



# HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	稲の草型に係わる遺伝子の機能と形質表現に関する研究
Author(s)	村井, 正之; MURAI, Masayuki
Citation	北海道大学農学部邦文紀要, 22(1), 1-49
Issue Date	1999-03-12
Doc URL	<a href="https://hdl.handle.net/2115/12184">https://hdl.handle.net/2115/12184</a>
Type	departmental bulletin paper
File Information	22(1)_p1-49.pdf



# 稲の草型に係わる遺伝子の機能と形質表現に関する研究\*

村井正之

(北海道大学農学部植物育種学講座\*\*)

## Study on the Nature and the Character Expression of the Genes Responsible for the Plant Type of Rice\*\*\*

Masayuki MURAI

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

### 目次

第I章 緒論	2	2. 材料および方法	16
第II章 節間の伸長性に基づく矮性遺伝子の分類	2	3. 結果	17
1. 緒言	2	(1) 穂形質における比較	17
2. 材料および方法	3	(2) 各F <sub>2</sub> 集団の穂形質における頻度分布	18
3. 結果	3	(3) 地上部形質における比較	19
(1) 分散分析	3	(4) 収量性に及ぼす <i>Ur-1</i> ならびに <i>Dn-1</i> の作用	19
(2) 各矮性同質遺伝子系統の特徴	4	4. 考察	20
(3) 茎葉部形質間の相関関係	4	第V章 北海道の歴代の栽培品種における草型の変異	23
(4) 主成分分析	4	1. 緒言	23
(5) 各系統の節間伸長パターン	6	2. 材料および方法	23
4. 考察	9	3. 結果	25
第III章 矮性遺伝子の穂および穀粒形質に及ぼす作用	10	(1) 草型および収量性の変異	25
1. 緒言	10	(2) 形質間の相関関係	27
2. 材料および方法	10	(3) 穂長および節間・葉鞘・葉身長における主成分分析	29
3. 結果	10	4. 考察	29
(1) 矮性遺伝子の穂形質に及ぼす作用	10	第VI章 草型の品種間変異に関する統計遺伝学的解析	30
(2) 矮性遺伝子の粒形質に及ぼす作用	11	1. 緒言	30
(3) 穂, 粒および稈に係わる形質間における相関関係	13	2. 材料および方法	30
(4) 穂および粒形質についての多変量解析	13	3. 結果	33
4. 考察	15	(1) 形質間の相関関係	33
第IV章 穂の形態に関与する6種の主働遺伝子の作用	16	(2) 分散分析	35
1. 緒言	16	(3) 仮説の検定	35
		(4) 遺伝分散成分による解析	36
		(5) <i>W<sub>r</sub></i> と <i>V<sub>r</sub></i> による解析	38
		4. 考察	38
		第VII章 総合論議	40
		摘要	41
		謝辞	42
		引用文献	42
		Summary	44
		Plate	48

\*本報は, 北海道大学博士論文 (1984 年) である。

\*\*現在の所属: 高知大学農学部暖地農学講座。

\*\*\*Doctoral thesis submitted to the Graduate School of Agriculture, Hokkaido University (1984).

\*\*\*\*Present address: Chair of Agriculture, Faculty of Agriculture, Kochi University, Nankoku 783-0093, JAPAN.

## 第I章 緒 論

イネの遺伝学的研究は、星野<sup>13)</sup>が、糯品種に粳品種を交雑してキセニア現象を報告したのに始まるが、その後も、矮性、疎および密穂などの形態的形質や着色性などについての遺伝子分析が試みられた<sup>14,30,40,41,45,52)</sup>。しかし、個々の研究者が、それぞれ、異なった材料で独自の遺伝子を仮定しているため、断片的な研究となる傾向が強くみられた。しかる後、Nagao and Takahashi<sup>43)</sup>は、染色体数  $n$  に相当する12連鎖群を提示した。さらに、Takahashi<sup>9)</sup>によれば、前述の矮性等の他、粒形質、不稔性、ネクロシス、出穂性、アイソザイム、病虫害抵抗性などに関与する遺伝子を含めると、従来の研究によって連鎖地図上に記載されている遺伝子数は、160種余りに達する。

矮性遺伝子としては30余種が見出されているが<sup>55)</sup>、それらのうち、 $d-47$ (低脚烏尖矮性)は、IR-8を始めとする熱帯稲の改良に多大な貢献をなしたのみならず、韓国における耐肥性多収品種の育成にも寄与する所が大であった<sup>1,17,66)</sup>。また、「レイホウ」などの九州における品種改良に多用された「十石」の中に含まれる矮性遺伝子も  $d-47$  と同一であることが解明された<sup>18)</sup>。また、放射線照射によって生じたレイメイ型矮性も  $d-47$  の複対立遺伝子である可能性が示された<sup>18)</sup>。他方、高橋・武田<sup>54)</sup>と武田・高橋<sup>59)</sup>により、節間伸長における遺伝的支配の機構を解析するために矮性遺伝子を利用することが試みられ、種々の遺伝子型における節間長比は5群に分類された。また、細井・高橋<sup>15,16)</sup>および高橋<sup>56)</sup>は、 $d-1$ (大黒矮性)による第2節間の非伸長作用が短日・高温条件によって妨げられ、正常型と同程度まで伸長することを報告した。さらに、 $d-18^h$ (豊雪矮性)、 $d-18^k$ (小丈玉綿矮性)、 $d-35$ (短銀坊主矮性)および  $d-47$  の4種は、シベレリンの生合成経路におけるそれぞれ別の段階をブロックしていることが示唆された<sup>35,50,51)</sup>。Kinoshita and Shinbashi<sup>22)</sup>は、23種の矮性遺伝子について、北海道品種「しおかり」を反復親に用いて戻し交雑法により同質遺伝子系統を育成し、水耕条件下において、各種の矮性遺伝子が種々の形質に及ぼす多面的作用を比較した。本論文の第II章では、これらの同質遺伝子系統を2年間水田で栽培して、圃場条件における各矮性遺伝子の作用を検討し、著者によって考案された上位節間伸

長さおよび第2節間長率という2種の指数を用いて4群に分類できることを明らかにした。

穂の形態に関する主働遺伝子としては、 $Ur-1$ (枝梗湾曲)、 $Dn-1$ (密穂)、 $lax$ (疎穂)、 $sp$ (短穂)、 $Cl$ (穎花叢生)および  $ri$ (輪生枝梗)の6種がよく知られており、その他に  $Bp$ (ガマ穂)など数種がある<sup>9)</sup>。第IV章では、これら6種の主働遺伝子のそれぞれを有する標識遺伝子系統と北海道品種「イシカリ」の間の  $F_2$  集団を用い、穂のみならず地上部諸形質に及ぼす各主働遺伝子の作用性を検討した。

以上の形態的形質に係わる各種の主働遺伝子は、すべて、個々の作用性が強い主働遺伝子であり、それらの作用性の多くは、畸型的と云ってよい。また、2種の矮性遺伝子を併有させた2重劣性型を作成すると高度の不稔性を示し、3重劣性型では著しい生育不良か完全不稔を示す場合が多かった<sup>43)</sup>。一方、矮性などの主働遺伝子を有さない栽培品種間にも草型の変異は明らかに存在しており、これらの遺伝的変異には、多くの場合、Mather<sup>25)</sup>によって提示されたポリジーン系と呼ばれる同義遺伝子群が関与すると考えられている。かかる遺伝子系による遺伝的変異を解析するために、Mather and Jinks<sup>27)</sup>による統計遺伝学的手法が有効であることは、いくつかの報告より明らかである<sup>21,24,28,68)</sup>。第V章で、著者は、まず北海道の代表的な新旧32品種における草型の変異を調べ、収量性との関連を検討した。第VI章では、これらのうち、典型的な短稈穂数型品種である「なるかぜ」や長稈穂重型の「石狩白毛」などの代表的な草型を有する示す5品種を選んで、 $F_1$  ダイアレル分析<sup>9,10)</sup>を行った。

これらの結果を総合して、稲の草型における遺伝的支配機構についての基礎的知見を得るのが本研究の目的である。

## 第II章 節間の伸長性に基づく矮性遺伝子の分類

### 1. 緒 言

イネの矮性遺伝子として、現在まで30種以上の遺伝子が報告されている<sup>55)</sup>。それらのうち  $d-47$ (低脚烏尖型矮性)と  $d-49$ (レイメイ矮性)は、共に耐肥性や耐倒伏性を具備した品種の育成に用いられて、成果をあげている<sup>1,5,17,65)</sup>。高橋・武田<sup>54)</sup>は、各種の矮性型ならびに正常型系統の節間長比を調べ、それらを  $N-$ 、 $dn-$ 、 $dm-$ 、 $d_0$  および  $nl$  型の5種の節間長比型に群別した。他方、Kinoshita and Shinbashi<sup>22)</sup>

は、21種の矮性に関する同質遺伝子系統を育成し、水耕条件下においてそれらの形質表現を比較した。本章では、これらの同質遺伝子系統と反復親「しおかり」を水田において栽培して、それぞれの矮性遺伝子の作用性を検討し、節間長に基づいて新たにそれらを4つの群に分けた。

2. 材料および方法

供試材料としては、戻し交雑法によって育成された19種の矮性同質遺伝子系統および反復親「しおかり」が用いられた (Table II-1)。これらの系統を育成するための一回親には、21種の矮性遺伝子をそれぞれ有する標識遺伝子系統が用いられた。21種の遺伝子のうち、*d-3*、*d-4* および *d-5* は、互いに補足関係にあり、3重劣性型が分けつ矮性を発現する<sup>43)</sup>。また、*d-18<sup>h</sup>* と *d-18<sup>k</sup>* は、*d-18<sup>h</sup> < d-18<sup>k</sup> < +* という優劣関係にある複対立遺伝子である<sup>49)</sup>。M-290 (人為突然変異系統) ならびに N-100 (広場矮性) に由来する矮性遺伝子については、それぞれに、仮の *d-a* ならびに *d-b* という遺伝子記号を用いた。なお、同質遺伝子系統間の F<sub>1</sub> の結果より、*d-b* は、*d-47* と同一もしくは同一座であることが確かめられている (村井 未発表)。

供試系統は、1979 および 1980 年の2年間に、北海道大学農学部付属農場の水田で栽培された。苗はビニールハウス内の畑苗床で育成され、1本植として本田に移植された。栽植密度は、30.2×14.5 cm であった。全量を基肥として、窒素7.2、リン酸7.2、加里4.5 kg/10 a の割合で、化成肥料が施用された。2

Table II-1. The 19 isogenic dwarf lines used in the experiment

Gene symbol	Name of dwarf	Donor	No. of backcrosses
<i>d-1</i>	daikoku dwarf	H-86	8
<i>d-2</i>	ebisu dwarf	H-85	7
<i>d-3, d-4, d-5</i>	bunketsu-waito	H-2	4
<i>d-6</i>	ebisumochi dwarf	H-126	6
<i>d-7</i>	cleistogamous dwarf	N-7	8
<i>d-10</i>	toyohikari bunwai	N-70	8
<i>d-11</i>	norin 28 dwarf	N-58	6
<i>d-12</i>	yukara dwarf	N-62	5
<i>d-13</i>	short grained dwarf	M-51	5
<i>d-14</i>	kamikawa bunwai	H-147	7
<i>d-17(t)</i>	slender dwarf	I-71	5
<i>d-18<sup>h</sup></i>	hosetsu-waisei	N-71	8
<i>d-18<sup>k</sup></i>	kotaketamanishiki dwarf	F1-26	8
<i>d-27</i>	bunketsuto	F1-86	6
<i>d-30</i>	waisei-shirasasa dwarf	F1-3	5
<i>d-35(t)</i>	tanginbozu dwarf	N-77	7
<i>d-47</i>	dee-geo-woo-gen dwarf	I-120 (=IR8)	4
<i>d-a</i>	m-290 dwarf	M-290	4
<i>d-b</i>	hiroba dwarf	N-100	4

反復を設け、1プロットあたり4個体が調査された。

Table II-2. に示される18種の形質が個体別に調査された。稈長、節間・葉鞘・葉身長、止葉 (第1葉) の幅と着生角度および1穂穎花数の調査には、主稈を用いた。第5節間長は、すべての調査個体において、10 mm 以下であった。止葉角度 (止葉と第1節間上部の角度) は、成熟期の1週間前に、1プロット当り8個体について調査された。なお、*d-30* 系統は、成熟期に、葉身が葉節から下垂もしくは落下したので、止葉角度の調査はできなかった。

3. 結果

(1) 分散分析

供試材料についての2年間のデータを用いて、Table II-2. の下部に示すモデルに基づく分散分析

Table II-2. Variance components estimated from the data in 1979 and 1980, expressed by percentages to total variance components

Character	Percentage of variance component due to			
	Lines	Years	L. x Y.	Error
Panicle length	78.9**	2.1**	13.5**	5.5
Culm length	95.6**	0.9**	1.6**	1.9
1st internode length	89.3**	0.3*	6.0**	4.3
2nd "	93.5**	1.0**	1.6	4.1
3rd "	89.5**	2.2**	0.0	8.4
4th "	61.4**	4.6**	18.3**	15.8
1st leaf sheath length	93.9**	0.0	2.5**	3.6
2nd "	96.1**	0.0	1.1	2.7
3rd "	94.2**	0.7*	0.7	4.5
1st leaf blade length	84.0**	0.1	7.7**	8.1
2nd "	88.5**	5.0**	1.8	4.7
3rd "	85.5**	5.0**	6.3**	3.2
Width of 1st leaf	56.6**	24.5**	2.4	16.6
Angle of 1st leaf	81.1**	0.0	7.7*	11.2
No. of panicles <sup>1)</sup>	92.4**	4.9**	1.3**	1.4
No. of spikelets <sup>2)</sup>	91.5**	0.0	4.1**	4.4
100 kernel weight	96.1**	0.0	1.6**	2.3
Days to heading <sup>3)</sup>	75.9**	18.5**	4.7**	0.9

<sup>1)</sup>per plant. <sup>2)</sup>per panicle of main culm. <sup>3)</sup>counted from sowing

\*, \*\*Significant at the 0.05 and 0.01 levels, respectively.

Model of variance analysis

Source	df	Mean square expectation
Lines	l-1	$\sigma^2 + ny\sigma_l^2$
Years	y-1	$\sigma^2 + n\sigma_y^2$
L. x Y.	(l-1)(y-1)	$\sigma^2 + n\sigma_{LY}^2$
Error	ly(n-1)	$\sigma^2$

$\sigma_l^2$  = variance component due to the lines.

$\sigma_y^2$  = variance component due to the years.

$\sigma_{LY}^2$  = variance component due to the interaction between the lines and the years.

$\sigma^2$  = error mean square.

l, y, n = number of lines, years and replications, respectively.

が行われた。平均平方から、それぞれの要因に関する分散成分を算出し、すべての分散成分の合計値に対する百分率として、Table II-2. に示された。いずれの形質においても、系統の分散成分は最も大であり、矮性遺伝子の作用の強いことが示唆された。しかし、第4節間長では、系統×年次と誤差の分散成分が比較的大きいため、系統の分散成分は他の形質より小さかった。従って、この形質は、環境に影響されやすく、系統間の差異は年次によって変動すると云える。他方、止葉幅では、年次と誤差の分散成分が大であるため、系統の分散成分が比較的小であった。

#### (2) 各矮性同質遺伝子系統の特徴

各矮性同質遺伝子系統の穂長、稈長、節間長および葉鞘・葉身長が、「しおかり」に対する百分率として、Table II-3. に示された。d-18<sup>a</sup> 系統の稈長は最も短く、d-1 系統がこれに次いだ。反対に、d-7 系統の稈長は最も長く、d-30 系統がこれに次いだ。他の系統の稈長は、「しおかり」の41~64%であった。d-6 および d-12 系統の第1節間長は、「しおかり」とほぼ同程度であった。反対に、d-a 系統の第1節間長は、d-18<sup>a</sup> 系統を除いて最も短かった。d-1, d-6, d-11 および d-18<sup>a</sup> 系統の第2節間長は、極端に短かった。d-7, d-11 および d-30 系統の第3節間長はそれぞれ「しおかり」との間で有意差がみられなかった。第4節間長の短縮は、第3節間長より更に著しい場合が多かった。d-2, d-12, d-14, d-47 および d-a 系統の穂長は、「しおかり」との間で有意差がみられなかった。しかし、d-11 系統の穂長のみは、「しおかり」を凌いだ。これは、穂首苞葉の発達が穂軸下部を伸長せしめたことに起因する。各形質につき、19種の同質遺伝子系統の「しおかり」に対する百分率についての平均値を求め、表中の下部に示した。その平均値は、穂長の81%から第4節間長の31%に至るまで、上位節間から下位節間に向かって減少した。従って、矮性遺伝子の多くは穂や上位節間より下位節間を強く短縮せしめたことと云えよう。しかし、葉鞘および葉身長の平均値についての差異は小さかった(73~84%)。

Table II-3. に示された以外の1株穂数などの6形質における各系統と「しおかり」の実測値を Table II-4. に示した。5種の分けつ矮性、すなわち d-3, 4, 5, d-10, d-14, d-17 および d-27 の各系統は「しおかり」に比べて5倍以上の穂数を示した。これら

のうち、d-3, 4, 5 系統を除く4系統は、「しおかり」より出穂が7~20日遅かった。これらの系統においては、過剰な分けつの発生が幼穂の分化を遅らせたと考えられる。

d-7 および d-a 系統の1穂穎花数は「しおかり」を有意に凌いだ。他の系統は「しおかり」以下であった。玄米百粒重では、d-1 および d-11 系統が、他よりも顕著に劣った。反対に、d-18<sup>a</sup>, d-47 および d-b 系統は、「しおかり」よりも有意に増大した。止葉幅では、d-1 系統が最大であり、反対に、d-3, 4, 5 系統が最小であった。止葉角度では、すべての系統が「しおかり」より小であり、矮性系統は一般に直立型の葉身を有していた。

1980年の結果も、概ね、1979年の結果と一致した。

これらの結果に基づいて、各同質遺伝子系統の特性を纏めた表が、Table II-5. である。矮性遺伝子の多くは稈長を短縮するのみならず、種々の形質に多面的な作用を有する事が明らかにされた。

#### (3) 茎葉部形質間の相関関係

穂長、稈長、各節間・葉鞘・葉身長、止葉幅および止葉角度における相互間の相関係数が Table II-6. に示された。稈長は各節間、葉鞘、葉身長と高い相関関係にあった。節間長においては、第3節間長と第4節間長の相関が最も高かった。各葉鞘と葉身長間では、相互に高い相関関係がみられた。第1節間長は、第1葉鞘および葉身長と高い相関を示した。1979年においてのみ、止葉角度は、稈長、第2および第4節間長と有意な相関を示した。

#### (4) 主成分分析

穂長、各節間長、各葉鞘および葉身長に関する相関係数を用いて、主成分分析を行った。Table II-7. に示される如く、これらの形質のすべてを用いて解析した場合、第1主成分は、すべての形質と高い相関を示した。第2主成分は、第1節間長と負の相関を示したが、第3および第4節間長とは正の相関を示した。第3主成分は、第2節間長と最も高い相関を示した。

同様な3種の主成分は、節間長のみを用いた解析の場合にも得られた(Table II-8.)。葉鞘および葉身長を用いた場合(Table II-9.)、第1主成分は、これらの形質のすべてと高い相関を示し、寄与率は85%以上であった。第2主成分は、第1葉鞘および葉身長とは正の相関を示し、反対に、第3葉鞘および葉身長とは負の相関が示した。

**Table II-3.** The lengths of panicle, culm, internodes, and leaf sheaths and blades of the 19 isogenic dwarf lines in 1979, expressed by percentages to those of 'Shiokari'

Name of isoline	Panicle length	Culm length	Internode length				Leaf sheath length			Leaf blade length		
			1st	2nd	3rd	4th	1st	2nd	3rd	1st	2nd	3rd
d-1	37	32	64	3	25	8	65	54	60	55	63	59
d-2	94 <sup>ns</sup>	59	75	42	60	20	86	78	76	88	88	69
d-3, 4, 5	72	41	59	35	22	20	71	60	64	55	66	59
d-6	64	46	102 <sup>ns</sup>	6	8	8	107	96 <sup>ns</sup>	101 <sup>ns</sup>	92 <sup>ns</sup>	99 <sup>ns</sup>	84
d-7	81	87	74	99 <sup>ns</sup>	90 <sup>ns</sup>	70	91	91	93 <sup>ns</sup>	91 <sup>ns</sup>	96 <sup>ns</sup>	91 <sup>ns</sup>
d-10	80	55	68	60	28	28	79	79	84	76	79	81
d-11	112	52	58	2	109 <sup>ns</sup>	85 <sup>ns</sup>	93	88	89	85	90 <sup>ns</sup>	83
d-12	106 <sup>ns</sup>	63	100 <sup>ns</sup>	59	23	13	106 <sup>ns</sup>	98 <sup>ns</sup>	98 <sup>ns</sup>	91 <sup>ns</sup>	103 <sup>ns</sup>	83
d-13	70	58	68	49	58	50	76	62	79	66	85	76
d-14	91 <sup>ns</sup>	54	80	46	23	20	90	83	92	93 <sup>ns</sup>	98 <sup>ns</sup>	84
d-17	84	60	74	56	39	53	77	75	90	78	93 <sup>ns</sup>	82
d-18 <sup>h</sup>	40	13	26	5	3	5	33	23	23	24	25	23
d-18 <sup>k</sup>	79	53	68	51	42	10	70	65	56	53	66	56
d-27	86	64	80	60	43	53	81	78	88	87	91 <sup>ns</sup>	88
d-30	79	79	65	85	97 <sup>ns</sup>	85 <sup>ns</sup>	88	98 <sup>ns</sup>	115	83	100 <sup>ns</sup>	84
d-35	83	61	54	76	66	20	88	74	60	78	73	52
d-47	93 <sup>ns</sup>	59	74	60	42	15	101 <sup>ns</sup>	90	84	86	96 <sup>ns</sup>	72
d-a	90 <sup>ns</sup>	54	35	71	69	25	79	85	94 <sup>ns</sup>	75	109 <sup>ns</sup>	96 <sup>ns</sup>
d-b	89	54	64	60	33	10	89	82	71	88	78	62
Mean	81	55	68	49	46	31	83	77	80	76	84	73
(Actual value, cm)	16.0	64.6	26.0	21.7	13.0	4.0	23.3	21.7	17.9	26.0	28.9	30.3
L. S. D. <sub>(0.05)</sub> (cm)	1.8	3.7	2.3	1.0	2.8	1.1	1.5	1.0	1.4	2.7	3.2	2.7

Difference from 'Shiokari' was significant at the 0.05 probability level with the exception of ns (non-significant).

**Table II-4.** Yield components and two leaf characters of the 19 dwarf lines and 'Shiokari' in 1979

Name of isoline	No. of panicles <sup>1)</sup>	No. of spikelets <sup>2)</sup>	100 kernel weight (g)	Days to heading <sup>3)</sup>	Width of 1st leaf (mm)	Angle of 1st leaf (degree)
d-1	19.7	93**	0.99**	88.0	12.4**	12.2**
d-2	16.7	101*	1.82	89.0	10.2	13.8**
d-3, 4, 5	82.8**	43**	1.72	91.5**	7.6*	29.7**
d-6	22.7	82**	1.92	89.0	9.9	24.4**
d-7	18.3	137*	1.67	89.0	10.3	34.1**
d-10	85.9**	62**	1.71	100.0**	9.2	23.2**
d-11	15.8	93**	1.20**	98.0**	11.5*	13.8**
d-12	17.3	110	1.82	86.5**	9.7	22.5**
d-13	19.7	85**	1.75	108.5**	10.5	18.5**
d-14	112.4**	81**	1.66	103.0**	9.8	19.4**
d-17	81.3**	82**	1.66	104.0**	8.9	23.5**
d-18 <sup>h</sup>	31.1*	26**	1.82	98.5**	8.6*	23.5**
d-18 <sup>k</sup>	25.8	64**	2.13**	89.5	9.4	20.3**
d-27	88.2**	80**	1.74	105.0**	9.2	27.8**
d-30	16.1	125	1.59*	91.0*	9.4	—
d-35	19.2	84**	1.88	89.0	9.8	36.6*
d-47	16.4	76**	2.06**	91.5**	11.3*	14.1**
d-a	16.7	156**	1.81	92.5**	11.4*	17.2**
d-b	17.8	75**	2.12**	91.0*	10.1	16.6**
Shiokari	19.2	120	1.79	89.0	9.9	48.2
L. S. D. <sub>(0.05)</sub>	9.7	16	0.16	1.5	1.1	8.8

<sup>1)</sup>per plant. <sup>2)</sup>per panicle of main culm. <sup>3)</sup>counted from sowing.

