



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	” 稲の交雑に関する研究 第百報” のことなどー稲の遺伝と育種の背景ー（その一）
Author(s)	木下, 俊郎
Citation	北大百二十五年史, 論文・資料編, 319-360
Issue Date	2003-02-21
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/30007
Type	departmental bulletin paper
File Information	ronbun_p319-360.pdf



“稲の交雑に関する研究 第百報”のことなど

——稲の遺伝と育種の背景——（その一）

木 下 俊 郎

一 先駆的研究

近代遺伝学の黎明期は一九〇〇（明治三三）年のメンデルの遺伝法則の再発見にさかのぼる。当時、札幌農学校や東北帝国大学農学部を中心にパイオニア的研究が展開された。ここでは、長尾正人（一九五六、「15. 育種の背景」『遺伝学ハンドブック』技報堂、六九～七四頁）に基づいて、育種学発達の第一期（一九〇〇～一九一五年）および第二期（一九一六～三〇年）における主要な成果の一端をここに紹介する。

第一期（一九〇〇～一九一五年）

星野勇三（一八七五～一九六四年、一九〇一年卒）は札幌にあつて諸種の作物の交雑に関する実験を行い、かつ

当時におけるいろいろな文献の紹介を試みた。すなわち一九〇一（明治三四）年『札幌農学会報』第二巻において、「異種交配ニヨリ生ズル玉蜀黍粒ノ直接変化ニツイテノ学説」と題して、コレンス（一九〇一）とウェーバー（一九〇〇）のキセニア（Xenia）の研究を紹介し、また同誌第三巻（一九〇二、一〇六―一二三頁）には、「間性子ニ於ケル両性ノ分離ニツイテ」と題してコレンス（一九〇二）の論文を中心にして、メンデルイズムの紹介をしている。これらはいずれも当時における貴重な文献であり、特に遺伝の法則についての紹介は、おそらくわが国における最初のものであろう。なお、同誌第三巻（一九〇二、九〇―九二頁）には「梗ヲ糯ニ配シテ得タル粒実ニ於ケル胚乳成分ノ変化」と称する稲のキセニア現象で糯（もち）親に実った胚乳（遺伝子型はF₁）が梗（うるち）となることを実験的に証明した論文を発表した。因みに『札幌農学会報』というのは当時の中央偏重の学術文化に対抗して、北の端からも情報発信を試みたユニークな発想による。後年に星野（一九一五）⁽¹⁾は水稻の出穂期の遺伝に就いても最初の研究成果を発表した。品種「赤毛」は札幌では播種より抽穂迄に平均八三・三日を要し、「黒坊主」はこれより晩熟で一・三・二日を要する。この両者を交雑すると、F₁では九四日ではほぼ両親の出穂期の中間であるかやや早い方に近い。F₂では変異は両親の変異を合せた範囲に拡がっていた。同氏はこれをA、B、Cの三因子をもって明快に説明した。

明峰正夫（一八七六―一九四八年、一八九九年卒）は一九〇七（明治四〇）年以来、現在の北海道大学農学部にあつて、稲の開花現象や自然交配について研究した。作物の開花現象を明らかにすることは、交雑を合理的に行う基礎となるものであり、つぎの諸論文となつて報告されている。

明峰正夫（一九一〇）「稲の開花および交種に関する研究」『札幌農学会報』第二、三号

明峰正夫（一九二二）「稲の開花について」同第一四、一五号

Akemine, M. (1914) "Über das Blüten des Reises und einige sich daran anknüpfende Erscheinungen". Zschr. Pflan-

zenzücht. 2., p.339.

開花と受粉の問題は、交雑と関連して重要であるので、外国においても Fruwirth (1905) のコムギとカラスムギ、Fruwirth (1906) のオオムギ、Hector (1913) の稲、Tschernak, von (1906) のライムギとオオムギについての開花現象の研究など、同様な傾向の研究が数多くなされているが、これらと共に明峰や星野の研究の評価も高く、数多く引用されている。

第二期 (一九一六～三〇年)

育種学の発展の第二期 (一九一六～三〇年) は、大正の初期から昭和の初期迄の時期で、遺伝の法則が広く一般の作物にも適用せられること、並びにそれらが育種の基礎として重要であることが認識され、また多くの業績が発表され、育種事業の拡大発展した時期で、それに関連した多くの研究が発表されている。

明峰 (一九二五)²⁾ は品種「赤毛」よりの突然変異によって生じた「夷 (えびす)」、「大黒」、「小大黒」の三種の矮 (わい) 性品種について研究し、わい性稲においては補足因子の存在する場合のあることを報告している。「赤毛」×「大黒」、「赤毛」×「夷」およびその逆交雑では何れの場合でも、 F_1 で正常型が優性となり F_2 において単性雑種の分離をする事は、従来の研究結果と一致していた。次に「夷」×「大黒」および「大黒」×「夷」では F_1 は正常型 (赤毛型) となり、 F_2 では 9:3:3:1 なる両性雑種の比に相当する分離比を示した。この結果は、明らかに A と B の補足因子の存在によって説明することができる。すなわちつぎの如くである。

「夷」(AAbb) × 「大黒」(aabb)

F_1 AaBb (赤毛型)

F_2 9AB (赤毛型) : 3Ab (夷型) : 3aB (大黒型) : 1ab (小大黒型)

「小大黒」は、この交雑の結果、一重劣性として初めて生じたものである。この説明の正当なことは、「小大黒」×「赤毛」において予期の結果が得られたことによって実証された。以上の結果によれば、「赤毛」は姿型に関してはAとBの両因子を有し、そのうちB因子の喪失によって「夷」を生じ、A因子の喪失によつては「大黒」を生じるもので、いわゆる喪失突然変異 (loss mutation) に属する場合である。

石川潤一（一九一五年卒）は花粉不稔稲の遺伝を研究し、品種「豊國」中に発見された約八〇%の不稔粒を有する不稔稲は花粉が全く不完全であるが、胚嚢は完全であつて稔実稲の花粉によつて容易に種実を生じることを明らかにした。⁽³⁾ 不稔性は稔実性に対して単性雑種の遺伝をなし、かつ劣性であつた。現今のハイブリッドライス (hybrid rice) の育種にはかかる雄性（花粉）不稔性が交配親として広く利用されている。

二 育種学講座の開設

わが国の大学に、初めて育種学に関する講座がおかれるようになったのは、一九一五（大正四）年のことである。⁽⁴⁾ すなわち、育種学研究の気運が各方面に高まるにつれて、政府は一九一五年七月十八日に勅令第一一六号をもつて、東北帝国大学農科大学（現在の北海道大学農学部）に、育種学と工芸作物学を内容とする農学第三講座を設置した。これが国立大学に設けられた講座としては最初のものであつた。この講座は一九一七（大正六）年になって、勅令一三九号をもつて農学第三講座（育種学）と農学第四講座（工芸作物学）に分離された。なお育種学の講座の初代の教授は明峰正夫であつた。その後一九六四（昭和三九）年に講座の名称は作物育種学へと変更されたが、一九九三（平成五）年には生命科学の応用を主とする植物育種学と遺伝子制御学講座に分かれて、現在二講座の卒業生に

より北大育種会が作られている。

卒業生には学究肌の人々が多いが、官公立の農業研究機関を始め、民間育種、行政関係、教師、ジャーナリストなど広い分野での多彩な人材の活躍が目立っている。特に稲育種においては基礎研究と品種改良の両面で貢献度が大きい。

一九九九（平成一一）年における大学院農学研究科の改組による構成では、育種工学講座として植物育種学など五つの研究分野が設けられ、農学における育種学の占める役割はますます重要で、新旧の各種のアプローチを取り入れて教育・研究がすすめられている。

三 稲の交雑に関する研究

〈研究のはじめ〉 この研究をはじめられた長尾正人（一九〇一〜八六年）は一九二六（大正一五）年三月、北海道帝国大学農学部農学科を卒業後、京都帝国大学理学部大学院生並びに副手として、植物学教室に籍をおき、主として石蒜科植物特にスイセン属植物の染色体に関して九栽培種一六品種を材料に用いて研究し、この属の植物が七と一〇を基本数とする倍数体、異数体並びにそれらの種間および品種間雑種から構成されていること、本邦産野生スイセンが同質三倍体の種であることなどを明らかにし、さらにスイセン属のゲノム並びに倍数性の起源に言及して、多くの新知見を公にした。⁽⁵⁾

一九三五（昭和一〇）年に長尾は北海道帝国大学（現在の北海道大学）農学部に転じ、一九三九（昭和一四）年教授に任ぜられてから、研究は専ら日本型稲を材料とする遺伝子分析並びに連鎖群の完成に向けられた。遺伝子分

