伝子と分矮遺伝子の 2 重劣性型と考えられ、*rcn-3* および *rcn-4* (t) と各分矮遺伝子は少なくとも水田条件下では稈長と分けつ

数の双方に関して相加的に作用すると推定された。

(2) 分矮以外の矮性遺伝子との相互作用

N-133 (*rcn-1*) と 2 種の矮性系統 H-85 *d-2* 型 (夷) および H-126 *d-6* 型 (夷糯) との交雑を行ったところ、F₁ 個体はいずれも正常型を示した。N-133 × H-85 の F₂ 集団では稈長と穂数の変異から正常型と *rcn-1* 型に分類され、さらに正常型は矮性の形態の特徴から *d-2* 型と正常型へ細分できた。正常型と *d-2* 型の穂数の変異幅は重複しており、稈長については *d-2* 型がやや短稈を示すものの、変異は連

Table 32. Combined segregations between *rcn-3* and tillering dwarf in F₂ populations of the crosses between N-176 and tillering dwarfs

Cross combination	Tillering dwarf gene	Genotype	F ₂ segregation				Total	Goodness of fit	
			+		<i>d</i>			$\chi^2(9:3:3:1)$	p
			+	<i>rcn-3</i>	+	<i>rcn-3</i>			
ID-10×N-176	<i>d-10</i>	Obs.	286	81	82	20	469	5.77	0.10-0.20
ID-14×N-176	<i>d-14</i>	Obs.	154	49	54	18	275	0.28	.950-.975
ID-17×N-176	<i>d-17</i>	Obs.	140	56	48	11	255	3.02	0.30-0.40
ID-27×N-176	<i>d-27</i>	Obs.	96	27	32	11	166	0.66	0.80-0.90
N-176×ID-27	do.	Obs.	133	37	44	19	233	2.41	0.40-0.50

Table 33. Combined segregations between *rcn-4(t)* and tillering dwarf in F₂ populations of the crosses between N-175 and tillering dwarfs

Cross combination	Tillering dwarf gene	Genotype	F ₂ segregation				Total	Goodness of fit	
			+		<i>d</i>			$\chi^2(9:3:3:1)$	p
			+	<i>rcn-4(t)</i>	+	<i>rcn-4(t)</i>			
N-175×ID-10	<i>d-10</i>	Obs.	52	13	33	2	100	15.80	.001-.005
N-175×ID-14	<i>d-14</i>	Obs.	45	13	15	1	74	3.42	0.30-0.40
ID-27×N-175	<i>d-27</i>	Obs.	201	55	85	21	362	7.78	0.05-0.10

統的であった。以上の結果より、本 F₂ 集団では正常型：*d-2* 型：*rcn-1* 型を 9 : 3 : 4 の比に分離した (Table 34)。 *rcn-1* と *d-2* の 2 重劣性型は *rcn-1* 型に含まれており、おそらく 2 重劣性とみられる両親よりも短稈の個体も生じた。N-133×H-126 の F₂ 集団でも正常型：*d-6* 型：*rcn-1* 型を 9 : 3 : 4 の比に分離した。*d-6* は第 2 節間以下の節間伸長を抑制して短稈化する作用を有しており⁴⁷⁾、*rcn-1* 型中には節間伸長の型からみて、さらに正常型と *d-6* 型へ分けられ (Table 34)、2 重劣性型は *rcn-1* 単独型よりも短稈化の傾向がみられた。したがって、水田条件下では分けつ数に関して *rcn-1* はたとえ *d-2* や *d-6* が存在しても独立に分けつ数を減少させ、稈長に関してはむしろ相加的な作用を有することが示

唆された。

N-176×ID-18^h (*d-18^h*) の交雑 F₁ は正常型を示し F₂ 代では正常型：N-176 型少分けつ：*d-18^h* 型矮性をほぼ 9 : 3 : 4 の比に分離した (Table 35)。ただし、*d-18^h* 型矮性の中には著しい少分けつ個体から正常な分けつ個体までを連続的に生じた。したがって、稈長には *d-18^h* が *rcn-3* に対して上位に作用し、分けつ数に関しては *rcn-3* が独立に作用していると推定された。

ID-35 (*d-35*)×N-175 の F₁ 個体は正常型を示し、F₂ 代では正常型、N-175 型少分けつ、*d-35* 型矮性、さらに二重劣性型と推定される少分けつで両親よりも短稈型が 9 : 3 : 3 : 1 の比に分離した (Table 35)。したがって、稈長には *rcn-4(t)* と *d-35*

Table 34. Combined segregations between *rcn-1* and dwarf genes in two kinds of F₂ populations

Cross combination	dwarf gene	Genotype	F ₂ segregation				Total	Goodness of fit		
			+		<i>rcn-1</i>			Ratio	χ^2	p
			+	<i>d</i>	+	<i>d</i>				
N-133 × H-85	<i>d-2</i>	Obs.	111	48	62	221	9:3:4	3.29	0.1-0.2	
do. × H-126	<i>d-6</i>	Obs.	39	17	11	6	73	9:3:3:1	1.89	0.5-0.6

Table 35. Combined segregations of *rcn* and dwarf gene in two kinds of F₂ populationsa. N-176 × ID-18^h

	F ₂ segregation				Total	Goodness of fit		
	+		<i>d-18^h</i>			Ratio	χ^2	p
	+	<i>rcn-3</i>	+	<i>rcn-3</i>				
Obs.	191	62	78		331			
Cal.	188.44	62.81	83.75		331.00	9:3:4	3.56	0.10-0.20

b. ID-35 × N-175

	F ₂ segregation				Total	Goodness of fit		
	+		<i>d-35(t)</i>			Ratio	χ^2	p
	+	<i>rcn-4(t)</i>	+	<i>rcn-4(t)</i>				
Obs.	78	12	28	6	124			
Cal.	69.75	23.25	23.25	7.75	124.00	9:3:3:1	7.78	0.05-0.10

が相加的に作用し、分けつ数に関しては*rcn-4(t)*が独立に作用すると推定された。

(3) *la* (もつれ) 遺伝子との相互作用

N-174 (*rcn-2*) あるいはN-176 (*rcn-3*) へ *la* を有する検定系統 (H-79 および H-358) をそれぞれ交雑したところ、F₁ 個体はいずれも正常型を示し、各 F₂ 集団では *la* と *rcn-2* あるいは *rcn-3* の複合分離に基づき正常型：少分けつ型：もつれ型：二重劣性型をほぼ 9 : 3 : 3 : 1 の比に分離した (Table 36)。2種の二重劣性型について「もつれ」程度を比較すると、*rcn-2*・*la* 型では *la* 単独型と同程度で

あったのに対し、*rcn-3*・*la* 型では *la* 単独型よりその程度が弱く、稈がやや起き上がっていた。したがって、*rcn-3* と *la* の間には「もつれ」程度に関して相互作用が認められた。次に *la* が分けつ数に及ぼす影響を調べるため、各 F₂ 集団をもつれ型と正常型の2種の表現型に分けて、各表現型内の分けつ数の変異を調査したところ、全ての組合せにおいてもつれ型の分けつ数は正常型の場合と同様に少分けつから正常に至る連続変異を示した。したがって、*la* は分けつ数に対して影響を与えないと推定された。

さらに、N-174 (*rcn-2*) および N-176 (*rcn-3*) と H-358 (*la*) を交雑した2種の F₂ 集団 (水田条件)

Table 36. Combined segregations between *rcn* and *la* in four kinds of F₂ populations

Cross combination		F ₂ segregation				Total	Goodness of fit		
		+		<i>la</i>			Ratio	χ^2	p
		+	<i>rcn-2</i>	+	<i>rcn-2</i>				
N-174 × H-79	Obs.	113	59	59	22	253	9:3:3:1	14.09	.001-.005
H-358 × N-174	Obs.	133	68	68	25	294	do.	14.74	.001-.005

Cross combination		F ₂ segregation				Total	Goodness of fit		
		+		<i>la</i>			Ratio	χ^2	p
		+	<i>rcn-3</i>	+	<i>rcn-3</i>				
N-176 × H-79	Obs.	338	118	90	33	579	9:3:3:1	4.74	0.10-0.20
H-358 × N-176	Obs.	239	52	57	23	371	do.	11.10	0.01-.025

からそれぞれ選抜した *la·rcn-2* 型と *la·rcn-3* 型の次代をビニールハウス (高温区) と水田 (低温区) の2条件で栽培し、表現型を比較した。*la·rcn-2* 型は高温区、低温区ともにやや少分げつでかつ *la* 単独の場合と同様なもつれ型を示し、両遺伝子間には相互作用は認められなかった。一方、*la·rcn-3* 型は高温区では分げつ数はほとんど正常となり、*la* 単独の場合と同様のもつれ型を示したが、低温区では *rcn-3* の低温感受性により、高温区よりも分げつ数が減少し、それに伴ってもつれ型が弱まり、稈がやや起き上がった。したがって、*rcn-3* は低温条件下において *la* と共存するとき、*la* の発現を抑制する作用のあることが示唆された。

考 察

蓬原・山口⁴²⁾ は「フジミノリ」にガンマー線処理を行い、分げつ数を極端に減少させる突然変異体を誘発して、単純劣性遺伝子支配であったことを報告している。しかし、それらの変異体は現在遺伝子源としては残されていない。本研究においては、新たに誘発した4種の少分げつ突然変異体について遺伝子分析を行い、互いに独立関係にある4種の単純劣性遺伝子 (*rcn-1*, *rcn-2*, *rcn-3*, *rcn-4(t)*) を見出した。また、連鎖分析の結果、*rcn-1* は染色体6に座乗し、*ux-C-rcn-1-fs-1* なる位置関係にあり、*rcn-2* は染色体4上で、*Ph-Pr-rcn-2-lk-i* なる位置関係にあると推定した。

イネの分げつには温度反応が認められ、18°C ~ 28°C の範囲においては一般に温度が低い程分げつ数が増加することが報告されている⁴⁸⁾。本研究では、4種の少分げつ系統をそれぞれと遺伝的背景が同じであると考えられる正常型の原系統と共に2種の温度条件下で栽培して、形質発現を調べた。4種の少分げつ系統間には、温度反応に大きな差異が認められ、低温区でのみ少分げつ性を発現する低温感受性型 (N-133, N-176, N-175) と、温度反応の小さい型 (N-174) の2種に分類した。

イネの分げつ数の増減には植物体の窒素含有率に関与することが知られている。石塚・田中⁴⁹⁾ によれば、イネが分げつするために必要な限界窒素含有率を水耕培養から推定し、盛んな分げつを行うためには3.5%が必要であり、2.5%を割ると分げつは停止し、1.5%以下になると茎数の減少を生ずる。本研究では *rcn-1* による少分げつが発現する水田条件で、

N-133の肥料と栽植密度に対する反応を調べたところ、倍肥区で草丈の伸長が認められたが、原系統よりはるかに矮性で、分げつ数の変異はほとんどみられず、少分げつのままであった。したがって、N-133は低温条件下では植物体の生育そのものが抑制され、養分の吸収や分げつの発生が抑制されると考えられる。

低温条件下において、4種の少分げつ遺伝子間の相互作用を調べたところ、*rcn-1* は他の3種の少分げつ遺伝子に対して上位性を示し、*rcn-1* の低温感受性は4遺伝子の内で最も高かった。また、*rcn-2* と *rcn-3* および *rcn-3* と *rcn-4(t)* の間ではそれぞれ相加的に作用していた。

少分げつ遺伝子とは逆方向に分げつを増加させる分矮遺伝子では、分げつ芽の発生とオーキシン代謝に関連のあることが示唆されている⁴⁴⁾。少分げつ遺伝子と分矮遺伝子との間で水田条件下における相互作用を検討した。著しい少分げつと矮性を示す *rcn-1* は分矮遺伝子 (*d-10* および *d-3*, *d-4*, *d-5*) に対して、分げつ数については上位に作用し、稈長に関しては相加的に作用した。温度反応が小さく少分げつ以外の作用を伴わない *rcn-2* と4種の分矮遺伝子 (*d-10*, *d-14*, *d-17(t)*, *d-27*) 間では、分げつ数に関しては相加的に作用し、両遺伝子の共存により両者の作用が相殺され、両親系統の中間的分げつ数を示した。また、*rcn-3* および *rcn-4(t)* と4種の分矮遺伝子 (*d-10*, *d-14*, *d-17(t)*, *d-27*) との間では、稈長と分げつ数の双方に関して相加的に作用していた。

オーキシンの前駆物質であるL-トリプトファン の合成を阻害している *la* (もつれ)⁴⁵⁾ と少分げつ遺伝子との相互作用を調べたところ、*rcn-2* と *la* との間では相互作用がみられなかったが、*rcn-3* は *la* による「もつれ」の発現程度を弱める作用を有することが示された。一方、*la* は分げつ数に影響を与えなかった。

以上のように、4種の少分げつ変異体は、温度反応をはじめ、*la* との相互作用等で互いに差異がみられ、少分げつ性の発現に至る遺伝的並びに生理的機構に違いのあることが示唆された。