\*, \*\*Difference from 'Shiokari' was significant at the 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.

従って、「しおかり」と19種の矮性同質遺伝子系統の節間長における変異は、以下に述べる3つの観点より把握できると考える。すなわち、1) 稈長によって示される全体的な大きさ(長さ)、2) 上位(第1)節間に対する下位(第3および第4)節間の相対的な伸長性、および3) 特定の系統にみられる第2節間長の極端な短縮。他方、葉鞘および葉身長は、相互にほぼ同率的に変異したと云える。

#### (5) 各系統の節間伸長パターン

各系統の節間伸長パターンを比較するために、第2節間長率と上位節間伸長度が用いられた。第2節間長率は、稈長に対して第2節間長の占める割合(%)である。上位節間伸長度は、本研究で著者により独自に考案された1種の複合形質であり、第1節間長に対する第3節間長の比の逆正接値、すなわち  $\tan^{-1}$  (第1節間長/第3節間長) によって算出された。前述の如く、第4節間長は環境要因によって影響されやすく、しかも、稈長に対する割合が比較的小さい。そのため、上位節間伸長度には、第4節間長が含まれなかった。この2種の新形質と第1節間長/第3節間長について、Table II-2. と同様の方法で分散分析が行われた。Table II-10. に示す如く、

両形質において、系統の分散成分は、他の分散成分より著しく大であった。また、上位節間伸長度における系統の分散成分の相対的大きさは、第1節間長/第3節間長におけるよりも明らかに大であった。従って、前者は、後者に比べて、環境要因に対して安定的であったと云える。2種の形質による供試系統の散布図を、Fig. II-1-a(1979年)および-b(1980年)に示した。すべての矮性同質遺伝子系統は、上位節間伸長度によって、「しおかり」より上位節間伸長型の系統群ならびに「しおかり」よりも下位節間伸長型の2系統群に区分された。1979年と1980年における群別は、d-13系統をのぞくすべての系統でほぼ一致した。他方、第2節間長率では、多くの系統が「しおかり」と前後する値を示したのに対し、d-1, d-6, d-11 および d-18<sup>a</sup> の各系統はそれらよりも明らかに小さな値を示した。以上の結果、d-13系統を除くすべての系統は、以下に述べる4群に群別することができた。すなわち、第I群は「しおかり」より上位節間伸長型で、且つ第2節間長を正常に伸長せしめる系統が含まれ、d-2, d-3, 4, 5, d-10, d-12, d-14, d-17, d-18<sup>k</sup>, d-27, d-47 および d-b の10系統よりなる。第II群は第2節間以下が著しく短

Table II-5. Characteristics of 19 isogenic dwarf lines

Name of isolate	Characteristics
d-1	Extreme reduction of the second internode length and small grain.
d-2	Extreme reduction of the second internode length in some of the culms, and normal grain.
d-3, 4, 5	Tillering type.
d-6	Extreme reduction of the second and lower internode lengths.
d-7	Short grain and cleistogamy. Long culm as compared with those of the other dwarf lines.
d-10	Tillering type and delayed heading.
d-11	Extreme reduction of the second internode length and the smallest grain of those of the dwarf lines in this study. Development of neck leaf.
d-12	Similar to Shiohari with the exception of short lower internodes and erect leaves.
d-13	Yellowish leaf and delayed heading.
d-14	Tillering type and delayed heading.
d-17	do.
d-18 <sup>a</sup>	Extreme dwarfness.
d-18 <sup>k</sup>	Many panicles of small size, as compared with those of 'Shiohari'.
d-27	Tillering type and delayed heading.
d-30	Moderate dwarfness and shattering.
d-35	Lower internode elongation type and normal grain. (responsive to gibberellin.)
d-47	Upper internode elongation type and normal grain.
d-a	Typical lower internode elongation type.
d-b	Similar to d-47 line.

**Table II-6.** Correlation coefficients among the panicle, culm and leaf characters in 1979 (below diagonal) and in 1980 (above diagonal)

	Panicle length	Culm length	Internode length				Leaf sheath length			Leaf blade length			Width of 1st leaf	Angle of 1st leaf
			1st	2nd	3rd	4th	1st	2nd	3rd	1st	2nd	3rd		
Panicle length		.37	.28	.11	.59**	.12	.54*	.47*	.41	.56*	.46*	.46*	.18	-.10
Culm length	.61**		.70**	.86**	.71**	.50*	.72**	.77**	.71**	.72**	.67**	.65**	-.03	.30
1st internode length	.40	.54*		.40	.21	.04	.84**	.69**	.55*	.72**	.55*	.42	-.14	.21
2nd "	.41	.84**	.21		.50*	.34	.45*	.54*	.48*	.42	.42	.44	-.14	.37
3rd "	.53*	.70**	-.01	.50*		.62**	.40	.53*	.55*	.59**	.54*	.55*	.28	.11
4th "	.40	.72**	.19	.45*	.84**		.12	.31	.50*	.19	.45*	.61**	-.02	-.01
1st leaf sheath length	.72**	.66**	.74**	.37	.34	.27		.89**	.71**	.86**	.69**	.55*	-.09	.06
2nd "	.75**	.77**	.66**	.52*	.49*	.44*	.94**		.91**	.92**	.90**	.77**	-.03	.01
3rd "	.60**	.72**	.61**	.46*	.46*	.56**	.79**	.91**		.84**	.97**	.91**	-.02	.03
1st leaf blade length	.75**	.75**	.70**	.49*	.42	.41	.92**	.93**	.84**		.83**	.66**	.12	.03
2nd "	.71**	.70**	.58**	.49*	.45*	.43	.84**	.91**	.94**	.88**		.94**	.11	-.08
3rd "	.62**	.73**	.57**	.48*	.50*	.60**	.71**	.84**	.93**	.80**	.92**		.11	-.11
Width of 1st leaf	.23	.03	-.02	-.14	.33	.04	.27	.23	.18	.22	.29	.24		-.50*
Angle of 1st leaf	.03	.58**	.27	.58**	.29	.47*	.15	.19	.14	.20	.06	.20	-.46*	

\*, \*\*Significant at the 0.05 and 0.01 levels, respectively.

**Table II-7.** Factor loadings of the first three principal components analyzed by the use of the lengths of panicle, internodes, leaf sheaths and blades

Length of	Factor (1979)			Factor (1980)		
	I	II	III	I	II	III
Panicle	.78	.04	.24	.58	-.05	.76
1st internode	.66	-.54	-.16	.69	-.54	-.22
2nd "	.58	.37	.57	.58	.15	-.46
3rd "	.59	.74	-.04	.68	.46	.31
4th "	.59	.68	-.34	.47	.78	-.14
1st leaf sheath	.89	-.33	.09	.85	-.44	.01
2nd "	.96	-.13	.06	.96	-.16	-.08
3rd "	.93	-.05	-.20	.94	.10	-.12
1st leaf blade	.94	-.20	.08	.91	-.26	.10
2nd "	.94	-.11	-.02	.93	.07	-.05
3rd "	.91	.03	-.21	.86	.29	-.04
Eigen value	7.27	1.63	0.63	6.79	1.53	0.98
Contribution (%)	66.1	14.8	5.8	61.7	13.9	8.9
Cumulated (%)		80.8	86.6		75.6	84.5

**Table II-8.** Factor loadings of the first three principal components analyzed by the use of internode lengths

Length of	Factor (1979)			Factor (1980)		
	I	II	III	I	II	III
1st internode	.25	.95	.19	.48	.79	.38
2nd "	.73	.16	-.66	.78	.29	-.54
3rd "	.91	-.30	.16	.85	-.26	.07
4th "	.91	-.10	.32	.73	-.52	.25
Eigen value	2.25	1.02	0.60	2.10	1.05	0.50
Contribution (%)	56.3	25.4	15.0	52.6	26.2	12.4
Cumulated (%)		81.7	96.7		78.8	91.2

**Table II-9.** Factor loadings of the first two principal components analyzed by the use of the lengths of leaf sheaths and blades

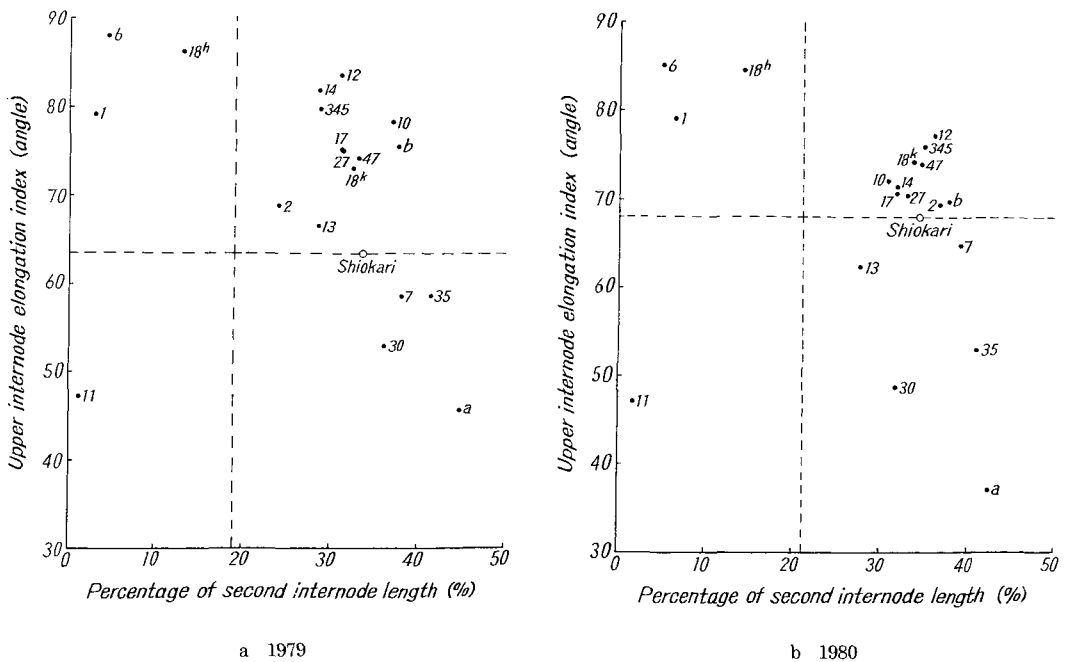
Length of	Factor (1979)		Factor (1980)	
	I	II	I	II
1st leaf sheath	.92	.37	.84	.49
2nd "	.97	.14	.97	.15
3rd "	.95	-.22	.97	-.20
1st leaf blade	.95	.22	.92	.27
2nd "	.97	-.13	.96	-.23
3rd "	.92	-.36	.87	-.45
Eigen value	5.37	0.40	5.13	0.63
Contribution (%)	89.5	6.7	85.6	10.6
Cumulated (%)		96.2		96.1

**Table II-10.** Variance components estimated for the compound characters, expressed by percentages to the total variance components

Compound character	Percentage of variance component due to			
	Lines	Years	L. x Y.	Error
Percentage of the second internode length to culm length <sup>1)</sup>	92.5**	0.2	0.0	7.3
Upper internode elongation index	87.6**	2.3**	5.0*	5.1
Ratio of the first internode length to the third internode length	70.8**	5.0**	18.1**	6.1

<sup>1)</sup> Arcsin transformation was carried out before the estimation.

\*, \*\* Significant at the 0.05 and 0.01 levels, respectively.



**Fig. II-1** Scatter diagram of the nineteen isogenic dwarf lines and ‘Shiokari’ according to the upper internode elongation index and the percentage of the second internode length to culm length in 1979 and 1980.

LSDs of the upper internode elongation index and the percentage of the second internode length to culm length at the 0.05 probability level were 6.5° and 9.3% in 1979, and 6.1° and 6.2% in 1980, respectively.

縮する d-1, d-6 および d-18<sup>a</sup> 系統である。なお、これらの 3 系統においては、第 1 節間は稈長の 70% 以上を占める。第 III 群は、下位節間伸長型で第 2 節間が正常に伸長する d-7, d-30, d-35 および d-a の 4 系統が含まれる。第 IV 群は d-11 系統のみであり、第 2 節間の伸長しない下位節間伸長型であった。

#### 4. 考 察

各種の矮性遺伝子について、節間、葉鞘ならびに葉身に対する作用性を同質遺伝子系統を用いて比較した。主成分分析の結果から、各矮性遺伝子による節間長の短縮効果は、1) 稈長で表わされるすべての節間の全体的な短縮、2) 上位 (第 1) 節間に対する下位 (第 3・第 4) 節間の相対的な伸長性、お

よび、3) 特定の矮性遺伝子による第2節間の極端な短縮の3種の要因によって特徴づけられた。Morishima and Oka<sup>31)</sup>により、本研究の第1および第2主成分にほぼ相当する主成分が稈長に関する各種の突然異変系統において見出され、それぞれ、アイソメトリーおよびアロメトリーと名付けられた。従来、節間の伸長様式を比較するためには、因子スコアが用いられた<sup>20,31)</sup>。しかし、本研究では、新たに上位節間伸長度を考案した。この複合形質は、因子負荷量によって得られる因子スコアと異なり、節間長の実測値から直接算出されているために、別個におこなわれた実験結果についても共通して用いることができる。上位節間伸長度によって比較したところ、矮性系統の多くは、「しおかり」より上位節間伸長型であった。Morishima and Oka<sup>31)</sup>は、突然変異系統のほとんどが、原品種「農林8号」より「上位伸長型」であったことを報告した。従って、稲における矮性遺伝子の多くが、上位節間より下位節間を一層顕著に短縮せしめると考えられる。

本研究に用いた19種の矮性は、高橋・武田<sup>54)</sup>が用いた8種の矮性のすべてを含む。そこで高橋・武田<sup>54)</sup>による分類を本研究の分類と比較してみた。d-18<sup>b</sup>系統は、d-6系統と同様に、第2以下の節間の伸長が著しく抑制されるので、武田のd-6型とみなされる。d-1およびd-11系統は、第2節間長がほとんど伸長しないのでdm-型とみなしてよい。しかし、d-1系統がd-6系統やd-18<sup>b</sup>系統に次ぐ上位節間伸長型を示したのに対して、d-11系統は明らかに下位節間伸長型に属していた。高橋・武田<sup>54)</sup>によると、d-2を有する系統は、dm-型もしくは正常型と相似の節間長比を有するdn-型に属するはずである。本実験で用いたd-2系統の個体内変異を調べたところ、1979年においては、第2節間非伸長(0.5 mm以下)の数本の稈が第2節間の正常に伸長した稈(12 cm以上)と共に含まれていた。しかし、1980年においては、すべての個体のすべての稈は第2節間が正常に伸長していた。故に、d-2遺伝子による第2節間の短縮は、環境要因の影響を受けやすいと云える。他方、d-3, 4, 5, d-7, d-12およびd-14を有する系統、ならびにd-2を有する系統の一部は、dn-型に属するとされる。しかし、本研究では、さらに上位節間伸長型のd-2, d-3, 4, 5, d-12およびd-14系統と下位節間伸長型のd-7系統とに分類できた。

以上のように、同質遺伝子系統を用いることによ

り、ほぼ斉一な遺伝的背景のもとでは、矮性遺伝子の作用をより詳細に比較することが可能であった。

### 第III章 矮性遺伝子の穂および穀粒形質に及ぼす作用

#### 1. 緒言

前章では、節間の上位と下位の伸長性ならびに第2節間の特異的な短縮性を基にして、19種の矮性同質遺伝子系統を4群に分類した。多くの矮性遺伝子は稈長を短縮せしめるのみならず、1穂穎花数や粒形にも作用を有することが知られている<sup>22,44,46)</sup>。本章では、各種の矮性遺伝子が穂ならびに粒形質に及ぼす作用を明らかにすることを目的として、「しおかり」とその矮性同質遺伝子系統との間で比較を行った。

#### 2. 材料および方法

供試系統は、前章と同じく19種の矮性同質遺伝子系統とそれらの反復親「しおかり」が用いられている。これらは前章と同一の条件下で1979年に栽培された。

Table III-1. に示すような穂および小穂に関する13種の形質が調査された。穂形質については主稈が用いられ、穎花数および1, 2次枝梗数は1穂当りの数値で示された。1穂穎花数(a), 1次枝梗数(b), 1次枝梗当り2次枝梗数(c), 1次枝梗当り穎花数(d)および2次枝梗当り穎花数(e)の5形質間には、次式のような関係がある。

$$a = db + ebc \quad (bc = 2 \text{ 次枝梗数})$$

従って、bからeに至る4形質は、1穂穎花数の構成要素とみなしてよい。かかる考え方は、真中・松島<sup>25)</sup>からも支持される。また、本研究の1次枝梗長は、穂軸より分枝したすべての1次枝梗の長さを測定し、その平均長である。2次枝梗長は、穂首節から第2および第3番目の1次枝梗上に分枝した2次枝梗の平均長である。

なお、1994年以前において、SB1ならびにSB2 (Fig. III-1 参照)は、1次枝梗着生穎花数ならびに2次枝梗着生穎花数と称していたが、1995年以降(本報も含む)は1次枝梗当り穎花数ならびに2次枝梗当り穎花数を用いている(‘着生’を‘当り’に変更)。

#### 3. 結果

##### (1) 矮性遺伝子の穂形質に及ぼす作用

各種の矮性遺伝子について、それらの穂形質に及

Table III-1. Panicle and grain characters used in the experiment

Character	Explanation
1. No. of spikelets per panicle	Measured in the panicle of main culm
2. No. of primary branches	do.
3. No. of secondary branches	do.
4. No. of secondary branches per primary branch	No. of secondary branches/No. of primary branches
5. No. of spikelets per primary branch	No. of spikelets setting on primary branches/No. of primary branches
6. No. of spikelets per secondary branch	No. of spikelets setting on secondary branches/No. of secondary branches
7. Panicle length	Length from the panicle base to the tip of panicle
8. Length of primary branch	Total length of primary branches/No. of primary branches
9. Length of secondary branch	The mean length of secondary branches which was measured in the second and third lowest primary branches on the panicle axis
10. 100-kernel weight	Measured in brown rice
11. Grain length	Measured in unhulled grains
12. Grain width	do.
13. Percentage of awning	No. of spikelets having awns/No. of spikelets, expressed by percentage

ぼす作用を調べた。各矮性同質系統における1穂穎花数ならびに4種の構成形質の数値を、「しおかり」の数値に対する百分率に変換してFig. III-1に示した。d-7およびd-a系統の1穂穎花数は、「しおかり」よりも有意に増加した。しかし、その原因はd-a系統が1次枝梗数の増加によったのに反して、d-7系統では1次枝梗当り2次枝梗数の増加による寄与が大であった。d-12およびd-30系統の1穂穎花数では、それぞれ、「しおかり」との間に有意差がみられなかった。その他の15系統においては、1穂穎花数が「しおかり」よりも有意に減少した。その原因として、d-1, d-2およびd-35系統では、1次枝梗数の減少がみられたのに反して、d-13系統では主として1次枝梗当り2次枝梗数の減少によっていた。d-3, 4, 5, d-10, d-14, d-17およびd-27の各系統はいずれも分けつ矮性であるが、d-6, d-18<sup>a</sup>, d-18<sup>b</sup>, d-47およびd-bの各系統と同様に、1穂穎花数の減少が、前記の2形質双方の減少に起因していた。特に1穂穎花数の減少が顕著であったd-18<sup>a</sup>系統では、1穂当たり平均1.4本の2次枝梗を生じたにすぎなかった。他方、d-11系統では、2次枝梗当り穎花数が1穂穎花数の減少に最も影響を与えていた。なお、他の系統においても、2次枝梗当り穎花数は、ある程度、1穂穎花数の減少と係わりがみられた。しかし、1次枝梗当り穎花数は、d-3, 4, 5などの4系統を除いて、「しおかり」との間に有意差がみられず、1穂穎花数の増減に与える影響は小さかった。

各系統の穂長ならびに1, 2次枝梗長をTable III-2.に示した。穂長においては、d-11系統のみが「しおかり」より有意に長かったが、これは、d-11によって穂首節に苞葉を生じ、穂軸下部が異常に伸長したためである。d-2, d-12, d-14, d-47, d-aおよびd-bの各系統では、「しおかり」との間に有意差がみられず、極矮性のd-18<sup>a</sup>系統が最も短く、d-1系統がこれに次いだ。1次枝梗長は、d-11系統を除いて、穂長とほぼ同様の傾向を示した。2次枝梗長では、d-30系統のみが「しおかり」より有意に長くなった。反対に、d-11系統では最も短く、d-18<sup>a</sup>系統がこれに次いでいた。一般に、2次枝梗長は、穂長および1次枝梗長と傾向を異にした。

#### (2) 矮性遺伝子の粒形質に及ぼす作用

19種の矮性同質遺伝子系統と「しおかり」について、玄米百粒重、籾長、籾幅および有芒穎花率の実測値をTable III-3.に示した。d-1, d-11およびd-30系統では、籾長の短縮によって「しおかり」より粒重が減少した。反対に、d-18<sup>a</sup>, d-47およびd-b系統では粒重が増加したが、これは籾幅の増加による。d-7およびd-13系統では、籾長は短縮しても、籾幅が増加したために粒重はあまり変らなかった。なお、d-10系統では、両者とも減少した。その他、籾幅の増加のみが有意であったのはd-6系統であり、d-14とd-17系統では籾幅が減少した。なお、極矮性であるd-18<sup>a</sup>系統では、「しおかり」との間に有意差はみられなかった。「しおかり」では、最長で3 cmに達

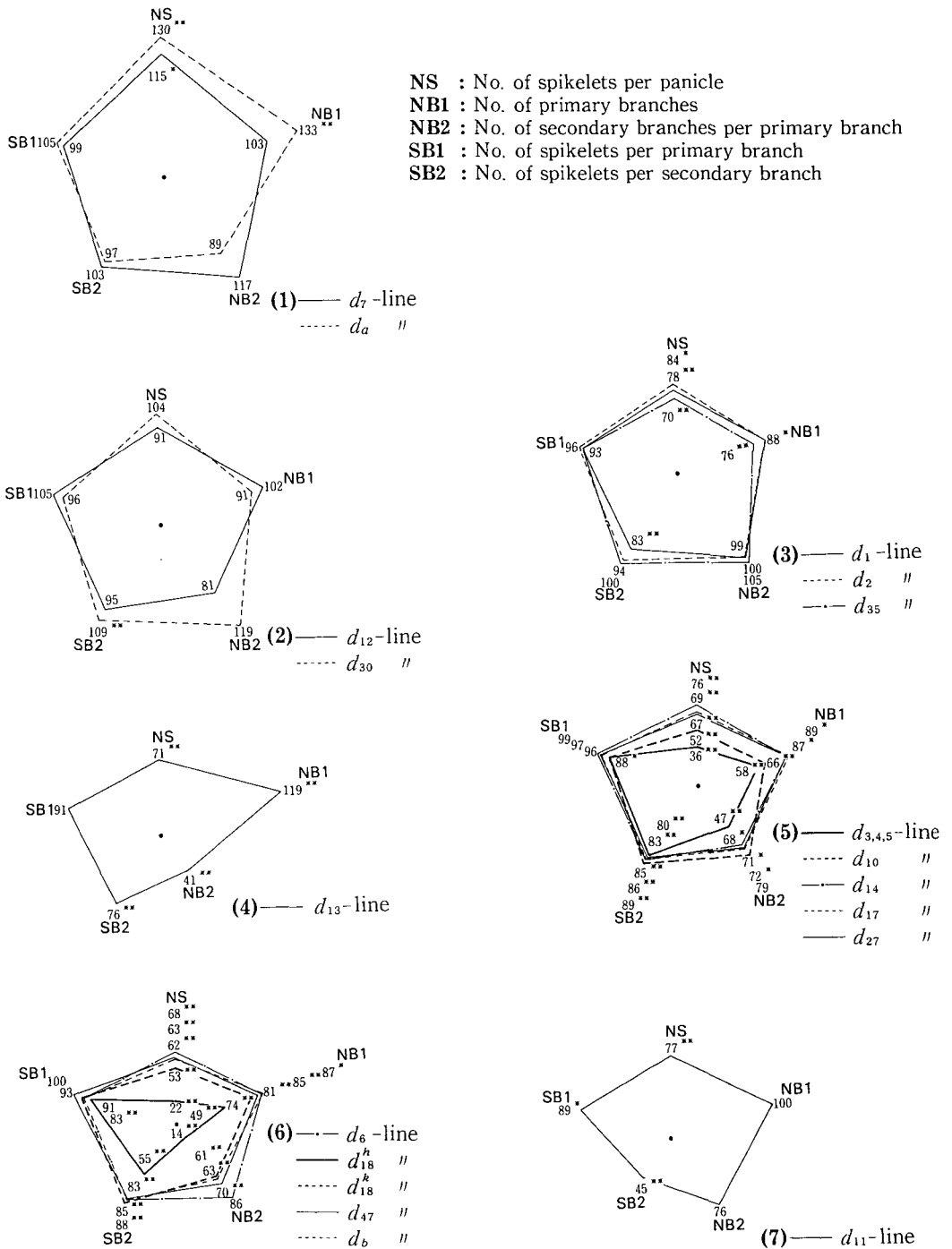


Fig. III-1 Diagrammatical representation of the number of slikelets per panicle and the four component characters in the 19 dwarf lines, expressed as percentage to those of 'Shiokari'. The actual values of 'Shiokari' were NS=120, NB1=9.9, NB2=1.99, SB1=5.7 and SB2=3.3.