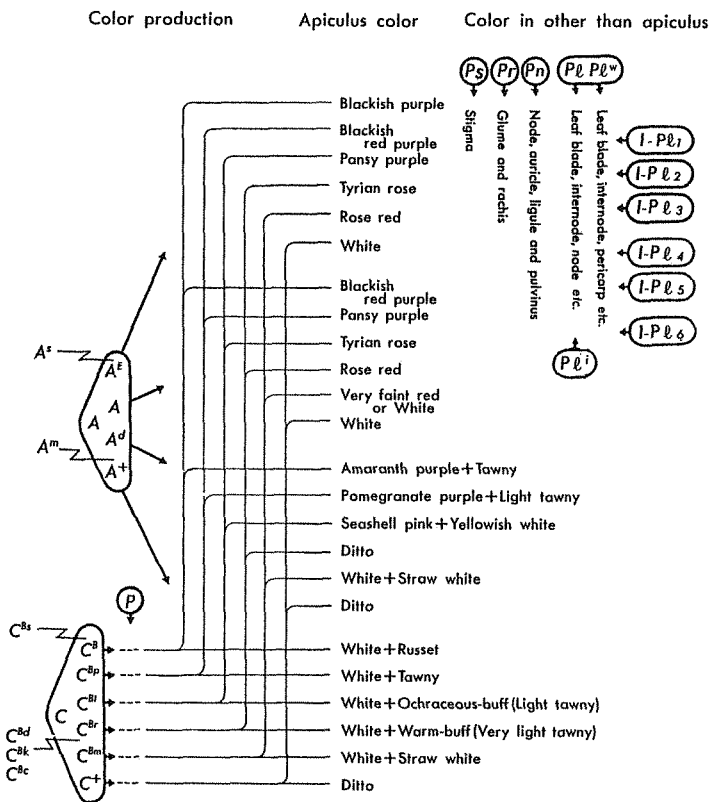


図1 アントシアンとその関連色素による穂体着色の遺伝子体系⁽⁶⁴⁾

C: アントシアン色素, A: アントシアンアクチベーター, P: 稃先色分布, $l-Pl_1 \sim l-Pl_3$: Pl 座を抑制

析の対象となった形質は、着色形質、形態上の諸形質、わい性などの姿型、葉緑素異常などの各般にわたっていたが、特に花青素による稲体着色に関与する基本遺伝子として、花青素原素遺伝子 C そのアクチベーター遺伝子 A を設定し、これに各々

$$C-B > C-Bp > C-Bi > C-Br > C-Bm > C^+$$

$$A-E > A > A-d > A^+$$

の順位による複対立遺伝子が関与すること。それらの相互組合せにより、濃紫色から緑色に至る各種の色調をうむこと、この $C-A$ 遺伝子に加わる各種の変更遺伝子として P (ふ先)⁽⁶⁾⁽⁷⁾、 P_s (柱頭)⁽⁸⁾、 P_l (葉身)⁽⁹⁾、 P_n (茎節)⁽¹⁰⁾⁽¹¹⁾ などにより、それぞれの部位に着色をみることを明らかにした(図1)。この一連の遺伝子体系の樹立の結果は、花青素着色に関するすべての交雑組合せの分離結果が、相互に矛盾なく説明されること、対象となった着色遺伝子の同定が可能になること、特に着色形質に関与する遺伝子の同定は、連鎖群を決定する上に、不可欠のものであることなどの理由から、稲遺伝学の今後の進展に大いなる貢献となったものである。これにより、長尾は一九五三(昭和二八)年に日本育種学会賞を授けられた。初期の研究成果は、“Genic analysis and linkage relationships of characters in rice”(1951)⁽¹²⁾ や「稲の遺伝―特に着色形質を中心にして―」(一九五一)に集録されている。

稲の交雑に関する研究第一報は、「品種の系統上より考察せる北海道稲品種間の雑種強勢に就て」で長尾正人と高橋萬右衛門の共著(一九四一)⁽¹⁴⁾による。この論文はハイブリッドライスの育種の基礎となったヘテロシス(雑種強勢)理論を扱った最初の研究報告である。第二報は温湯除雄法で、人工交配前に行う除雄作業(おしべを手で取る)の代りに、おしべとめしべの温度反応の差を利用して、四三℃八分間の温湯処理がおしべのみを殺すことに最も有効であることを決めた。⁽¹⁵⁾第三報は芒型の遺伝で、品種「赤毛」の長芒性から「黒糯」の無芒性に至る五種の芒型の遺伝には作用力が互いに異なる $An 1$ 、 $An 2$ および $An 3$ の三種の同義遺伝子の相互作用に基づくことを明快に

説明した。⁽¹⁶⁾これらはいずれも稲の遺伝・育種にとつて極めて高度の貴重な知見である。

〈概要とエピソード〉 研究の抄録とエピソードは高橋萬右衛門（一九四〇年卒）によつて、『北海道大学農学部作物育種学講座創立七十周年記念文集』⁽¹⁷⁾中の「育種学教室での四十年」に次のように集録されている。（一部、引用者による加筆あり）

長尾先生は教室のグランドテーマにイネの遺伝研究を据えられた。教室自体、前任者の明峰正夫名誉教授の現役時代から、イネを対象として少なからぬ研究が行われていた。しかしこれからは、育種の基礎としての実証的な遺伝研究を、長い目で体系的に組立ててゆこうというわけで、それが長尾主任の下での教室の新たな第一歩でもあった。事実、そのための準備でもあるかのように、長尾先生は既に「稲の遺伝と育種」⁽¹⁸⁾という成書を出しており、それは当時の私の座右の書ともなっていた。

さて何をそのための最初の材料とすべきか。私には誠に幸なことに、卒業論文としてイネのヘテロシスを研究した時の多数のF₁個体が収穫してあったから、それを使えば直ちにF₂世代の調査が可能であった。ゆくゆくはショウジョウバエのような染色体地図にまで研究を進めるにしても、それには何としてもそのための標識遺伝子を確定しておかなければならない。今迄の文献上にみられるような単発的研究では、そこに語られる遺伝子作用には普遍性が少ないから、標識遺伝子にはなり得ない。また、いろいろな形質の遺伝子体系を構築するにも、先ず環境変異の小さい形質を第一選択として採りあげ、それを中心に据えることが大切である。そのうえ、遺伝的変異が大きく、多くの研究者の遺伝的解釈もいろいろなものほど、あとでそれらを統一的に解釈し得た暁には、喜びも一入だろう。あれこれ検討の末、桴先色を中心とする花青素系の着色と多面的形質変化を伴うわい性とを主な対象形質に、遺伝子分析の研究は開始された。

こうして先ず、品種赤毛を一方の親とする組合せの幾つかがポプラ並木の横の水田に植えられ、最初の観察に供された。これが教室のグラントテーマ「稲の交雑に関する研究 (Genetical studies on rice plant)」なる題下に現在もなお続いている研究 (昭和六十一年現在第九五報) の誕生である。そして当時の二年生と三年生の学生諸君もそれぞれ幾つかの交雑組合せを引受けて参加し、また広瀬嬢と保原君も都合をつけては圃場での記録係をつとめて、教室員一同の協力関係は満点であった。因みに最初の学生チームは昭和十六年前期卒業の佐々木正剛、河村幸次郎、河内莞爾 (戦死) の三君である。

太平洋戦争に突入しても、この研究は変ることなく続けられ、また特別にX線発生装置を入手する機会にも恵まれて、他の人々に先駆けて誘発突然変異―その幾つかは今も標識遺伝子として健在―を得ることができた。⁽¹⁹⁾⁽²⁰⁾ こうして研究は加速され、着色系についてそれが従来の説とは異なり、複対立遺伝子系によることに気付いた頃、私は、私の研究が戦力増強にも繋がる旨の申請をしなかった所為か、二度もの召集を受ける羽目になり、ついに教室を離れた。何年か海外の戦場にあり、しかも一時は戦死とも思われて教室に心配をかけたが、終戦の一年後によく札幌に戻り、圃場の土を踏むことができた。(中略)

その間長尾先生は独り圃場に立たれて観察を続け、また着色の遺伝子体系について最初の本格的な報文を、原稿を戦災に失うなどの困難にもめげず、遺伝学雑誌特別号にとり纏めて下さった。⁽⁶⁾ 因みに当時教室に在ってアマの研究に従事中の黒岩喜久雄君 (昭和十六年繰上卒、副手) は見事な図版を作成して、この発表に協力してくれた。⁽²¹⁾ また戦後の研究も、続々と復員してくる学生諸君と共に一層強力に進められ、その成果は昭和二十六年発足の日本育種学雑誌創刊号の巻頭とそれに続く各号を飾るとともに、戦後最も注目された遺伝学の総説全集の一つである *Advances in Genetics* の第四集に長尾先生が載せた *Genetic analysis and linkage relationship of characters in rice* (1951) ⁽²²⁾ にも収められ、それを通じて、海外にもようやく知られるようになった。(中略)