イネの分げつ発生がオーキシンあるいは抗オーキシンの葉面散布処理によって制御され⁴³⁾、イネの内生サイトカイニン含量は分げつ最盛期にその値が最高になることが報告されている⁵⁰⁾。このような分げ

つ発生の生理的機構を調べるためには、正常型と明らかに異なる分けつ矮性型や本研究で遺伝子分析を行った少分けつ変異体が有用な材料になると考えられる。

IV. 温度感受性変異体

緒言

遺伝子の形質発現においては、環境要因として温度条件が重要な役割を果たしている。イネの葉緑素異常には温度反応の顕著な変異体が多く、ある遺伝子型個体が温度条件の変化によって、正常型から種々の程度のクロロシスを起こし、極端な場合にはアルビノにまで変化する例が知られている^{51,52)}。また、温度条件に反応して形態的变化を示す変異体として、高温条件で短稈化が顕著となる「ふ系71号矮性」^{53,54)}や第3章に示した少分けつ変異体N-133⁴⁶⁾等がある。さらに、温度感受性変異体の中には、温度や日長条件あるいは両条件の組合せにより稔性回復を起こす環境反応型の雄性不稔遺伝子が見出されて、ハイブリッドライスの採種へ実用化されている^{55,56)}。

本研究に用いた小粒型矮性変異体(系統番号N-172)は葯培養再分化個体のAC-85のガンマー線照射後代に分離した2倍体の突然変異体で、水田条件では矮性、小粒および完全不稔を呈する。しかし、温室内のような高温条件下で栽培すると、生育が回復して自殖種子が採れる⁵⁷⁾。また、奇形穎花変異体であるMutant-1は水田条件では穎花の奇形が著しく、種子稔性が低下するが、温室内の高温条件下に栽培すると奇形程度が弱まり、稔性も向上する。本章ではN-172およびMutant-1の遺伝子分析を行うと共に温度反応を調査した。さらに、低温感受性変異体のN-133と高温感受性変異体である「ふ系71号」との間で交雑実験を試みた。

材料および方法

供試系統をTable 37に示した。N-172は標識遺伝子系統間の交雑F₁(H-59×H-120)個体の葯培養により作出した半数体株であるAC-85に由来する。AC-85を放射線育種場(茨城県常陸大宮町)のガンマーフィールド内に栽植して、ガンマー線の生体緩照射(430 R/day)を行ったところ、照射中に2倍体化を生じ、種子が着生した。さらにそのM₃代を水田

Table 37. List of experimental lines used

Strain	Marker gene
N-172 ¹⁾	<i>C^B, A, wx</i>
AC-85 ²⁾	<i>C^B, A, wx</i>
Mutant-1 ³⁾	
Fukei 71	<i>d-50(t)=d-12</i>
Fujiminori	
Shiokari	<i>A^d</i>
A-5	<i>C^{Bp}, A, Pr, I-Bf⁺, Rc, Rd</i>
A-58	<i>C^B, A, Pn, Pr, Ph, wx</i>
C-37	<i>st-5</i>
H-61	<i>d-2, Pn</i>
H-69	<i>fs-1, nl-1</i>
H-75	<i>gh-1, Rc</i>
H-79	<i>d-2, bc-1, la, lg</i>
H-126	<i>C^{Bp}, A, d-6, Pl</i>
H-138	<i>C^{Bp}, A^d, d-6, g-1, wx</i>
H-156	<i>C^B, A, Pl^w, Hl-a</i>
H-165	<i>C^B, A, Pl, Hl-a, gl-1</i>
H-304	<i>d-1</i>
IRAT13	<i>lk-i</i>
ML-100	<i>Hl-a, ylb(t)</i>
N-133	<i>C^{Bp}, A, Pr, rcn-1, I-Bf⁺, Rc, Rd</i>
N-135	<i>C^{Bp}, A, Pr, dp-2</i>
N-174	<i>A^d, rcn-2</i>
ws-10	<i>wx, st-1</i>

1) Dwarf mutant line induced from AC-85.

2) Double haploid line produced by anther culture of F₁ (H-59 × H-120).

3) Malformed spikelet mutant line.

で栽培したところ、形態的には半数体様の小粒型矮性でかつ完全不稔を示す変異体(系統名N-172)を分離した。なお、AC-85株からは正常型に固定する系統(系統名AC-85)も得られた。Mutant-1は北海道農業試験場で保存されていた突然変異体を分譲されたもので、由来については不明である。本変異体は一穂内に内外穎の退化した穎花から正常な穎花に至る種々の奇形穎花が混在している。

遺伝子分析:

N-172は、最初に交雑実験を試みた時には高温条件下で稔性回復することが判らなかつたため、M₃代でN-172と共に分離した正常型個体を株保存しておき、それらの次代検定により変異体を分離するヘテロ個体を選び、これを母本として検定系統H-79を花粉親として交雑を行った。N-172が高温条件下で稔性回復することが判つてからは、N-172へ直接に12種の検定系統を交雑した。このうちN-133は第3章に記したように*rcn-1*(少分けつ)を有してお

Table 38. List of cross combinations used

Cross combination	Cross combination
Shiokari × N-172	H-59 × Mutant-1
ML-100 × do.	ws-10 × do.
N-172 × A-58	Mutant-1 × H-79
do. × C-37	do. × H-126
do. × N-174	do. × H-304
do. × H-61	do. × N-135
do. × H-69	do. × N-174
do. × H-75	do. × IRAT13
do. × H-138	N-133 × Fukei 71
do. × H-156	Fukei 71 × N-133
do. × H-165	

り、低温条件下では顕著な少分げつ矮性を示すが、高温条件下では生育が回復する。「ふ系71号」は「フジミノリ」のガンマー線照射に由来し、高温条件下で短稈化が著しくなる矮性系統である^{53,54}。また、この矮性に関する*d-50* (t) と*d-12* (ユーカラ矮性) は対立性検定の結果から、同座であることが判明している⁵⁸。

供試した交雑組合せを **Table 38** に示した。各交雑の F_1 個体および F_2 集団は4月下旬に北大農学部温室内に播種し、ビニールハウスで育苗後、6月上旬に北大農学部附属農場の水田へ1株1本植えて移植して、慣行法により栽培した。また、N-172×H-69の F_2 集団およびN-133×ふ系71号の相反交雑 F_2 集団については育苗後、無作為に2分して、一方を水田条件下(低温区)、他方をビニールハウス内(高温区)で1ポット2個体植えにより栽培して、矮性の分離や形質表現を比較した。なお組換え価の算出には ALLARD³⁰ による最尤法を用いた。

温度処理実験：

N-172 とこれと対応する2倍体系統 (AC-85) とを北大農学部水田、ビニールハウス内並びに20°Cと28°Cに調節した自然光型人工気象室 (コイトロン S-153 A 型) の4条件を設定して栽培し、各系統の草型や稈性等の特性を調査した。またN-133と「ふ系71号」およびそれぞれの原系統であるA-5と「フジミノリ」の4系統を北大農学部水田、弘大農学部金木農場の実験水田および北大農学部のビニールハウスの3条件で栽培し、稈長と穂数を調査した。材料は前述の方法により播種・育苗を行い、各系統はそ

れぞれの区で2回反復とし、1反復に4個体を供試した。なお、ビニールハウスでは2リットルポットに2個体植えとした。

Mutant-1を2種の温度条件 (20°C (低温区) と28°C (高温区)) に調節した自然光型人工気象室 (コイトロン S-153 A 型) で栽培し、奇形穎花の頻度を比較した。なお、低温区の20°Cの条件は札幌におけるイネ栽培期間 (6-8月) の平均気温 19.2°C を基に設定した。Mutant-1を4月下旬に北大農学部温室内に播種し、ビニールハウス内で育苗後、6月上旬にコイトロン (20°C区, 28°C区) に1ポット1個体植えて3反復とした。その後、各穂の出穂日を記録し、全個体の穂が出そろった10月中旬 (28°C区) および12月上旬 (20°C区) に穂を採取して、穂毎に種子稈性と奇形穎花の種類および頻度を調査した。

結 果

1. 小粒型矮性変異体

(1) 遺伝子分析

N-172 が分離した M_3 代の正常型個体のうち、次代に変異体を分離した個体とH-79との交雑による F_1 15 個体はすべてが正常型を示した。次に F_1 を個体別に採種して、翌年各個体から F_2 集団を養成して水田に栽培したところ、 F_2 15 集団中の10集団において小粒型矮性で不稔を示す変異型個体を分離した。変異型の一部では矮化の程度が著しく、枯死するものもあったが、概ね正常型：変異型を3：1の比に分離した (**Table 39**)。また、N-172 と検定系統との交雑 F_1 個体はいずれも正常型を示し、 F_2 集団ではH-165との交雑組合せでは正常型と変異型がほぼ1：1の比に分離したが、他のすべての組合せにおいては正常型：小粒型矮性を3：1の比に分離した (**Table 40**)。

したがって、小粒型矮性は単純劣性の遺伝子 (*d-58* (t)) によることが明らかになった。

N-172×N-133の交雑 F_1 個体は正常型を示し、 F_2 集団においては、正常型、小粒型矮性、*rcn-1* 型少分げつ矮性の3型を分離した (**Fig. 18**)。小粒型矮性は穂抽出が不良でしかも完全不稔を示したので、少分げつ型の個体群内でも小粒型矮性を識別できた。このような2重劣性型 (*rcn-1 d-58*) は少分げつで顕著な矮性となった。これらの4種の表現型の頻度は互いに独立な2遺伝子による理論比 (9：3：3：1) に適合し、*d-58* (t) と *rcn-1* の両遺伝

Table 39. F₂ segregations of small grained dwarf in the crosses N-172 (hetero) × H-79

Cross No.	F ₂ segregation		Total	Goodness of fit	
	Normal	dwarf		$\chi^2(3:1)$	p
1	127	56	183	3.06	.05-0.1
3	129	39	168	0.29	0.5-0.6
4	97	21	118	3.27	.05-0.1
5	88	27	115	0.14	0.7-0.8
7	136	43	179	0.09	0.7-0.8
9	165	33	198	7.33	<0.01
10	109	40	149	0.27	0.6-0.7
11	99	35	134	0.09	0.7-0.8
13	120	25	145	4.66	.01-.05
15	129	46	175	0.15	0.6-0.7
Total	1199	365	1564	2.31	0.1-0.2

Homogeneity: $\chi^2=36.66$ p<0.01.**Table 40.** F₂ segregations of *d-58(t)* in the crosses between N-172 and several linkage testers

Cross combination	F ₂ segregation		Total	Goodness of fit	
	+	<i>d-58(t)</i>		$\chi^2(3:1)$	p
Shiokari × N-172	88	25	113	0.50	0.4-0.5
ML-100 × do.	129	43	172	0.00	>0.99
N-172 × A-58	79	30	109	0.37	0.5-0.6
do. × C-37	97	33	130	0.01	>0.99
do. × N-174	113	38	151	0.00	>0.99
do. × H-61	211	75	286	0.23	0.6-0.7
do. × H-69	293	77	370	3.46	.05-0.1
do. × H-75	170	41	211	3.48	.05-0.1
do. × H-138	63	29	92	2.09	0.1-0.2
do. × H-156	85	23	108	0.79	0.3-0.4
do. × H-165	62	52	114	25.84	<0.001
Total	1390	466	1856	0.01	0.9-.95

Homogeneity: $\chi^2=36.66$ p<0.01.

子は互いに独立関係にあり、水田条件では両者の特徴を兼ね備えた極矮性を生じた。なお、*wx* と *rcn-1*の間には 36.8% の組換え価で連鎖関係が検出された。

d-58(t) について連鎖分析を行ったところ、N-172 × H-69 の交雑組合せにおいて、*d-58(t)* は染色体 6 の *fs-1* (かすり縞-1) と相反で 23.4%、N-172 × H-156 および ML-100 × N-172 の 2 種の交雑組合せでは、*Hl-a* (葉長毛-a) と相引で 20.1% の組換え価をもってそれぞれの連鎖関係が見出された (Table 41)。以上の結果に第 3 章で明らかにした *wx-C-rcn-1-fs-1* の連鎖関係と既報の *fs-1* と *Hl-a* 間の

連鎖関係³⁹⁾を組み合わせると、*d-58(t)* は染色体 6 上で *fs-1* を介して *wx-C-rcn-1-fs-1-Hl-a-d-58(t)* の順に配列すると推定された (Fig. 19)。

(2) 温度反応

N-172 と AC-85 をそれぞれ水田およびビニールハウス内で栽培し、移植時から草丈の推移を調査した (Fig. 20)。移植時の両系統間の草丈に有意差は見出されなかった。しかし水田栽培においては苗が活着して、生育が旺盛になる移植後 1 ヶ月以降には系統間差が明らかになった。すなわち N-172 は AC-85

に比べて生育が遅延し、さらに生育が進むにつれて両者の差は広がり、最終的なN-172の草丈はAC-85

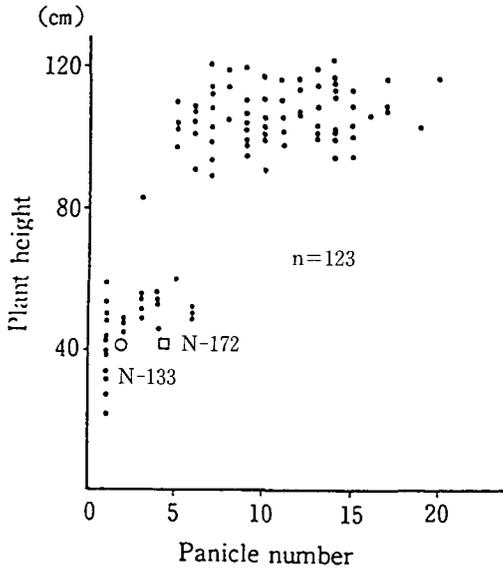


Fig. 18. Correlation between panicle number and plant height in F₂ population of the cross N-172 x N-133 under paddy field condition.