\*, \*\*Difference from 'Shiokari' was significant at the 0.05 and 0.01 levels, respectively.

**Table III-2.** The lengths of panicle, and primary and secondary branches in the 19 dwarf lines, expressed as percentages to those of 'Shiokari'

Isoline	Panicle length	Length of	
		primary branch	secondary branch
d-1	56**	52**	43**
d-2	98	100	69**
d-3, 4, 5	73**	71**	72**
d-6	62**	81**	74**
d-7	76**	79**	77**
d-10	81**	80**	90
d-11	118**	80**	35**
d-12	107	103	84*
d-13	70**	60**	40**
d-14	91	80**	77**
d-17	83**	76**	69**
d-18 <sup>a</sup>	39**	50**	39**
d-18 <sup>a</sup>	79**	84**	95
d-27	87*	76**	68**
d-30	76**	81**	125**
d-35	82**	91*	99
d-47	92	94	70**
d-a	89	91**	94
d-b	89	83**	60**
Mean	82	79	73
Actual length in Shiokari (cm)	16.0	6.7	1.29
L. S. D. <sub>(0.05)</sub> (cm)	1.8	0.6	0.17

\*, \*\*Difference from 'Shiokari' was significant at the 0.05 and 0.01 levels, respectively.

する芒を生じ、有芒穎花割合は、89.6%であった。しかし、d-1 および d-11 系統では、全穎花が無芒となった。また、d-7, d-13 および d-30 系統においても、有芒穎花率は「しおかり」に比べて有意に減少した。

(3) 穂、粒および稈に係わる形質間における相関関係

穂形質の8種、百粒重、籾長、籾幅、稈長、上位節間伸長度（前章参照）ならびに1株穂数の合計14形質について、各形質間の相関係数が算出された（Table III-4.）。1穂穎花数は、1次枝梗数、1次枝梗当り2次枝梗数および1次枝梗当り穎花数とそれぞれ高い相関を有していた。1次枝梗数と1次枝梗当り穎花数の間、ならびに1次枝梗当り2次枝梗数と2次枝梗当り穎花数の間の相関係数は、いずれも1%水準で有意であった。2次枝梗当り穎花数と2次枝梗長の間には高い相関が示された。稈長とこれら8種の穂形質の間には正の相関々係がみられ、他方、上位節間伸長度と1穂穎花数、1次枝梗数ならびに1次枝梗当たり2次枝梗数との間には、

**Table III-3.** Four kinds of grain characters in the 19 dwarf lines and 'Shiokari'

Isoline	100-kernel weight (g)	Grain length (mm)	Grain width (mm)	Awning (%)
d-1	0.99**	3.86**	3.43	0.0**
d-2	1.82	5.72	3.61	85.3
d-3, 4, 5	1.72	5.95	3.58	96.4
d-6	1.92	6.23	3.69**	75.2
d-7	1.67	4.98**	3.77**	44.1**
d-10	1.71	5.62*	3.31*	97.2
d-11	1.20**	3.94**	3.55	0.0**
d-12	1.82	6.17	3.53	96.4
d-13	1.75	4.98**	3.69**	69.2*
d-14	1.66	5.66	3.32*	98.5
d-17	1.66	5.67	3.26**	97.9
d-18 <sup>a</sup>	1.82	5.77	3.46	97.3
d-18 <sup>a</sup>	2.13**	5.95	3.77**	90.0
d-27	1.74	5.67	3.38	99.4
d-30	1.59*	5.15**	3.45	6.9**
d-35	1.88	5.93	3.53	88.7
d-47	2.06**	6.14	3.71**	98.2
d-a	1.81	5.78	3.45	92.5
d-b	2.12**	6.17	3.65*	97.7
Shiokari	1.79	6.03	3.47	89.6
L. S. D. <sub>(0.05)</sub>	0.16	0.40	0.15	17.5

\*, \*\*Difference from 'Shiokari' was significant at the 0.05 and 0.01 levels, respectively.

それぞれ、有意な負の相関が得られた。

従って、稈長が比較的長く、下位節間伸長型を示す系統では、1穂穎花数が多くなる傾向がみられた。また、5種の分けつ矮性を除く15系統（「しおかり」を含む）を用いて相関係数を算出したところ、1株穂数と1穂穎花数を含む6種の穂形質の間においては有意な負の相関がみられた。百粒重と籾長の間には高い相関がみられ、籾長と1、2次枝梗長との間にも、それぞれ有意な相関がみられた。

(4) 穂および粒形質についての多変量解析

各種の穂形質は、相互に密接な相関々係のみられることが、前節までの結果から明らかになった。そこで、1穂穎花数の構成要素である1次枝梗数、1次枝梗当り2次枝梗数、1、2次枝梗当り穎花数、穂長、1、2次枝梗長の合計7形質を用いて主成分分析を行った（Table III-5.）。第1主成分は、全形質と高い相関を示して、穂の全体的な大きさを表わすと考えられ、57.1%の寄与率を示した。第2、第3主成分もある程度の寄与率を示したが、因子負荷量から主成分を意味づけるのは困難であった。そこ

Table III-4. Correlation coefficients among panicle, grain and culm characters

I. No. of spikelets per panicle	I													
II. No. of primary branches	.85**	II												
III. No. of secondary branches per primary branch	.79**	.43	III											
IV. No. of spikelets per primary branch	.77**	.67**	.55*	IV										
V. No. of spikelets per secondary branch	.57**	.26	.68**	.62**	V									
VI. Panicle length	.43	.43	.35	.54*	.12	VI								
VII. Length of primary branch	.46*	.30	.48*	.64**	.51*	.77**	VII							
VIII. Length of secondary branch	.42	.06	.54*	.45*	.82**	.20	.58**	VIII						
IX. 100-kernel weight	-.18	-.15	-.28	.10	.26	.03	.45*	.36	IX					
X. Grain length	-.20	-.25	-.23	.18	.35	.05	.51*	.45*	.89**	X				
XI. Grain width	.04	.09	-.01	-.05	-.01	-.02	.15	-.10	.41	.11	XI			
XII. Culm length	.66**	.47*	.65**	.61**	.64**	.55*	.61**	.59**	.14	.11	.08	XII		
XIII. Upper internode elongation index	-.68**	-.60**	-.50*	-.29	-.15	-.43	-.27	-.26	.21	.38	-.09	-.48*	XIII	
XIV. No. of panicles per plant <sup>1)</sup>	-.41	-.36	-.30	-.10	-.06	-.04	-.20	.01	-.08	.14	-.62**	-.13	.42	
	(-.71**)	(-.66**)	(-.66**)	(-.63*)	(-.38)	(-.73**)	(-.53*)	(-.23)	(.23)	(.20)	(.05)	(-.57*)	(.57*)	
	(.40)	(.40)	(.06)	(.59)	(.36)	(.75)	(.52)	(.14)	(-.43)	(-.30)	(-.23)	(.04)	(.68)	

<sup>1)</sup>In parentheses, the values of the upper parts mean correlation coefficients calculated by using Shiokari and the dwarf lines except the five tillering dwarfs, and those of the lower parts mean correlation coefficients calculated by using the five tillering dwarfs.

\*, \*\*Significant at the 0.05 and 0.01 levels.

**Table III-5.** Factor loadings of the first three principal components analysed by the use of seven panicle characters, and those after the normal varimax rotation

Character	Factor			Factor after rotation		
	I	II	III	I	II	III
No. of primary branches	.58	.57	.52	.04	.18	.94
No. of secondary branches per primary branch	.78	-.18	.28	.69	.17	.46
No. of spikelets per primary branch	.86	.23	.18	.44	.45	.66
No. of spikelets per secondary branch	.79	-.52	.19	.94	.10	.21
Panicle length	.70	.51	-.43	.04	.91	.33
Length of primary branch	.82	.11	-.50	.41	.87	.11
Length of secondary branch	.72	-.60	-.15	.90	.28	-.09
Eigen value	4.00	1.31	.86			
Contribution (%)	57.1	18.8	12.3			
Cumulated (%)		75.8	88.2			

で、この第1～第3の主成分に対して、基準化バリマックス法<sup>49)</sup>により直交回転を試みた。表中に示す如く、回転後の第1因子は、1次枝梗当り2次枝梗数、2次枝梗当り穎花数および2次枝梗長との間でいずれも高い相関を示した。これに対して、第3因子は、1次枝梗数および1次枝梗当り穎花数とそれぞれ高い相関を有していた。従って、1次枝梗と2次枝梗とは、ある程度独立に、穎花数の増減に関与すると考えられる。また、第2因子は、穂長および1次枝梗長との相関が高く、穂における長さの形質の因子と考えられる。

さらに、1穂穎花数を従属変量として、それを構成する4種の形質を独立変量に用いて重回帰分析を試みた (Table III-6.)。その結果、1次枝梗数および1次枝梗当り2次枝梗数の標準偏回帰係数は、1、2次枝梗当り穎花数の標準偏回帰係数より明らかに大であった。それ故に、1穂穎花数の増減には、主

として、1、2次枝梗数が寄与していた。百粒重に対して、穂長と穂幅による重回帰分析を行った。Table III-7. に示した決定係数から明らかな如く、粒重変異の90%は穂長と穂幅によって説明される。穂長の標準偏回帰係数は、穂幅のそれよりも大きく、穂長が穂幅よりも粒重に対して大きい影響を与えていた。

#### 4. 考 察

穂形質について主成分分析を行い、さらに因子軸回転を試みた結果、1次枝梗当り2次枝梗数および2次枝梗当り穎花数に関連する因子、1次枝梗に関する類似の因子、および長さの形質の因子の3種を導くことができた。著者は、穂の形態に関与する6種の主働遺伝子についての研究<sup>32)</sup>において、これらに類似する因子を得ている。従って、矮性遺伝子の穂形質に対する作用は、主として穂の形態に関与する主働遺伝子の場合と同様の因子によって、把握し

**Table III-6.** Multiple regression analysis by using the number of spikelets per panicle as dependent variable and its four components as independent variables

Character	Partial regression coefficient	Standard partial regression coefficient
No. of primary branches	9.0	0.56
No. of secondary branches per primary branch	28.5	0.46
No. of spikelets per primary branch	10.3	0.11
No. of spikelets per secondary branch	2.4	0.04
Constant	-96.1	
Coefficient of determination	0.951	
F-value <sup>1)</sup>	72.58**	

<sup>1)</sup>Mean square due to regression / Residual.

\*\*Significant at the 0.01 level.

**Table III-7.** Multiple regression analysis by using 100-kernel weight as dependent variable, and length and width of grain as independent variables

Character	Partial regression coefficient	Standard partial regression coefficient
Grain length	0.34	0.86
Grain width	0.57	0.32
Constant	-2.17	
Coefficient of determination	0.90	
F-value <sup>1)</sup>	73.81**	

<sup>1)</sup>Mean square due to regression / Residual.

\*\*Significant at the 0.01 level.

得ると考えられる。さらに、矮性遺伝子による1穂穎花数の増減には、4種の構成形質のうちでは1次枝梗数と1次枝梗当り2次枝梗数の2形質による寄与の大きいことが、重回帰分析により示唆された。長さの形質のうちでは、穂長と1次枝梗長との間に、高い相関がみられたが、2次枝梗長は、むしろ2次枝梗当り穎花数との間で高い相関を示した。穂長については、d-11系統の如く、穂軸下部の異常伸長を生ずる場合があるので、穂における長さの因子を代表させるためには、1次枝梗長を用いる方が妥当と考えられる。他方、各種の穂形質は、すべて茎葉部の大きさ(長さ)を代表する稈長と有意な相関がみられた。これは、穂における数や長さの形質に、矮性遺伝子が短縮(減少)作用を及ぼしていることを意味する。

Kinoshita and Shinbashi<sup>22)</sup>は、玄米の長さと同幅ならびにそれらを用いた粒形指数によって21種の矮性同質遺伝子系統を分類した。本実験では籾長および籾幅を用いたが、これとほぼ一致する結果を得た。さらに、d-18<sup>k</sup>、d-47およびd-bの各系統では、粒幅の増大によって「しおかり」よりも百粒重の増加することが見出された。第2節間非伸長型であるd-1およびd-11系統とでは、稈長は互いにかなり異なるものの、粒長が著しく短縮することおよびほとんど無芒になるという2点では一致していた。d-1とd-11の作用効果におけるかかる共通性は、稈長と粒形についての遺伝的支配機構を解析する上で興味深い。しかし、粒形に係わる3種の形質は、1、2次枝梗長とはある程度の相関がみられたものの、他の穂形質や稈長および1株穂数との間では相関関

係がみられなかった。従って、矮性遺伝子が茎葉部に及ぼす作用は粒形に対する作用と関連しない場合が多いと云える。

以上のように、矮性遺伝子の多くは、1、2次枝梗数の増減によって1穂穎花数に作用するが、粒形や粒大に作用を及ぼす場合も多いことが明らかとなった。

#### 第IV章 穂の形態に関与する6種の主働遺伝子の作用

##### 1. 緒言

穂の形態に関与する主働遺伝子には、*Dn-1*(密穂)、*Ur-1*(枝梗彎曲)、*lax*(疎穂)、*sp*(短穂)、*Cl*(穎花叢生)および*ri*(輪生枝梗)などが知られている<sup>55)</sup>。これらの遺伝子のうち、*Ur-1*に関しては、枝梗の彎曲に伴い、1穂穎花数、着粒密度、枝梗分枝度を顕著に増加し、穂数を減少せしめることが明らかにされた<sup>42)</sup>。また、*lax*については、1穂穎花数、2次枝梗数および1株穂数を減少させることが認められた<sup>6)</sup>。しかし、他の4種の主働遺伝子については、かかる研究はなされていない。本章では、これらの6種の主働遺伝子をそれぞれ保有する標識遺伝子系統を父本に用い、北海道の栽培品種「イシカリ」を共通の母本として交雑したF<sub>2</sub>集団を作り、各主働遺伝子の分離によって生じた遺伝子型別に穂および地上部諸形質を調査し、各主働遺伝子の作用性を比較検討した。

##### 2. 材料および方法

6種の主働遺伝子をそれぞれ有する交雑親には、N-53 (*Dn-1*)、N-55 (*Ur-1*)、H-484 (*lax*)、H-484 (*sp*)、H-484 (*Cl*) および H-490 (*ri*) が用いられた。これらのうち、H-484のみは晩生であったが、他の5系統はすべて中生であった。これらの系統に共通の母本として交雑された「イシカリ」は、1980年代まで北海道において広く栽培された短稈・偏穂数型品種で、やや早生に近い中生である。各供試系統の代表的な穂型をPlate 1に示した。なお、*Dn-1*については、別に、「しおかり」を反復親とする同質遺伝子系統を育成して供試した。すなわち、H-137に戻し交雑を6回くり返した後自殖したB<sub>6</sub>F<sub>2</sub>集団を用いた。なお、*Dn-1*-B<sub>6</sub>F<sub>2</sub>で分離した正常型は、「しおかり」とほぼ同一の特性を示した。劣性遺伝子である*lax*と*sp*に関するF<sub>2</sub>集団においては、劣性の*lax*型と*sp*型をそれぞれの正常型と明瞭

に区分できた。しかし、不完全優性遺伝子の *Dn-1*, *Ur-1* および *Cl* に関する  $F_2$  集団では、表現型による遺伝子型の判定が困難な個体を生じた。また、*ri* は劣性遺伝子とされるが、*ri* 型と正常型の判別ができない個体が多かった。これは、*ri* のヘテロ効果に起因すると考えられた。これらの場合には、すべて、 $F_3$  検定によってそれぞれの遺伝子型を判定した。

N-53 の  $F_2$  集団は 1978 年、H-484 ならびに H-490 の  $F_2$  集団は 1980 年、その他の  $F_2$  集団と *Dn-1-B<sub>6</sub>F<sub>2</sub>* は 1981 年に栽培された。栽植密度は、 $30.2 \times 14.5$  cm とした。施肥は、窒素 7.2、燐酸 7.2 および加里 4.5 kg/10a であったが、1978 年のみはこれらの  $2/3$  の量を施用した。また、両親および  $F_1$  は、それぞれの  $F_2$  集団に隣接して栽培した。

調査形質は、概ね第 II および III 章に準ずるが、交雑組合せによっては収量形質を詳しく調べた場合もある。

### 3. 結果

#### (1) 穂形質における比較

各交雑の  $F_2$  集団における分離は以下の如くであった。

*Dn-1-B<sub>6</sub>F<sub>2</sub>* ……………

*Dn-1/Dn-1 : Dn-1/+ : +/+ = 9 : 19 : 12*  
「イシカリ」×N-53 ……

*Dn-1/Dn-1 : Dn-1/+ : +/+ = 29 : 61 : 37*  
「イシカリ」×N-55 ……

*Ur-1/Ur-1 : Ur-1/+ : +/+ = 35 : 82 : 36*  
「イシカリ」×N-482 …… *lax* : + = 47 : 101

「イシカリ」×H-484 …… *sp* : + = 42 : 119

「イシカリ」×H-488 ……

*Cl/Cl : Cl/+ : +/+ = 29 : 74 : 34*  
「イシカリ」×H-490 …… *ri* : + = 31 : 100

これらのうち、H-482 の  $F_2$  を除くすべての  $F_2$  における分離は、 $1 : 2 : 1$  もしくは  $3 : 1$  の分離比に有意に適合した。調査に供試した個体は、不完全優性遺伝子の *Dn-1*, *Ur-1* および *Cl* については、 $F_2$  集団の全個体であった。しかし、劣性遺伝子の *lax*, *sp* および *ri* では、劣性型については全個体を、また正常型については劣性型と同数の個体を無作為に選び出して調査に用いた。各遺伝子に関するホモ型もしくはヘテロ型の平均値は、同時に分離した正常型の平均値に対する百分率に変換して Fig. IV-1 に示した。なお、両親および  $F_1$  については、それぞれ 15 個体を調査に用いた。

*Dn-1* に関する結果を Fig. IV-1(1)および(2)に示した。*Dn-1* ホモもしくはヘテロ型では、1 次枝梗当り 2 次枝梗数の著しい増加によって 1 穂穎花数が増加した。かかる傾向は、*Dn-1-B<sub>6</sub>F<sub>2</sub>* の方が N-53 の  $F_2$  よりも顕著であった。しかし、1 次枝梗の上部まで 2 次枝梗が分枝したために、1 次枝梗当り穎花数は減少した。穂長および 1, 2 次枝梗長は減少する傾向がみられ、それは *Dn-1* ヘテロ型よりホモ型の方が顕著であった。これらの結果から明らかな如く、*Dn-1* ホモ型は著しい密穂を呈する (Plate 1)。ただし、*Dn-1-B<sub>6</sub>F<sub>2</sub>* のヘテロ型における 1 次枝梗長のみは、正常型より 5% 水準で有意に増加した。

Fig. IV-1(3)に示す如く、*Ur-1* ホモおよびヘテロ型では、1 次枝梗数および 1 次枝梗当り 2 次枝梗数が増加し、また、2 次枝梗長の増加に伴って 2 次枝梗当り穎花数が増加した。このため、1 穂穎花数は著しく増加した。しかし、*Dn-1* の場合と同様に、1 次枝梗の上部まで 2 次枝梗が分枝するため、1 次枝梗当り穎花数は減少した。以上のような傾向は、*Ur-1* ホモ型の方がヘテロ型より顕著であった。なお、*Ur-1* ホモ型の各個体では、3 次枝梗の分枝がみられた。他方、穂長と 1 次枝梗長は、正常型とあまり変らなかった。

H-482 の  $F_2$  において (Fig. IV-1(4))、*lax* 型では、1, 2 次枝梗当り穎花数の著しい減少および 1 次枝梗当り 2 次枝梗数の減少を生じ、正常型の 19% の 1 穂穎花数しかみられなかった。しかし、1 次枝梗数は、正常型と同程度であった。穂長と 1 次枝梗長は正常型よりやや長かったが、2 次枝梗長は顕著に増加した。Fig. IV-1(5)に示される如く、*sp* 型では、すべての穂形質について有意な減少がみられ、特に、1 次枝梗当り 2 次枝梗数、2 次枝梗当り穎花数および 2 次枝梗長の減少が顕著であった。これらの結果、1 穂穎花数は正常型の 29% となった。

Fig. IV-1(6)に示す如く、*Cl* ホモおよびヘテロ型では、2 次枝梗長の減少がみられた。また、1 次枝梗長も減少したが、これは 1 次枝梗先端部の短縮による。これらの結果、Plate 1 にみられるような 2~4 粒単位の穎花の叢生を呈する。かかる傾向は、*Cl* ホモ型の方がヘテロ型より顕著であった。

*ri* 型に関しては、H-490 の  $F_2$  において、1 次枝梗当り 2 次枝梗数が増加したものの、1, 2 次枝梗当り穎花数が減少したため、1 穂穎花数は正常型の 85% となった。また、2~10 本ごとに 1 次枝梗が輪

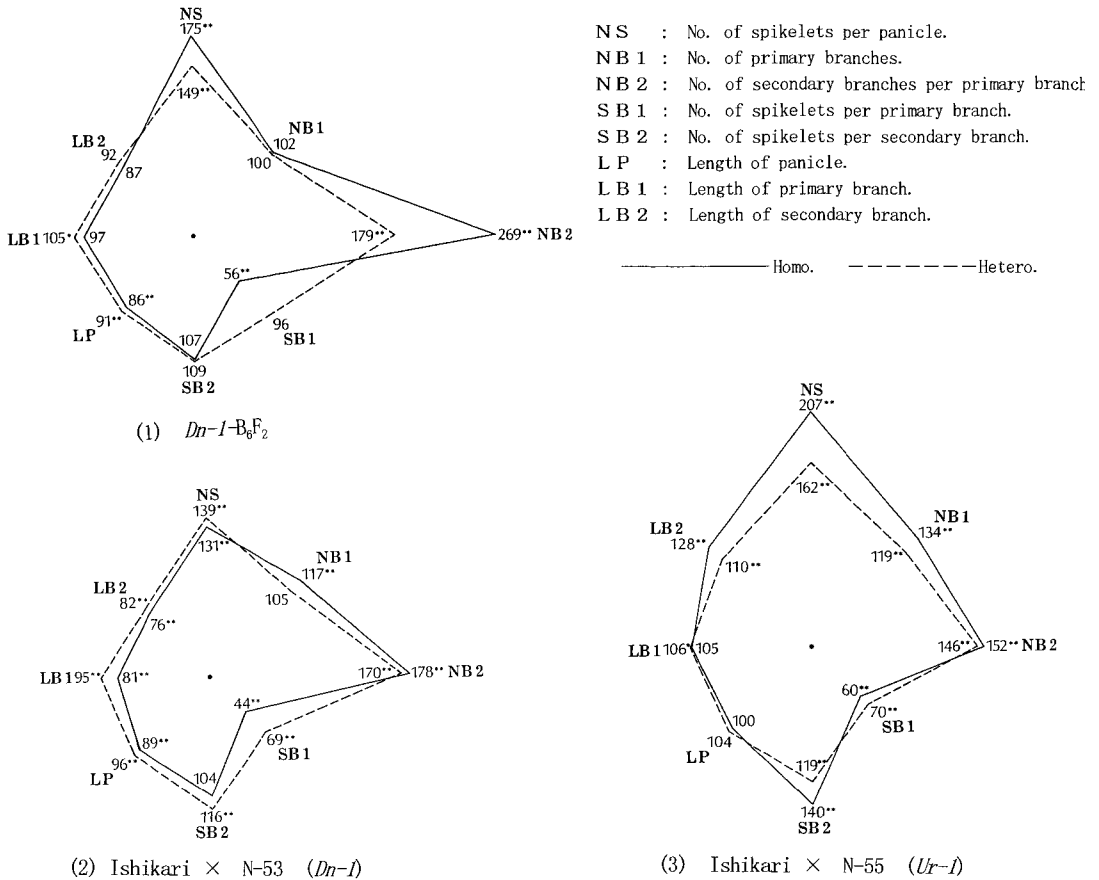


Fig. IV-1 Effects of the 6 genes on panicle characters. Mean values of homozygous or heterozygous genotype of each gene are expressed by percentages to those of the +/+ genotype or + type in each F<sub>2</sub>.