大学院特別研究生の宮本隆夫君（昭和二十八年旧制卒）は、遺伝子作用につき生化学的なアプローチで多くの知見を加え、多大の貢献をした。イネのC₁A系花青素のアグリコンが彼によりシアニンと同定されたのもその一例である。⁽²²⁾

ところで、この花青素着色の遺伝子体系の中心が、二座の複対立遺伝子群の組合せにあるという私達の解釈が、国内よりもむしろ海外とくに北米では認められるようになったのは、私が昭和三十二年から二カ年間、北米の圃場で代表的な組合せのF₁とF₂を栽培展示したのが契機である。すなわち日本で作った交雑種子をUSDA（米国農務省）のAdair主任がベルツビルでF₁として養成し、それを私がルイジアナ州の稲試験地でF₂世代の圃場栽培に移した。次いでそれらにつき遺伝子解釈に基づく予測を樹て、はたしてそうなるかどうかを北米の研究者と育種家に確かめてもらった経緯がある。イネ細胞遺伝学のHenderson教授、イネ遺伝子分析のJodon博士、そして奇跡の米「IR-8」の育成者Beachell氏が何れも是認してくれたことは最大の収穫であった。

（中略）

昭和四十年、長尾先生は昭和十年以来三十年に亘る在職の後、定年を迎えられて、北大名誉教授の称号を受けた。そして同年に、私は教授への昇任が認められて、教室の主任を命ぜられた。またこの年の三月に、長尾先生と私は日本学士院賞の榮譽を受けることとなった。「稲における十二連鎖群の研究」というのがその対象研究成果であるが、この仕事の遂行は木下助手の参画があつたからこそである。また多くの大学院ならびに学部⁽²³⁾の学生諸君が折に触れて協力したからこそでもある。なお長尾先生は昭和四十八年に日本学士院会員に選ばれている。

私の代になつても、教室のグランドテーマには何ら変更はなかった。しかしそれに沿つての新たな展開にはむしろ積極的に心掛けたつもりである。先ずイネ研究は連鎖群の内容を豊かにし且つ染色体的基礎を与えるこ

とを旨指して、遺伝子の蒐集と人為誘発を盛んにし、併せて相互転座系統の作成による染色体との対応関係と動原体の位置の決定を始めることにした。次いで耐病性や耐冷性などのような、正常環境では発現しないため、そのままでは育種操作の選抜にかからない農業上の重要形質について、将来の実技に役立つよう、それら形質と各連鎖群の標識遺伝子との遺伝的相関関係を調べることにした。更に同じく農業上の重要形質をその構成要因に分解し、その要因に働く遺伝子系と、その環境に対する反応の仕方を、遺伝的単位として認識し明らかにしてゆくことも考えた。その所産例が姿型に係わる相対成長の遺伝と粒形成の不均衡生長の遺伝的解析その他である。このほか微働遺伝子なるものの実在とそれに主働遺伝子との協業の検証、ならびに稔性遺伝子や穎・果皮色遺伝子などをトレーサーとしての系統発生的研究分野への寄与なども計画され、それなりに成果を得つつある。(中略)

昭和五十六年、私は定年により学部長と育種学講座主任から退き、代って木下助教授が教授に昇任して教室主任となつて、教室は更に新たな展開をみせることとなつた。(中略)

私の退官後、教室は更に二名の教官を迎えている。すなわち昭和五十八年任用の森宏一助教授(昭和四十二年卒)と昭和六十年任用の高牟禮逸朗助手(昭和五十六年卒)である。前者は(中略)イネの組織培養と細胞育種を、また後者はイネの遺伝子分析を主務として教室の戦列に加わつた。また、昭和二十八年、石塚姓で教室に入つた室井玲子事務官は現在も教室事務に専念してくれている。(中略)これからは新陣容のもと、伝統を経として改変を緯として、美しい錦を織りあげていただきたい。

この文集には、多くの卒業生からの卒業論文の思い出や恒例であつた「全員作業」のビニールハウス作り、特に泥まみれの代かきやハウス内の水田作りを終えた後のジングスカンパティーなどが懐かしい思い出として綴られ

ている。本教室では卒業論文と原書購読を重んじて来た。少人数による心の通い合ったファミリーによる教育と研究体制が如何に大切かは、卒業生のその後の活躍によく映し出されている。

〈研究の歩み〉

高橋（一九五七）の博士学位論文である“Analysis on apiculus color genes essential to anthocyanin coloration”⁽²³⁾においては、花青素着色色についての一連の遺伝子系（図1）の確立と交雑によるこの仮説の一般性が実証された。特に着色形式を示す美しい図版が多数集録されている。さらに、実験材料にインド型稲を入れて、*Pl* 遺伝子（葉身着色）の座位には *Pl-w* と *Pl-r* などの対立または偽対立遺伝子があつて、*Pl-w* / *Pl-r* では着色部位に關しヘテロ効果がみられ、着色部分が拡大する効果を明らかにした。さらに、*Pl* と *Pl-r* では關与する抑制遺伝子を異にすることなども見出された。⁽²⁵⁾ また、黒色穎（ripening black）には三種の補足遺伝子、*Bh 1*, *Bh 2*, *Bh 3* が關与し、ripening black なる形質が日印間の交雑の F_1 において初めて表現されることなど、日印両型の間でそれらの遺伝子の分化と分布に差異のみられる事実が明らかになった。⁽²⁷⁾⁽²⁸⁾⁽²⁹⁾

長尾と高橋は一九六〇（昭和三五）年に十二連鎖群に關する結果を予測し、⁽³⁰⁾ ついで一九六三、六四（昭和三八、三九）年に稲ゲノムの半数体染色体数に相当する十二種の詳細なる連鎖群とそれらの連鎖地図を發表した。⁽³¹⁾⁽³²⁾ この論文は、三二〇交雑組合せについて連鎖の程度、独立性を検討したもので、所属連鎖群と遺伝子座の位置が推定されたもの三七、座は未定であるが所属群のみ明らかなもの七、他の研究者の結果を追試によって確認したもの一一、合計五五の遺伝子について報告した。この研究は、稲遺伝学上の重要な貢献として、一九六五（昭和四〇）年五月に長尾と高橋に日本学士院賞が授与された。

高橋らは、日本型とインド型間の交雑における標識遺伝子の異常分離には配偶体遺伝子 *ga 4* ならびに *ga 5* が *C*（色原素）と *wx*（糯性）を挟む配列をとるために分離に不規則性を生じること明らかにした。⁽³³⁾⁽³⁴⁾ 無葉舌遺伝子 *lg* および花青素遺伝子 *A* などの分離にもこれらの遺伝子とそれぞれ連鎖する新しい配偶体遺伝子（*ga 6*, *ga 7*）のある

ことが明らかになった。⁽³⁵⁾⁽³⁶⁾ また、インド型では花青素基本着色に関係するC、AおよびPの各座に新しい複対立遺伝子⁽³⁷⁾⁽³⁸⁾ (multiple alleles)⁽³⁸⁾があり、特にP座では交雑組合せによって優劣性の逆転現象を生じることや、さらに節間、葉鞘、葉節などに着色する新分布遺伝子⁽³⁹⁾ *Pu*が見出された。そのほか、形態的性質や不稔性などに関する各種の突然変異遺伝子の分析を行って、連鎖地図上の座も明らかにして、連鎖地図を充実させた。⁽⁴⁶⁾⁽⁴⁷⁾⁽⁴⁸⁾ 一方、相互転座ホモ系統を育成して、既知の転座系統と合せて、十二連鎖群中十群について染色体の種類別との対応並びに動原体の位置を推定した。⁽⁴⁹⁾⁽⁵⁰⁾⁽⁵¹⁾⁽⁵²⁾

育種の基礎となる遺伝子の基本的性格については、植物体の発育ならびに器官形成における遺伝子の制御に関して、たとえば、植物体重と体内窒素含有率の負の相関が密接に関連する場合とか、⁽⁵³⁾ 各種の品種やわい性の稈を構成する各節間の発育関係については一定のパターンすなわちN, du, dm, d oおよびEの五種の節間長比型へ群別で見出した。⁽⁵⁴⁾⁽⁵⁵⁾ また、くびれ米(胴切米)の発生は特定の遺伝子によるのではなく、図2に示すように穎の大きさを規定する遺伝子と子房の発達を増進する遺伝子間の発育不均衡性により子房が穎を突き破って発達したり、穎内で屈曲変形の起ることを立証した。⁽⁵⁶⁾⁽⁵⁷⁾⁽⁵⁸⁾

稲育種で重要な耐冷性、低温発芽性、いもち病抵抗性については、いもち病菌の各レースに対応する抵抗性遺伝子の座を明らかにした。⁽⁵⁹⁾⁽⁶⁰⁾ 穂ばらみ期の低温抵抗性および低温発芽性については、統計遺伝学的方法により、遺伝子数の推定と連