の約 1/2 にとどまった。また、AC-85 が 8 月 22 日に
出穂したのに対して、N-172 は 9 月上旬に至ってよ
うやく出穂し、穂の抽出度も不良であった。一方、
ビニールハウス内のポット栽培では、両系統共に活
着が早く旺盛な生育を続け、草丈、出穂日について
系統間差はほとんど見られなかった。

次に、水田、ビニールハウス、20°C と 28°C の 4 種
の各温度区で、両系統を 10 月上旬に収穫し、特性を
比較した (Table 42)。低温条件である水田および
20°C 区において N-172 は短稈、小粒、完全不稔を示
した。なお N-172 の短稈化には上位節間の短縮が大
きく関与していた。また N-172 は穎花の発育が不
十分なため小粒となり、生殖器官にも発育不全が可
なりみられた。一方、ビニールハウスおよび 28°C 区
の高温条件下で栽培すると、N-172 は生育が回復し、
稈長、籾長ならびに種子稔性は AC-85 に近づいた。
なお、ビニールハウスにおいて両系統共に種子稔性
が低下したのは高温障害によると推定される。

N-172 x H-69 の F₂ 集団を水田とビニールハ
ウス条件に分けて栽培し、稈長および籾長を調査した
(Fig. 21)。水田条件では、稈長については約 50 cm、
籾長については約 5.5 mm を境に正常型と小粒型矮
性を明確に分類できた。また、小粒型矮性はすべて

Table 41. Combined segregations between *d-58(t)* and linkage markers belonging to the chromosome 6

Marker gene	Linkage	R.C.V. (%)	F ₂ segregation				Total	Goodness of fit			
			+		<i>d-58(t)</i>			Ratio	χ^2	p	
A	phase		A	a	A	a					
<i>fs-1</i>	N-172 x H-69		Obs.	216	77	74	3	370	9:3:3:1	18.96	<0.001
	Rep.	23.4 ± 4.9	Cal.	190.08	87.42	87.42	5.08	370.00		7.69	0.05-0.10
(1) <i>Hl-a</i>	N-172 x H-156		Obs.	78	7	8	10	103	9:3:3:1	23.39	<0.001
	Coup.	18.6 ± 4.3	Cal.	68.55	8.70	8.70	17.05	103.00		4.60	0.10-0.20
(2) <i>Hl-a</i>	ML-100 x N-172		Obs.	116	13	15	19	163	9:3:3:1	32.09	<0.001
	(1) + Coup.	21.0 ± 3.7	Cal.	106.96	15.29	15.29	25.46	163.00		2.75	0.40-0.50
(2) <i>Hl-a</i>			Obs.	194	23	20	29	266	9:3:3:1	54.75	<0.001
	Coup.	20.1 ± 2.8	Cal.	175.46	24.04	24.04	42.46	266.00		6.95	0.05-0.10
C	N-172 x N-174		Obs.	88	25	21	7	141	9:3:3:1	2.52	0.40-0.50
	Rep.	52.8 ± 6.1									
<i>wx</i>	Pooled data (8 F ₂ populations)		Obs.	901	243	285	112	1541	9:3:3:1	11.26	0.01-0.05
	Coup.	44.8 ± 1.8	Cal.	887.75	268.00	268.00	117.25	1541.00		3.84	0.20-0.30

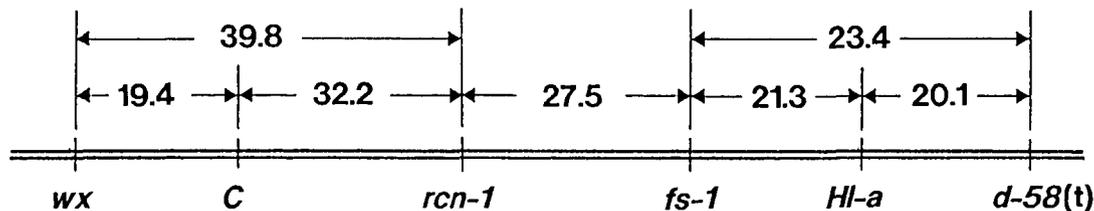


Fig. 19. Linkage map of the chromosome 6, showing the loci of *wx*, *C*, *rcn-1*, *fs-1*, *Hl-a* and *d-58(t)*.

Table 42. Comparison of six characters between AC-85 (normal) and N-172 (dwarf) in four kinds of environmental conditions

Character	Strain	Paddy field	Plastic house	Growth chamber	
				20°C ¹⁾	28°C ²⁾
Culm length (cm)	AC-85	89.6	68.0	83.0	71.0
	N-172	33.0	62.5	42.8	66.0
Panicle length (cm)	AC-85	17.3	14.9	15.0	20.5
	N-172	8.3	12.9	6.2	15.8
No. of panicles	AC-85	7.3	4.3	8.0	7.0
	N-172	7.5	7.5	3.7	9.0
Seed fertility (%)	AC-85	88.9	22.4	—	68.9
	N-172	0.0	2.5	0.0	54.5
Spikelet length (mm)	AC-85	5.73	5.49	6.40	6.49
	N-172	4.20	5.29	4.60	6.05
Spikelet width (mm)	AC-85	3.72	3.69	3.56	3.67
	N-172	2.38	3.31	2.71	3.60

1,2) Plants were grown under the constant temperature indicated during growth season in growth chamber.

不稔性を示した。一方、ビニールハウスでは小粒型矮性の稈長、籾長、種子稔性は正常型に比べてやや低かったものの、生育が回復したため、正常型と矮性型はほとんど連続的な変異となった。したがって、*d-58(t)*は低温感受性で、水田条件では生育を著しく抑制し、短稈、短粒、不稔性を発現するが、高温下では正常型へ近づくまで生育を回復することが明らかとなった。

2. 奇形穎花変異体

(1) 遺伝子分析

Mutant-1と穎花に関しては正常型の検定系統との交雑F₁個体はいずれの穎花も正常型となり、各F₂集団では正常型：奇形穎花型を3：1の比に分離した (Table 43)。したがって、Mutant-1の奇形穎花には単純劣性遺伝子 (*mls-3(t)*) が関与する。

連鎖分析の結果、*mls-3(t)* (奇形穎花-3)は染色体4に属する *Pr* (穎全面紫色)と相引で20.6%、*Ph* (フェノール反応)と相引で27.2%、*lg* (無葉舌)と相反で39.1%、*d-42* (無葉舌矮性)と相反で43.5%の組換え価で連鎖関係が見出された (Table 44)。また、

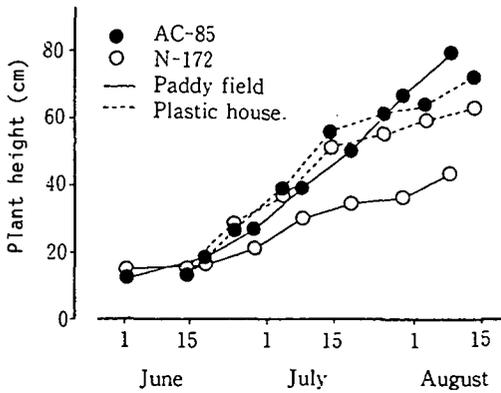


Fig. 20. Plant growth in AC-85 (normal) and N-172 (dwarf) in two kinds of environmental conditions.

第3章で染色体4上の座位を明らかにした *rcn-2* (少分けづ-2) とは 14.0% (相反) の組換え価が算出された。したがって、*mls-3(t)* は染色体4で、*lg-Ph-Pr-mls-3(t)-rcn-2-lk-i* の順に配列すると考えられる (Fig. 22)。ただし、*Pr*, *mls-3(t)* および *rcn-2* の3遺伝子間の組換え価は 14.0~20.6% の同様な数値を示しており、さらに密接に連鎖するマーカーを用いて位置関係を確定する必要がある。

次に、*dp-2* (内穎発育不全-2) を有する N-135 と Mutant-1 の間で交雑実験を行った。交雑 F_1 の穎花は正常型を示し、 F_2 集団では正常型：奇形穎花 (*mls-3(t)*) 型：内穎発育不全 (*dp-2*) 型：2重劣性の奇形穎花型をほぼ 9：3：3：1 の比に分離した (Plate 6, Table 45)。さらに、4種の表現型について種子稔性を比較すると、正常型 > *dp-2* 型 > *mls-3(t)* 型 > 2重劣性型の順となり、2重劣性型では穎花の退化が最も顕著で完全不稔となった。したがって、*mls-3(t)* と *dp-2* は独立関係にあり、両遺

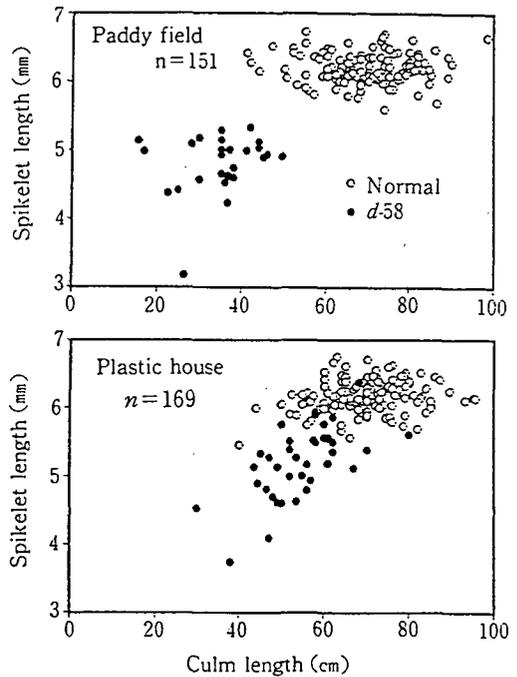


Fig. 21. Correlations between culm length and spikelet length in F_2 populations of the cross N-172 x H-69 under two kinds of environmental conditions.

伝子の穎花に対する作用は相加的で、両遺伝子が共存すると穎花の奇形が著しくなり、雄ずい と雌ずいの退化も引き起こし、ほぼ完全不稔となることが明らかとなった。

(2) 温度反応

高温区 (28°C) で栽培した Mutant-1 は7月上旬から8月上旬に出穂したのに対し、低温区 (20°C) では約半月遅れの7月下旬から8月下旬の間に出穂し

Table 43. F_2 segregations of malformed spikelet in the crosses between Mutant-1 and normal testers

Cross combination		F_2 segregation		Total	Goodness of fit	
		+	<i>mls-3(t)</i>		$\chi^2(3:1)$	p
H-59 x Mutant-1	Obs.	138	38	176	1.09	0.20-0.30
ws-10 x do.	do.	211	62	273	0.76	0.30-0.40
Mutant-1 x H-79	do.	133	47	180	0.12	0.70-0.80
do. x H-126	do.	213	57	270	2.18	0.10-0.20
Total	do.	695	204	899	2.55	0.10-0.20

Homogeneity: $\chi^2=1.71$, d.f.=3, p=0.6-0.7

Table 44. Combined segregations between *mls-3(t)* and linkage markers on the chromosome 4

Marker gene	Linkage phase	R.C.V. (%)		F ₂ segregation				Total	Goodness of fit		
				+		<i>mls-3(t)</i>			Ratio	χ^2	p
A				A	a	A	a				
<i>d-2</i>	Rep.	54.9±5.3	Obs.	105	28	34	13	180	9:3:3:1	1.39	0.70-0.80
<i>lg</i>			Obs.	362	120	128	19	629	9:3:3:1	11.58	<0.01
	Rep.	39.1±3.3	Cal.	338.50	133.25	133.25	24.00	629.00		4.20	0.20-0.30
<i>Ph</i>			Obs.	226	42	65		333	9:3:4	18.68	<0.001
	Rep.	27.2±16.1	Cal.	210.62	39.13	83.25		333.00		5.33	0.10-0.20
<i>Pr</i>			Obs.	54	12	5	16	87	9:3:3:1	30.03	<0.001
	Coup.	20.6±5.0	Cal.	57.20	8.05	8.05	13.70	87.00		3.66	0.20-0.30
<i>rcn-2</i>			Obs.	141	87	81	2	311	9:3:3:1	45.17	<0.001
	Rep.	14.0±5.3	Cal.	157.03	76.22	76.22	1.53	311.00		3.61	0.30-0.40
<i>d-42</i>			Obs.	156	48	44	8	256	9:3:3:1	5.33	0.10-0.20
	Rep.	43.5±5.0	Cal.	140.12	51.88	51.88	12.12	256.00		4.69	0.10-0.20

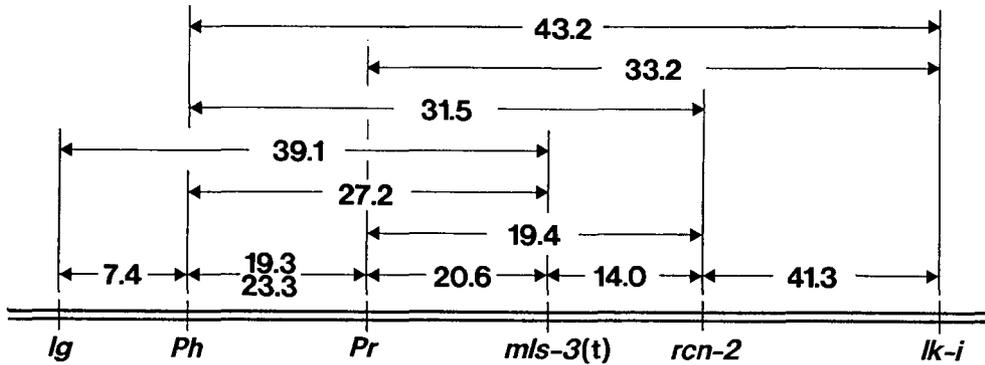


Fig. 22. Linkage map of the chromosome 4 showing the loci of *lg*, *Ph*, *Pr*, *mls-3(t)*, *rcn-2* and *lk-i*.