The NS, NB1, NB2, SB1, SB2, LP, LBI and LB2 of 'Ishikari' were 100.4, 8.4, 2.06, 5.4, 3.1, 17.8cm, 7.3cm and 1.54cm, respectively, calculated by averaging the data in 1980 and 1981.

\*, \*\*Difference from value of the +/+ genotype or +type was significant at the 0.05 and 0.01 levels, respectively.

生状に分枝するのに伴って、穂軸が短縮した。

(2) 各 F<sub>2</sub> 集団の穂形質における頻度分布

それぞれの F<sub>2</sub> 集団において、各主働遺伝子が最も強く作用するとみられる形質についての頻度分布を Fig. IV-2-(1)~(7)に示した。

Fig. IV-2-(1)に示す如く、*Dn-1-B<sub>6</sub>F<sub>2</sub>* の 1 次枝梗当り 2 次枝梗数では、正常型 < *Dn-1* ヘテロ型 < *Dn-1* ホモ型の順に 3 頂分布がみられた。しかし、同じ形質でも、N-53 の F<sub>2</sub> では、*Dn-1* ホモ型とヘテロ型の分布が互いに重なり、正常型との間に 2 頂分布を示した (Fig. IV-2-(2))。

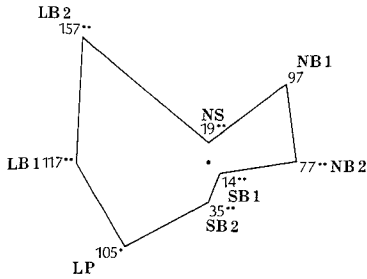
N-55 の F<sub>2</sub> における 1 穂穎花数では (Fig. IV-2-(3)), 3 種の遺伝子型の分布は互いに重複していた

が、それぞれの分布域は正常型 < *Ur-1* ヘテロ型 < *Ur-1* ホモ型の順となった。

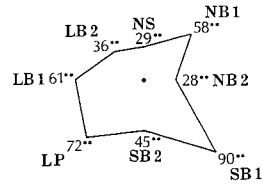
H-484 の F<sub>2</sub> 集団においては、Fig. IV-2-(4)の如く、*lax* 型個体の 1 穂穎花数は、いずれも 33 以下で、正常型と完全に区別できた。

Fig. IV-2-(5)に示す如く、*sp* 型は、1 穂穎花数において正常型とは明らかに区別できたものの、*lax* 型よりやや 1 穂穎花数の多い個体を含んでいた。

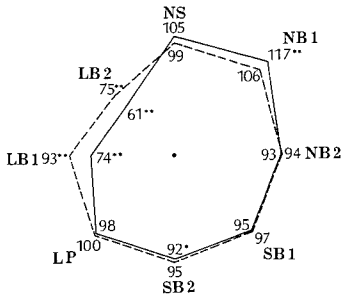
前述の如く、H-488 の F<sub>2</sub> 集団における 2 次枝梗長では、*Cl* ホモ型、ヘテロ型ならびに正常型の群間差はそれぞれ有意であった (Fig. IV-1-(6))。しかし、それらの頻度分布は連続的となった (Fig. IV-2-(6))。



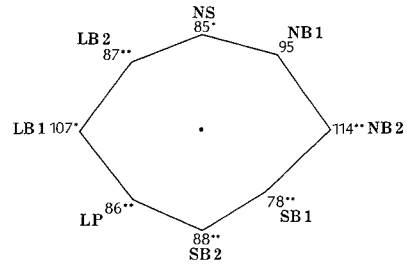
(4) Ishikari × H-482 (*lax*)



(5) Ishikari × H-484 (*sp*)



(6) Ishikari × H-488 (*Cl*)



(7) Ishikari × H-490 (*ri*)

H-490 (*ri*) の F<sub>2</sub> における 1 次枝梗輪生度の頻度分布を、Fig. IV-2-(7) に示した。この指数は、1 次枝梗数 ÷ 穂軸上の 1 次枝梗分枝点数、によって算出された。従って、1 次枝梗が輪生する *ri* 型は、正常型より明らかに高い値を示した。

(3) 地上部形質における比較

稈長、第 1～4 節間長、1 株穂数、籾長および籾幅について、前節と同様に、それぞれの穂型主働遺伝子についてのホモ型あるいはヘテロ型の平均値を正常型の平均値に対する百分率として Table IV-1. に示した。

*Ur-1* ホモ型およびヘテロ型の稈長は幾分増加する傾向を示したが、*Cl* 型は正常型と同程度であった。反対に、*Dn-1* 型では稈長の短縮がみられ、その程度は *Dn-1* ホモ型の方がヘテロ型より顕著であった。また、*lax* 型および *sp* 型においても、稈長の有意な短縮がみられた。これら 3 種の遺伝子による稈長の短縮は、主として、第 1 および第 2 節間長の短縮に因っていた。

*Ur-1* ホモ型、*lax* 型および *sp* 型においては、1 株穂数の有意な減少がみられた。他の遺伝子型では、正常型と同程度かむしろ少なかった。

籾長と籾幅では、ほぼ一致した傾向が示された。すなわち、*lax* 型では両者の有意な増加が示された

が、他の主働遺伝子に関してはいずれも両形質についての減少がみられた。なお、*Dn-1* ホモ型における小粒化は、*Dn-1* ヘテロ型より顕著であった。

(4) 収量性に及ぼす *Ur-1* ならびに *Dn-1* の作用

前述の如く *Ur-1* と *Dn-1* は、短粒化など収量性に不利な多面的作用を有するものの、1 穂穎花数を著しく増加する。そこで、これら 2 種の主働遺伝子の分離を含む F<sub>2</sub> 集団について、収量性に関する検討を試みた (Table IV-2.)。

1 穂穎花数の場合とは反対に、*Ur-1* ホモおよびヘテロ型では、稈実歩合と玄米百粒重の減少がみられた。なお、百粒重における減少程度は、*Ur-1* ホモ型の方が大であった。また、分けつ稈における 1 穂穎花数の増加は、主稈におけるよりも小さかった。以上の理由で、*Ur-1* による平均 1 穂重の増加は有意であったものの、主稈 1 穂穎花数の増加に比べると小さかった。しかし、平均 1 茎わら重については、*Ur-1* ホモ、*Ur-1* ヘテロおよび正常型間で有意差がみられなかったので、*Ur-1* ホモおよびヘテロ型の穂重歩合 (穂重/全重) は正常型より有意に大きかった。1 株穂重では、*Ur-1* ヘテロ型が最も大であったものの正常型との差は有意でなかった。

*Ur-1* の場合と同様に、*Dn-1* においても稈実歩

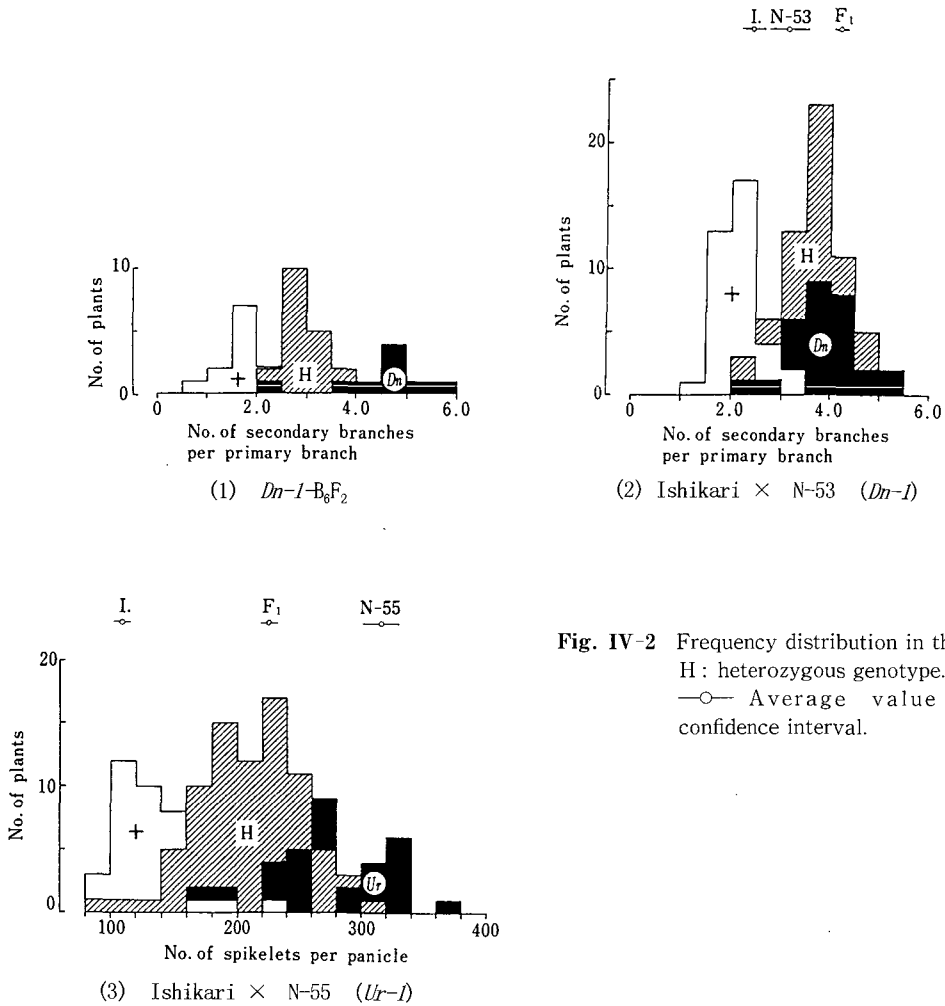


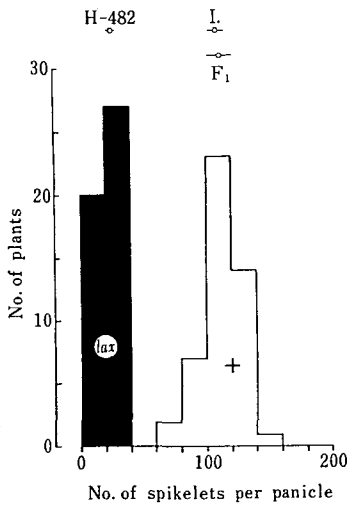
Fig. IV-2 Frequency distribution in the F<sub>2</sub>'s.  
 H: heterozygous genotype.  
 —○— Average value and 95% confidence interval.

合と百粒重の低下がみられた。しかし、平均1穂重、平均1茎わら重、穂重歩合、1株穂重ならびに1株全重では、3遺伝子型間において有意差がみられなかった。

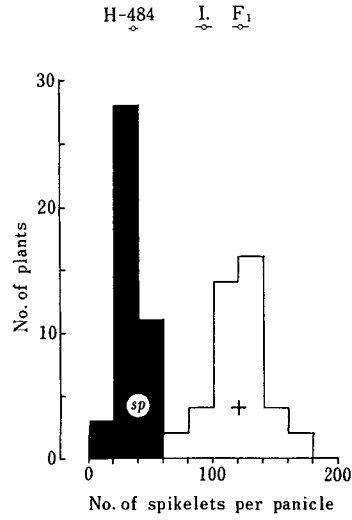
4. 考 察

新橋<sup>50)</sup>は、同質遺伝子系統を用いて矮性遺伝子による形質発現を解析すると共に、標識遺伝子系統と品種「しおかり」の交雑F<sub>2</sub>集団を用いて同様な解析を試み、両者を互いに比較して、解析結果が概ね一致することを確認した。本実験でも、*Dn-1*については、「しおかり」を6回戻し交雑した同質遺伝子系統を作成して供試した。この*Dn-1-B<sub>6</sub>F<sub>2</sub>*においては、1次枝梗当り2次枝梗数の差異が最も顕著であり、正常型<*Dn-1*ヘテロ型<*Dn-1*ホモ型の順に3頂分布を示した。また、1穂穎花数についても同様な

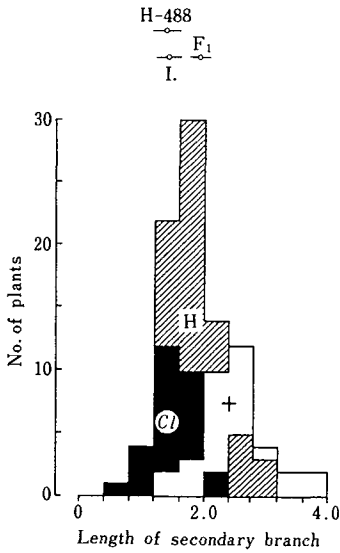
遺伝子型間の差異を認めた。しかし、これらの2形質において、「イシカリ」×N-53のF<sub>2</sub>集団では、正常型と*Dn-1*ヘテロおよびホモ型の間の相違は明らかであったものの、*Dn-1*ヘテロ型と*Dn-1*ホモ型の頻度分布は互いに重複していた。Plate 2-(1)~(3)に示すように、*Dn-1*ホモ型の各個体には、種々の段階における穎花の発育停止や穎花を分化した2次枝梗そのものの発育停止 (Plate 2-(1)) が観察された。村井ら<sup>34)</sup>は、*Dn-1*の作用性にはジベレリンが密接に関係することを示唆した。おそらく、*Dn-1*ホモ型では、幼穂形成初期におけるジベレリン活性が高いため2次枝梗や穎花の分化が促進されるが、その後も高活性が維持されるために穎花や2次枝梗の発育停止ならびに穂長、枝梗長や穎花長の短縮が誘起されると考えられる。「しおかり」の遺伝的背景下で



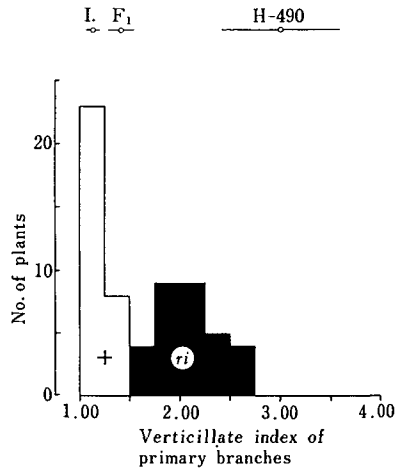
(4) Ishikari × H-482 (*Iax*)



(5) Ishikari × H-484 (*sp*)



(6) Ishikari × H-488 (*Cl*)



(7) Ishikari × H-490 (*ri*)

**Table IV-1.** Character expressions of the six major genes in  $F_2$  populations in culm and grain characters, and the number of panicles, expressed as percentage to those of normal type

Cross	Genotype	Culm length	Internode length				No. of panicles per plant	Grain <sup>1)</sup> length	Grain <sup>1)</sup> width
			1st	2nd	3rd	4th			
$Dn-1-B_6F_2$	$Dn-1/Dn-1$	95*	90	89**	98	116	107	90**	96**
	$Dn-1/+$	99	95	90**	103	125	100	97**	97*
Ishikari×N-53	$Dn-1/Dn-1$	89**	84**	91**	96	134	94	98*	98**
	$Dn-1/+$	94**	95**	97	91*	86	93	98**	98**
Ishikari×N-55	$Ur-1/Ur-1$	105	95	103	123	141	85**	97**	97**
	$Ur-1/+$	106*	102	104*	113	142	95	97**	97**
Ishikari×H-482	<i>lax</i>	90**	79**	95**	98	102	68**	111**	105**
Ishikari×H-484	<i>sp</i>	90**	71**	94**	102	106	90*	91**	95**
Ishikari×H-488	$Cl/Cl$	102	98	99	108	126	95	95**	99
	$Cl/+$	102	103	102	105	116	100	100	99
Ishikari×H-490	<i>ri</i>	94	100	92**	88	94	93	91**	95**
Actual measurement in Ishikari <sup>2)</sup>		62.5cm	28.6cm	20.6cm	10.6cm	2.2cm	7.9	7.20mm	3.89mm

<sup>1)</sup>Measured in unhulled grains. <sup>2)</sup>The mean of the data in both of 1980 and 1981.

\*, \*\*Difference from each normal type was significant at the 0.05 and 0.01 levels, respectively.

**Table IV-2.** Character expressions concerning yield of  $Ur-1$  and  $Dn-1$  in  $F_2$  populations, expressed as percentage to those of normal type. The mean values of each normal type were shown in parentheses

Cross	Genotype	Spikelet fertility	100 kernel weight	Mean panicle weight	Mean straw weight	Percentage of panicle weight	Panicle weight per plant	Total weight per plant
Ishikari×N-55	$Ur-1/Ur-1$	94**	84**	120**	102	106**	103	97
	$Ur-1/+$	93**	90**	114**	97	106**	107	100
	(+/+)	(84.9%)	(2.24g)	(1.94g)	(1.42g)	(58.1%)	(20.1g)	(34.7g)
$Dn-1-B_6F_2$	$Dn-1/Dn-1$	91**	83**	97	100	98	104	106
	$Dn-1/+$	96**	86**	97	95	100	98	97
	(+/+)	(92.3%)	(2.14g)	(1.70g)	(1.10g)	(60.9%)	(24.9g)	(41.0g)
Ishikari×N-53	$Dn-1/Dn-1$	97*		101			95	
	$Dn-1/+$	96**		104			96	
	(+/+)	(90.6%)		(1.78g)			(25.0g)	

\*, \*\*Difference from each normal type was significant at the 0.05 and 0.01 levels, respectively.

は、かかる発育停止が少なかったために、 $Dn-1$  ホモ型の1穂穎花数が  $Dn-1$  ヘテロ型よりも多くなったと考えられる。なお、主働遺伝子の作用性が遺伝的背景によって影響される事例としては、イネにおける  $Cl^{20)}$ 、大麦における渦・並性に関する遺伝子<sup>57)</sup> ならびに二・六条性に関する遺伝子<sup>58,67)</sup> が報告されている。

$Ur-1$  は、1穂穎花数を著しく増加させるが、穂数、稔実歩合および百粒重の減少を伴うので、 $Ur-1$  ホモ型およびヘテロ型の1株穂重は正常型と同程度か幾分増加するにとどまった。しかし、平均1穂重の明らかな増加に対して平均1茎わら重は正常型と同程度であったので、 $Ur-1$  ホモおよびヘテロ型の穂重歩合は有意に増加した。また、 $Ur-1$  ホモ型で

は、青米や不完全粒が多く生じた。しかし、*Ur-1* ヘテロ型では、*Ur-1* ホモ型ほど1穂穎花数が増加しなかったが百粒重は正常型に近くなり、しかも玄米品質の低下は少なかった。従って、ヘテロシス利用の育種においては、*Ur-1* を有する系統を一方の親に用いることも考えてよい。なお、*Ur-1* ホモ型では、1次枝梗の先端部分に内穎を欠く穎花を生じることが多く、かかる穎花の約半数は外穎の両端が癒着するため Plate 3 に示すような筒状を呈した。また、本実験で用いた以外の密穂系統にも種々の畸形穎花が生じることが報告されている<sup>7,53)</sup>。他方、*lax* 型においては、Futsuhara ら<sup>6)</sup> も見出した如く、内穎の発育不全がみられ、時には1穂のすべてがかかかる畸形穎花よりなった。しかし、*Ur-1* ホモ型とは異なり外穎の癒着はみられなかった。

*Dn-1*, *Ur-1*, *lax* および *sp* の4種の主働遺伝子が1穂穎花数を著しく増加もしくは減少させることは、本実験の結果より明らかである。そこで、これらの主働遺伝子を有する N-53 などの4系統における全ての組合せについて交雑を行い、 $F_1$ ,  $F_2$  および  $F_3$  を栽培したところ、合計6組合せのうちの2組合せに Plate 4 および 5 に示す特異な穂のみを有する個体が分離した。すなわち、*lax* と *Ur-1* の両者をホモ型で有する個体は、*Ur-1* 単独ホモ型と同程度に1, 2次枝梗を分枝するものの、全ての穎花が退化した (Plate 4)。他方、*lax* と *Dn-1* の両者のホモ型では、ほとんどの穎花が退化し、1, 2次枝梗が短縮かつ彎曲してからみ合い、通常は穂孕期までに消失する苞毛がその部分に附着していた (Plate 5)。村井ら<sup>33)</sup> は、これと類似の無穎花穂が、N-53 に穂孕期の冷水処理を行うことによって生ずることを報告した。なお、これらの主働遺伝子間の相互作用については、今後更に検討を加えて行く予定である。

矮性遺伝子のうち、*d-35* はジベレリンの生合成経路におけるメバロン酸から(-)-カウレンへの過程をブロックし、他方、*d-18<sup>a</sup>* は活性の低い  $GA_{19}$  から活性の高い  $GA_1$  への転換を抑制するとされる<sup>35,50)</sup>。これらの矮性遺伝子とは反対に、*Dn-1* は穂の発育期間中におけるジベレリン活性を過剰に高める作用を有すると考えられるが、他の穂型に関する主働遺伝子の生理的な作用機構はほとんど明らかにされていない。しかし、*lax* と *Dn-1* もしくは *Ur-1* を併有する遺伝子型が、既述のような2種の無穎花穂を生じることから、これらの主働遺伝子の作用機

構には相互に何らかの関連があると考えられる。本章で扱った主働遺伝子は、イネの形態形成なかならず穂や穎花の形成における遺伝的支配機構を解析するための好適な材料と云える。

## 第V章 北海道の歴代の栽培品種における草型の変異

### 1. 緒言

北海道における稲作は、明治の前半まで、南部の渡島および檜山地方に限定されていた。しかし、1873年(明治6年)に中山久蔵氏が渡島支庁大野村より札幌郡広島村へ導入した品種「赤毛」は、その早熟性や耐冷性のため、現在における水稲の全栽培面積の70%以上を占める石狩、空知および上川地方へ稲作を北進せしめることを可能にした。その後、「赤毛」から選出された無芒の「坊主」は、直播栽培の普及もあって、「赤毛」に代って作付が広がった<sup>11,63)</sup>。

1910年(明治43年)には、純系分離法による品種改良が北海道農業試験場本場(札幌市)において開始され、在来種から「坊主5号」や「北見赤毛1号」などの品種が選抜された<sup>11,63)</sup>。さらに、交雑育種法によって育成された「富国」は、それまでの品種と比較すると短稈かつ多収であった。そのため、1935年(昭和10年)に優良品種として奨励され始めてから急速に普及し、一時期には全稲作面積の55%にまで作付された。その後も、育種事業の進展と保護育苗技術の普及とが相俟って、単位面積当りの収量は向上した<sup>11,63)</sup>。そして、1962年(昭和37年)から優良品種として奨励された「ユーカラ」は、短稈、直立葉、穂数型などの特性を具備することによって多肥栽培における多収性を可能し、良品でもあったので<sup>47,61)</sup>、一時期には作付面積が主位であった。ところが、いもち病の特定菌系に対して罹病性であるために、その作付面積は減少した<sup>11,63)</sup>。しかし、「イシカリ」や「キタヒカリ」などの優良品種を育成するための交雑親に用いられた<sup>3)</sup>。

本章では、かかる歴史的過程において育成された多くの品種のうちの代表的な32品種を用いて、草型の変異を調べるとともに、草型と収量性との関係についても検討した。

### 2. 材料および方法

北海道において近年まで栽培された品種のうち、32品種が供試された (Table V-1)。これらは、育成年次別に、A群、B群およびC群の3群に区分さ

れた。A群は、いわゆる在来種もしくは純系分離によって育成された「赤毛」、坊主2号等の9品種からなる。B群は、1935～1961年に優良品種に決定して奨励され始めた「富国」、「ふくゆき」等の12品種からなり、いずれも交雑育種法によって育成された。C群は、1962～1975年に奨励品種に決定された「ユーカーラ」、「キタヒカリ」等の11品種であり、いずれも近年における基幹品種である。実験は、北海道拓殖短期大学の実験水田を用いて1977, 1978, 1979および1982年の合計4年行った。各年次における施肥条件、播種日および移植日をTable V-2.