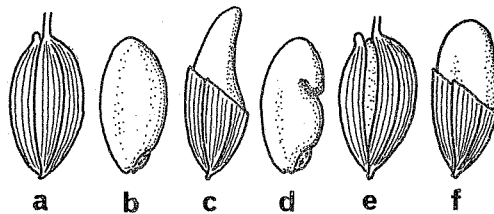


図2 くびれ米と割れ粳(もみ)の成因[粳殻(内外穎)と子房の発育不均衡性]⁽⁶⁰⁾

a. 正常の穎果, b. 正常の玄米 (a, bいずれも穎と子房の発達は均衡がとれている), c. 切穎により玄米が突出した穎果(不均衡性), d. くびれ米(穎と子房の発育不均衡のために切穎の中で玄米が屈曲する), e. 割れ粳, f. 切穎した割れ粳しやすい穎果(子房の横への生長が顕著)

鎖群の標識遺伝子との相関関係からそれらの所属する染色体を推定した。⁽⁶¹⁾⁽⁶²⁾⁽⁶³⁾ かかる手法は、その後のDNAマーカーの充実に由るマーカー・アシスト選抜(marker-assisted selection)として実用化される道を拓いた。

第五六報(一九七四)の“Character expression of some major genes in rice and their agronomic application”⁽⁶²⁾では稲育種に遺伝理論を活用する場合として、形質発現に係わる主働遺伝子の特性、ヘテロ効果等の重要性や耐冷性育種への連鎖研究の応用を示した。また、第八〇報(一九八二)の“Gene analysis and its related problems”⁽⁶⁴⁾は、稲の交雑に関する研究を第一報から回顧して、稲の遺伝子分析の特色を論じた総説である。

〈研究の発展と応用〉 木下俊郎(一九五三年新制卒)は一九五三(昭和二八)年四月北海道大学農学部助手に採用され、一九八一(昭和五六)年四月北海道大学教授に昇任し、一九九四(平成六)年まで作物(植物)育種学講座を担当した。

玄米の着色には赤米と紫米が知られており、最近では古代の米と称して市販されるようになった。さらに紫米はポリフェノールを含む機能食品として注目されている。栽培稲に最も近縁である*Oryza rufipogon*の中には赤米が多いことから、現在の白米のルーツが赤米ではないかと想像される。日本稲では、今でも赤米が神社の神饌米として保存されている例や、奈良・平安時代のものとして出土される木簡の中に赤米についての記述がある。さらに一七世紀頃からは、インド型の赤米品種がたとえば「大唐米」の様に、新田におけるパイオニアとしての役割を果たした。しかし、一九世紀に入るとその栽培は急速に衰え、明治中期から近代までは、ほとんど日本型栽培稲の中の混種として認められるに過ぎなくなった。一方、米国や韓国では、他国から導入した稲品種の中に混入していた赤米が水田の雑草となり、その根絶が今なお大きな問題となっている。

⁽¹²⁾ 赤米の色原素遺伝子である Rc は、分布遺伝子、 Rd との補足作用により赤米となり、 Rc 単独では赤褐斑米になる。また、 Rc と $gh1$ が共存する場合には黄褐斑米となる。このような遺伝子系とは別に、花青素色原素遺伝子、

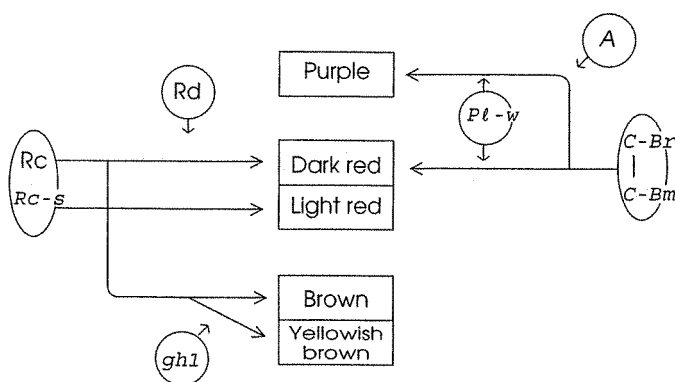


図3 玄米着色についての遺伝機構⁽⁶⁶⁾

(赤米の果皮色を支配する二組の遺伝子系がある)

C (下位の対立遺伝子でもよい) が存在して、アクチベーター遺伝子 A を欠き、分布遺伝子 $Pl-w$ がある場合に赤米を呈する (図3)。 $RcRd$ による赤米と CA^+Pl-w による赤米とでは、外観は変らないが、組織解剖によると、図4の如く、前者は種皮に近い部分に濃く着色し、後者は紫米による着色分布と同じで果皮と種皮に一樣に着色し、中央部が濃くなる⁽⁶⁵⁾⁽⁶⁶⁾。 Rc 座には、色素生成量が Rc よりも少なく、 Rd が加わった時にも、表現型に変化のみられなく $Rc-s$ とこの対立遺伝子 (allele) がインド型品種「Surjanukhi」から見出された⁽⁶⁷⁾。赤色色素は catechin, catechol tannin, phlobaphen の系列による。一方、紫米は水溶性のアントシアニンによる。果皮色の着色分布には独自の遺伝子である Pb (紫米色素) と Prb (果皮分布) の補足作用によるとする説もあるが、紫米の着色は他の部分と同じアントシアニンによる着色であり、C と A の共存下で $Pl-w$ と対立関係にある Pl でも、切穎状態において日光にさらされると、部分的に果皮が紫色を呈するから、 $CAPl-w$ によるとする著者らの説が花青素着色体系の一貫した説明にはより適すると考えている。なお、果皮色の部分的抑制には $IPl4$ 及び $IPl5$ が補足的に作用していた⁽⁷⁰⁾。また、花青素アクチベーターの作用力が弱く ($C-B A-d$ など) 場合には、果皮は赤紫色となるので、紫米の濃度、色調、着色部分な

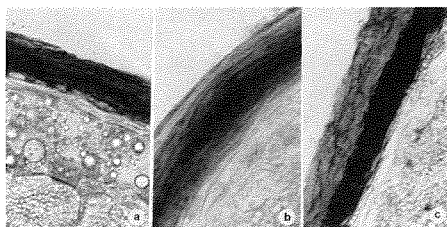


図4 紫米と二種の赤米の横断面における着色の比較⁽⁶⁶⁾

a. 紫米 (C-B A Pl-w), b. 赤米 (C-B a Pl-w) (種皮、果皮共に一様に着色), c. 赤米 (Rc Rd) (種皮が濃染する)

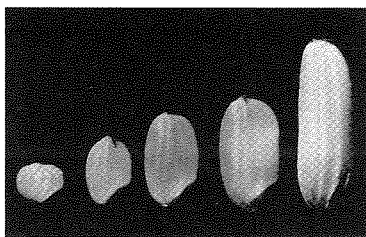


図5 玄米の粒大変異⁽⁸⁰⁾

左端から極小粒 (*Mi+d11*), 小粒 (*Mi*), 品種「キタヒカリ」(正常), 大粒 (*Lkf*), 超大粒系統「Nak-Khao-Ngo」

どを多様に変えることができる。なお、花青素着色や粒色の研究には遠縁稲間交雑のF₂集団やその後代を用いたため、晩生個体を分離する場合が多かったので、札幌におけるビニールハウス内の水田のほかに、弘前大学農学部教授の森敏夫(一九四七年卒)の協力により、弘前大学農学部附属金木農場の実験圃場を提供していただいた。

玄米の粒大はポリジーン支配による量的形質の場合が多いものの、いくつかの主働遺伝子も報告されている。日本稲ではこれまで、大粒の方向へは、*Lkf*, *lki1* ~ *lki2*, *lk1*, *Lk2* などがあり、一方、小粒方向へは、*Mi*, *mik* などがあった。また、わい性遺伝子の多面作用によっても、特に *d1*, *d2*, *d3*, *4*, *5*, *d7*, *d11*, *d13*, *d14*, *d27*, *d30* はいずれも短粒化へ作用する。*Mi* と *d11* の組合せにより玄

米千粒重約六グラムの極小粒の実験系統が育成され、*Lkf* や他の大粒遺伝子の集積によっても同じく千粒重六〇グラム程度を示すような大粒系統が育成されている(図5)。⁽⁸⁰⁾ *Lkf* と *Mi* 間や *Lkf* と *mik* の如く互いに正反対の方向へ作用する遺伝子を組み合せると、両親の中間で正常型とほぼ同じ大きさを持つ *Lkf Mi* や *Lkf mik* 型の正常粒固定系統を作成できた。⁽⁷⁴⁾⁽⁸¹⁾

胚乳のもち性とするち性の中間の性質を示す曇り胚乳 (*dull*) という突然変異体では、アミロース含量がうるち品種の一六%、もちの〇%に對し、*dull* のアミロース含量は二〜一四%の変異幅を示す。これらの値は玄米の白色不透明度と對応しており、その程度の大きいものほどアミロース含量が低い。⁽⁸²⁾⁽⁸³⁾ 北海道のような