Table 45. Combined segregation between *mls-3(t)* and *dp-2* in F₂ population of the cross N-135 × Mutant-1

Linkage phase	R.C.V. (%)		F ₂ segregation				Total	Goodness of fit		
			+		<i>dp-2</i>			Ratio	χ^2	p
			+	<i>mls-3(t)</i>	+	<i>mls-3(t)</i>				
		Obs.	79	34	33	9	155	9:3:3:1	2.19	5-6
Rep.	43.8±6.4	Cal.	84.94	31.31	31.31	7.44	155.00		1.06	7-8

た。なお、高温区では8月15日以降、低温区では9月1日以降に出穂した短い穂を遅れ穂とした。遅れ穂については未熟のため、種子稔性調査から除外し、

奇形穎花頻度のみを調査した。穂別に出穂日と種子稔性を調査したところ、高温区では一部の穂で30%程度の低稔性を示したが、ほとんどは50-90%の高

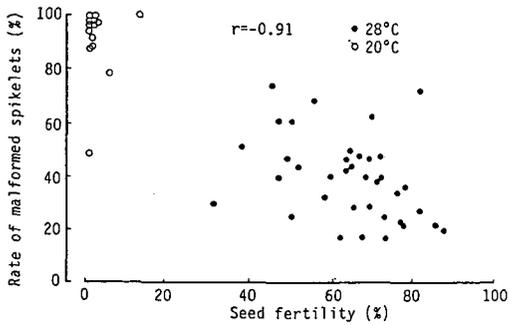


Fig. 23. Correlations between seed fertility and rate of malformed spikelets in Mutant-1 grown under two kinds of temperature conditions (28°C and 20°C).

い種子稔性を示した。一方、低温区ではほとんどの穂が完全不稔になった。なお、対照品種の「しおかり」については高温区・低温区共に良好な種子稔性を示した。次に穂毎の出穂日と奇形穎花頻度を調査したところ、高温区では種子稔性と同様に一部の穂で70%程度の奇形を示したが、ほとんどは奇形穎花が50%以下となった。一方、低温区においては初期(7月下旬出穂)に出穂した穂に約50%の奇形頻度を示したが、ほとんどの穂では奇形穎花頻度が100%に近かった。遅れ穂については両温度区共に正常に出穂した穂に比べて奇形穎花の頻度が低かった。また、種子稔性および奇形穎花頻度は出穂日との間に有意な相関は見られなかったが、種子稔性と奇形穎花の頻度間には有意な負の相関が認められた(Fig. 23)。さらに、両区における具体的な奇形の種類と頻度を明らかにするため、正常穎花、内穎のみの奇形穎花、外穎のみの奇形穎花、内外穎の奇形穎花の全穎花に対する割合を調べた(Table 46)。正常に出穂した穂を高・低温区間で比較すると、高温区

では正常穎花が60.2%を占めたのに対し、低温区では7.4%であり、逆に内外穎の奇形は高温区では17.4%、低温区では78.3%を占めた。なお、内穎のみの奇形穎花については両区間に大きな差異は認められず、外穎のみの奇形穎花については両区共ほとんど生じなかった。以上の結果より、Mutant-1は低温条件下では内外穎の奇形が増大し、種子稔性も低下することが明らかとなった。さらに、正常に出穂した穂と遅れ穂とを比較すると、両区共に遅れ穂では正常穎花率が増加し、代わりに高温区では内穎のみの奇形穎花率が減少し、低温区では主に内外穎の奇形穎花率が減少した。

3. N-133 (*rcn-1*) とふ系71号型矮性 (*d-50*) の温度感受性

N-133、「ふ系71号」およびそれぞれの原系統であるA-5と「フジミノリ」を北大農学部の水田条件、弘大金木農場の水田条件並びに北大農学部のビニールハウス内で栽培し、稈長および穂数を調査した(Table 47)。

N-133は第3章の結果と同様に、北大水田では顕著な短稈と少分げつを示し、ビニールハウスのポット植えではほとんど正常型まで生育が回復し、原系統のA-5との間に稈長と穂数共に有意差は認められなかった。弘大金木農場の水田条件では、N-133の稈長と穂数は北大農学部水田とビニールハウス条件のほぼ中間値となり、N-133の明かな温度反応が認められた。したがって、弘大金木農場の水田は北大農学部水田とビニールハウスの中間的な温度条件と推定された。「ふ系71号」は3種の栽培条件のすべてにおいて「フジミノリ」より有意に短稈となり、さらに「フジミノリ」と比較した短稈の程度は、北大農学部水田<弘大金木水田<ビニールハウスとなり、高温条件区ほど顕著な短稈となった。また、両

Table 46. Rate of malformed spikelet (%) in Mutant-1 under two temperature conditions

Temperature	20°C		28°C	
	Normal	Late	Normal	Late
Heading time				
Malformed palea and lemma	78.3	46.0	17.4	18.8
Malformed palea	14.1	22.8	21.9	8.5
Malformed lemma	0.2	0.5	0.5	0.0
Normal	7.4	30.7	60.2	72.7

Table 47. Character expressions of mutant and original lines under three conditions

Strain	Genotype	Paddy field				Plastic house	
		Sapporo		Kanagi		Sapporo	
		CL ¹⁾	PN ²⁾	CL	PN	CL	PN
A-5	+	75.4	8.4	84.6	13.6	79.2	9.6
N-133	<i>rcn-1</i>	36.2**	2.3**	60.4**	5.6*	73.4	10.0
Fujiminori	+	71.9	10.5	84.6	12.9	81.9	11.6
Fukei 71	<i>d-50(t)</i>	57.7**	12.6	63.9**	17.1	56.0**	13.1

1) Culm length, 2) Panicle number.

*, ** Significantly different from the original line at the 5% and 1% levels, respectively.

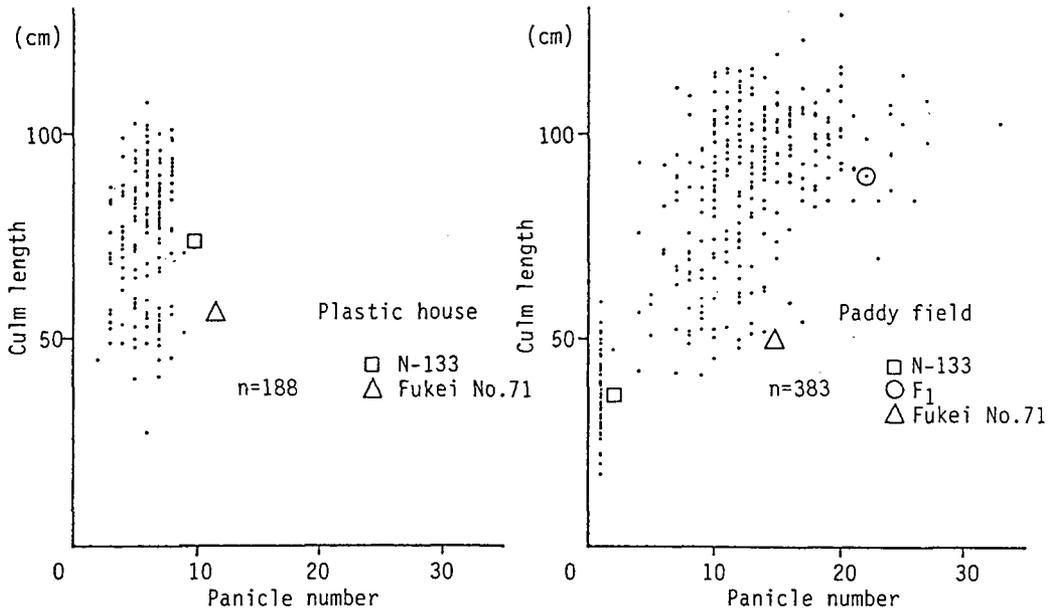


Fig. 24. Correlations between panicle number and culm length in F_2 populations of the cross N-133 x Fukei 71 under two kinds of environmental conditions.

系統間の穂数について有意差は認められなかった。

N-133と「ふ系71号」との相反交雑からの F_2 集団を北大農学部水田とビニールハウスの2条件で栽培し、稈長および穂数の変異を調査した(Fig. 24)。水田条件下では、N-133は*rcn-1*の作用により、「ふ系71号」より短稈の少分けつ矮性となり、交雑 F_1 個体は長稈の正常型を示した。相反交雑の F_2 集団では、 F_1 同様の正常型、ふ系71号型およびN-133型の3群に明瞭に分離し、表現型の比は9:3:4に適合した(Table 48)。すなわち $rcn-1$ と $d-50$ の2

重劣性型はN-133型に含まれており、低温条件では低温に感受性の $rcn-1$ が $d-50$ に対して上位に作用していた。ビニールハウス条件では「ふ系71号」は短稈となり、N-133および F_1 個体は正常型を示した。相反交雑の F_2 集団では水田条件のように明確な表現型の分離は認められず、稈長は連続的な変異を示したが、正常型とふ系71号型矮性がほぼ3:1に分離した(Table 48)。すなわち高温条件では、 $rcn-1$ は発現せず、 $d-50$ のみの分離が認められた。

Table 48. Combined segregations of *rcn-1* and *d-50(t)* in F_2 populations of the cross N-133 × Fukei No.71 under two conditions

Condition		F_2 segregation				Goodness of fit		
		Normal	Dwarf	RCN	Total	Ratio	χ^2	p
Paddy field	Obs.	225	76	82	383	9:3:4	2.64	0.4-0.5
	Cal.	215.44	71.81	95.75	383.00			
Plastic house	Obs.	142	46		188	3:1	0.03	0.7-0.8
	Cal.	141.00	47.00		188.00			

考 察

N-172 が水田条件下で示した半数体様の形質（矮性，小粒，不稔）には単純劣性遺伝子 (*d-58(t)*) が関与していた。N-172 の由来した変異体は M_2 代ではヘテロの正常型で M_3 代で分離したことから，倍化した後の M_1 か M_2 代において突然変異を生じたと考えられる。

異なる温度条件下においてN-172 (*d-58(t)*) と AC-85 (正常) の形質を比較すると，N-172 は顕著な温度反応を示した。N-172 は低温条件の水田および人工気象室の 20°C 区では生育弱勢を示し，矮性，小粒，不稔となったのに対して，高温条件のビニールハウスおよび人工気象室の 28°C 区では，いずれも正常型と変わらぬ生育を示し，種子稔性も向上した。また，AC-85 と N-172 は遺伝的背景がほとんど同一と考えられることから，N-172 が示す低温感受性は *d-58* によると考えられる。さらに，N-172 × H-69 の F_2 集団を水田とビニールハウスに分けて，栽培した結果から，*d-58(t)* は低温感受性であることが実証された。同様の実験から N-133 の有する *rcn-1* (少分けつ-1) も低温感受性を示す遺伝子であることを実証した。*d-58(t)* と *rcn-1* は明らかに形質発現が異なっており，両者の対立性検定を行ったところ，互いに独立関係にあり，水田条件では矮性方向についての相加的な作用が認められた。

連鎖分析により，*d-58(t)* は染色体 6 において *fs-1-Hl-a-d-58(t)* なる配列が推定された。本実験では *ux, C, rcn-1* の 3 遺伝子と *d-58(t)* の間には独立とみなされる関係が示されたが，同染色体では *ux-C-rcn-1-fs-1* なる連鎖関係も見出されたので，両者を合わせて，*ux-C-rcn-1-fs-1-Hl-a-d-58(t)* の順に配列していると考えられる。染色体 6 には既に多数の標識遺伝子が座乗しているの