に示した。なお、実験水田は、肥沃度が比較的低く、かつ透水性が高いため、通常の場合より多量の施肥を必要とした。1977および1978の両年には、成苗を1本植とし、1979および1982の両年には2本植とした。畦幅33.0 cm, 株間15.0 cmとし、各品種につき3列(30株)づつ栽植した。なお、反復は設けなかった。各品種について、成熟後(9月中旬～10月初旬)に中央の列より10株づつ抜き取り、ガラス室内で風乾したのち、Table V-3. および4に示す形質について調査した。ただし、4年間を通じて必ずしも同一の形質を調べなかったため、1株全重の

Table V-1. Agronomic characters in the 32 cultivars in Hokkaido

Group	Name of variety	Year of recommendation	No. of <sup>1)</sup> panicles per hill	No. of <sup>1),5)</sup> spikelets per panicle	100 <sup>2)</sup> kernel weight (g)	Main <sup>3)</sup> culm length (cm)	Angle of <sup>3)</sup> 1st leaf (degree)	First <sup>4)</sup> heading time (Date in June)
A	Akamoro		16.8	96.4	2.01	81.1	91	21
	Iburiwase		10.9	100.6	2.64	80.1	104	19
	Akage	1905	11.6	100.6	2.22	76.3	94	17
	Tokachikuroge	1914	18.8	105.4	2.13	74.9	96	25
	Igoshiwase	1914	17.4	72.2	2.10	67.9	102	20
	Bōzu	1914	11.8	108.8	2.27	82.9	100	—
	Bōzu 2 go	1919	11.3	102.5	2.27	83.8	105	25
	Bōzu 5 go	1919	13.7	85.9	2.24	78.7	106	23
	Kitamiakage	1923	21.1	103.2	2.05	73.4	96	22
B	Fukoku	1935	16.0	104.7	2.28	68.9	89	21
	Nōrin 20 go	1941	19.0	86.6	1.99	65.1	80	14
	Eikō	1941	19.0	127.6	2.30	69.2	52	26
	Ishikarishiroke	1941	13.0	134.9	2.27	79.8	68	25
	Kamenishiki	1944	27.1	102.3	2.20	71.1	114	29
	Shinei	1951	21.6	98.9	2.28	69.3	100	28
	Toyohikari	1953	17.6	116.7	2.43	68.7	92	26
	Terunishiki	1953	26.4	108.5	2.28	63.6	82	25
	Shinsetsu	1954	24.7	100.5	2.35	69.1	77	27
	Fukuyuki	1958	26.3	102.1	2.09	65.5	74	25
C	Mimasari	1959	27.3	91.3	2.29	56.2	76	26
	Sasahonami	1961	19.4	90.8	2.14	63.9	76	20
	Yukara	1962	23.3	87.2	2.39	54.9	49	27
	Shiokari	1963	19.0	112.0	2.10	68.5	70	22
	Hōryu	1964	19.8	103.6	2.34	64.2	82	20
	Uryu	1965	19.7	98.1	2.08	65.6	106	25
	Himehonami	1966	28.9	119.4	2.21	59.1	82	27
	Sorachi	1967	32.2	88.2	2.23	57.6	71	26
	Narukaze	1970	30.5	60.3	2.20	56.2	30	20
	Matsumae	1970	26.6	105.4	2.38	58.5	48	28
	Ishikari	1971	20.0	85.1	2.49	57.9	47	20
	Yunami	1971	26.7	76.8	2.46	53.5	43	20
	Kitahikari	1975	22.2	91.0	2.29	54.3	58	24

<sup>1)</sup>The mean of the data in both 1979 and 1982 (2 seedlings/hill). <sup>2)</sup>The data in 1977 (1 seedling/hill).

<sup>3)</sup>The mean of the data in both 1977 and 1978 (1 seedling/hill). <sup>4)</sup>The data in 1978 (1 seedling/hill).

<sup>5)</sup>Measured by the largest three panicles in each hill.

**Table V-2.** Amount of fertilizer applied, and dates of sowing and transplanting in the four years

Year	Amount of fertilizer applied (kg/10a)			Data of sowing (Data in April)	Date of transplanting (Data in May)
	Basal dressing N-P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> -K <sub>2</sub> O	Top-dressing			
		N <sup>1)</sup>	Date		
1977	14.0-15.5-13.0	3.5	June 27	25	28
1978	14.0-15.5-13.0	2.8	June 19	25	26
1979	13.1-14.5-12.1	2.3	July 2	23	24
1982	13.1-14.5-12.1	2.3	June 28	26	28

<sup>1)</sup>By urea.

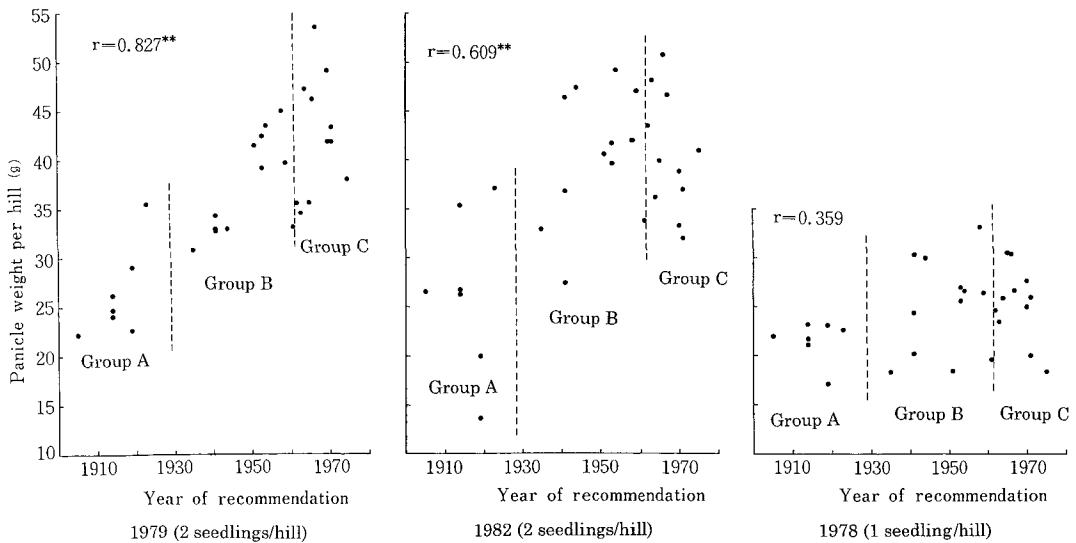
如く単年度の調査のみの形質も含まれている。実験を行った4年には冷害年が含まれていなかったため、各品種とも無効穂はほとんど生じなかったため、穂数は有効穂数を示すことになる。

3. 結 果

(1) 草型および収量性の変異

1株穂重と優良品種決定年次の関係を Fig. V-1 に示す。ただし、「赤室」と「胆振早生」(いずれも在来種)は、優良品種としては奨励されることがないので、これらを除く30品種について調べた。2本植の栽培条件の1979年と1982年の場合では、1株穂重と決定年次の間には高い相関がみられ、収量性は、育成年次に伴って改良の進んだことが明らかとなった。しかし、1本植条件の1978年には、両者間に有意な相関がみられなかった。1株穂重、1株穂

数、稈長等の13形質において、3品種群の平均値および群間差の有意性を Table V-3. に示した。なお、各品種における収量構成要素、稈長、止葉角度(止葉と第1節間上部の角度)および出穂始期は、Table V-1. に併記した。前述の如く、2本植条件では、1株穂重において、3群間の差、特にA群とB群あるいはA群とC群の間の差異が顕著であった。しかし、1本植条件では、2本植の場合よりその差は小さかった。また、1株穂数の群間差は、1株穂重の群間差とほぼ同様であった。すなわち、穂数の多いC群では、植付本数にほぼ比例して穂数を増加する傾向にあったが、穂数の少ないA群では、2本植条件における増加が少なかった。1穂穎花数では、1979年を除いて、C群が他の2群(A, B群)よりも有意に少なかったものの、3群間の差異は穂数の場合ほ



**Fig. V-1** Relationship between chronology of cultivars and panicle weight per hill in 1978, 1979 and 1982. LSDs of panicle weight per hill at the 0.05 probability level were 4.0, 5.2 and 6.6g in 1978, 1979 and 1982, respectively.

Table V-3. Comparison of the three varietal groups in characters concerning yield

Character	1982 (2 seedlings/hill)			1979 (2 seedlings/hill)			1978 (1 seedling/hill)			1977 (1 seedling/hill)		
	Group			Group			Group			Group		
	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C
Panicle weight per hill (g)	27.2**	40.4	40.7(**)	25.6**	37.3*	42.5(**)	21.5*	25.8	25.3(*)			
Total weight per hill (g)	45.8**	63.9	63.1(**)									
Straw weight per hill (g)	18.7**	23.5	22.4(**)									
Percentage of panicle weight	58.6	63.0	64.3(*)									
No. of panicles per hill	14.3**	21.8	22.7(**)	15.3*	21.0*	26.1(**)	10.8	13.2	14.8(**)	11.2*	13.9	15.3(*)
No. of spikelets per panicle <sup>1)</sup>	113.5	111.8	98.0	81.1**	99.0	88.7	108.1	106.1*	91.4(*)	94.7	95.7*	77.5(**)
Mean panicle weight (g)	1.93	1.92	1.83	1.75	1.83	1.66	2.12	2.03	1.74			
Mean straw weight (g)	1.34**	1.14**	1.02(**)									
100-kernel weight (g)										2.21	2.24	2.29
Grain length (mm)										6.71**	6.36**	6.52
Grain width (mm)										3.42	3.48	3.43
Culm length <sup>2)</sup> (cm)	84.1*	74.6*	65.9(**)				78.0**	67.9**	61.1(**)	77.4**	67.0**	56.7(**)
Angle of 1st leaf <sup>3)</sup> (degree)							102.2*	90.2**	60.9(**)	96.1*	72.5	63.1(**)

<sup>1)</sup>The panicle of main culm in 1977 and 1978, and the average of the largest three panicles in each hill in 1979 and 1982.

<sup>2)</sup>The main culm in 1977 and 1978, and the longest culm in each hill in 1979 and 1982.

<sup>3)</sup>At maturity

\*, \*\*Differences between two of the three varietal groups were significant at the 0.05 and 0.01 levels, respectively. The asterisks in parentheses indicate significant differences between groups A and C.

ど顕著でなかった。平均1穂重(1株穂重/1株穂数)の傾向は、1穂穎花数とほぼ一致した。平均1茎わら重(1株わら重/1株穂数)も減少傾向を示し、その程度は平均1穂重の場合よりも大であった。百粒重については、有意な群間差がみられなかった。籾長では、B群が他の2群(A群とC群)に比べて短かったので、B群中には、短円粒の品種が比較的多かったと云える。1株全重(根を除く)は1株穂重と同様の傾向を示したが、1株わら重の群間差は1株全重より小さかった。穂重歩合(穂重/全重)では、C群がA群に比べて有意に高かった。稈長は、A群>B群>C群の順に短くなり、止葉角度は、水平もしくは下垂型から直立型への推移を示した。

Table V-4.には、各群の1本植条件における主程の穂長、節間・葉鞘・葉身長および止葉幅を示した。第1～第3節間長は、稈長と同程度の減少を示

**Table V-4.** Comparison of the three varietal groups in culm and leaf characters in 1977

Character	Group		
	A	B	C
Panicle length	18.2*	16.3	15.7(**)
1st internode length	39.4**	34.0**	30.4(**)
2nd "	25.1**	21.6**	18.5(**)
3rd "	11.7	10.0	8.1(**)
4th "	1.2	1.5	1.0
1st leaf sheath length	28.8**	26.1*	24.4(**)
2nd "	21.2	20.1**	18.5(**)
3rd "	16.2	15.5	14.9
1st leaf blade length	27.0**	24.1	22.4(**)
2nd "	33.6**	30.5*	28.0(**)
3rd "	30.6	28.0	26.5(**)
Width of 1st leaf	12.3**	9.7	9.4(**)
Upper internode elongation index	73.5	73.7	74.5

\*, \*\*Differences between two of the three varietal groups were significant at the 0.05 and 0.01 levels, respectively. The asterisks in parentheses indicate significant differences between groups A and C.

したが、第4節間長(本章では第5節間以下も含む)には有意差がみられなかった。第1～3葉鞘・葉身長および穂長も減少傾向を示したが、その程度は稈長より小さかった。止葉幅は、狭くなる傾向を示した。

(2) 形質間の相関関係

2本植条件の1982年における1株穂重ならびに他の6形質の間の相関係数をTable V-5.に示した。1株穂重は、1株全重、穂重歩合および1株穂数との間で高い相関を示したが、平均1茎わら重とは高い負の相関を示した。また、1株穂数は、穂重歩合との間で正の相関を示したが、平均1穂重、平均1茎わら重および稈長との間では、それぞれ負の相関を示した。なお平均1穂重、平均1茎わら重および稈長の相互間に有意な正の相関がみられた。他方、平均1茎わら重と穂重歩合の間には高い負の相関が得られたが、稈長と穂重歩合の間の負の相関は有意でなかった。

2本植条件の1979年においては、1株穂重と1株穂数および平均1穂重の間における相関係数が、それぞれ0.831\*\*および-0.122であった。また、1株穂数と平均1穂重の間では、-0.627\*\*であった。これらは、1982年の場合と同様な傾向であった。1979年にはわら重を未調査のため、1982年のわら重と1979年の穂重のデータから1979年における穂重歩合を推定した。かかる1979年の推定穂重歩合と1982年の平均1茎わら重および稈長との間には、それぞれ-0.705および-0.565という1%水準で有意な負の相関が得られた。このように、1茎わら重と穂重歩合の間には高い負の相関関係がみられ、稈長は、1茎わら重を介して、間接的には穂重歩合に影響を与えるものと考えられる。

1本植条件の1977年における稈長や各節間・葉鞘・葉身長を含む19形質間で相関係数を算出してTable V-6.に示した。稈長は、穂長、第1～3節間

**Table V-5.** Correlation coefficients among yield characters in 1982

I. Panicle weight per hill	I.					
II. Total weight per hill	.955**	II.				
III. Percentage of panicle weight	.763**	.561**	III.			
IV. No. of panicles per hill	.748**	.745**	.485**	IV.		
V. Mean panicle weight	.170	.099	.344	-.496**	V.	
VI. Mean straw weight	-.603**	-.457**	-.707**	-.819**	.410*	VI.
VII. Culm length	-.270	-.250	-.270	-.530**	.429*	.575**

\*, \*\*Significant at the 0.05 and 0.01 levels, respectively.



長、各葉鞘・葉身長、止葉幅、止葉角度および1穂穎花数とは有意な正の相関を示した。反対に、1株穂数は、これらの諸形質とは負の相関を示した。第1～第3の節間・葉鞘・葉身長の相互間における相関は、ほとんど有意であった。しかし、これらの相関のうち、第1節間・葉鞘・葉身長と第3節間・葉鞘・葉身長の間では、他の相関よりも低い傾向がみられた。百粒重は、籾幅との間で有意な相関を示したが籾長とは有意でなかった。総じて、3種の粒形質と他の形質との間には、高い相関はみられなかった。

(3) 穂長および節間・葉鞘・葉身長における主成分分析

穂長、節間長、葉鞘長および葉身長を用いて、これらの形質間の相関係数に基づく主成分分析を行った。Table V-7. に示すように、第1主成分は、全形質と高い相関を示して、全体的な大きさ(長さ)を表わす主成分と考えられる。第2主成分は、穂長および第1節間・葉鞘・葉身長と負の相関を示したが、第3節間・葉鞘・葉身長とは正の相関を示した。従って、この主成分は、第2節間・葉鞘・葉身長を境とする相対的な上位と下位の伸長性を表わす因子と考えられる。また、節間長のみを用いた分析からも同様な2種の主成分が得られた。このような2種の主成分と類似の主成分が矮性同質遺伝子系統においてみられたことは、すでに第2章で述べた。

**Table V-7.** Factor loadings of the first two principal components analysed by the lengths of panicle, internodes, and leaf sheaths and blades

Length of	Factor		Factor	
	I	II	I	II
Panicle	.68	-.55		
1st internode	.86	-.28	.87	-.41
2nd "	.82	-.09	.93	-.29
3rd "	.82	.41	.87	.21
4th "	.41	.71	.56	.79
1st leaf sheath	.94	-.27		
2nd "	.97	.01		
3rd "	.80	.43		
1st leaf blade	.80	-.40		
2nd "	.93	.03		
3rd "	.85	.30		
Eigen value	7.37	1.57	2.69	.92
Contribution (%)	67.0	14.3	67.2	23.0
Cumulated (%)		81.3		90.2

前述のように、稈長は各節間・葉鞘・葉身長とも高い相関を有するので、第1主成分を稈長によって代表させることができると考えられる。他方、第2主成分の示す上位・下位伸長性、特に節間における上位・下位伸長性を数量的に表わすために、上位節間伸長度(第II章参照)を用いた。各品種の稈長と上位節間伸長度による散布図をFig. V-2に示す。5%水準で有為な負の相関がみられたものの、分布状態より両者は独立に近い関係にあると考えられる。また、上位節間伸長度については、3群間に有意差がみられなかった(Table V-4.)。すなわち、近年の短稈品種には、上位節間伸長型から下位節間伸長型に至るまでの変異があった。

4. 考 察

田中ら<sup>61)</sup>や佐本<sup>47)</sup>によれば、「赤毛」から「ユーカー」に至るまでの代表的な7または10品種について収量を調べると、穂数の増加によって単位面積当りの収量が増加していた。著者らは、「ユーカー」のあとに育成された11品種も含めた合計32品種を用いて、草型や収量性を比較した。「ユーカー」以後の優良品種においても、さらに収量性の向上がみられたが、「ユーカー」以前におけるほど顕著ではなかった。収量性の向上には、穂数の増加が最も寄与した。しかも、比較的新しい品種では、栽植本数に比例して穂数が増加する傾向がみられた。田中ら<sup>61)</sup>は、「ユーカー」および「ミマサリ」と在來種の間での穂数の差は、多肥条件において一層顕著になったと報告している。従って、近年の品種は、多肥密植条件において穂数を増加させる能力を有すると考えられる。穂数の増加は、それと共にわら重の増加をもたらした。世界の栽培品種からみれば、北海道の品種は極早生に属するので、早期に一株穂数と葉面積を確保することが必要とされるためであろう。しかも、新しい品種においては、全重が大であるにもかかわらず、穂重歩合が高かった。かかる事実は、田中ら<sup>61)</sup>からも支持される。これは、1茎わら重(稈と葉鞘の割合が大きい)の減少に比べて、1穂重の減少の方が少なかったことに起因する。Donald and Hamblin<sup>2)</sup>は、禾穀類の育種において、収穫指数が選抜対象として有用であることを指摘した。北海道の水稲育種の過程においても、結果的には、同化産物の子実収量への分配率の向上が行われたと云える。

近年の短稈品種は直立型の葉身を有していた。かかる草姿は、登熟期の受光態勢に有利で、且つ稈の

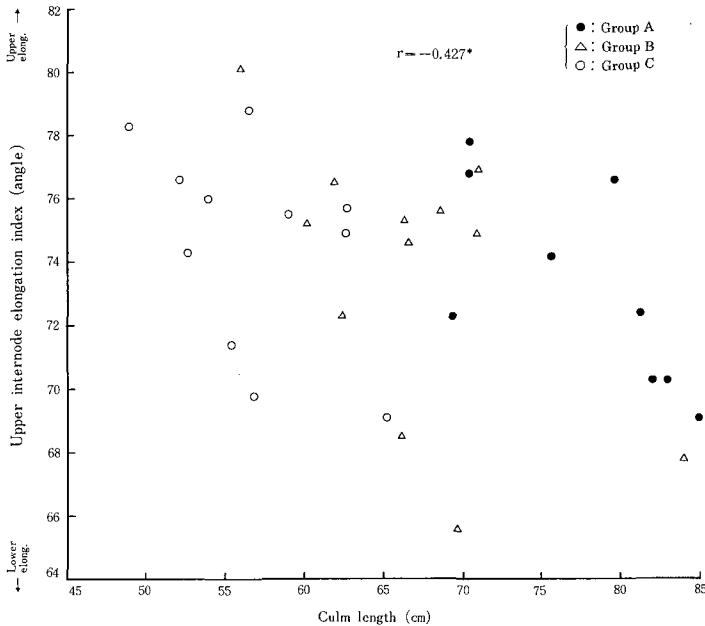


Fig. V-2 Relationship between culm length and the upper internode elongation index.

LSDs of culm length and the upper internode elongation index at the 0.05 probability level were 3.3 cm and 4.8°, respectively.

呼吸による同化産物の損失も少ないことが指摘されている<sup>47,60,61,62,64</sup>。しかし、これらの品種は、穂数の多い反面で1穂穎花数が少ない傾向を示した。江部<sup>9)</sup>は、北海道品種における穂数型への育種は、1穂穎花数の減少のため、収量が頭打ちになっていることを指摘した。また、機械移植栽培においては、株内および株間の密植によって穂数および葉面積が増加しても、1穂穎花数が減少するため、多肥条件下で過繁茂になり易い<sup>4,23</sup>。他方、韓国で最近育成されている短稈の超穂重型品種は、多肥条件下で栽培すると800 kg/10a以上の多収も可能であることが報告されている<sup>13,66</sup>。北海道においても、短稈でかつ1穂穎花数の多い品種を育成して、さらなる収量の向上を計ることも試みられてよいと考えられる。

## 第VI章 草型の品種間変異に関する統計遺伝学的解析

### 1. 緒言

前章では、北海道の水稲育種の過程において、初期の品種の長稈穂重型から短稈穂数型に推移しており、それに伴って収量性が向上したことを述べた。かかる品種間における草型の変異を解析するために、Mather and Jinks<sup>27)</sup>およびHayman<sup>9,10)</sup>による

統計遺伝学的方法が有効であることは、いくつかの報告により明らかである<sup>21,24,28,68,69</sup>。

本章では、前章で用いた32品種のうち、各種草型を代表する5品種を選んで、F<sub>1</sub>ダイアレル分析<sup>9,10)</sup>を試みた。

### 2. 材料および方法

親品種としては、Table VI-1.に示す5品種が用いられた。なお、「富国」と「石狩白毛」は、北海道大学で保存されているA-31とA-50を用いた。これらの5品種は、過去において相当の栽培面積を有した品種であり、交雑育種法の初期に育成された「富国」や近年まで基幹品種であった「イシカリ」などを含む。それぞれの品種の各種形質における実測値をTable VI-1.に示した。すなわち、これら5品種は典型的な短稈穂数型である「なるかぜ」から長稈穂重型の「石狩白毛」に至る種々の草型を有する。また、出穂性は、いずれも、石狩・空知地方において中性もしくはやや早生に近いとされる。

これら5品種およびその片面総当り交雑である10組合せのF<sub>1</sub>は、1979年4月29日に播種され、ビニールハウス内において畑状態で育苗の後、5月31日に本田に移植された。栽植密度は30.2×14.5 cmで、1本植えとした。全量を基肥として、窒素7.2,

Table VI-1. The character expressions of the five parents and their ten F<sub>1</sub>s