低温条件下で育てるとアミロース含量が高くなるので、たとえ同一の遺伝子型の *dull* 系統であっても低温では、透明粒になりやすい。従って、北海道ではうるちと同様な基準で流通できる利点があった(図6)。なお、うるち品種「しおかり」からの突然変異遺伝子である *lan*(^①)によると、アミロースの低下程度がやや小さく(一七%)、玄米はうるち米と variably 透明であった。⁽⁸²⁾⁽⁸³⁾

葉毛および桴(ふ)毛の特異性を持つ外国稲三品種、「*Pinunlong*」および「*Belong*」と日本稲品種との間で交雑を行って、これらの特性には四種の遺伝子、*gl*, *Hla*, *Hlb* および *Hg* が関与していることを明らかにした。⁽⁴²⁾ それらを組み合わせると表1に示すように、葉毛と桴毛の有無に関して可能な組合せである四種の型をすべて育成できた。⁽⁶⁵⁾⁽⁸⁴⁾ 因みに無毛性(*gl*)は脱穀調整の際、塵を出さないのも、米国の品種ではほとんどが無毛品種である。

草型育種において、分げつ数は草姿と密接な関係を持つ。七種の少分げつ突然変異体がそれぞれガンマー線あるいはEMS処理により、人為的に誘発された。高牟禮逸朗(一九八一年卒)らは遺伝解析を行い、次の成果を得た。

①これらの変異体には染色体座位の異なる五種の単純劣性遺伝子 [*rcn 1*, *rcn 2*, *rcn 3*, *rcn 4*(^①) および *rcn 5*] が関与していた。②四種

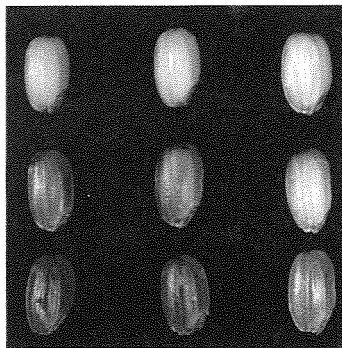


図6 低アミロース米(*dull*)に関する温度反応⁽⁸²⁾

上段:「タンネモチ」(もち), 中段:「道北43号」(*dull*), 下段:「イシカリ」(うるち), 縦列は温度条件を示す; 第1列(左端). 低温, 24℃(昼)~18℃(夜), 第2列(中央). 中温, 26℃~20℃, 第3列(右端). 高温, 28℃~24℃ (*dull* のみが温度反応を示す)

表 1 四種の主働遺伝子の組合せによる稈(ふ)毛と葉毛の変異

着毛型	表現型		遺 伝 子 型	育 成 系 統
	稈毛	葉毛		
長稈毛	+	+	$Hla +$ $Hg + \quad + +$ $\quad \quad + Hlb$	H-125, H-126, H-127
無毛	-	-	$Hla +$ $+ gl + +$ $\quad \quad + Hlb$	H-90, H-92, H-121, H-122, H-164
軟毛密生	+	+	$+ + Hla Hlb$	H-115, H-120, H-156
葉のみ有毛	-	+	$+ gl Hla Hlb$	H-112, H-150, H-165
稈のみ有毛	+	-	$Hla +$ $Hg gl + +$ $\quad \quad + Hlb$	H-176, H-168
長稈毛・軟葉毛	+	+	$Hg + Hla Hlb$	H-169, H-170

の少分げつ系統を水田条件（低温区）とビニールハウス内のポット条件（高温区）で栽培したところ、低温区では著しい少分げつと短稈を示すのに反して、高温区では草丈が回復して原系統の草丈に近くなるような低温感受性を持つものが多かった。そのうちでも *rcn 1* による低温感受性が最も顕著であった。③分げつ数に關して作用方向が逆である少分げつ遺伝子と分わい遺伝子の二重劣性型を交雑によって作り、遺伝子間相互作用を調べたところ、*rcn 3* および *rcn 4* (1) と四種の分わい遺伝子 (*d10, d14, d17, d27*) の間では分げつ数と稈長において相加的な作用があり、二重劣性個体では両親の中間の分げつ数を示し、両親よりもさらに短稈となった。⁽⁷⁴⁾⁽⁸⁶⁾

品種「豊雪」よりの自然突然変異で生じた著しいわい性を示す「豊雪わい性」には単純劣性遺伝子 *d18-h* が関与する。⁽⁸⁸⁾ この変異体の草丈は約一五センチメートルであるが、種子稔性はほぼ正常である。短銀坊主わい性遺伝子 *d35* (1) との間で二重わい性⁽⁸⁹⁾を作ると図7の如く超ミニライスとなり、それでも種子を着ける。分げつ茎が斜めに生育するもつれ生育性 (*lazy growth habit*) の *la* 遺伝子との組合せでは図8の如く両方の性質を持つ型（ミニもつれ）となった。狭いスペースでたくさんの個体を育成できるので、

グロースチャンバー (growth chamber) で育ててDNAを抽出する材料に使われている。一方、ジベレリン感受性なので、GA360・一あるは0・01 ppmの水溶液で栽培すると、正常に近いまで草丈が回復して、十分に種子が採れる。⁽⁸⁸⁾ 前述のもつれ遺伝子 (la) は反屈地性であるので、無重力ではどうなるか、「ミニもつれ」を宇宙ステーションで育ててみたい。ジベレリン感受性の短銀坊主わい性遺伝子 d35(u) と d18-h は共にジベレリン生合成経路のメバロン酸からカウレン酸に至る経路をブロックする。⁽⁸⁹⁾ d35(u) の作用の方が d18-h よりも前の段階の反応をブロックするようであった。また、「豊雪わい性」と「小丈玉錦」との交雑実験により、遺伝子の対立関係 (d18-h と d18-k) があり、極わい性から半わい性へ変わるのには二種の補足遺伝子によることが明らかにされた。⁽⁹⁰⁾ 品種「しおり」を反覆親とする戻し交雑によって、一八種のわい性遺伝子を一つずつ取り込んだ準同質遺伝子

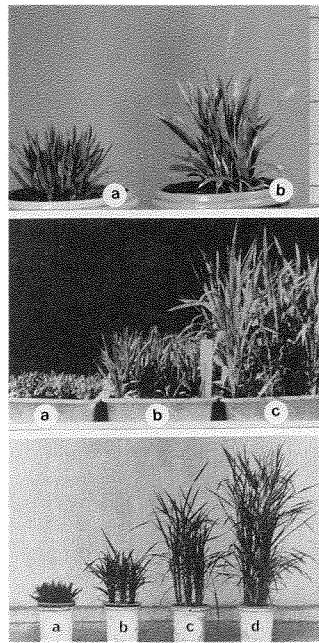


図7 品種「豊雪」より見出された突然変異体である“豊雪わい性”の特徴⁽⁸⁸⁾

上段：豊雪わい性；準同質遺伝子系統の a. 半数体(一倍体), b. 二倍体,
中段：a. 交配より生じた超ミニ型の二重わい性 [d18-h+d35(u)], b. d18-h(豊雪わい性), c. d35(u) (短銀坊主),
下段：ジベレリン処理による「豊雪わい性」の草丈変動, a. 無処理, b. 0.01ppm GA3処理(水耕), c. 0.1ppm GA3処理(水耕), d. 原品種の「豊雪」(ジベレリン処理によって d18-h の草姿は正常近くまで伸長する)



図8 豊雪わい性(d18-h)ともつれ生育性(la)を組み合わせて作った「ミニもつれ」の姿型

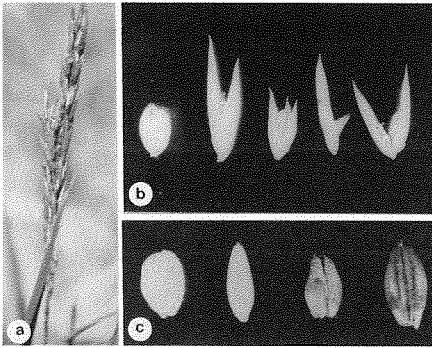


図9 品種「そらち」よりの突然変異体、“葉化穎不稔”の特徴⁽⁹⁷⁾

a. 葉化穎変異体の穂 (lhs), b. 穎果; 左端から正常型と lhs による四種の変異, c. 玄米; 左端から正常型と lhs 粒, 右端二粒は lhs による双胚米

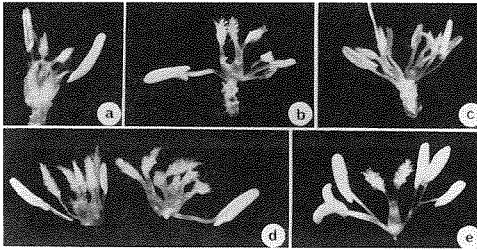


図10 葉化穎遺伝子によるおしべとめしべの数の変動⁽⁹⁷⁾

a, b, c. おしべの数の変異, d. 二子房 (めしべ), e. 正常型 (おしべ六本、めしべ一本)