で，今後より詳細な連鎖地図を作成できよう。

盛永ら⁶⁰⁾ は品種「出来山」の半数体から生じた 2 倍体の後代で不稔極矮性突然変異体を見出し，その分離様式から単純劣性遺伝子の関与することを報告した。JONES⁶¹⁾ はカリフォルニアの水稻品種「Caloro」から自然突然変異により矮性，不稔，小穎花を示す変異体の Haploid 3 を見出し，これを温室内で栽培すると，部分不稔を示す正常様個体となること，およびこの変異には単純劣性遺伝子の関与することを報告した。以上の 2 種の突然変異体は本実験の N-172 とかなりの類似性がみられるが，材料の入手が不可能であるので，対立性検定はできない。

Mutant-1 が示す奇形穎花には染色体 4 に座乗する *mls-3(t)* が関与していた。染色体 4 には奇形半不稔 *ssk(sk)* が *Pl* (紫葉) と 6.8% の組換え価で連鎖することが報告されているが⁶²⁾，*mls-3(t)* の位置関係は $(Pl) - lg - Ph - Pr - mls-3(t) - rcn-2 - lk-i$ と推定されたことから，*mls-3(t)* と *Pl* はかなり離れており，*mls-3(t)* と *ssk* は異なる遺伝子であろう。

Mutant-1 は 1 個体内および 1 穂内に，正常穎の外に，内穎の奇形や内外穎の奇形が混在していた。イネの小穂は外穎の始原体の分化直後，小穂始原体の頂端が退化をきたし，代わって外穎始原体の腋に生じる小花始原体が内穎以上の器官（雄蕊，雌蕊）を分化し，外穎と内穎以上は異なった軸上に発生することが観察されている⁶³⁾。内穎発育不全遺伝子 *dp-1*，*dp-2* や長護穎遺伝子 *g-1*，*G-2* 等はそれぞれ内穎や護穎について器官特異的に作用するのに対して，*mls-3(t)* は発生の 2 つ軸にまたがり，外穎始原体以降の小穂の原基形成の全般，すなわち外穎以上のすべての花器官に関与して，最終的には種子稔性を著しく低下させると考えられる。また，*dp-1* や

dp-2, *g-1*, *G-2* 等では奇形の表現度は100%に近いのに対して、*mls-3(t)*では正常型と奇形の穎花が混在し、表現度が温度条件によっても変化し、低温条件下で表現度が高くなり、低温感受性を示すことが明らかとなった。

穂型に係わる主動遺伝子である *Ur-1* (枝梗湾曲), *Dn* (密穂), *lax* (疎穂) を有する系統は冷水処理により枝梗や穎花の退化することが知られている⁶⁴⁾。正常型を低温条件下で栽培した場合にも、頻度は低いが小穂に様々な形態異常を生じ、低温処理の時期によっても異常小穂の発生程度が異なることが報告されている⁶⁵⁾。さらに、低温により生じる小穂異常とオーキシンやジベレリン処理により生じる小穂異常とが類似し、抗オーキシン (TIBA) や抗ジベレリン (CCC) 処理により小穂の異常発生が抑制されることも報告されている⁶⁶⁾。したがって、*mls-3(t)* のような奇形穎花変異体を用いて温度条件や内生オーキシン、ジベレリンとの関係を調べることにより、穎花の形態形成の機構を解明することが期待される。また、Mutant-1 の正常に出穂した穂と遅れ穂を比較すると、遅れ穂では高温と低温の両温度区において、正常型穎花の頻度が増大した。この現象は温度条件の影響によるとは考えられず、正常穂と遅れ穂の生理的な差異によると考えられ、今後の検討課題である。

V. 総合論議

本研究ではイネの形態形質に着目して、粒大、分げつ、温度感受性の各種変異について遺伝子分析や形質発現の研究を進めた。すなわち、まず着目する変異と正常型検定系統との交雑実験により遺伝様式を明らかにすると共に、関与する各遺伝子の形質発現を調査した。次に既報の類似する形質の遺伝子との間で、対立性検定を行った。また、連鎖分析を行い、所属する染色体および座位の決定を試みた。さらに、同一の形質あるいは器官に働く異なる遺伝子間の相互作用を検討した。

本研究の目的の一つはイネの形態形成に係わる新たな遺伝子を見出し、その遺伝子の連鎖地図上の座位を決定することであった。粒大に関しては、新たに *lk-i* (IRAT 13 長粒) を見出し、「しおかり」の長粒変異体には既報の *Lk-f* (房吉長粒) と同一座の遺伝子が関与することを明らかにした。4種の少分げ

つ変異体には互いに独立関係にある劣性遺伝子 (*rcn-1*, *rcn-2*, *rcn-3*, *rcn-4(t)*) の関与することを見出した。また、温度感受性変異体については *d-58(t)* (小粒矮性) および *mls-3(t)* (奇形穎花) を新たに見出した。さらに、連鎖分析の結果、上記の新たな7遺伝子のうち5種 (*lk-i*, *rcn-1*, *rcn-2*, *d-58(t)*, *mls-3(t)*) およびこれまで座位の不明であった4種の遺伝子 (*Mi*, *Lk-f*, *An-3*, *Hl-a*) の合計9遺伝子について連鎖地図上へマッピングすることができた。これらの9遺伝子は染色体3, 4あるいは6に座乗し、座位は以下のように推定された。

染色体3 *Mi-bc-1-Lk-f-An-3-lhs-1-dl(Hg)-d-20*

染色体4 *lg-Ph-Pr-mls-3(t)-rcn-2-lk-i*

染色体6 *wx-C-rcn-1-fs-1-Hl-a-d-58(t)*

イネ連鎖地図は、RFLP マーカーの登場によって精密化しつつあるが、RFLP は単なるマーカーに過ぎず、その地図上に農業形質に関する遺伝子が乗っていないければ、育種や遺伝子工学上の利用価値は低いと考えられる。今後有用形質に係わる遺伝子のマッピングおよび RFLP マーカー等を利用し QTL をマッピングすることが重要である。また、イネではこれまでに、6種の染色体については相互転座のパキテーン分析により動原体の位置が試行的に推定されたが⁶⁷⁾、連鎖地図を染色体地図とするためには動原体の位置を決定し、遺伝子およびマーカーを短腕と長腕に分けてマッピングする必要がある。これを解決する方法としては、オオムギなどで成功したテロトリゾミックスの利用⁶⁸⁾ や、動原体に特異的な DNA 配列を利用する分子生物学的手法が考えられている。

本研究では遺伝子作用を明らかにすることも目的の一つであった。特に形態形成のように多くの遺伝子が関与する場合には、注目する遺伝子以外の遺伝的背景を斉一にすることが望まれる。そこで、同質遺伝子系統の利用が有効である。同質遺伝子系統の作成法としては、突然変異法、戻し交雑法、ヘテロ反復自殖法の3種があり、各方法の長所と短所が検討されている⁶⁹⁾。また、今日では異なる種の遺伝子でも導入できるトランスジェニック植物の育成法がこれに加わった。しかし、現時点では希望の遺伝子を単離することを始め、導入する遺伝子のコピー数や

染色体上の位置等を制御すること等、なお解決すべき問題点が多い。

本研究では、突然変異遺伝子の作用を調べるために変異体と変異体が誘発された原系統との間で形質発現を比較した。変異体では着目する形質以外に余り変異を生じていないと考えられるので、両系統は準同質遺伝子系統とみなすことができよう。また、本研究では交雑後代の異型間あるいは異なる遺伝子型間の比較により、目的とする遺伝子の作用性を推定した。より正確な遺伝子作用を調べるためには、戻し交雑法を用いて遺伝的背景を斉一化した同質遺伝子系統を育成する必要がある。たとえば、KINOSHITA and SHINBASHI²¹⁾は戻し交雑法により21種の矮性遺伝子を「しおかり」の遺伝的背景に導入して準同質遺伝子系統を育成し、各矮性遺伝子の作用および多面作用を明確にした。一方、自殖法を用いて特定の遺伝子を有し、両親の組換えによって生じる種々の遺伝的背景の下に置いて比較できる組換え自殖系 (recombinant inbred) も利用価値が高い。このような手法によると、特定の遺伝子そのものの作用だけでなく、遺伝的背景の影響や両者の相互作用の解析も重要である。

本研究では、さらに同一の形質あるいは器官に働く遺伝子間の相互作用を検討した。粒大に関しては主に籾長へ作用する遺伝子間で、長粒×長粒、長粒×短粒、短粒×短粒の交雑各組合せを作って調査したが、主働遺伝子間では長短の方向に関係なく、相加的な作用が認められた。また、粒大に関わる微働遺伝子についても、統計遺伝学的な解析から相加的な遺伝子作用が報告されている³³⁾。また、*lhs-1* (葉化穎不稔)を用いて、籾による規制を受けない遺伝的条件を作って、玄米の大きさの変異を調査した。これは、玄米に係わる遺伝子作用を調べるための効率的なシステムと考えられる。

4種の少分げつ性遺伝子は、温度反応やその他の特性に差異が認められた。本研究では水田での形質発現に基づき、少分げつ (*rcn*) という共通の遺伝子記号を与えたが、温度反応が著しく低温条件下でのみ少分げつを発現する遺伝子群と、温度反応が小さい少分げつ遺伝子の2群に分類された。

少分げつ遺伝子と分矮遺伝子の相互作用を検討したところ、水田条件下では低温感受性の著しい *rcn-1* は各種の分矮遺伝子に対して上位性を示したが、他の少分げつ遺伝子と分矮遺伝子はむしろ相加的な

作用を示すことがわかった。また、オーキシンの前駆物質L-トリプトファンの欠失変異である *la* (もつれ) と少分げつ遺伝子との相互作用を検討した。*la* と *rcn-3* の2重劣性型個体では「もつれ」の程度がやや弱まる現象がみられたが、*la* の分げつ数に対する影響は認められなかった。

温度感受性遺伝子の相互作用について検討した。低温感受性の *rcn-1* および *d-58* については、低温条件下で2重劣性型が両親よりも矮性で、少分げつかつ小粒不稔を示すことから、両遺伝子は相加的に作用した。一方、低温感受性の *rcn-1* と高温感受性の *d-50* については低温条件下では *rcn-1* が *d-50* に上位性を示し、高温条件下では *rcn-1* が発現しないために、*d-50* の分離のみがみられた。

これまでに報告された粒大に関する主働遺伝子は、短粒の多面作用を伴う矮性遺伝子を含めても多くはないが、突然変異の中でも比較的高頻度で見られることから、潜在する遺伝的変異は多いと考えられる。これまでに報告されている遺伝子については籾長に対する作用が主であるが、*rk-1*、*rk-2* のように籾幅を増大する遺伝子も知られている^{70,71)}。また、籾長より籾幅に強く作用する小粒遺伝子も発見された⁷²⁾。粒大に関与する遺伝子は相加的に作用することが多いので、これらの遺伝子を組み合わせたり、集積することにより、粒大および粒形を遺伝的に制御することが可能である。実際には微働遺伝子とも組み合わせ、玄米千粒重で5から60gにわたる変異が知られている^{17,73)}。

密植栽培を行うコムギやオオムギでは、少分げつで穂重型の変異が育種的に利用されてきた。オオムギでは少分げつ品種として、「Uniculm」や「三竹」が育成された。「三竹」の少分げつ性には第3染色体に座位を有する劣性遺伝子 (*rml*) の関与が報告されている^{74,75)}。近年、稲作においても低コスト化を計るため、移植の労力を省いた直播栽培が注目され、直播適応性品種の育成が進められている。「アキユタカ」の自然突然変異に由来する「合川1号」は密穂、少分げつおよび強稈の特異な草型を示し、多収性で直播適応性品種の育成素材として利用されている。また、この草型には部分優性の1遺伝子が関与することが明らかにされた⁷⁶⁾。

本研究で取り扱った温度感受性変異体については、温度条件により形質発現を制御することが可能で、さらに温度感受性の時期や器官を特定すること

のできるの、生理、生化学的手法を併用することによって、イネの形態形成の機構を解明するための好材料となることが期待される。

遺伝変異は、たとえ育種的な利用価値が少なくても、標識遺伝子の供給源になると共に形態形成の機構や系統分化を探る上で研究材料として用いられる。また将来、新しい利用価値、意義を産むことがある遺伝資源の多様性を保つことは大きな意義がある。すなわち、遺伝子源は人類にとって共通のそして未来へ伝えるべき財産であると考えられる。そのためには現在の遺伝資源を収集、保存すると共に、さらに遺伝変異を拡大することも重要である。そしてこれらの遺伝変異を解析し、遺伝様式、遺伝子作用を明らかにし、標識遺伝子として連鎖地図上へマッピングすることは、遺伝学のみならず育種利用を図るためにも重要であると考えられる。