Character	Naru- kaze (N)	Ishikari (I)	Shiokari (S)	Fukoku <sup>9)</sup> (F)	Ishikari- shiroke <sup>9)</sup> (Is)	N × I	N × S	N × F	N × Is	I × S	I × F	I × Is	S × F	S × Is	F × Is	L. S. D. (0.05)
Culm length (cm)	51.9	54.5	64.7	64.4	76.5	51.1	57.2	62.3	61.2	65.1	61.2	69.9	71.3	73.1	75.3	3.4
Panicle length (cm)	13.7	16.3	15.0	18.9	15.9	14.9	14.9	16.8	15.0	17.0	17.6	17.8	17.2	16.0	18.3	0.6
1st internode length (cm)	27.3	26.1	27.3	29.2	36.8	25.6	27.5	30.1	31.5	29.8	28.4	34.1	31.4	31.9	38.2	3.0
2nd "	17.9	19.9	21.7	22.5	25.6	17.9	21.4	22.0	20.8	21.0	22.2	23.8	23.3	23.5	25.8	1.6
3rd "	6.4	7.9	13.5	10.2	12.9	6.9	8.3	9.2	7.4	12.1	9.4	11.2	13.2	15.3	10.6	1.9
4th "	1.0	1.1	2.9	2.3	2.1	1.2	0.9	2.2	1.0	2.5	1.6	1.8	2.7	2.3	1.1	1.3
Upper internode elongation index <sup>1)</sup> (degree)	76.9	73.1	63.8	70.0	70.7	75.0	73.3	73.1	76.7	68.1	71.8	71.9	67.3	64.4	74.6	4.2
1st leaf sheath length (cm)	22.2	23.1	23.1	25.9	26.2	22.1	23.5	24.4	23.8	25.1	25.2	25.7	25.8	24.8	27.4	1.2
2nd "	18.2	19.8	21.4	22.9	23.6	17.9	19.8	21.3	19.6	20.7	20.9	22.3	23.6	22.0	24.1	1.0
3rd "	14.8	15.6	17.3	19.1	21.0	15.2	16.1	17.8	16.0	18.9	17.7	18.4	19.4	19.8	19.2	1.2
1st leaf blade length (cm)	24.2	25.8	28.5	27.3	30.0	24.8	25.5	26.4	25.7	26.8	27.3	29.5	31.1	24.5	32.4	3.2
2nd "	26.1	27.8	28.8	29.2	34.6	25.9	29.5	30.1	28.9	32.0	29.4	32.7	31.4	33.1	34.9	2.7
3rd "	20.6	23.5	24.8	29.5	30.2	24.0	24.7	26.4	23.2	28.1	26.8	28.4	30.1	28.8	31.0	2.3
Width of 1st leaf (cm)	9.4	9.8	9.8	12.1	11.8	9.1	9.7	10.7	10.1	9.7	10.2	10.4	11.0	10.2	11.7	0.5
Angle of 1st leaf (degree)	20.9	27.5	46.3	73.8	75.0	22.9	52.5	61.3	56.7	35.0	55.8	63.4	50.0	65.9	77.9	18.1
Culm thickness <sup>2)</sup> (mm)	5.9	7.3	8.0	8.8	10.1	6.3	7.2	7.7	7.9	8.0	8.1	8.4	7.6	8.4	10.0	1.0
No. of panicles per plant	23.6	16.7	13.5	10.3	9.9	18.1	18.9	15.0	13.4	16.7	13.1	12.9	16.6	11.8	10.3	5.1
No. of spikelets per panicle	60	95	120	136	128	69	87	105	98	121	125	138	147	124	133	13
Spikelet fertility (%)	86.1	72.1	88.5	76.9	83.1	79.7	90.9	89.4	87.9	82.6	77.1	80.1	90.0	92.6	88.0	7.5
100-kernel weight <sup>3)</sup> (g)	1.99	2.10	1.94	2.02	2.13	2.11	1.96	2.09	2.05	2.25	2.14	2.19	2.02	2.22	2.12	0.14
Grain length <sup>4)</sup> (mm)	6.72	6.93	6.26	6.88	6.73	6.73	6.59	6.54	6.83	6.87	6.83	6.72	6.65	6.71	6.91	0.18
Grain width <sup>4)</sup> (mm)	3.65	3.56	3.64	3.73	3.81	3.58	3.70	3.70	3.85	3.82	3.66	3.69	3.87	3.84	3.89	0.14
Panicle weight per plant (g)	23.3	22.1	19.4	19.2	18.8	20.9	24.7	20.8	21.2	27.0	23.3	22.9	28.2	24.2	21.9	5.6
Total weight per plant <sup>5)</sup> (g)	41.0	41.9	33.7	33.2	38.6	37.1	41.2	35.2	37.9	46.8	40.0	42.7	47.1	41.5	38.2	8.9
Percentage of panicle weight <sup>6)</sup>	56.6	52.7	57.5	57.8	48.7	56.4	59.9	59.4	55.9	57.7	58.0	53.6	60.0	58.4	57.3	3.3
Mean panicle weight <sup>7)</sup> (g)	0.99	1.33	1.44	1.87	1.90	1.17	1.31	1.40	1.58	1.62	1.77	1.78	1.72	2.06	2.13	0.18
Mean straw weight <sup>8)</sup> (g)	0.76	1.19	1.07	1.36	2.02	0.90	0.88	0.96	1.25	1.19	1.28	1.54	1.17	1.47	1.59	0.13

<sup>1)</sup>Arctangent of the ratio of the first internode length to the third one. <sup>2)</sup>Measured in the second internode and expressed as the length of circumference. <sup>3)</sup>Measured in brown rice. <sup>4)</sup>Measured in unhulled grains. <sup>5)</sup>Above the ground level. <sup>6)</sup>As compared with the total weight. <sup>7)</sup>Panicle weight per plant/No. of panicles per plant. <sup>8)</sup>(Total weight-Panicle weight)/No. of panicles. <sup>9)</sup>Maintained in the Plant Breeding Institute, Faculty of Agriculture, Hokkaido University.

**Table IV-2.** Correlation coefficients among culm, leaf and panicle characters calculated by the parents (below diagonal), and those calculated by the parents and their F<sub>1</sub>s (above diagonal)

	Culm length	Panicle length	Internode length				Leaf sheath length			Leaf blade length			1st leaf		Culm thickness	No. of panicles
			1st	2nd	3rd	4th	1st	2nd	3rd	1st	2nd	3rd	width	angle		
Culm length		.54*	.87**	.94**	.83**	.52*	.87**	.92**	.93**	.74**	.94**	.88**	.72**	.80**	.86**	-.76**
Panicle length	.33		.45	.62*	.36	.34	.82**	.72**	.63*	.60*	.53*	.78**	.70**	.60*	.62*	-.64**
1st internode length	.87	.15		.87**	.46	.11	.84**	.77**	.73**	.72**	.90**	.73**	.71**	.77**	.83**	-.66**
2nd "	.98**	.46	.86		.69**	.35	.91**	.94**	.87**	.78**	.93**	.87**	.79**	.89**	.92**	-.80**
3rd "	.88	.27	.54	.83		.82**	.57*	.74**	.84**	.46	.71**	.73**	.41	.50	.59*	-.57*
4th "	.69	.34	.29	.64	.92*		.34	.53*	.66**	.31	.34	.53	.29	.24	.29	-.35
1st leaf sheath length	.83	.72	.79	.89*	.58	.48		.91**	.87**	.78**	.87**	.93**	.85**	.82**	.87**	-.74**
2nd "	.93*	.65	.73	.96*	.83	.74	.93*		.90**	.84**	.84**	.92**	.87**	.82**	.85**	-.76**
3rd "	.96**	.53	.86	.98**	.78	.64	.95*	.97**		.64*	.88**	.94**	.76**	.75**	.83**	-.74**
1st leaf blade length	.97**	.30	.74	.95*	.95*	.77	.73	.90*	.89*		.68**	.73**	.68**	.56*	.70**	-.54*
2nd "	.95*	.28	.94*	.96**	.73	.46	.83	.85	.92*	.90*		.85**	.64*	.76**	.85**	-.68**
3rd "	.88*	.73	.75	.93*	.71	.61	.98**	.98**	.97**	.82	.84		.78**	.75**	.81**	-.73**
Width of 1st leaf	.74	.77	.71	.81	.50	.45	.98**	.88*	.90*	.62	.72	.95*		.83**	.81**	-.74**
Angle of 1st leaf	.89*	.68	.74	.91*	.74	.69	.96**	.98**	.97**	.81	.80	.98**	.95*		.87**	-.86**
Culm thickness	.95*	.57	.81	.99**	.82	.64	.92*	.98**	.98**	.93*	.93*	.96**	.85	.94*		-.91**
No. of panicles per plant	-.86	-.72	-.59	-.91*	-.83	-.74	-.87	-.97**	-.90*	-.88	-.78	-.95*	-.82	-.92*	-.95*	

\*, \*\*Significant at the 0.05 and 0.01 levels, respectively.

燐酸 7.2, 加里 4.5 kg/10a の割合で, 化成肥料が施用された。乱塊法の 2 反復とした。材料が登熟を完了した 9 月 24 日に, 1 プロット当り 6 個体を抜き取り, 乾燥後, Table VI-1. に示す各種形質を調査した。ただし, 止葉角度の調査は, 成熟期に立毛状態で行った。稈長, 穂長, 節間長, 葉鞘・葉身長, 止葉幅, 稈径, 1 穂穎花数および稔実歩合における調査は, すべて主稈を用いた。なお, 第 5 節間長は, いずれの個体においても 5 mm 以下であった。本研究で用いた総当り交雑による解析は Hayman<sup>9,10)</sup> の方法に基づくが, 分散分析は, Jones<sup>19)</sup> が片面ダイアル分析のために改変した方法を用いた。

### 3. 結 果

#### (1) 形質間の相関関係

調査された合計 27 形質における親品種および  $F_1$  の実測値を Table VI-1. に示した。相関係数は, これら親品種と  $F_1$  のすべてを用いた場合と, 親品種のみを用いた場合の 2 通りの組合せについて算出した。

Table VI-2. には茎葉部形質の間の相関係数を示した。稈長は, 各節間長, 葉鞘・葉身長, 止葉の幅と着生角度, および稈茎との間に高い正の相関を示した。また, 稈長は, 1 穂穎花数と正の相関を有した (Table VI-4.)。これらのうちで, 稈長と第 2 節間長の相関が最も高かった。反対に, これらの形質は, 1 株穂重とは負の相関を示した。これらの傾向は, 親と  $F_1$  のすべてを用いた場合と, 親のみを用いた場合においてもほぼ一致した。従って, 穂数の多い親もしくは  $F_1$  は, 少ない 1 穂穎花数, 細く短い稈, および小型で直立した葉身を有する傾向にあり, 穂数の少ないものは, 逆の傾向にあると云える。

節間長については, 隣接するものどうしが高い相関関係を示した。葉身および葉鞘長は, 相互に高い相関関係にあった。そこで, これらの形質に対して, 親と  $F_1$  のすべてを用いた相関係数に基づく主成分分析を行った (Table VI-3.)。すべての形質を用いて解析した場合, 第 1 主成分は, それぞれの形質と高い相関を示し, 74.2% の寄与率を有した。第 2 主成分は, 第 1 節間長とは負の相関を示したのに反し, 第 3 および第 4 節間長とは正の相関を示した。同様の 2 種の主成分は, 節間長のみを用いた解析でも得られた。従って, 親および  $F_1$  における節間長の変異は, 1) 稈長で表わされる全体的な長さ, および 2) 上位 (第 1) 節間に対する, 下位 (第 3 および第 4)

**Table VI-3.** Factor loadings of the first two principal components analyzed by the lengths of panicle, internodes, and leaf sheaths and blades of the parents and their  $F_1$ s

Length of	Factor <sup>1)</sup>		Factor <sup>2)</sup>	
	I	II	I	II
Panicle	.73	-.13		
1st internode	.82	-.41	.76	-.61
2nd "	.95	-.16	.90	-.36
3rd "	.77	.56	.91	.35
4th "	.54	.81	.68	.70
1st leaf sheath	.95	-.23		
2nd "	.97	.00		
3rd "	.95	.21		
1st leaf blade	.81	-.24		
2nd "	.92	-.13		
3rd "	.96	.03		
Eigen value	8.17	1.34	2.68	1.12
Contribution (%)	74.2	12.2	67.1	28.1
Cumulated (%)		86.4		95.1

<sup>1)</sup>By using the lengths of internodes, and leaf sheaths and blades.

<sup>2)</sup>By using internode lengths.

節間の相対的な伸長性によって把握できると考えられた。

それぞれの遺伝子型の上位・下位伸長性を量的に表わすため, 上位節間伸長度 (第 II 章参照) を用いた。Table VI-1. に示す如く, 最も下位伸長型の「しおかり」から上位節間伸長型の「なるかぜ」まで, 親品種間の変異は明らかであり, 「富国」×「石狩白毛」を除くすべての  $F_1$  はそれぞれの両親の間の値を示した。収量に関連する形質の相関係数を Table VI-4. に示した。1 株穂重と 1 穂穎花数の間には, 高い負の相関がみられた。しかし, これらの 2 形質は, 百粒重との間に有意な相関を示さなかった。親品種のみでは, 1 株穂重は, 1 株穂数と高い正の相関を示したが, 1 穂穎花数とは高い負の相関を示した。しかし, 親と  $F_1$  のすべてを用いた場合には, かかる関係はみられなかった。この相違は主として, 1) 「しおかり」×「富国」および「イシカリ」×「しおかり」の 2 種の  $F_1$  が穂数と 1 穂穎花数の両方において大きな値を示したこと, 2) 百粒重と稔実歩合において, ほとんどの  $F_1$  は高い方の親に近い値もしくは更に高い値を示したこと, という 2 つの要因によると思われる (Table VI-1.)。1 株全重と 1 株穂重の間には高い正の相関がみられた。穂重歩合 (穂重/全重) は, 平均 1 茎わら重と負の相関を示した。

**Table VI-4.** Correlation coefficients among characters concerning yield calculated by the parents (below diagonal), and those calculated by the parents and their F<sub>1</sub>s (above diagonal)

	No. of panicles	No. of spikelets	Spikelet fertility	100 kernel weight	Grain length	Grain width	Panicle weight	Total weight	Percent. of p. w.	Mean panicle weight	Mean straw weight	Culm length
No. of panicles per plant		-.76**	.06	-.33	-.15	-.46	.43	.36	.26	-.87**	-.84**	-.76**
No. of spikelets per panicle	-.99**		.03	.31	.06	.57*	.12	.14	.00	.85**	.68**	.86**
Spikelet fertility	.18	-.13		-.24	-.54*	.55*	.26	.04	.48	.09	-.14	.33
100-kernel weight	-.32	.19	-.62		.50	.26	.23	.41	-.26	.48	.49	.37
Grain length	.03	-.11	.83	.68		.21	.13	.28	-.26	.31	.33	.00
Grain width	-.62	.58	.26	.28	.02		.31	.27	.14	.71**	.51	.77**
Panicle weight per plant	.95*	-.96**	-.12	-.10	.29	-.69		.90**	.47	.00	-.27	.04
Total weight per plant	.64	-.74	-.28	.51	.47	-.38	.76		.04	.04	-.01	.12
Percentage of panicle weight	.28	-.13	.22	-.89*	-.30	-.36	.17	-.52		-.09	-.61*	-.16
Mean panicle weight	-.97**	.94*	-.21	.42	.14	.76	-.91*	-.56	-.34		.83**	-.89**
Mean straw weight	-.81	.71	-.18	.72	.20	.76	-.73	-.13	-.75	.87		.82**
Culm length	-.86	.81	.21	.34	-.22	.84	-.91*	-.47	-.50	.86	.89*	

\*, \*\*Significant at the 0.05 and 0.01 levels, respectively.

Table VI-5. Analysis of variance for the diallel sets of data

Character	Mean square				
	a	b	b <sub>1</sub>	b <sub>2</sub>	b <sub>3</sub>
Culm length	416.7**	18.3**	37.6**	20.3**	12.8**
Panicle length	13.56**	0.73**	2.28*	0.33**	0.74**
1st internode length	79.86**	7.17*	15.81*	5.43	6.83*
2nd "	32.82**	1.93*	2.82*	1.36	2.22*
3rd "	43.31**	2.89*	0.07	2.45*	3.81**
4th "	2.007**	0.574	0.141	0.345	0.845
Upper internode elongation index	95.64**	7.25	3.27	2.71	11.68*
1st leaf sheath length	13.90**	1.15*	3.08**	0.99	0.90
2nd "	22.94**	1.10**	0.01	1.07*	1.35**
3rd "	20.32**	1.69**	0.54	2.65**	1.15*
1st leaf blade length	22.43**	8.24*	0.38	7.63*	10.29*
2nd "	40.35**	5.10*	14.50*	3.62	4.41
3rd "	54.99**	4.81**	14.21**	4.40*	3.26
Width of 1st leaf	5.441**	0.181*	0.641**	0.102	0.153*
Angle of 1st leaf	2099**	132	198	61	175
Culm thickness	8.095**	0.345	0.024	0.072	0.627*
No. of panicles per plant	85.88**	5.61	0.11	10.78	2.58
No. of spikelets per panicle	4171**	206**	331**	108	259**
Spikelet fertility	205.9**	21.8	134.1**	17.1	3.00
100-kernel weight	0.0289**	0.0123*	0.0411**	0.0071	0.0108
Grain length	0.1212**	0.0358*	0.0077	0.0472**	0.0323*
Grain width	0.0453**	0.0135*	0.0437**	0.0094	0.0107
Panicle weight per plant	9.50	17.17	59.00*	25.12*	2.44
Total weight per plant	23.89	38.09	63.65	66.42*	10.31
Percentage of panicle weight	45.41**	7.23*	59.60**	2.10	0.86
Mean panicle weight	0.6733**	0.0333**	0.1485**	0.0306*	0.0124
Mean straw weight	0.7248**	0.0057	0.0210*	0.0075	0.0012

\*, \*\*Significant at the 0.05 and 0.01 levels, respectively.

Degrees of freedom of a, b, b<sub>1</sub>, b<sub>2</sub> and b<sub>3</sub>, are 4, 10, 1, 4 and 5, respectively.

## (2) 分散分析

Jones<sup>19)</sup>の方法によって分散分析を行った結果を Table VI-5. に示す。表中において、a は相加的な遺伝子作用による分散を表わすのに対して、b は優性効果によるすべての分散であり、以下の b<sub>1</sub>, b<sub>2</sub> および b<sub>3</sub> に分割される。b<sub>1</sub>, b<sub>2</sub> および b<sub>3</sub> は、平均優性偏差による分散、各親品種に帰せられる優性分散、ならびに残差分散のそれぞれを示す。

ほとんどの形質において、a 項の分散は b 項の分散より大きかった。これは相加的な遺伝分散が優性効果による分散より大きいことを意味する。しかし、百粒重、1 株穂重および 1 株全重においては、b 項の分散が比較的大きかった。さらに、1 株穂重では、b<sub>1</sub> および b<sub>2</sub> 項が有意であった。このことは、「しおかり」を片親とした 4 種の F<sub>1</sub> が他の F<sub>1</sub> や親品種より大なる 1 株穂重を有した事実と符号する (Table VI-1.)。この 4 種の F<sub>1</sub> における多収性は、収量構成

要素の全てもしくは多くが高い値を示したことに起因する。

## (3) 仮説の検定

後述する遺伝的解析を行うためには、各形質が Hayman<sup>9)</sup>による 6 種の仮説を満たすことが必要とされる。仮説のうち、「2 倍体の分離」および「親の遺伝子型がホモである」に関しては、実験材料の性質上、満足していると云える。「相反交雑に差がない」に関しては、「石狩白毛」×「なるかぜ」の組合せについてのみ確認した。なお、イネの形態的形質においては、相反交雑間にあまり差のみられないことが報告されている<sup>68,69,24,21)</sup>。他の 3 種の仮説、すなわち「複対立遺伝子がない」、「関与遺伝子の親間における独立分布」、そして特に「非対立遺伝子間に相互作用がない」を検定するために、W<sub>r</sub>-V<sub>r</sub>の均一性と W<sub>r</sub> に対する V<sub>r</sub> の回帰という 2 種の方法が用いられた。

Table VI-6. Tests of hypotheses postulated

Character	Heterogeneity of $W_r$ - $V_r$ (F-value)	b, regression coefficient of $W_r$ on $V_r$	t-test of b Null-hypothesis	
			b=0	b-1
Culm length	1.68	0.949	10.924**	0.586
Panicle length	16.88**	0.683	2.212	1.027
1st internode length	1.90	0.832	3.978*	0.202
2nd "	<1	0.854	4.405*	0.752
3rd "	<1	0.752	5.521**	1.859
4th "	<1	0.746	1.364	0.465
Upper internode elongation index	1.45	0.679	5.991**	2.827
1st leaf sheath length	<1	0.618	4.568*	2.828
2nd "	<1	0.942	5.859**	0.363
3rd "	<1	0.899	13.075**	1.471
1st leaf blade length	<1	-0.001	0.004	3.014
2nd "	<1	0.833	3.981*	0.799
3rd "	<1	0.955	5.339*	0.251
Width of 1st leaf	<1	1.047	30.807**	1.369
Angle of 1st leaf	1.26	1.008	6.194**	0.047
Culm thickness	0.75	1.057	42.037**	2.281
No. of panicles per plant	2.27	0.975	4.449*	0.116
No. of spikelets per panicle	1.45	0.824	7.064**	1.512
Spikelet fertility	<1	0.767	4.840**	1.470
100-kernel weight	2.23	0.534	2.988	2.611
Grain length	2.05	1.199	8.067**	1.338
Grain width	<1	0.261	0.378	1.071
Panicle weight per plant	2.81	0.040	0.169	4.024*
" (log <sub>10</sub> )	1.28	0.838	0.544	0.105
Total weight per plant	2.62	0.069	0.275	3.700*
Percentage of panicle weight	4.83	0.910	9.039**	0.892
Mean panicle weight	2.92	0.799	2.902	0.729
Mean straw weight	<1	1.007	128.109**	0.883

\*, \*\*Significant at the 0.05 and 0.01 levels, respectively.

それぞれの形質における検定の結果を Table VI-6. に示した。穂長のみにおいて、 $W_r$ - $V_r$  は有意に不均一であり、この形質が仮説を満たしていないことを示した。また、仮説を満たすためには、 $W_r$  に対する  $V_r$  の回帰係数を 1 とみなし得る必要がある。しかし、穂長、第 4 節間長、第 1 葉身長、百粒重、籾幅、1 株穂重、1 株全重および平均 1 穂重においては、回帰係数そのものが有意でなかった。さらに、1 株穂重および 1 株全重の回帰係数は、1 から有意に隔たっていた。以上より、これらの形質は、仮説の全てを満たしていないと考えられた。しかし、残りの 19 形質は、仮説を満たすとみなし得る。

#### (4) 遺伝分散成分による解析

仮説を受け入れた 19 形質について、遺伝分散成分が推定された (Table VI-7.)。各分散成分と Table VI-5. における分散の間には、以下の様な関係があ

る。すなわち、 $a$ ,  $b$ ,  $b_1$  および  $b_2$  は、 $D-F+H_1-H_2$ ,  $H_2$ ,  $h^2$  および  $H_1-H_2$  にそれぞれ対応する。遺伝分散成分の有意性は、Table VI-5. における分散の有意性より低い傾向のみられるものの、両者の結果はほぼ一致した。

表中の  $\sqrt{H_1/D}$  は、それぞれの遺伝子座の優性度 ( $|h_i|/d_i$ ) の平均を示す。平均わら重の  $\sqrt{H_1/D}$  は、0 に近かった。また、Table VI-5. において、 $b$  項は有意性を示さなかったが、 $b_1$  項は有意であった。従って、この形質に関与する各遺伝子座は、同方向且つ比較的小さい優性を示したと考えられる。反対に、粒長の  $\sqrt{H_1/D}$  は 1 に近く、完全優性に近いことを示した。 $K_D/K_R$  は、すべての親品種における優性遺伝子と劣性遺伝子の比を示す。また、この値には、主として  $F$  が関わっている。従って、 $F$  の有意性を考慮すると、稈長および第 2 節間長においては、劣

Table VI-7. Components of variation, and genetic analyses based on them

Character	D	H <sub>1</sub>	H <sub>2</sub>	h <sup>2</sup>	F	$\sqrt{H_1/D}$	k <sub>D</sub> /k <sub>R</sub> <sup>1)</sup>	H <sub>2</sub> /4H <sub>1</sub>	h	r between y <sub>r</sub> &(W <sub>r</sub> +V <sub>r</sub> )	h <sup>2</sup> /H <sub>2</sub>	(max. p. - min. p.) <sup>2</sup> /4D
Culm length	92.5**	26.4**	23.6**	12.8**	-34.8**	0.53	0.48	0.22	3.8	-0.148	0.54	1.64
1st internode length	16.6**	8.9	7.8	4.8	-6.7	0.73	0.57	0.22	2.5	-0.127	0.62	1.72
2nd "	7.68**	2.49	2.25	0.74	-1.86	0.57	0.65	0.23	1.0	-0.098	0.33	1.91
3rd "	8.53**	4.19	3.62	—	-4.49	0.70	0.45	0.22	0.2	0.799	—	1.24
Upper internode elongation index	19.1**	4.7	5.9	—	-10.0	0.50	0.31	0.31	1.1	-0.578	—	2.23
1st leaf sheath length	2.96**	1.37(*)	1.19(*)	0.97*	-1.05	0.68	0.59	0.22	1.1	0.175	0.82	1.35
2nd "	4.66**	1.81**	1.50**	—	-2.28**	0.62	0.44	0.21	0.0	0.516	—	1.54
3rd "	6.17**	3.03*	2.11(*)	0.02	1.36	0.70	1.37	0.17	0.5	0.332	0.01	1.56
2nd leaf blade length	8.52**	5.42	4.89	4.52*	-2.80	0.80	0.66	0.23	2.4	0.181	0.92	2.12
3rd "	15.4**	6.3*	5.1*	4.7**	1.2	0.64	1.13	0.20	2.3	0.617	0.92	1.49
Width of 1st leaf	1.59**	0.21**	0.19**	0.22**	0.10(*)	0.36	1.18	0.23	-0.5	0.881(*)	1.12	1.14
Angle of 1st leaf	566*	73	90	30	-15	0.31	0.93	0.31	8.7	-0.864(*)	0.34	1.30
Culm thickness	2.28**	0.26	0.33	—	0.01	0.34	1.01	0.32	-0.1	0.237	—	1.89
No. of panicles per plant	26.2**	—	—	—	6.7	—	—	—	-0.2	0.910*	—	1.79
No. of spikelets per panicle	909**	310(**)	286(*)	104	-356*	0.58	0.50	0.23	11	-0.418	0.36	1.27
Spikelet fertility	33.8*	4.5	4.6	52.7**	-27.5(*)	0.36	—	0.26	7.8	-0.464	11.53	2.00
Grain length	0.062**	0.061**	0.046**	—	0.054**	0.99	2.56	0.19	0.05	-0.851(*)	—	1.77
Percentage of panicle weight	13.3**	4.1	4.4	21.4**	1.60	0.55	1.25	0.27	4.8	-0.976**	4.81	1.58
Mean straw weight	0.214**	0.002	0.001	0.006	0.013*	0.09	2.05	0.11	-0.09	0.995**	7.83	1.84

(\*), \*, \*\*Significant at the 0.1, 0.05 and 0.01 levels, respectively. — : Illogically minus or imaginary value.