系統を作った。さらに、やく培養により半数体にして、一倍体と二倍体のレベルでわい性遺伝子の作用を比較した。⁽⁹¹⁾ また、穂や穀粒形質に関するわい性遺伝子の多面作用を主成分分析により四群に分類して、半わい性のユウカラわ性⁽⁹²⁾ (d12)、小丈玉錦⁽⁹³⁾ (d18-k) および短銀坊主 [d35(i)] がいずれも「しおかり」と同じ群内に近接していることを明らかにした。なお、「ユウカラわい性」と「フジミノりわい性」はこれまで異なる遺伝子によるとされてきたが、交配実験により共に同一のわい性遺伝子 (d12) によることが同定された。⁽⁹²⁾ 一方、多分げつの特性が共通し、互いに草姿の似ている四種の分わい型は夫々別の遺伝子支配によることがわかった。⁽⁹³⁾ 六種の穂型遺伝子についてもそれらの多面発現やその作用性が低温条件により受ける影響の違うことなどを明らかにした。⁽⁹⁴⁾⁽⁹⁵⁾

標識遺伝子をマーカー選抜に用

いる際には、あらかじめ夫々の遺伝子の形態形成へ及ぼす多面作用を調べておくことが重要である。

そこで、品種「台中65号」の遺伝的背景を持つ一二種の準同質遺伝子系統を用いて、稈、穂、粒等の量的形質についての各遺伝子による多面作用を明らかにした。⁽⁹⁶⁾

次に、品種「そらち」よりの不稔突然変異体である「葉化穎不稔」では、内外穎が葉の構造と同

様になり、⁽⁷⁴⁾⁽⁷⁶⁾鱗皮、おしべやめしべの数が変動して高不稔となる。

また、双胚種子を着生しやすい性質は単純劣性遺伝子 *lms* の作用によることが明らかになった⁽⁹⁷⁾(図9、図10)。中国ではこの性質がイネとコムギの雑種により生じたとしていた。また、こ

れと似た変異体は九州大学や国際稲研究所 (International Rice

Research Institute, 以下 IRRI と略称) にもあった。それらの間

での交雑実験によると、全部同一の *lms* によることがわかった⁽⁹⁸⁾。

なお、*lms* (葉化穎不稔) は内外穎が葉片化して、鉤合が不完

全になるので玄米は切穎処理を行った時と同様に籾の制限を受

けずに生育するはずである。しかし、大粒性の *Lkf* や極少粒の *Mi* 遺伝子と *lms* を組み合せた交雑実験によると、⁽⁷⁴⁾ F_2

の *lms* 型では籾長は当然のこと、玄米長にもある程度 *Lkf* や *Mi* の作用のみられることが明らかになった(図11)。

〈国際化〉 稲の標準遺伝子記号についての国際的な調整は、一九五九年の第八回 FAO International Rice Com-

mission (IRC) Working Party on Rice Production and Protection において、IRC案が発表された⁽⁹⁶⁾⁽⁹⁷⁾⁽¹⁰⁾。しかし、遺伝

研究の進展に伴い、遺伝子数が急速に増加したことや、IRC案の伝達が不十分であったこと、旧記号がなお一般

によく用いられていたことなどで、混乱が続いていた。また、連鎖群と染色体に付される番号も不統一で、三染色

体植物に付する記号・番号については研究者によりまちまちであった。かかる問題を解決するため、まず国内でイ

ネ遺伝子記号小委員会⁽¹⁰²⁾(委員長 蓬原雄三)を作り、一九八〇年より年二回ずつ、個々の遺伝子と連鎖群番号につ

いて慎重な検討を重ねた。また、このための資料に用いるように、木下は十二連鎖群について国内外のデータを入

れて、最新の連鎖地図を提示した⁽¹⁰³⁾。

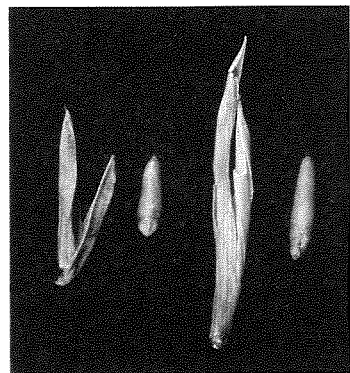


図11 交配により生じた葉化穎 (*lms*)と大粒 (*Lkf*)の組合せによる穎果⁽⁷⁴⁾

左：*lms* の穎果，右：*lms+Lkf* (穎の鉤合が不十分であっても *Lkf* により大粒となる)

一九八五(昭和六〇)年、フィリピンの国際稲研究所(IRRI)において、国際稲遺伝学シンポジウムが開かれ、その総会で Rice Genetics Cooperative (イネ遺伝学協議会、以下RGCと略称)が設立され、その組織により五年おきにシンポジウムを開くことと、情報誌として年一回ニュースレターの *Rice Genetics Newsletter* (以下、RGNと略称)を発行することが決められた。⁽¹⁰⁾ なお、高橋は一九九〇(平成二)年から一九九五(平成七)年まで、木下は一九九五(平成七)年から二〇〇〇(平成一二)年までRGCのChairmanを勤めた。遺伝子記号については日本案をもとに新規約がまとまり、RGNの三号に発表された。⁽¹¹⁾ 新遺伝子はCommittee on Gene Symbolization, Nomenclature and Linkage (遺伝子記号命名・連鎖関係委員会)へ登録し、同委員会の承認を経てRGNに発表されることとなった。RGNは毎年最新の遺伝子情報や研究速報などを載せて、先日の第一七号までが刊行され、稲遺伝学の発展に役立っている。一方、染色体に付する番号については、一九八六年から小委員会を作り、実際に減数分裂のパキテン期の染色体を観察して、その長さ順に番号を付すことになった。しかし、研究者間では染色体長についてなかなか合意に達せず、第二回シンポジウム(一九九〇年)の直前になってやっと統一番号システムがまとまり、総会で承認が得られた。⁽¹²⁾ その後、この新しい番号システムが各グループにより広く採用され、大方の混乱は解消した。

アイソザイムは生化学マーカーとして、遺伝解析や系統分化の研究に広く用いられて来た。国立遺伝学研究所との共同研究によって連鎖地図へのマッピングや細胞レベルでの発現などが調べられ、⁽¹³⁾ 三三種のアイソザイム遺伝子が第一〇染色体以外の各染色体上でマーカーとして、それらの座位が判明した。旧地図にも新しいRFLP地図(後述)にも共通に載ることから、両地図の統合を計るためには極めて重要な知見となった。

除草剤ベンチオカブとモリネートに対する耐性の遺伝子分析についてはダイアレル交雑を行って、本形質にポリジーンの関与することを明らかにした。⁽¹⁴⁾ そのほか、各種のわい性や半わい性遺伝子についての総括を行うと共に、⁽¹⁵⁾ 新しい突然変異遺伝子として、ゼブラ斑⁽¹⁶⁾ (z526)、ゼブラネクロシス⁽¹⁷⁾ (zn)、劣性のバラ穂⁽¹⁸⁾ (spr1)、典型

的な低温感受性で半数体様姿型を示す小粒わ性⁽⁴⁵⁸⁾や、新しい葉色抑制遺伝子に加えて、やく培養へのガンマー線照射で得られた変異体、穂の不抽出性⁽¹¹⁶⁾、少分げつ性並びに、五種の粒型遺伝子⁽⁷⁰⁾⁽⁷¹⁾⁽⁷⁴⁾⁽⁸⁵⁾ (*Lkf, krl, Lk 2 (t), Mi, mlk*) などを連鎖地図上へマップピングした⁽¹¹²⁾。

ハイブリッドの採種に必要な雄性不稔性については、エチレンイミン (EI) で誘発された三八種の核遺伝子型雄性不稔性変異体に関して、遺伝子の異同や小胞子の発育過程で起る種々の形態形成の異常が調べられた。特に、*'boro'* 型雄性不稔性では細胞質遺伝要因の由来する品種の違いによっても変異がみられること⁽¹²⁰⁾、花粉退化が従来の説とは異なり、花粉核の第二分裂以後にはじめて生殖核の異常と栄養核の濃染がみられるような、異常を生じ、花粉稔性回復の遺伝子作用が胚偶体であることを裏付ける結果となった⁽¹¹⁷⁾⁽¹¹⁸⁾⁽¹¹⁹⁾ (図12)。

いもち病抵抗性遺伝子については国際稲研究所 (IRRI) との共同研究により遺伝子の異同を明らかにして、今後にはさらに混乱を避けるため、ナンバースystemで統一して整理するというガイドラインを作り、RGNの一〇号に発表した⁽¹²⁴⁾。