摘 要

本研究ではイネの形態形質から粒大、分けつおよび温度感受性の変異体に着目して、遺伝子分析を行った。研究結果は以下のように要約される。

II. 粒大の遺伝子分析

1. 北海道の水稲品種「しおかり」から人為的に誘発された変異体に由来する長粒系統N-173の長粒性には1対の不完全優性遺伝子が関与していた。

2. 対立性検定の結果、N-173が有する長粒遺伝子は既存の長粒品種「房吉」が有する $Lk-f$ と同座であった。

3. N-173×房吉における籾長については F_2 個体と F_3 系統間に有意な正の相関が認められたことから、籾長の変異には $Lk-f$ 以外にも微動遺伝子が関与していることが推定された。

4. N-173と原品種「しおかり」の形態的特性を比較したところ、N-173は「しおかり」に較べて、籾長、玄米長は1.2~1.3倍、千粒重は約1.4倍となったが、幅や厚さには差異がなかった。また、N-173では長稈、長穂および穂数の減少が認められた。

5. 連鎖分析の結果、 $Lk-f$ と Mi (極小粒) の間には24.1%の組換え価で連鎖関係が示され、両遺伝子は染色体3に座乗し、 $Mi-bc-1-Lk-f-An-3-lhs-1-dl(Hg)-d-20$ なる位置関係で配列していた。

6. 上記の連鎖分析に用いた交雑 F_2 集団の分析

から、葉化穎不稔遺伝子 $lhs-1$ およびたれ葉遺伝子 dl は多面作用として芒の発生を抑制することが示唆された。

7. 長粒系統 IRAT 13 の長粒性には単純劣性遺伝子が関与しており、さらに粒大に係わる微動遺伝子も集積されていると推定された。

8. 対立性検定の結果、IRAT 13 の長粒性には $Lk-f$ とは座を異にする劣性遺伝子が関与していることが明らかとなり、 $lk-i$ なる遺伝子記号を与えた。

9. $lk-1$ の粒大に対する作用は、 $Lk-f$ と同様に籾長を増大させ、籾幅にはあまり影響を与えないことが認められたが、その作用力は $Lk-f$ と較べると小さかった。また、 $Lk-f$ は穂長を伸ばし、一穂穎花数を減少させる多面作用を有しているが、 $lk-i$ ではそれらの作用は見られなかった。

10. 連鎖分析の結果、 $lk-i$ は染色体4に座乗し、 $Ph-Pr-lk-i$ の順に配列していた。

11. 粒大に係わる主働遺伝子間の相互作用を検出するために、長粒遺伝子として $Lk-f$ 、 $lk-i$ 、短粒遺伝子として、 Mi 、 $d-2$ (夷型矮性)、 $d-11$ (農林28号型矮性) を用いて、長粒×長粒、長粒×短粒、短粒×短粒の交雑組合せを育成し、後代の粒大変異を調査した。

12. 供試した各遺伝子は籾長に対する長短の方向、作用力に差はみられるものの、上位性は認められず、2遺伝子を共有する個体は長粒と長粒ではより長粒、短粒と短粒ではより短粒、長粒と短粒では作用が相殺し合い中間型となることから、各遺伝子は相加的に作用することが明らかとなった。

13. H-343 (Mi)×房吉 ($Lk-f$) の後代に得られた中粒型に固定した6系統の遺伝子型は検定交雑により、2系統は $Mi Mi Lk-f Lk-f$ 、4系統は $Mi^+ Mi^+ Lk-f^+ Lk-f^+$ と推定された。

14. 葉化穎不稔遺伝子 ($lhs-1$) を有する系統を交雑親に用いて、籾と玄米の大きさ・形に関する遺伝子分析を行い、 $lhs-1$ 型の籾長にも正常型と同様に Mi と $Lk-f$ が作用することが示された。

15. Mi と $Lk-f$ が分離する F_2 集団の $lhs-1$ 型の籾長と玄米長との間にも有意な正の相関関係が認められ、籾による規制がない $lhs-1$ 型の玄米長にも Mi および $Lk-f$ が作用することが示された。

16. $lhs-1$ を用いるならば切穎処理実験 (武田1982) と同様に、籾の規制を受けない玄米本来の大

きさの遺伝分析を行うことが可能と考えられた。

Ⅲ. 少分げつ変異体

1. 4種の少分げつ系統(N-133, N-174, N-176, N-175)はそれぞれ人為的に誘発された突然変異体に由来している。N-133はA-5(赤室)のガンマー線照射, N-174は「しおかり」のEMS処理, N-176およびN-175はそれぞれ標識遺伝子系統間の交雑F₁個体(A-5×H-69, H-59×H-120)の薬培養により作出した純系2倍体(AC-34, AC-15)にガンマー線を照射し, それぞれの後代に見出された少分げつ変異体に由来する系統である。

2. 4種の少分げつ系統およびそれらの原系統を水田条件(低温区)とビニールハウスのポット条件(高温区)で栽培し, 特性を比較した。低温区では著しい少分げつと短稈を示し, 高温区では生育が回復して原系統と差がみられない低温感受性型(N-133, N-176, N-175)と, 温度反応が小さく茎数の減少以外には形質の変化が小さいN-174の2群に分類された。

3. 4種の少分げつ系統について, 遺伝子分析, 対立性検定を行ったところ, 各系統の少分げつ性は互いに異なり, 独立関係にある単純劣性遺伝子の関与することが明らかとなった。各少分げつ遺伝子は *rcn-1* (N-133), *rcn-2* (N-174), *rcn-3* (N-176) および *rcn-4(t)* (N-175) と命名された。

4. 連鎖分析の結果, *rcn-1* は染色体6に座乗し, *wx-C-rcn-1-fs-1* の位置関係で配列していた。また, *rcn-2* は染色体4に座乗し, *Ph-Pr-rcn-2-lk-i* の位置関係で配列していた。

5. 水田条件下では, *rcn-1* が *rcn-2*, *rcn-3* および *rcn-4(t)* に対して上位性を示したことから, 4遺伝子のうちで, *rcn-1* の低温感受性程度が最も高かった。

6. 分げつ数に関して作用方向が逆である少分げつ遺伝子と分矮遺伝子との2重劣性型を水田条件下で育成し, 遺伝子間相互作用を調べたところ, *rcn-1* は *d-10*, *d-3*, *d-4*, *d-5* に対して, 分げつ数に関しては上位的に作用し, 稈長については相加的に作用していることがわかった。

7. *rcn-2* と4種の分矮遺伝子(*d-10*, *d-14*, *d-17(t)*, *d-27*)は分げつ数に関しては相反する方向とはなるが相加的に作用し, 2重劣性型個体では作用が相殺され, 両親の中間型の分げつ数を示した。

8. *rcn-3* および *rcn-4(t)* と4種の分矮遺伝子(*d-10*, *d-14*, *d-17(t)*, *d-27*)は分げつ数と稈長に関しては相加的に作用し, 2重劣性型個体では両親の中間型の分げつ数で両親よりも短稈を示した。

9. 少分げつ遺伝子と数種の矮性遺伝子との2重劣性型を水田条件下で育成し, 遺伝子間相互作用を調べた。*rcn-1*: *d-2*, *d-6*, *rcn-3*: *d-18^b*, *rcn-4(t)*: *d-35(t)*の遺伝子間では各遺伝子が独立に作用し, 稈長に関しては相加的に短稈方向へ作用していた。ただし, *d-18^b* は単独でも顕著な矮性となるため, 2重劣性型と *d-18^b* 型の稈長の間に差が見られなかった。

10. 少分げつ遺伝子とオーキシンの前駆物質L-トリプトファン合成を阻害する *la* との2重劣性型を育成し, 遺伝子間相互作用を調べた。*rcn-2* と *la* の間には相互作用は認められず, それぞれ独立に作用した。*rcn-3* と *la* の2重劣性型では *rcn-3* が発現する低温条件下で「もつれ」の程度が弱まり, 稈がやゝ起き上がった。

Ⅳ. 温度感受性変異体

1. N-172はH-59×H-120の交雑F₁個体から薬培養により作成された半数体へガンマー線の生体照射を行ったM₃代において生じた半数体様の矮性, 小粒および完全不稔を示す突然変異体に由来した。

2. 交雑実験からN-172の小粒型矮性には1対の劣性遺伝子の関与することが明らかとなり, 既報の矮性とは特性が異なることから, 遺伝子記号を *d-58(t)* とした。

3. 連鎖分析から *d-58(t)* は染色体6に属し, *fs-1-Hl-a-d-58(t)* なる配列順での連鎖関係が見出された。第3章で染色体6上の座位を推定した *rcn-1* とは独立に近い値が得られたが, *fs-1* を介して *d-58(t)* と *rcn-1* は結ばれ, *wx-C-rcn-1-fs-1-Hl-a-d-58(t)* なる配列となった。

4. N-172と姉妹系統のAC-85を用いて異なる温度条件下で栽培し, 形質を比較したところ, N-172は低温条件下では生育が抑制され, 矮性, 小粒, 不稔を示したが, 高温条件下では生育や稔性が回復する顕著な温度反応を示した。

5. N-173×H-69のF₂集団を2分して, 水田(低温区)とビニールハウス(高温区)にそれぞれ栽培したところ, *d-58(t)* は低温感受性遺伝子で, 低

温条件下でのみ生育が抑制され、短稈、小粒および完全不稔を発現することが明らかになった。

6. 突然変異系統Mutant-1が示す一穂内に正常な穎花から種々の奇形穎花が混在する変異には単純劣性遺伝子 (*mls-3(t)*) が関与していた。

7. 連鎖分析の結果、*mls-3(t)* は染色体4の *Pr* と第2章で座位を推定した *rcn-2* の間に位置することが示され、分析結果を総合すると、*lg-Ph-Pr-mls-3(t)-rcn-2-lk-i* なる配列となった。

8. *mls-3(t)* と *dp-2* (内穎發育不全) の2重劣性型では両遺伝子が相加的に作用して内外穎はほとんど退化し、不稔性を示した。

9. Mutant-1を高温区と低温区に栽培し、形質を比較したところ、高温区では奇形穎花の頻度は50%以下で、種子稔性は50%以上を示し、低温区ではほぼ100%の奇形で完全不稔となり、明確な低温感受性が認められた。

10. N-133 (*rcn-2*) と高温感受性のふ系71号矮性 (*d-50=d-12*) の交雑 F_2 集団を高温区と低温区に栽培して表現型を比較したところ、*rcn-1* は低温条件下でのみ発現し、低温区では *rcn-1* が *d-50* に対し上位性を示した。

謝 辞

本研究は北海道大学農学部教授木下俊郎博士の御懇篤なる御指導の下で行われたものである。ここに謹んで深甚の謝意を表す。また、本論文において御校閲の労をとられた北海道大学農学部教授中世古公男博士、同学部教授島本義也博士に心から感謝申し上げます。

北海道大学名誉教授高橋萬右衛門博士、同大学農学部助教授森宏一博士、同学部教授三上哲夫博士、同学部助教授前川雅彦博士並びに弘前大学教育学部助教授肥田野豊博士には、終始御指導および激励の御言葉を頂いた。実験材料の栽培管理に関しては、弘前大学名誉教授森敏夫博士、同大学農学部助教授村山成治博士ならびに北海道大学農学部植物育種学教室技官畠山明氏に特段の御配慮と御援助を頂いた。実験材料の一部については北海道立上川農業試験場新橋登博士、同中央農業試験場菊地治己博士から分譲頂いた。また、北海道大学農学部植物育種学教室事務官の室井玲子女史には常に暖かい御配慮と御協力を頂いた。ここに銘記して、深く感謝の意を

表す。

最後に、実験遂行に際して助力を惜しまれなかった北海道大学農学部植物育種学教室の学生、大学院生、卒業生および教職員諸氏に厚く御礼申し上げる。

引用文献

1. KINOSHITA, T. and TAKAHASHI, M.: The hundredth report of genetical studies on rice plant. -Linkage studies and future prospects- *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.* **65**(1): 1-61. 1991
2. NAGAO, S. and TAKAHASHI, M.: Trial construction of twelve linkage groups in Japanese rice. -Genetical studies on rice plant, XXVIII- *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.* **53**(1): 72-130. 1963
3. KURATA, N. and OMURA, T.: Karyotype analysis in rice. 1. A new method for identifying all chromosome pairs. *Jpn. J. Genet.* **53**(4): 251-255. 1978
4. IWATA, N., SATOH, H. and Omura, T.: Relationship between the twelve chromosomes and the linkage groups. (Studies on the trisomics in rice plants (*Oryza sativa* L.) V.) *Japan. J. Breed.* **34**(3): 314-321. 1984
5. KHUSH, G.S., SINGH, R.J., SUR S.C. and LIBROJO, A. L.: Primary trisomics of rice: origin, morphology, cytology and use in linkage mapping. *Genetics* **107**: 141-163. 1984
6. MCCOUCH, S.R., KOCHERT, G., YU, Z.H., WANG, Y., KHUSH, G.S., COFFMAN, W.R. and TANKSLEY, S.D.: Molecular mapping of rice chromosomes. *Theor. Appl. Genet.* **76**: 815-829. 1988
7. KISHIMOTO, N., YANO, M., TANAKA, T., SAITO, K., SAITO, A., NAGAMINE, T., KUHARA, S., KAWASE, M., KATSUTA, M., YOSHIMURA, S., YOSHIMURA, A., NAKAGAHRA, M. and IWATA, N.: Linkage mapping of RFLP markers of rice nuclear DNA, morphological markers and isozyme loci in rice (*Oryza sativa* L.). *Proceed. 6th Int. Congr. SABRAO*: 489-492. 1989
8. XIAO, J., FULTON, T., MCCOUCH, S., TANKSLEY, S., KISHIMOTO, N., OHSAWA, R., UKAI, Y. and SAITO, A.: Progress in integration of the molecular maps of rice. *Rice Genet. Newslett.* **9**: 124-128. 1992
9. YU, Z.H., KINOSHITA, T., SATO, S. and TANKSLEY, S.D.: Association of morphological and RFLP markers in rice (*Oryza sativa* L.). *Genome* (in press)