<sup>1)</sup> =  $(\sqrt{4DH_1+F})/(\sqrt{4DH_1}-F)$ , indicating the ratio of dominant gene number to recessive gene number in the parents.

性遺伝子が有意に多く、反対に、籾長と平均わら重では、優性遺伝子が多いと云える。

$H_2/4H_1$  は、すべての親における、正の方向に作用する遺伝子の割合と負の方向に作用する遺伝子の割合の積を示す。よって、両者の割合が等しいときは、最大値である 0.25 になる。第3葉鞘長と籾長は、明らかに小さい値を示した。さらに、Table VI-5. における  $b_2$  項は、両者の形質ともに 1% 水準で有意であった。従って、これらの2形質においては、正作用（増加作用）もしくは負作用（減少作用）を有する遺伝子が過剰に含まれていると云える。他方、平均1茎わら重における極端に小さい値や 0.25 を越える値は、 $H_1$  および  $H_2$  の有意性が低いことに起因する。

$h$  は、それぞれの遺伝子座の優性効果の合計、すなわち  $\sum h_i$  の推定値である。 $h$  の有意性は、 $h^2$  および  $b_1$  (Table VI-5. および 7) によって検定される。稈長、第1・2節間長、第1葉鞘長、第2・第3葉身長および1穂穎花数において、 $h$  は有意に正であった。しかし、止葉幅と平均1茎わら重の  $h$  は、負であった。他方、稔実歩合と穂重歩合の  $h$  は、顕著な正の値を示した。

止葉幅、籾長、穂重歩合および平均1茎わら重においては、親品種の実測値 ( $Y_r$ ) と  $W_r+V_r$  の間にある程度高い相関がみられ、しかも  $b$  項もしくは  $b_1$  項 (Table VI-5.) が有意であった。さらに、これらの相関係数の符号が負であることから、籾長と穂重歩合における優性 ( $h_i$ ) は、ほぼ一致して正方向（増加）であり、逆に、止葉幅と平均わら重の優性は、ほぼ負方向（減少）であると言える。他方、稈長やいくつかの形質では、かかる相関係数は 0 に近かった。従って、これらの形質に関与する遺伝子座には、正および負の両方向の優性が含まれると考えられる。

各形質に関与する遺伝子の数が2種の方法で推定された。すなわち、 $h^2/H_1$  と (最大の親の値-最小の親の値) $^2/4D$  である。ほとんどの形質において、 $h^2/H_2$  は過小な推定値を与えた。これは、主として  $Y_r$  と  $W_r+V_r$  の間の相関が低いことに起因する。反対に、穂重歩合、平均1茎わら重および稔実歩合では、過大な推定値が得られたが、これは  $H_2$  や  $h^2$  の有意性が低いことによる。他方、後者の推定方法では、各形質は最小の 1.14 (止葉幅) から最大の 2.23 (上位節間伸長度) の間の値を示した。Mather and

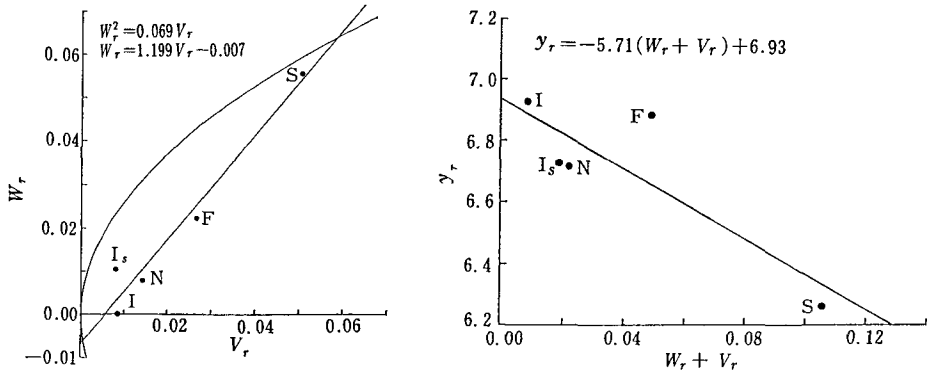
Jinks (1971) は、この方法による推定値は過少になりやすいことを指摘している。従って、これらの形質には、2対もしくはそれ以上の遺伝子が関与していると考えられた。

#### (5) $W_r$ と $V_r$ による解析

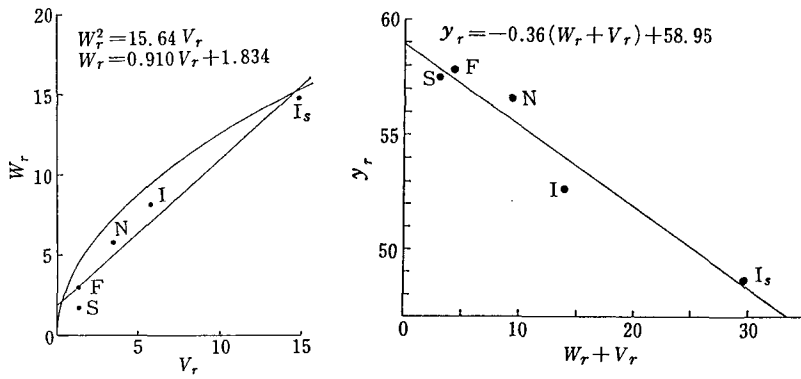
前節で述べた如く、籾長と穂重歩合においては、正方向の優性がみられ、平均1茎わら重では負方向の優性がみられた。これらの3形質について、 $W_r$  に対する  $V_r$  の関係ならびに ( $W_r+V_r$ ) と親品種の実測値 ( $Y_r$ ) の関係をそれぞれ図示した (Fig. VI-1)。Fig. VI-1-(1)の左に示す如く、籾長では  $W_r$  に対する  $V_r$  の回帰直線は、原点付近を通った。これは、優性度が完全優性に近いことを示す。さらに、短粒の「しおかり」は、著しく大きな  $W_r+V_r$  を示した (Fig. VI-1-(1)右)。故に、「しおかり」は、短粒化作用を有する完全劣性に近い遺伝子もしくは遺伝子群を有すると云える。Fig. VI-1-(2)の右に示す如く、穂重歩合においては、明らかに他より低い実測値を示した「石狩白毛」が著しい劣性を示したのに対して、最も高い実測値を示した「富国」と「しおかり」は優性を示した。さらに、Fig. VI-1-(2)の左に示すように、「石狩白毛」は、万物線と回帰直線の上部の交点付近に位置したのに対して、「富国」と「しおかり」は下部の交点に近かった。従って、「石狩白毛」は穂重歩合を低くする作用を有する劣性遺伝子のほとんどを集積しており、逆に、「富国」や「しおかり」は穂重歩合を高める優性遺伝子の多くを持つと考えられる。Table VI-1. にみられるように、すべての  $F_1$  は高い方の親と同程度もしくはさらに高い値を示した。特に、「しおかり」×「富国」は、60.0%という最も高い値を示したので、選抜によってこの程度まで穂重歩合を高めることが可能と考えられる。Fig. VI-1-(3)の左は、平均1茎わら重における優性度が小さいことを示す。しかし、親の実測値と  $W_r+V_r$  の間には直線的な正の相関がみられた (Fig. VI-1-(3)右)。従って、関与する遺伝子座は、ほぼ一致して負方向の優性を有すると考えられる。実際に、それぞれの  $F_1$  は中間親と同程度もしくはむしろ小さい値を示した (Table VI-1.)。

#### 4. 考 察

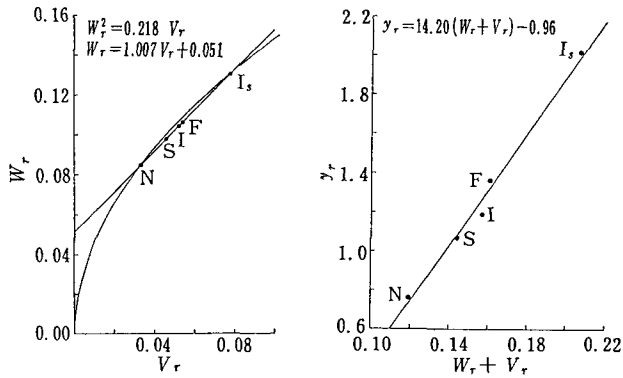
稲の形態的形質における遺伝的解析のためにダイアレル分析を適用した例はいくつかみられる。すなわち、Wu<sup>(68,69)</sup> ならびに Li and Chang<sup>(24)</sup> は、粒重以外の収量構成要素と草丈に、上島・北村<sup>(21)</sup> は、稈長



(1) Grain length



(2) Percentage of panicle weight



(3) Mean straw weight

Fig. VI-1 Relationship between  $W_r$  and  $V_r$  (left), and that between  $y_r$  and  $W_r + V_r$  (right) in the three characters.

Note: The abbreviations of the cultivars are the same as in Table VI-1.

と節間長の解析に用いた。しかし、これらの研究では、出穂性の異なる品種を用いているので、生育期間の相違による影響が十分考えられる。本研究では、出穂期の比較的近い5品種を用いて、茎葉部や収量に関する諸形質についての遺伝解析を行った。

稈長ならびに第1から第3までの節間・葉鞘・葉身長は、概ね、相互に高い相関関係にあった。ただし、第1節間長と第3節間長の間における相関は最も低く有意でなかった。これらの形質においては、いずれの優性分散 (b) も相加的分散 (a) と比べて小さかったが、平均的な優性の方向 (h) は正であるものが多かった (Table VI-7.)。すなわち、 $F_1$  はそれぞれの中間親よりやや優る傾向を示した (Table VI-1.)。なお、節間長には、上位 (第1) 節間に対する下位 (第3および第4) 節間の相対的な伸長パターンがみられた。そこで上位節間伸長度によって比較したところ、 $F_1$  のほとんどは中間親と同程度の値を示し、優性分散 (b) の比較的小さいことを裏づけていた (Table VI-1. および5) 。また、5品種のうちで最も下位伸長型の「しおかり」は、稈長においては中位であったので、両者は、むしろ独立の関係にあると考えられた (Table VI-1.) 。

収量構成要素のうち、穂数には有意な優性分散がみられなかったが、1穂穎花数、稔実歩合および百粒重のb項の分散は有意であった (Table VI-5.) 。すなわち、1穂穎花数において、 $F_1$  は中間親と同程度もしくは高い方の親に近い値を示した (Table VI-1.) 。稔実歩合と百粒重では、ほとんどの  $F_1$  は高い方の親に近い値もしくはそれよりさらに高い値を示した。なお、これら4形質のうち、百粒重以外の3形質には、相加的遺伝子作用が認められた。

百粒重以外の収量構成要素における遺伝子作用が相加的なので、それらの積である収量についての遺伝子作用が非相加的であることは容易に予想される。事実、1株穂重には、相加的遺伝子作用が認められなかった。しかし、「しおかり」を片親とする  $F_1$  は、他の  $F_1$  および親品種を明らかに凌いでいた。その共通の要因は以下の2点であると考えられた。すなわち、5品種中最も高い「しおかり」の稔実歩合が  $F_1$  において維持されたこと (Table VI-1.) 。ならびに、「しおかり」の有する短粒遺伝子 (群) は劣性なので、それぞれの  $F_1$  は、もう一方の親品種に近い粒長を示し、百粒重も「しおかり」より大であったこと (Table VI-1.) があげられる。

1株穂重より更に多くの形質が関与する穂重歩合には、予想に反して、相加的遺伝子作用が認められた。また、関与する遺伝子の優性は一致して正方向であり、それぞれの  $F_1$  は高い方の親と同じ程度もしくはそれより更に高い値を示した。これは、以下のことに起因すると考えられる。すなわち、穂重歩合の高揚に寄与する1穂穎花数、稔実歩合および粒長の平均優性 (h) が正方向であったこと。反対に、穂重歩合を低下させる平均1茎わら重に関与する遺伝子の優性は一致して負方向であったことである。Donald and Hamblin<sup>2)</sup> は、禾穀類の育種において、収穫指数が選抜対象として有用であることを指摘した。このように、複数の形質が関係する穂重歩合を、結果的にせよ、相加的な遺伝子作用に基づいて把握できたことは、初期世代における収穫指数を用いた選抜が有効であることを支持する。また、優性度が比較的大きく、かつ、その方向が一致して正であったので、収穫指数の選抜限界を  $F_1$  もしくは初期世代において推定することが可能と考えられる。

なお、本実験の結果は、栽培種の遺伝的変異のなかでは、極早生に属する品種を用いて得られたものである。今後は、インド種を含めた広い変異を用いて、これらの結果を検討する必要がある。

## 第VII章 総合論議

北海道の栽培品種の節間長に対する主成分分析において、全体的な大きさ (長さ) を表わす第1主成分、および、上位 (第1) 節間に対する下位 (第3・第4) 節間の相対的な伸長性を表わす第2主成分が得られた。同様の2種の主成分は、「しおかり」と矮性同質遺伝子系統に対する解析においても得られた。矮性遺伝子は、稈長を短縮するのみならず上位もしくは下位節間伸長型に変更する作用を有していた。熱帯・亜熱帯の短稈品種の育成に用いられた *d-47* は、上位節間伸長型にする作用を有することが明らかになった。しかし、上位節間伸長度には新旧の品種群間に有意差がみられず、また、近年の短稈品種には上位節間伸長型から下位節間伸長型に至るまでの変異があった。したがって、北海道の品種における稈長の遺伝的変異を支配するポリジーンもしくはそれに近い遺伝子も、節間の上位・下位伸長性を変更する作用を有すると考えられる。すなわち、これらの遺伝子には、上位節間の方を強く短縮するものと下位節間の方を強く短縮するものと推

定された。

収量構成要素は、稲の収量の解析に広く用いられ、収量性の育種にも貢献してきた。近年韓国で育成された「密陽23号」, 「水原258号」などが多収である要因は、通常の日本品種に比べて、1穂穎花数が著しく多いことにある<sup>65)</sup>。著者は、1穂穎花数の構成要素を考案し、それらは、*Ur-1*, *lax* 等穂の形態に關与する主働遺伝子の作用を解析するのに有用であった。*Ur-1* は、1次枝梗数、1次枝梗当り2次枝梗数および2次枝梗当り穎花数を増加するため、1穂穎花数を著しく増加した。この結果、穂数は幾分減少したものの、1個体当り穎花数は増加したと推定される。すなわち、*Ur-1* は、シンクサイズを増加すると考えられる。しかし、*Ur-1* は、稔実歩合と百粒重を減少させたので、*Ur-1* ホモ型およびヘテロ型の1株穂重は正常型と同程度か幾分増加するにとどまった。また、*Ur-1* ホモ型では、青米等の不完全粒が多く生じた。しかし、*Ur-1* ヘテロ型では、*Ur-1* ホモ型ほど1穂穎花数が増加しなかったものの百粒重は正常型に近くなり、しかも玄米品質の低下は少なかった。従って、 $F_1$  品種の育成において、*Ur-1* を有する系統を一方の親に用いて多収を図ることも可能と考えられる。しかし、以下の問題点が示摘される。1) *Ur-1* との共存のもとで、登熟を促進する遺伝子(群) もしくは遺伝的背景を見い出す必要がある。2) 1穂重が重いため倒伏しやすくなるので、*d-47* もしくはさらに強力な矮性遺伝子によって耐倒伏性を強化する必要がある。

## 摘 要

1. 北海道品種「しおかり」を反復親として戻し交雑法により作成した19種の矮性同質遺伝子系統を用いて、各矮性遺伝子が節間長に及ぼす作用を解析した。主成分分析によって、各節間の全体的な大きさ(長さ)、上位(第1・第2)節間に対する下位(第3・第4)節間の相対的な伸長性、および、いくつかの矮性遺伝子による第2節間の極端な短縮のそれぞれを表す3種の主成分を導いた。各同質遺伝子系統における節間伸長様式を比較するため、1) 上位節間伸長度 $=\tan^{-1}$ (第1節間長/第3節間長)、ならびに、2) 第2節間長率=第2節間長/稈長、という2種の複合形質を用いた。これらによって、*d-13* 系統を除くすべての系統を以下の4群に群別した。第I群：*d-2*, *d-3*, 4, 5, *d-10*, *d-12*, *d-*

*14*, *d-17*, *d-18^k*, *d-27*, *d-47* および *d-b* の10系統(「しおかり」に比べ上位節間伸長型で、第2節間が正常に伸長)。第II群：*d-1*, *d-6* および *d-18^k* の3系統(第2以下の節間が著しく短縮)。第III群：*d-7*, *d-30*, *d-35* および *d-a* の4系統(下位節間伸長型で、第2節間は正常に伸長)。第IV群：*d-11* 系統のみ(第2節間非伸長、且つ下位節間伸長型)。

2. 9種の同質遺伝子系統を用いて、それぞれの矮性遺伝子が穂ならびに粒形質に及ぼす作用を検討した。7種の穂形質について主成分分析を行い、得られた主成分を直交回転して、1次枝梗当り2次枝梗数および2次枝梗当り穎花数に關連する因子、1次枝梗に關する同様の因子、および、長さの形質の因子の3種を導いた。*d-7* および *d-a* 系統の1穂穎花数は「しおかり」より有意に増加し、*d-12* および *d-30* 系統はほぼ同程度であった。また、他の15系統では、有意な減少がみられた。重回帰分析の結果から、各矮性遺伝子による1穂穎花数の増減には、1次枝梗数と1次枝梗当り2次枝梗数が大きく關与していた。*d-18^k*, *d-47* および *d-b* の各系統では、初幅の増大による粒重(玄米)の増加がみられたが、*d-1*, *d-11* および *d-30* の各系統では、初長の短縮により粒重が減少した。また *d-1* および *d-11* の2系統は、完全無芒となった。稈長は、穂形質のすべてと有意な相関々係を示したが、粒形質との間には相関がみられなかった。

3. 穂型に關与する6種の主働遺伝子、*Dn-1*(密穂)、*Ur-1*(枝梗彎曲)、*lax*(疎穂)、*sp*(短穂)、*Cl*(穎花叢生) および *ni*(輪生枝梗) が穂およびその他の形質に及ぼす作用を解析するため、それぞれの主働遺伝子を有する標識遺伝子系統と北海道品種「イシカリ」の交雑を行い、 $F_2$  集団を供試した。*Dn-1* については、*Dn-1* を有する H-137 に「しおかり」を6回戻し交雑して  $F_2$  世代を作り、正常型と *Dn-1* 型の同質遺伝子系統を育成して、供試した。*Dn-1* は1次枝梗当り2次枝梗数を増加することによって、1穂穎花数を増加させるが、穂長および1, 2次枝梗長を短縮させた。*Ur-1* は、1, 2次枝梗数の増加によって、1穂穎花数を著しく増加した。*lax* は、1, 2次枝梗当り穎花数の減少によって1穂穎花数を極端に減少させたが、2次枝梗長を増加させた。*sp* は、1, 2次枝梗数、1次枝梗当り穎花数、穂長および1, 2次枝梗長のすべてを減少させたので、1穂穎花数は正常型の29%に減少した。*Cl* は、2次枝梗長

の短縮に著しい作用を有した。*ri*により、1次枝梗が2~10本ごとに輪生状に分枝した。それぞれの主働遺伝子が最も強く作用した形質について、 $F_2$ 頻度分布を調べると、劣性遺伝子による *lax* 型、*sp* 型もしくは *ri* 型は正常型との間で不連続な2頂分布を示した。しかし、不完全優性遺伝子である *Dn-1*、*Ur-1* および *Cl* の関与する  $F_2$  では、正常型、ヘテロ型ならびにホモ型が互いに重複した分布を示した。*Dn-1*、*lax* および *sp* は稈長を短縮をさせる多面的作用を有していた。他方、*Ur-1*、*lax* および *sp* は穂数を減少させる傾向を示した。*lax* は籾長および籾幅を増加させたが、他の5種の主働遺伝子では小粒化の作用が示唆された。*Ur-1* は、平均1穂重を増加させたが平均1茎わら重には作用しなかったため、穂重歩合(穂重/全重)を有意に増加した。

4. 北海道において広く栽培された歴代の32品種について、草型および収量性の変異を調べた。それらを育成年代別に、A群(在来種もしくは純系分離による育成品種)、B群(1935~1961年に優良品種に決定して奨励され始めた)およびC群(1962年以降優良品種に決定)の3群に区分した。1株2本植の栽培では、1株穂重における3群間の差異、特にA群とBおよびC群の間の相異が顕著であり、育成年次に伴う収量性の向上が明らかとなった。しかし、1本植ではその差異は小さかった。1株穂数における群間差は、1株穂重の場合とほぼ一致した。これに反して、1穂穎花数では、A群からC群への減少傾向がみられたものの、3群間の差は穂数の場合より小さかった。百粒重では、有意な群間差がみられなかった。1株全重では、1株穂重とほぼ同様の傾向がみられた。穂重歩合では、C群はA群より有意に増加した。稈長は、A群>B群>C群の順に短くなり、止葉角度は、下垂型から直立型へ移行する傾向にあった。節間長には、上位(第1)節間に対する下位(第3および第4)節間の相対的な伸長パターンがみられたものの、上位節間伸長度には3群間に有意な差がみられなかった。

5. 代表的な草型を有する北海道の5品種を用いて、 $F_1$  ダイアレル分析を行なった。稈長、上位節間伸長度、1株穂数および1穂穎花数においては、相加的分散(a)が優性分散(b)より顕著に大きかった。反対に、百粒重と籾長では、b項の分散が比較的大きかった。「しおかり」は、完全劣性に近い短粒遺伝子群を有すると考えられた。複合形質である1株

穂重には、相加的な遺伝子作用が認められなかった。しかし、「しおかり」を片親とする $F_1$ の1株穂重は、他の $F_1$ や親品種より明らかに大であった。さらに多くの形質が関係している穂重歩合(穂重/全重)では、相加的な遺伝子作用が認められた。またその優性の方向はすべて正であった。

## 謝 辞

研究の遂行にあたり終始御指導や御助言を賜った北海道大学名誉教授高橋萬右衛門博士ならびに同名誉教授木下俊郎博士に厚く御礼申し上げる。また、御校閲を賜った北海道大学名誉教授津田周彌博士ならびに同名誉教授後藤寛治博士に心よりの感謝の意を表する。

## 引用文献

1. AQUINO, R. C. and JENNINGS, P. R.: Inheritance and significance of dwarfism in an indica rice variety. *Crop. Sci.* **6**: 551-554. 1966
2. DONALD, C. M. and HAMBLIN, J.: The biological yield and harvest index of cereals as agronomic and plant breeding criteria. *Adv. Agron.* **28**: 361-411. 1976
3. 江部康成: 北海道農業技術研究史 1966~1980. 北海道農業試験場・北海道立農業試験場編. [2] 育種. p. 39-48. 北農会, 札幌. 1982
4. 藤原耕治・南松雄・古山芳弘: 機械移植による稚苗水稻の生理生態的特性について. 北海道立農試集報 **44**: 62-71. 1980
5. FUTSUHARA, Y.: Breeding of a new rice variety Reimei by gamma-ray irradiation. *Gamma Field Symp.* **7**: 87-109. 1968
6. FUTSUHARA, Y., KONDO, H., KITANO, H. and MII, M.: Genetical studies on dense and *lax* panicles in rice. I. Character expression and mode of inheritance of *lax* panicle rice. *Japan. J. Breed.* **29**: 151-158. 1979
7. FUTSUHARA, Y., KONDO, H. and KITANO, H.: Genetical studies on dense and *lax* panicles in rice. II. Character expression and mode of inheritance of dense panicle rice. *Japan. J. Breed.* **29**: 239-247. 1979
8. 林健一: 水稻品種の日射エネルギー利用効率に関する研究. 農技研報 D, **23**: 1-67. 1972
9. HAYMAN, B. I.: The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics* **39**: 789-809. 1954
10. HAYMAN, B. I.: The analysis of variance of