《第百報(フィナーレ)》 「稲の交雑に関する研究第百報——連鎖地図と今後の課題——」は、木下と高橋の共著で『北海道大学農学部紀要』第六五巻第一号へ一九九一(平成三)年三月に発表された英文六一頁にのぼる論文である⁽¹²⁵⁾。その内容は研究の発端と経緯、新遺伝子表と新しい突然変異の遺伝子座を入れた最新の連鎖地図、将来の課題など⁽¹²⁶⁾⁽¹²⁷⁾。

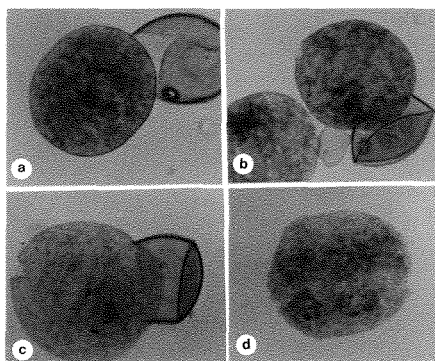


図12 細胞質雄性不稔(*boro*型)と正常型における花粉発育の比較(カーミン染色)⁽¹¹⁷⁾

a, b. 3核期花粉, c, d. 開花間近い成熟花粉, a, c. 正常型では、くさび状の2ヶの精核が濃染し、營養核は仁を失って崩壊している。

b, d. 雄性不稔(*boro*型)では精核の染色は不良であるが、營養核では仁が濃染している。

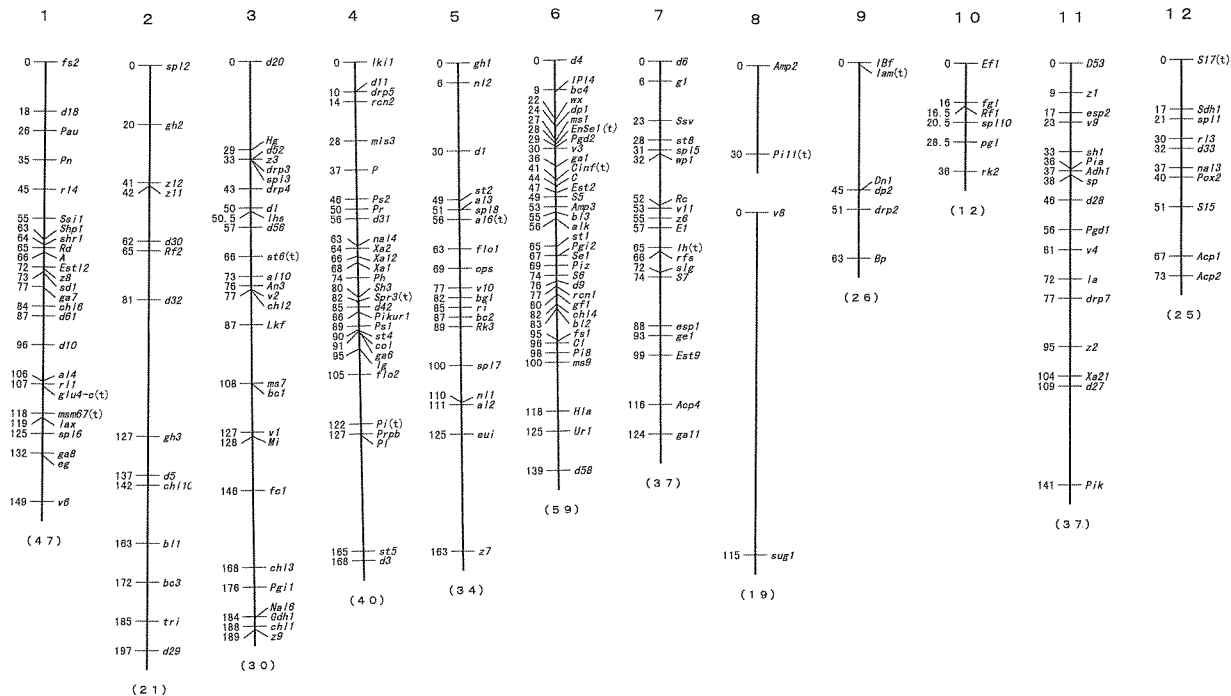


図13 最新の12連鎖群地図

座位の判明した遺伝子数、(計211)；各群の括弧内に示したのは所属連鎖群のみ判明している遺伝子数、(計387)

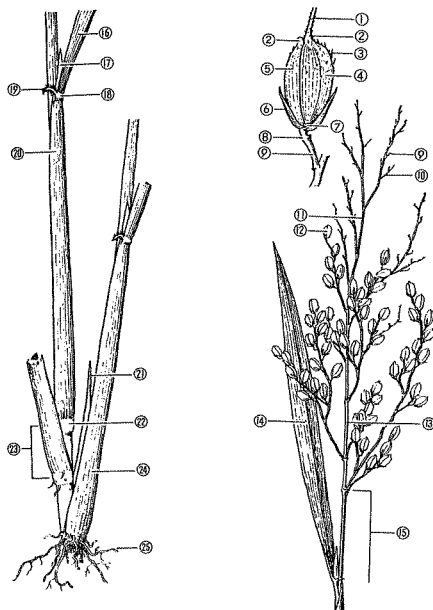


図14 稲体各部位の名称

- | | |
|----------------------------------|------------------------------|
| 1 Awn 芒 | 14 Flag leaf 止葉 |
| 2 Apiculus 稃先 | 15 Uppermost internode 最上位節間 |
| 3 Pubescence 毛茸 | 16 Leaf blade 葉身 |
| 4 Lemma 外穎 | 17 Ligule 葉舌 |
| 5 Palea 内穎 | 18 Collar 葉節 |
| 6 Empty glume (Sterile glume) 護穎 | 19 Auricle 葉耳 |
| 7 Rachilla 小枝梗 | 20 Leaf sheath 葉鞘 |
| 8 Rudimentary glume 副護穎 | 21 Prophyllum 前(出)葉 |
| 9 Pedicel 小穗柄 | 22 Sheath pulvinus 葉節上部 |
| 10 Secondary branch 二次枝梗 | 23 Internode 節間 |
| 11 Primary branch 一次枝梗 | 24 Tiller 分蘗 |
| 12 Spikelet 小穗 | 25 Adventitious roots 不定根 |
| 13 Panicle axis 穗軸 | |

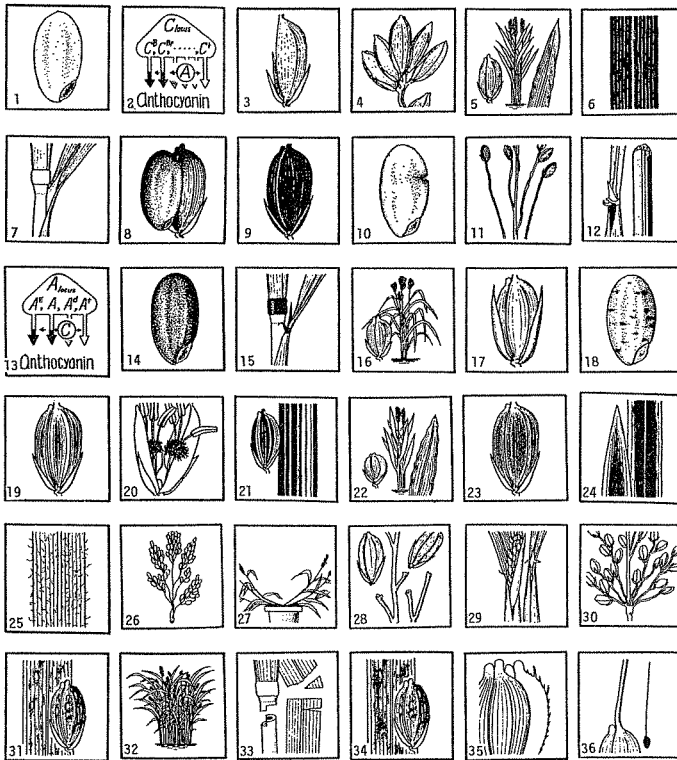


図15 12連鎖群の代表的な標識遺伝子とその形質表現 (64)

遺伝子名：

1. glutinous (*wx*, 6-22), Anthocyanin chromogen (*C*, 6-44), 3. depressed palea (*dp1*, 6-24), 4. Clustered spikelets (*Cl*, 6-96), 5. "ebisu" dwarf (*d2*, 1), 6. Purple leaf (*Pl*, 4-127), 7. liguleless (*lg*, 4-95), 8. Phenol reaction (*Ph*, 4-74), 9. Purple hull (*Pr*, 4-50), 10. notched kernel, pseudogene, 11. lax panicle (*lax*, 1-119), 12. rolled leaf, (*rl1*, 1-107), 13. Anthocyanin activator (*A*, 1-66), 14. Red pericarp (*Rd*, 1-65), 15. Purple node (*Pn*, 1-35), 16. "lop-leaved" dwarf (*de*, 7-0), 17. long empty glumes (*g1*, 7-6), 18. Brown pericarp (*Rc*, 7-52), 19. Inhibitor for brown furrows in glume (*I-Bf*, 9-0), 20. Purple stigma (*Ps1*, 4-89), 21. stripe (*sr2*, 5-49), 22. "daikoku" dwarf (*d1*, 5-30), 23. gold hull and internode (*gh1*, 5-0), 24. fine stripe in leaf margin (*fs1*, 6-95), 25. Hairy leaf (*Hla*, 6-118), 26. Dense panicle (*Dn1*, 9-45), 27. "lazy" growth habit (*la*, 11-72), 28. shattering (*sh1*, 11-33), 29. neck leaf (*nl1*, 5-110), 30. Verticillate rachis (*ri*, 5-85), 31. brown leaf spot (*bl1*, 2-163), 32. tillering dwarf (*ds*, 2-137), 33. brittle culm (*bc1*, 3-108), 34. spotted leaf (*spl*, 3-33), 35. glabrous leaf and hull (*gl1*, 5), 36. Awn-2 (*An2*, 5).