10. WU, H.M., CHUNG, M.C., XIE, Y. and WU, R.: Chromosomal localization of rice *rbcS* genes. *Rice Genet. Newslett.* 3: 117-119. 1986
11. FUKUI, K., KAMEDA, K., HASHIMOTO, J. and MATSUOKA, S.: *In situ* hybridization of ¹²⁵I labelled rRNA to rice chromosomes. *Rice Genet. Newslett.* 4: 114-116. 1987
12. 倉田のり・高牟禮逸朗・鈴木完明・田中國介: *In situ* ハイブリダイゼーションを用いたイネ貯蔵タンパク遺伝子の座乗染色体決定. 育雑 37(別2): 300-301. 1987
13. 松尾孝嶺: 栽培稲に関する種生態学的研究. 農技研報 D3: 1-111. 1952
14. 寺尾博: 大粒稲に於ける因子突然変異、殊に「アレロモルフ」の転化率に就て. 遺雑 1(2): 127-151. 1921
15. KAGAWA, F.: Studies on the inheritance of a type of large-grained, partially sterile rice plant. *Jpn. J. Bot.* 10(1-2): 1-33. 1939
16. 池田守長: 玄米粒長の遺伝と之に関する遺伝子の穂長に及ぼす影響. 岡大農報 1: 46-51. 1952
17. 武田和義・斎藤健一: イネの粒大を支配する主働遺伝子. 育雑 30(3): 280-282. 1980
18. CHAO, L.F.: Linkage studies in rice. *Genetics* 13: 133-169. 1928
19. 木下俊郎・高橋萬右衛門: イネの極小粒の遺伝. 育雑 24(別1): 120-121. 1974
20. 武田和義・斎藤健一: 水稻実験系統“Minute”に由来する小粒性遺伝子の遺伝性と形質発現. 弘大農報 27: 1-29. 1977
21. KINOSHITA, T. and SHINBASHI, N.: Identification of dwarf genes and their character expression in isogenic background. *Japan. J. Breed.* 32(3): 219-231. 1982
22. 盛永俊太郎・中島一夫・湯面竹男: 玄米の形及び大きさとその遺傳. 遺雑 15: 225-235. 1939
23. 武田和義: 小粒性主働遺伝子によるくびれ米の発生(イネにおける穎と子房の相互関係, VI). 育雑 32(4): 353-364. 1982
24. 武田和義: イネの粒形とくびれ米の発生(イネにおける穎と子房の相互関係, IX). 育雑 34: 228-236. 1984
25. 木下俊郎・肥田野豊・高橋萬右衛門: 稲品種「そらち」より生じた突然変異体「長穎不稔系統」について. 一稲の交雑に関する研究第 LXVII 報—北大農邦文紀要 10(3): 247-268. 1977
26. 盛永俊太郎: 日本の稲, pp.324. 養賢堂, 東京, 1957
27. 菊地治己・木下俊郎: 稲の粒大に関する変異体の特性. 育種・作物学会北海道談話会会報 22: 24. 1982
28. 佐藤毅・高牟禮逸朗・菊地治己・木下俊郎: 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. 一稲の交雑に関する研究 第 XCIX 報—北大農邦文紀要 16(4): 391-398. 1989
29. 笠原安夫: フェノール及びパラクレゾール染色法による米の品種鑑識に就て. 日作紀 11(1): 81-88. 1941
30. ALLARD, R. W.: Formulas and tables to facilitate the calculation of recombination values in heredity. *Hirgardia* 24: 235-279. 1956
31. SASTRY, M.V.S.: Linkage studies in rice-interrelationship of genes governing brittle culm and awning. *Oryza, Cuttack* 14(1): 9-11. 1977
32. 滝田正: イネの粒大の遺伝および粒大と諸形質との関係. 農研センター研報 4: 55-71. 1985
33. KATO, T.: Diallel analysis of grain size of rice (*Oryza sativa* L.). *Japan. J. Breed.* 39: 39-45. 1989
34. 渡辺好郎・山口彦之: 突然変異育種, pp.343. 養賢堂, 東京, 1983
35. KATO, T.: Genetic analysis on the mutant allele for long grain induced in a rice cultivar, Ginbozu. *SABRAO J.* 22(2): 123-129. 1990
36. 武田和義・斎藤健一・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反応. 育雑 37: 309-317. 1987
37. 星川清親: 籾の構造. 松尾孝嶺他編, “稲学大成”第1巻 形態編: 61-64, 農文協, 東京, 1990
38. 新倉聡・高牟禮逸朗・木下俊郎: 内外穎が葉鞘に転換するイネ変異体(*lhs-1*)の形質発現. 育雑 42(別2): 288-289. 1992
39. 高橋萬右衛門: イネの低温障害に関する育種学的研究 特に発芽期と生殖生長期における耐冷性の遺伝解析. 一稲の交雑に関する研究 第 LXV 報—北大農場報告 20: 1-15. 1977
40. TANKSLEY, S.D. and HEWITT, J.: Use of molecular markers in breeding for soluble solid content in tomato—a re-examination. *Theor. Appl. Genet.* 75: 811-823. 1988
41. PATERSON, A.H., LANDER, E.S., HAWITT, J.D., PERTERSON, S., LINCOLN, S.E. and TANKSLEY, S.D.: Resolution of quantitative traits in to mendelian factors by using a complete linkage map of restriction fragment length polymorphisms. *Nature* 335: 721-726. 1988
42. 蓬原雄三・山口彦之: 少分げつ稲に関する遺伝的研究. 育雑 13: 183-185. 1963
43. YAMADA, N., SUGE, H. and NAKAMURA, H.: Chemical control of plant growth and development (2) Effect of α -naphthaleneacetic acid and 2,3,5-

- triiodobenzoic acid on growth of rice plant. *Proceed. Crop Sci. Soc. Japan* **40**: 258-262. 1962
44. 続栄治・永松土巳：矮性稲の遺伝学的ならびに生理学的研究。II 矮性稲に対するオーキシンの影響。九大農芸雑誌 **25** : 129-136. 1972
45. YAMAZAKI, Y.: Lazy rice gotten up with tryptophan. *Bot. Mag.* **98**: 193-198. 1985
46. TAKAMURE, I. and KINOSHITA, T.: Inheritance and expression of reduced culm number character in rice. *Japan. J. Breed.* **35**(1): 17-24. 1985
47. 高橋萬右衛門・武田和義：節間長比の型による水稻品種の群別。一稲の交雑に関する研究 第XXXVII報—北大農邦文紀要 **7**(1) : 32-43, 1969
48. 岡彦一：稲の分けつ、稈長等に於ける温度反応とその品種間変異。一栽培稲の系統発生的分化 第7報—育雑 **4**(4) : 213-221. 1955
49. 石塚喜明・田中明：分蘖の栄養生理。『水稻の栄養生理』：185-194, 養賢堂, 東京, 1963
50. 高木真基子：イネに含まれるサイトカイニン。植物の化学調節 **25**(1) : 57-67. 1990
51. OMURA, T., SATOH, H., AIGA, I. and NAGAO N.: Studies on the character manifestation in chlorophyll mutations in rice I. Virescent mutants sensitive to low temperature. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.* **21**: 129-140. 1977
52. CHUONG, P. V. and OMURA, T.: Studies on the chlorosis expressed under low temperature condition in rice, *Oryza sativa* L. II. Phenotypic expression behaviors. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.* **24**: 201-214. 1980
53. KITANO, H. and FUTSUHARA, Y.: Character expression of induced dwarf mutants in rice. I. Effect of temperature on culm elongation in the dwarf mutant line Fukei No. 71. *Japan. J. Breed.* **31**: 9-18. 1981
54. KITANO, H. and FUTSUHARA, Y.: Character expression of induced dwarf mutants in rice. II. Morphological and histological observations on the effect of temperature on culm elongation in the dwarf mutant, Fukei No.71. *Japan. J. Breed.* **32**: 146-154. 1982.
55. WANG, X., WANG, M., MEI, M., WU, H., DUAN, W. and WANG, W.: Photoperiod-conditioned male sterility and its inheritance in rice. *Rice Genet.* **II**: 217-226. 1991
56. MARUYAMA, K., ARAKI, H. and KATO, H.: Thermosensitive genic male sterility induced by irradiation. *Rice Genet.* **II**: 227-232. 1991
57. 高牟禮逸朗・木下俊郎：イネにおける温度感受性を示す小粒矮性の遺伝。北大農邦文紀要 **18**(1) : 59-65. 1992
58. MURAI, M., SHINBASHI, N., KUSUTANI, A., HIROSE, S., TAKAMURE, I. and KINOSHITA, T.: Identification of dwarf genes in rice line, Yukara dwarf and Fukei 71, and its response to environmental factors. *Japan. J. Breed.* **40**: 33-45. 1990
59. 木下俊郎・高橋萬右衛門：稲の稈毛及び葉毛の遺伝子構成補遺。一稲の交雑に関する研究 第XXXII報—北大農邦文紀 **6**(3) : 364-370. 1968
60. 盛永俊太郎・栗山英雄・青木政春：Haploidより生じたる diploid 稲に於ける不稈極矮性突然変異。遺雑 **18** : 297-304. 1942
61. JNES, J. W.: Inheritance of natural and induced mutations in Caloro rice. *J. Hered.* **43**: 81-85. 1952
62. 原史六：水稻に於る着色関係因子と不稈因子との關閑。遺雑 **21** : 32. 1946
63. 松葉捷也：イネの畸形小穂の發生機構。第1報ジベレリンで誘発した畸形小穂の形態分析。日作紀 **40** : 75-87. 1971
64. 村井正之・木下俊郎・高橋萬右衛門：穂型に関する6種の主働遺伝子の形質発現に及ぼす冷水処理の影響。一稲の交雑に関する研究 第LXXIX報—北大農場研報 **22** : 46-55. 1982
65. 久野勝治・清水正治：水稻における低温処理時期と形態形成的異常小穂の様相。日作紀 **42** : 527-538. 1973
66. 松葉捷也：イネの畸形小穂の發生機構。第4報複小花畸形、小穂および複粒稻小穂における外部形態と内部構造の關係。日作紀 **43**(3) : 335-344. 1974
67. SATO, S., KINOSHITA, T. and TAKAHASHI, M.: Location of centromere and interchange breakpoints in the pachytene chromosome of rice. Genetical studies on rice plant, LXXI. *Japan. J. Breed.* **30**(4): 387-398. 1980
68. 土屋工：最近におけるオオムギとテンサイの染色体工学的研究。育種学最近の進歩 **28** : 51-61. 1987
69. 高橋隆平：自殖性作物における同質遺伝子系統の利用と育成方法に関する考察。育雑 **25** : 369-372. 1975
70. IWATA, N. and OMURA, T.: 1975. Studies on the trisomics in rice plants (*Oryza sativa* L.). III. Relation between trisomics and genetic linkage groups. *Japan. J. Breed.* **25** (6): 363-368. 1975
71. YOSHIMURA, A., IWATA, N. and OMURA, T.: Linkage analysis by translocation method in rice plant (*Oryza sativa* L.). III. Marker genes located on chromosomes 2, 3, 4 and 7. *Japan. J. Breed.*

- 32(4): 323-332. 1982
72. 高牟禮逸朗・木下俊郎：イネ薬培養へのガンマー線照射により生じた突然変異体の遺伝。北大農邦文紀要 18(4)：437-446. 1993
73. 武田和義：米質に関する育種学的基礎研究。I. イネ品種における粒大の変異ならびに他形質との関係。日作東北支部報 19：67-71. 1976
74. NONAKA, S.: A new type of cultivar, Mitake, with very few in number, but thick and stiff culms. *Barley Genet. Newslett.* 3: 45-47. 1973
75. NONAKA, S.: Further information of the *mnt* locus on chromosome 3. *Barley Genet. Newslett.* 4: 56-58. 1974
76. 伊勢一男：密穂・少分けつ型イネ「合川一号」の草型の遺伝。育雑 41(別1)：362-363. 1991

Summary

Rice plants (*Oryza sativa* L.) have numerous genetic variations in morphological characters, some of which are concerned with agronomic characters such as yield and quality. Therefore, many genetic studies on morphological characters have been carried out. Most of these characters are quantitative traits controlled by polygenes and affected by environmental conditions. On the other hand, about 160 kinds of major genes concerned with morphological characters have been reported in rice (KINOSHITA and TAKAHASHI 1991). This genetic information about genetic actions and locations on chromosomes is useful for genetics, breeding, morphology, physiology and so on. In the present study, genetical investigations were carried out on the following characters: grain size, reduced culm number mutants and temperature sensitive mutants.