- diallel tables. *Biometrics* **10**: 235-244. 1954
11. 北海道農業試験場編：北海道農業技術研究史, p. 103-135. 1967
  12. 星野孝文：暖地における水稻品種の収量性解析と超多収の可能性. 育種学最近の進歩 **22**: 53-64. 1981
  13. 星野勇三：粳ヲ糯ニ配シテ得タル粒実ニ於ケル胚乳成分ノ変化. 札幌農学会報 **3**: 90-92. 1902
  14. HOSHINO, Y.: On the inheritance of flowering time in pea and rice. *J. Coll. Agr. Tohoku Imp. Univ. Sapporo* **6**: 229-288. 1915
  15. 細井徳夫・高橋正人：イネ節間の伸長制御と環境. 1. 突然変異系統にみられる非伸長性第二節間の伸長と環境. 生物環境調節 **9**: 83-90. 1971
  16. 細井徳夫・高橋正人：イネ節間の伸長制御と環境. 2. 非伸長性節間の伸長を制御す環境要因とその作用時期. 東北大農研報 **26**: 133-145. 1975
  17. HU, C. H.: Evaluation of breeding semidwarf rice by induced mutation and hybridization. *Euphytica* **22**: 556-574. 1973
  18. IKEHASHI, H. and KIKUCHI, F.: Genetic analysis of semidwarfness and their significance for breeding of high yielding varieties in rice. *JARQ* **15**: 231-235. 1983
  19. JONES R. M.: Analysis of variance of the half diallel table. *Heredity* **28**: 117-121. 1965
  20. 上島脩次：矮性稲の特性と分類. II. 矮性稲の穂長, 節間長についての主成分分析とその品種分類上の意義. 育種 **24**: 261-268. 1974
  21. 上島脩志・北沢節子：酒米品種の稈長および節間長に関するダイアレル分析. 神大農研報 **13**: 39-45. 1978
  22. KINOSHITA, T. and SHINBASHI, N.: Genic identification of dwarf genes and their character expression under the isogenic background. — Genetical studies on rice plant, LXXXII —. *Japan. J. Breed.* **32**: 219-231. 1982
  23. 今野一男・渡辺公吉・稲津脩：中苗機械移植水稻に対する窒素施肥, 第1報 基肥および初期追肥の効果. 北海道立農試集報 **47**: 1-12. 1982
  24. LI, C. C. and CHANG, T. T.: Diallel analysis of agronomic traits in rice (*Oryza sativa* L.). *Bot. Bull. Academia Sinica* **11**: 61-78. 1970
  25. 真中多喜夫・松島省三：水稻収量成立原理とその応用に関する作物学的研究 第100報 穂相による稲作診断 (3) 1・2次枝梗上の分化穎花数, 穂長・実穂長および粒着密度. 日作紀 **40**: 101-108. 1971
  26. MATHER, K.: Polygenic inheritance and natural selection. *Biol. Rev.* **18**: 32-64. 1943
  27. MATHER, K. and JINKS, J. L.: Biometrical genetics (2nd ed.). Chapman & Hall Ltd., London. pp. 322. 1971
  28. MOHAMED, A. H. and HANNA, A. S.: Inheritance of quantitative characters in rice. I. Estimation of the number of effective factor pairs controlling plant-height. *Genetics* **49**: 81-93. 1964
  29. 森村克美：稲の叢粒性に関する遺伝学的研究. 北海道立農試報告 **21**: 1-40. 1971
  30. 盛永俊太郎・福島栄二：稲の形質と遺伝. I. 畸形形質と遺伝. 九大農学芸雑 **10**: 301-339. 1943
  31. MORISHIMA, H. and OKA, H. I.: Analysis of genetic variations in plant type of rice. III. Variations in general size and allometric pattern among mutant lines. *Japan. J. Genet.* **43**: 181-189. 1968
  32. 村井正之・井川義孝・木下俊郎・高橋萬右衛門：主働遺伝子支配による穂型の主成分分析を用いた群別, 稲の交雑に関する研究, 第LXXIV報. 北大農邦文紀 **12**: 248-261. 1981
  33. 村井正之・木下俊郎・高橋萬右衛門：穂型に係わる6種の主働遺伝子の形質表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報一. 北大農場研究報告 **22**: 46-55. 1981
  34. 村井正之・井川義孝・木下俊郎・高橋萬右衛門：イネの穂型に関する主働遺伝子に及ぼすシベリンの影響. 日本育種学会・日本作物学会 北海道談話会会報 **21**: 52. 1981
  35. MURAKAMI, K.: Dwarfing genes in rice and their relation to gibberellin bio-synthesis. In 'Plant growth substance'. Springer-Verrag, Berlin. p. 166-174. 1972
  36. 村山盛一：イネの一代雑種利用に関する基礎的研究. I ヘテロシスの程度とその発現の様相. 育種 **23**: 22-26. 1973
  37. 村山盛一：イネの一代雑種利用に関する基礎的研究. II 二面交配におけるヘテロシス, 組合せ能力および正逆交雑の差異. 琉球大農学術報告 **19**: 57-64. 1972
  38. 村山盛一：イネの一代雑種利用に関する基礎的研究. III 慣行栽培条件下におけるヘテロシス. 琉球大農学術報告 **19**: 65-74. 1972
  39. MURAYAMA, S., OMURA, T. and MIYAZATO, K.: Basic studies on utilization of hybrid vigor in rice. IV Heterosis under different cultural conditions. *Japan J. Breed.* **24**: 287-290. 1974
  40. NAGAI, I.: Studies on the mutations in *Oryza sativa* L. I. On awned sterile, compact-panicled and dwarf mutants. *Japan. J. Botany* **3**: 55-66.

- 1927
41. 長尾正人：稲の遺伝と育種。養賢堂，東京，pp.219. 1935
  42. 長尾正人・高橋萬右衛門・木下俊郎：稲の交雑に関する研究。第 XXIII 報。稲の‘風連坊主’型穂型の遺伝について。北大農邦文紀 3: 38-47. 1958
  43. NAGAO, S. and TAKAHASHI, M.: Trial construction of twelve linkage groups in Japanese rice. — Genetical studies on rice plant, XXVII —. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.* 53: 72-130. 1963
  44. OKUNO, K. and KAWAI, T.: Induction of short-culm mutations and inheritance of induced short-culm mutants in rice. *Gamma Field Symp.* 16: 39-62. 1977
  45. PARNELL, F. R., RANGSWANI, G. N. and AYYANGER, C. R. S.: The inheritance of characters in rice. *Mem. Dept. Agr. India. Bot.* ser. 11: 185-208. 1922
  46. REDDY, T. P. and REDDY, G. M.: Short-culm mutation induced in rice. *Indian J. Genet.* 35: 31-37. 1975
  47. 佐本四郎：水稻の多収品種育成よりみた主要形質の変遷。北農試報告 78: 1-73. 1971
  48. 芝祐順：因子分析法。東京大学出版会，東京，p. 191-316. 1972
  49. 新橋登・木下俊郎・高橋萬右衛門・長谷部公三郎：「豊雪矮性」及び「小丈玉錦」の遺伝的關係並びに形質比較。稲の交雑に関する研究，第 LXVI 報，北大農邦文紀 10: 69-75. 1976
  50. 新橋登：イネの形態形成に関する遺伝学的研究。一特に矮性稲について一。北海道立農試報告 38: 1-55. 1982
  51. SUGE, H.: Complementary genes for height inheritance in relation to gibberellin production in rice plant. *Japan. J. Genet.* 50: 121-131. 1975
  52. 杉本重雄：稲に於ける畸形種発生の実例。遺雑 2: 71-75. 1923
  53. 高橋萬右衛門・館陟：稲の新しい突然変異体〔密粒不稔稲〕に就いて。一稲の交雑に関する研究 XI —。育雑 1: 119-124. 1951
  54. 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。稲の交雑に関する研究，第 XXXVII 報。北大農邦文紀 7: 32-43. 1969
  55. TAKAHASHI, M.: Gene analysis and its related problems. — Genetical studies on rice plant. LXXX —. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.* 61: 91-142. 1982.
  56. 高橋正人：稲節間の伸長制御と環境。東北大農研報 32: 117-124. 1981
  57. 高橋隆平・林二郎・守屋勇・下山博：過性遺伝子の大麥の生産形質に及ぼす影響。I. 遺伝子の多面作用と遺伝的背景。農学研究 49: 67-87. 1961
  58. 高橋隆平・林二郎・守屋勇：二・六条品種間交雑による大麥品種に関する研究。I. 二条および六条遺伝子の農業形質に及ぼす影響。育雑 25: 334-342. 1975
  59. 武田和義・高橋萬右衛門：節間長比を異にする水稻品種間の交雑について予報。稲の交雑に関する研究第 XXXVIII 報。北大農邦文紀 7: 44-50. 1969
  60. TANAKA, A., KAWANO, K. and YAMAGUCHI, J.: Photosynthesis, respiration and plant type of the tropical rice plant. *I. R. R. I. Tech. Bull.* 7: 1-46. 1966
  61. 田中明・山口淳一・島崎佳郎・柴田和博：草型よりみた北海道における水稻品種の歴史の変遷。土肥誌 39: 526-534. 1968
  62. 田中孝幸：水稻の光一同化曲線に関する作物学的研究。農技研報 A 19: 1-100. 1972
  63. 外崎正次：北海道農業発達史 上。北海道立総合経済研究所 編。p. 261-298 および p. 1057-1113. 1963
  64. TSUNODA, S.: A developmental analysis of yielding ability in varieties of field crops. II. The assimilation-system of plants as affected by the form, direction and arrangement of single leaves. *Japan. J. Breed.* 9: 237-244. 1959
  65. 内山田博士・藤田米一・木村健治・高柳謙治・森宏一：内外品種の特性解析 第3報。北陸農業研究資料 7: 1-153. 1980
  66. 内山田博士：飼料用超多収稲品種育成の可能性。育種学最近の進歩 22: 20-52. 1981
  67. WELLS, S. A.: Effect of the v locus on yield of adapted varieties. *Canada. J. Pl. Sci.* 42: 169-173. 1962
  68. WU, H. P.: Studies on the quantitative inheritance of *Oryza sativa* L. I. A diallel analysis of heading time and plant height in F<sub>1</sub> progeny. *Bot. Bull. Academia Sinica* 9: 1-9. 1968
  69. Wu, H. P.: Studies on the quantitative inheritance of *Oryza sativa* L. II. A diallel analysis for panicle number, tiller number, panicle length, spikelet number and the number of primary branch in F<sub>1</sub> progeny. *Bot. Bull. Academia Sinica* 9: 124-138. 1968

### Summary

This report is summarized as follows:

### I. Preface

The short culm and high yielding cultivars, which are widely cultivated in Southeast Asia, contain the single recessive dwarfing gene, *d-47* (degeo-woo-gen dwarf). In general, however, polygenes rather than major genes govern varietal difference in plant type of rice. In this study, the effects of twenty one kinds of dwarfing genes including *d-47* on various characters of plant body were investigated. In addition, the character expressions of six kinds of major genes controlling morphology of panicle such as *Ur-1* (undulate rachis) and *lax* (lax panicle) were examined by using  $F_2$  populations. A diallel analysis, one of the methods of the biometrical genetics, was applied to five cultivars chosen from the 32 old and new cultivars in Hokkaido under investigation in this study. Thus, the effects of the major genes and polygenes controlling plant type were investigated.

### II. Classification of dwarfing genes based on internode elongation patterns

The effects of twenty one kinds of dwarfing genes on various characters of the plant body were investigated by using the nineteen kinds of isogenic lines developed by the backcross of 'Shiokari', a cultivar in Hokkaido. Principal component analysis indicated that the reduction of internode lengths due to the dwarfing genes may be explained by three factors: 1) the reduction of total size indicated by culm length, 2) the relative elongation pattern of the upper (first) and the lower (third and fourth) internodes, and 3) the extreme reduction of the second internode length due to several dwarfing genes. As to the lengths of the first to third leaf sheaths and blades, each dwarfing gene affected them to a similar extent, though the degree of reduction differed among the dwarfing genes. Two kinds of indices were employed to compare the internode elongation patterns of the lines, viz. the percentage of the second internode length to culm length, and the arctangent of the ratio of the first internode length to the third one named "upper internode elongation index". All of the isogenic dwarf lines except the *d-13* line were divided into four groups by using the two indices. Group I was regarded as the upper internode elongation type in comparison with 'Shiokari', and possessed the normally elongated second internode. This group comprised the *d-2*, *d-3*, 4, 5, *d-10*, *d-12*, *d-14*, *d-17*, *d-*

*18<sup>b</sup>*, *d-27*, *d-47*, and *d-b* lines. Group II, the second and lower internodes of which were conspicuously reduced, contained the *d-1*, *d-6*, and *d-18<sup>b</sup>* lines. Group III comprising the *d-7*, *d-30*, *d-35*, and *d-a* lines was regarded as the lower internode elongation type accompanied by normally elongated second internodes. Group IV consisting of the *d-11* line alone was characterized by the striking reduction of the second internode length, and belonged to the lower internode elongation type.

### III. Effects of the dwarfing genes for panicle and grain characters

The effects of the twenty one kinds of dwarfing genes on panicle and grain characters were examined. Three factors were derived by using the principal component analysis for panicle characters and the normal varimax rotation. The first factor was loaded on number of secondary branches per primary branch, number of spikelets per secondary branch, and length of secondary branch. The second factor was loaded on lengths of panicle and primary branch. The third factor was loaded on number of primary branches and number of spikelets per primary branch. Two dwarfing genes, *d-7* and *d-a(t)* significantly increased number of spikelets per panicle as compared with that of 'Shiokari'. The multiple regression analysis indicated that numbers of primary and secondary branches mainly contributed to the variation of number of spikelets per panicle. In 100 kernel weight, the *d-1*, *d-11* and *d-30* lines were inferior to 'Shiokari' due to their shorter grains, whereas the *d-18<sup>b</sup>*, *d-47* and *d-b* lines were superior to 'Shiokari' due to their wider grains. In addition, it is noteworthy that the *d-1* and *d-11* lines were completely awnless. Culm length was significantly correlated with the panicle characters examined, but was not correlated with the three kinds of grain size characters.

### IV. Effects of major genes controlling morphology of panicle

The effects of *Dn-1* (Dense panicle), *Ur-1* (Undulate rachis), *lax* (lax panicle), *sp* (short panicle), *Cl* (Clustered spikelets) and *ri* (verticillate rachis) were investigated. *Dn-1*, *Ur-1* and *Cl* are incomplete dominant genes, whereas *lax*, *sp* and *ri* are recessive genes.  $F_2$  populations between a cultivar in Hokkaido, 'Ishikari' and six lines carrying the respective six major genes, and the

isogenic line of *Dn-1* of 'Shiokari' were used. The results obtained indicated that *Ur-1* increased number of spikelets per panicle due to the increases in number of secondary branches per primary branch and number of spikelets per secondary branch, but decreased spikelet fertility, 100 kernel weight and number of panicles per plant. In the  $F_2$  of 'Ishikari'  $\times$  N-55, *Ur-1/Ur-1* and *Ur-1/+* genotypes were higher than the  $+/+$  genotype in the percentage of panicle weight to the total plant weight, however, the difference among the three genotypes in panicle weight per plant was not significant. *Dn-1* increased number of secondary branches per primary branch and number of spikelets per panicle, but decreased lengths of panicle, primary branch and secondary branch. *lax* decreased number of spikelets per primary branch and number of spikelets per secondary branch, resulting in a small number of spikelets per panicle. *sp* decreased all of the four components of number of spikelets per panicle, viz. number of primary branches, number of secondary branches per primary branch, number of spikelets per primary branch and number of spikelets per secondary branch, while it shortens panicle, primary branch and secondary branch. *Cl* reduces length of secondary branch. *ri* acts to form a characteristic panicle that two to ten primary branches grow verticillately from a few points on the panicle axis.

#### V. Variation of plant type in Hokkaido cultivars

Hokkaido is one of the regions where rice is cultivated under the coolest climatic conditions. Rice was cultivated exclusively in the southernmost part of Hokkaido until about 1890. A indigenous cultivar, 'Akage' enabled to expand rice cultivation northward to Kamikawa district around Asahikawa where is one of the main rice-producing districts of Hokkaido at present, due to its earliness and high cool tolerance. 'Bozu', 'Kitamiakage' etc. were selected from 'Akage'. Since 1913, many cultivars such as 'Fukoku', 'Yukara' and 'Ishikari' were developed from crosses between varieties by official agricultural experiment stations. These improved cultivars contributed to increase yield, complemented by cultivation techniques, viz. protected upland nursery and application of chemical fertilizer. The yield abilities and plant types of 32 cultivars, which had been widely cultivated in

Hokkaido during the past 120 years, were compared in this study. These 32 cultivars were divided into the following three groups: group A (indigenous varieties and pure line selections from some of them, nine entries in all), group B (12 cultivars developed from crosses between varieties. Their official recommendations were begun from 1935 to 1961), and group C (11 improved cultivars. Their official recommendations were begun from 1962 to 1975). Groups A, B and C contained 'Akamoro', 'Iburiwase', 'Akage', 'Tokachikuroge', 'Igoshiwase', 'Bozu', 'Bozu 2', 'Bozu 5' and 'Kitamiakage'; 'Fukoku', 'Norin 20', 'Eiko', 'Ishikari-shiroke', 'Kamenishiki', 'Toyohikari', 'Terunishiki', 'Shinsetsu', 'Fukuyuki', 'Mimasari' and 'Sasahonami'; and 'Yukara', 'Shiokari', 'Horyu', 'Uryu', 'Himehonami', 'Sorachi', 'Narukaze', 'Matsumae', 'Ishikari', 'Yunami' and 'Kitahikari', respectively. One or two seedlings per hill were transplanted to the paddy field, spaced at  $33 \times 15$  cm. An increasing trend of panicle weight per hill from the indigenous to newer cultivars was recognized in the case of two seedlings per hill, but such a trend was not recognized in the case of one seedling per hill. The three groups were in the order of  $A < B < C$  in panicle weight per hill in the case of two seedlings per hill, and the difference between A and B was larger than that between B and C; however, the difference among the three groups in the case of one seedling per hill was not so remarkable as that in the case of two seedlings per hill. The difference among the three groups in number of panicles per hill was similar to that in panicle weight per hill in each year. On the other hand, group C was smaller than group A or B in number of spikelets per panicle. There was no significant difference among the three groups in 100 kernel weight. The difference among the three groups in total weight per hill (without roots) was similar to that in panicle weight per hill. Group C was higher than group A in percentage of panicle weight ( $\approx$  harvest index). The three groups were in the order of  $A > B > C$  regarding culm length and angle of 1st leaf (angle from the lowest part of flag leaf to culm). Thus, most of the cultivars in group C, which had more panicles, shorter culms, more erect leaves and higher harvest index than those in group A, exerted their high yield abilities under the more dense planting condition.

#### VI. Diallel analysis to five cultivars

A diallel analysis of  $F_1$  hybrids without reciprocals was applied to five cultivars chosen from the 32 cultivars under study. The mean square due to additive gene action (a) predominated over that due to dominance (b) in culm length, the upper internode elongation index, number of panicles per plant and number of spikelets per panicle. On the other hand, the mean square of b item was considerably large regarding 100 kernel weight and grain length. A parent, 'Shiokari' possesses near complete recessive genes which reduce grain length. Panicle weight per plant, which consists of number of panicles and other components, did not satisfy the hypothesis of additive gene action. For this character, the four kinds of  $F_1$ s of the parent, 'Shiokari' were superior to the other  $F_1$ s as well as the five parents. Nevertheless, the percentage of panicle weight to the total plant weight satisfied the hypothesis of additive gene action, even though it is a compound character affected by many other characters. Further, this character showed unidirectional positive dominance.

#### VII. General discussion

The variation in the relative elongation pattern of the upper (first) and lower (third and fourth) internodes was recognized in the isogenic dwarf lines as well as in the cultivars of Hokkaido. This indicates that not only dwarfing genes but also polygenes act to change internode elongation pattern. For example, *d-47* changes the pattern toward the upper internode elongation type. On the other hand, there was no significant difference between the newer short cultivars and old long cultivars as to the upper internode elongation index. *Ur-1* increases sink size by increasing spikelets per panicle. The abnormal spikelets which were frequently shown in *Ur-1/Ur-1* genotype were few in *Ur-1/+* genotype. It may be possible to develop high yielding  $F_1$  cultivars of *Ur-1/+* genotype. However, heavy panicles owing to *Ur-1* accelerate lodging. The parents of such  $F_1$  cultivars should possess *d-47* to protect against lodging.



Plate 1. Panicles of 'Ishikari', N-55(*Ur-1*), N-53(*Dn-1*), H-482(*lax*), H-484(*sp*), H-488(*Cl*) and H-490(*ri*), from left to right.



Plate 2. Underdeveloped spikelets at various stages of development in the *Dn-1/Dn-1* genotype.

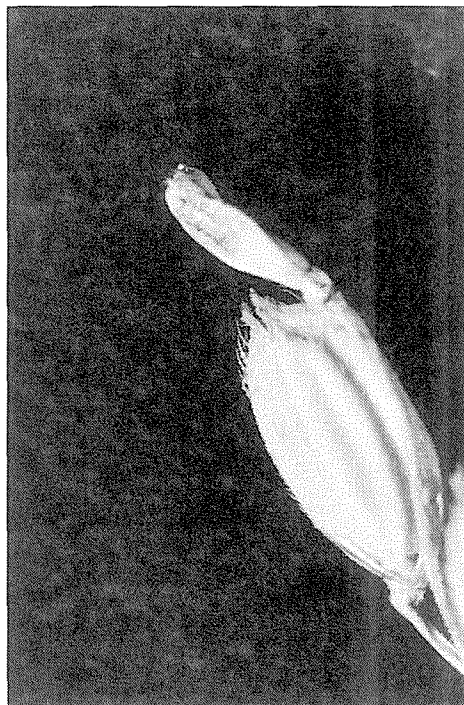


Plate 3. The cylindrical spikelet due to the fused lemma in the *Ur-1/Ur-1* genotype.

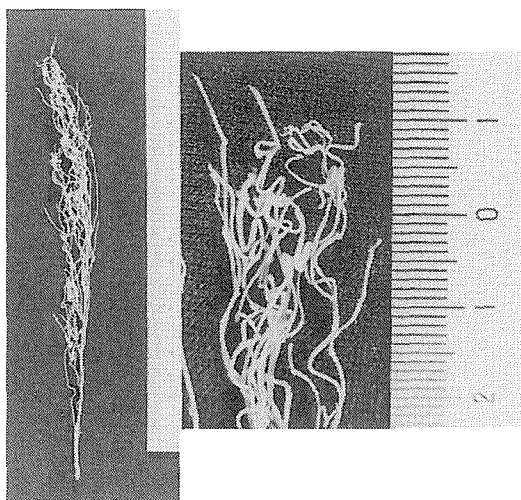


Plate 4. The malformed panicle in the *Ur-1/Ur-1 lax/lax* genotype, in which all of the spikelets degenerated.

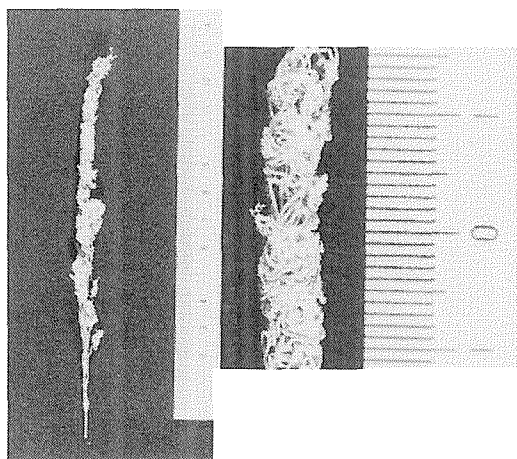


Plate 5. The malformed panicle in the *Dn-1/Dn-1 lax/lax* genotype, in which most of the spikelets degenerated. Bract hairs, which ordinarily disappear before heading, remained among tangled branches.