The results obtained are summarized as follows:

Major genes concerned with grain size

A long grain type line (N-173) was bred true from the progeny of a mutant induced by successive treatments with gamma rays and EMS (Ethylmetan sulfonate). An incompletely dominant gene was responsible for the long grain character of N-173. The allelism test indicated that the identical allele or the isoallele in the *Lk-f* locus was responsible for the long grain of N-173. In N-173, spikelet length, grain length and 1000-grain weight increased about 1.2, 1.3 or 1.4 times in comparison with those of the original line, Shiokari, while width and thickness of grain

remained unchanged. The plant type of N-173 belonged to the panicle weight type showing some changes from the original line, due to the elongation of panicle and culm.

It is known that *Lk-f* is linked with the gene for awn (TAKEDA and SAITO 1980). In the linkage analyses, the order of genes in chromosome 3 was estimated as *Mi - bc-1 - Lk-f - An-3 - lhs-1 - dl(Hg) - d-20*. In addition, it was supposed that *dl* (drooping leaf) and *lhs-1* (leafy hull sterile-1) had pleiotropic effects which inhibited the expression of *An* (Awn).

A recessive gene and/or minor genes were responsible for the long grain of IRAT13. The allelism test for long grain between IRAT13 and Fusayoshi indicated that the long grain gene of IRAT13 was different from *Lk-f* and designated as *lk-i*. In the linkage analyses, *lk-i* linked with *Ph* and *Pr* belonging to chromosome 4 in the order of *Ph - Pr - lk-i*.

Genic interactions between major genes concerned with grain size were investigated using *Lk-f* and *lk-i* showing long grain and *Mi*, *d-2* and *d-11* showing short grain. The additive effects on spikelet length were determined among these genes.

It is known that the developmental ability of the caryopsis is estimated by the length of 'glume-clipped grains' because of devevelopment of caryopsis without restriction by the size of floral glumes (TAKEDA 1982). In this study, the leafy hull sterile (*lhs-1*) was demonstrated to have the same effect as 'glume-clipped' treatment. *Mi* and *Lk-f* showed effects on both spikelet and caryopsis length in *lhs-1* type.

Reduced culm number mutants

The first report of reduced culm number mutant in rice was by Futsuhara and Yamaguchi (1963). In the present study, four kinds of new mutants, N-133, N-174, N-176 and N-175, were used for gene analysis. N-133 was induced by gamma-ray irradiation from A-5 Akamuro and N-174 by EMS treatment from 'Shiokari'. The other mutants, N-176 and N-175, were also induced by gamma-ray irradiation from two doubled haploids, AC-15 and AC-34.

Character expressions of N-133, N-174, N-176 and N-175 were compared each with the original line under both conditions in paddy field (low temperature) and plastic house (high temperature). N-133, N-176 and N-175 showed one or two short culms in paddy field conditions, while growth was restored to

nearly normal in a plastic house. N-133, N-176 and N-175 proved to be low-temperature sensitive. N-174 showed a reduced culm number and normal plant height under both the conditions in contrast to the other three mutants.

Genic analyses and allelism tests were carried out in paddy field conditions. Different recessive genes were found to be responsible for the new reduced culm number types. The genes of N-133, N-174, N-176 and N-175 were designated as *rcn-1*, *rcn-2*, *rcn-3* and *rcn-4(t)*, respectively. In the linkage analyses, *rcn-1* linked with three marker genes belonging to chromosome 6 in the order of *wx - C - rcn-1 - fs-1*. In addition, *rcn-2* linked with the marker genes belonging to chromosome 4 in the order of *Ph - Pr - rcn-2 - lk-i*.

The genic interactions among reduced culm number, tillering dwarf and 'lazy' growth types were examined under paddy field conditions by using experimental lines having *rcn-1*, *rcn-2*, *rcn-3*, *rcn-4(t)*, *d-3*, *d-4*, *d-5* (triplicate genes), *d-10*, *d-14*, *d-17*, *d-27* and *la*. It was shown that *rcn-1* was epistatic to *rcn-2*, *rcn-3* and *rcn-4(t)*. Temperature sensitivity of *rcn-1* was higher than that of *rcn-3* and *rcn-4(t)*. In addition, *rcn-1* was epistatic to *d-3*, *d-4*, *d-5*, *d-10* (tillering dwarf genes). The genic interactions between *rcn-2* and tillering dwarf genes (*d-10*, *d-14*, *d-17* and *d-27*) were additive for the culm numbers, and a similar relation was recognized between *rcn-3* or *rcn-4(t)* and the tillering dwarf genes. It was reported that the gene *la* for 'lazy' plant type produces a defective effect on the synthesis of L-tryptophan, a precursor of auxin (YAMAZAKI 1985). Double recessive type having *rcn-3* and *la* showed an intermediate plant type between the two genes.

Temperature sensitive mutants

A temperature sensitive mutant was induced in a progeny of AC-85 (a doubled haploid plant) by gamma-ray irradiation and maintained as N-172. In the paddy field, N-172 always showed a haploid-like feature characterized by dwarfness, small spikelet and complete sterility, while a prominent recovery in both plant vigor and seed fertility occurred under the high temperature condition.

Genic analyses were carried out under paddy field conditions. It was shown that a single recessive gene, designated as *d-58(t)*, was responsible for the

dwarf mutant. Further, two kinds of temperature sensitive genes, *d-58(t)* and *rcn-1*, showed an independent relation in the allelism test. In the linkage analysis, it was found that *d-58(t)* linked with *fs-1* and *Hl-a* belonging to chromosome 6. The order of loci was estimated as *wx - C - rcn-1 - fs-1 - Hl-a - d-58(t)*.

To examine the temperature sensitivity of *d-58(t)*, N-172(mutant) and AC-58 (original line) were grown under four different environmental conditions, paddy field, plastic house, and growth chambers at 20°C (low) and 28°C (high), respectively. The phenotype of N-172 was modified prominently under high temperature condition. Plant type and seed fertility were nearly recovered to normal in a plastic house and in 28°C growth chamber. A F₂ population (N-172 x H-69) was grown in both paddy fields and plastic house. The segregation of culm length was continuous in a plastic house because of the restoration of plant type. Thus, it was concluded that *d-58(t)* had temperature-sensitivity.

In Mutant-1, various abnormalities of lemma and palea were observed even within a single panicle. A prominent fluctuation was recognized in the degree of abnormality under different conditions such as green house and paddy field. This character was caused by a single recessive gene, designated as *mls-3(t)*, which belonged to chromosome 4 in the order of *lg - Ph - Pr - mls-3(t) - rcn-2 - d-11 - lk-i*.

To examine the effect of temperature, Mutant-1 was grown in growth chambers under two different temperatures, 20°C and 28°C. Percentages of abnormal spikelets were significantly higher at low temperature. Seed fertility was also affected remarkably by the low temperature.

The dwarf gene of Fukei 71 is allelic to *d-12* from Yukara dwarf (MURAI *et al.* 1990). The internode elongation of Fukei 71 is depressed in the high temperature condition (KITANO and FUTSUHARA 1981, 1982). In the present study, F₂ populations of the reciprocal crossings between N-133 and Fukei 71 were grown both in paddy fields and plastic house. In the paddy field, segregations of *rcn-1* and *d-12* were observed and *rcn-1* was epistatic to *d-12*. On the other hand, in the plastic house condition, segregation was recognized only in *d-12*. Thus, *rcn-1* definitely indicated the nature of temperature sensitivity.

In conditional mutants such as *d-58(t)*, *rcn-1* and

ms-3(t), genic action can be modified by environmental conditions. Thus, these mutants may be

important germplasm for genetic and physiological researches.



Plate 1. Three spikelet types, "Fusayoshi" (left), "Shiokari" (right) and N-173 (middle), a long grain mutant induced from "Shiokari".

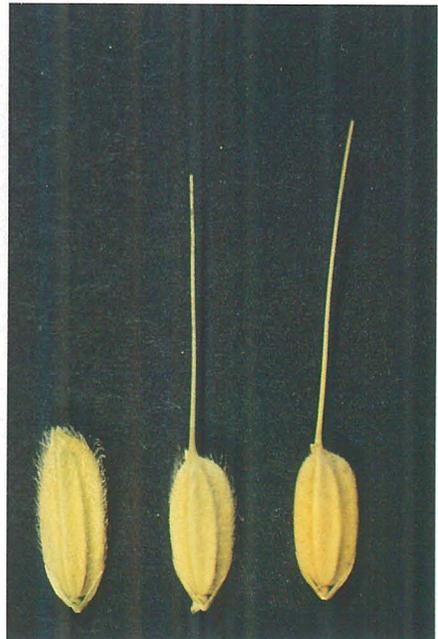


Plate 2. Three spikelet types, "IRAT13" (left), "Fusayoshi" (right) and their F_1 hybrid (middle).



Plate 3. Three spikelet types, H-343 (*Mi*) (left), "Fusayoshi" (*Lk-f*) (right) and their F_1 hybrid (middle).

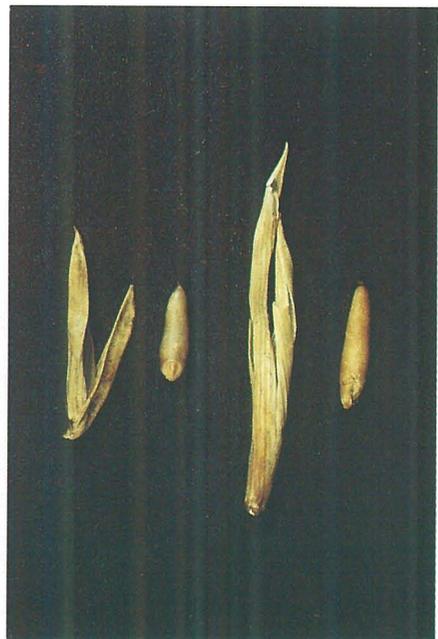


Plate 4. Spikelets and grains of leafy hull sterile (*lhs-1*) types segregated in F_2 population of the cross, No.104 x H-726.

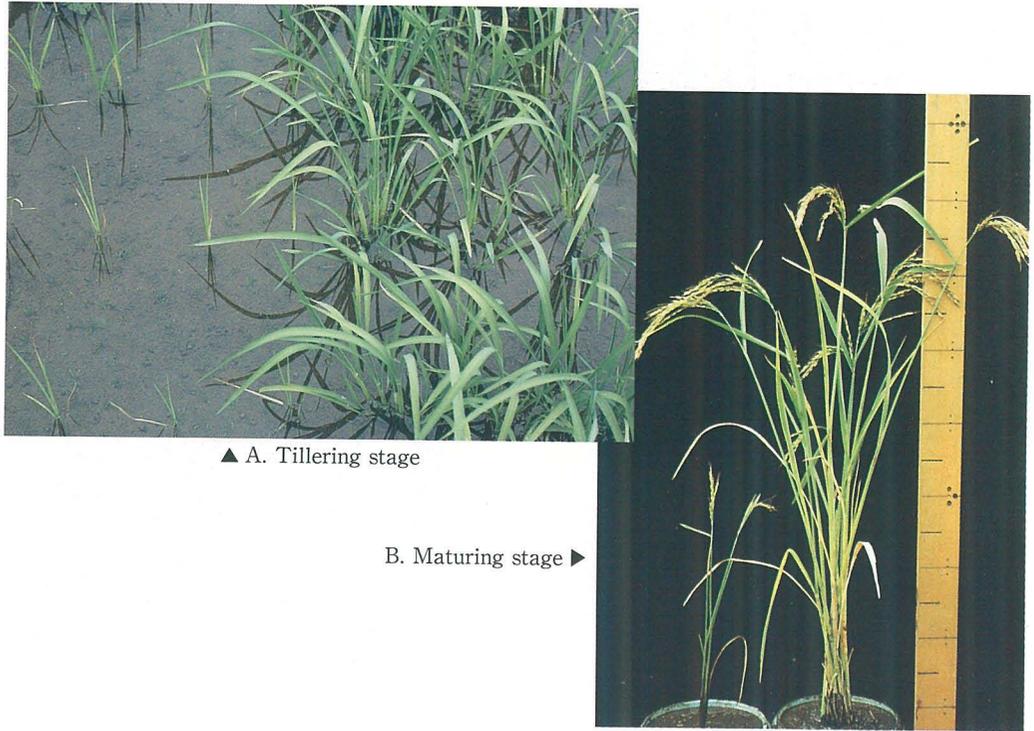


Plate 5. Comparison of plant types between N-133 (left) and A-5 "Akamuro" (right) under paddy field conditions.



Plate 6. F_2 segregation of spikelet types in the cross between N-135 (*dp-2*) and Mutant-1 (*mls-3*). (From left to right +, +, + *mls-3*, *dp-2* + and *dp-2 mls-3*)