形質名：

1. 胚乳モチ性, 2. アントシアニン色素, 3. 内穎發育不全-1, 4. 小穂叢生, 5. 夷型矮性, 6. 紫葉, 7. 無葉舌, 8. フェノール反応プラス, 9. 穎全面紫色, 10. くびれ米 (偽似遺伝子), 11. 疎穂, 12. 捲葉-1, 13. アントシアニン活性化, 14. 種皮赤色, 15. 葉茎節紫色, 16. たれ葉矮性, 17. 長護穎, 18. 種皮褐色, 19. 穎縦筋褐色抑制, 20. 柱頭紫色-1, 21. 縞葉-2, 22. 大黒型矮性, 23. 穎および節間黄金色, 24. かすり縞-1, 25. 長葉毛, 26. 密穂-1, 27. もつれ, 28. 脱粒性, 29. 穂首苞葉-1, 30. 輪枝, 31. 褐斑葉-1, 32. 分げつ矮稲, 33. 鎌いらす-1, 34. 斑葉-3, 35. 無毛-1, 36. 芒-2

括弧内は (染色体-座位) を示してある。染色体Noの変更のため順不同となった。

が含まれている。なお区切りのよいことと、以下に述べるように連鎖研究が新しいメガプロジェクトの段階へ変わったことから、この第百報でシリーズを終えることとした。

米国のコーネル大学を中心とするグループと日本のイネゲノムプログラムによる超大型の研究プロジェクトでは、いずれもヒトゲノム計画において開発された手法により、DNA塩基の欠失や新生を制限酵素による切断で検出し、それらの多型である制限酵素断片長多型 (Restriction fragment length polymorphism; RFLP) をマーカーに用いて、高精度の連鎖地図を短時間に作製できるようになった。たとえば、日本のイネゲノム研究では二〇〇以上のマーカーをのせた高精度の連鎖地図と、それに対応するDNAクロンの配列 (YACまたはBAC contig) による物理地図が作られている。⁽¹³⁰⁾ それらを用いると、ある遺伝子を挟むRFLPマーカーを出発点として、両方向へ染色体上をウォーキング (染色体歩行; chromosome walking) することにより、目的の遺伝子に到達して遺伝子のクローニング (gene cloning) ができる (マーカー基礎の遺伝子タッキング; marker-based gene tagging)。また、実際に重要な収量性や各種のストレス耐性などの様な量的形質には、作用力が小さくて環境条件に影響されやすい複数の遺伝子 (ポリジーン) が関与している。この量的遺伝子座 (Quantitative trait loci; QTL) について、多数の座位の知られている分子マーカーとの位置関係から統計的に遺伝子座を推定できる。また、QTLの近傍にある分子マーカーを目印にして選抜効果を著しく高めることができる (マーカー・アシスト選抜; marker assisted selection)。⁽¹³¹⁾⁽¹³²⁾

図13に示す如くこれまでの形態的、生理的マーカー (図14と図15参照) による連鎖地図と新しい生化学マーカーによるRFLP地図では共にマーカー間の組換え頻度を用いて作成される遺伝地図であるから、両者を統合する地図は、遺伝・育種研究に大変役立つと思われる。かかる最初の試みとして、著者らによってこれまで作製された各種の標識遺伝子をつつ持つ準同質遺伝子系統を用いる効率的な手法により、コーネル大学の新しいRFLP地図へ、一七種の標識遺伝子をマッピングした。⁽¹³³⁾

イネ科植物のゲノムを互いに較べると、予想以上に相同性の高いことがわかった。稲は作物中で最小のゲノムサイズを有し、そのゲノムを二〇のリンケージブロックに分けると、第一一染色体の一部と第二二染色体の一部がオーバラップする以外はすべて互いに異なる。この一九種のブロックから成るイネ科植物の祖先基本ゲノムから各種物種が進化により生じたと考えて、現在のイネ科植物の相同なゲノム部分を互に対応させて行くと、すべて染色体数に関係なくゲノムサイズの最小の稲を中心とする同心円上にきれいに並べられる。⁽¹³⁴⁾そこで遺伝子を一番単離しやすい稲から有用遺伝子をクローニングして、ゲノムサイズの大きな六倍体種のコムギや四倍体種のトウモロコシへ組み入れるといった育種戦略が可能となる。ポリメラーゼ連鎖反応の新しいPCR (Polymerase chain reaction) マーカーが開発され、RFLPより短時間で安価にしかも簡単な操作によりマーカー選抜に用いられている。なお、稲DNAの全塩基配列を決定する国際的な研究協力も実を結んだ。

染色体上の遺伝子の位置を可視化する有効な手法として、BAC (bacterial artificial chromosome) ライブラリーからの遺伝子や反覆DNAなどをプローブに用いて、あらかじめ一本鎖にした染色体DNAとハイブリダイゼーションさせて、蛍光色素で検出するFISH法 (Fluorescence in situ hybridization) ⁽¹³⁵⁾がある。この方法で異なるゲノムの染色体をぬりわけるとGISH法 (Genomic FISH) や、二種類以上のプローブDNAをそれぞれ別のハプテンで標識し、異なるリボゾーム蛍光色素をつけたアビジンまたは抗体で検出するMcFISH法 (Mallicolor FISH) ⁽¹³⁶⁾により、顕微鏡下で同時に異なるリボゾーム遺伝子を色分けして識別できるようになった。

四 新しい育種学 —— フロンティア研究への挑戦 ——

二一世紀を迎えて、科学技術は農学、理学や工学といった垣根を取り払って、各分野の相互協力による総合的アプローチが求められている。また、人口爆発、食糧問題、生態系破壊、環境汚染、エネルギー、地球温暖化など多発する地球規模での問題についての国際協力による解決を迫られている。

生命科学の進展に伴い、応用生物学としての農学分野の特質は、生物そのものを対象とし、そこに流れる生命の基本的な法則を学び、それらの生物学的知見を整理・統合して、生物資源の保全・生産・活用へと再構築し、人類福祉のための生物生産技術の体系化を確立することにあると言われる。⁽¹³⁸⁾従って、農学の核心的な役割を果たす育種科学は質量ともに安定した食糧生産並びに持続可能な農業のためへの先端技術の開発に向けて、この発展目覚ましい生命科学を導入することが不可欠となっている。

植物育種における育種操作の過程は、遺伝子の収集や誘発による遺伝変異の拡大に始まり、交雑などによる組み込み、後代における遺伝特性の認識と選抜、希望形質の個体発現とその集団としての能力評価、そして最後に安定的増殖の保証に至る各段階の連鎖から成り立っている。このことは今後大きく変えることはないであろう。そこで、育種体系の再構築を試みるためには最新の生物科学的な検討が必要になる。⁽¹³⁹⁾

文部省の科学研究費助成のもとに高橋萬右衛門を研究代表者として、国内の生物科学者五十余名が集まり、育種研究プロジェクト「植物育種の細胞・分子レベルにおける展開」が一九八五（昭和六〇）⁽¹³⁸⁾年度から三年間にわたり総合的に遂行された。その研究成果は『植物遺伝情報の変換』として刊行された。

高橋萬右衛門は長年の作物における遺伝および育種学への貢献の顕著なことによって一九八七（昭和六二）年日

本学士院会員に推挙された。また、一九九五（平成七）年には文化功労者として表彰せられる光栄に浴された。

木下俊郎もてん菜で細胞質突然変異によって雄性不稔を作出したこと、ミトコンドリアゲノムに関する知見を広め、てん菜および稲の雄性不稔の育種利用へ応用したこと、小麦における細胞質と核ゲノムの相互作用の利用による新しい生態型品種の育成についての研究を行った。一九九三（平成五）年

六月七日には「高等植物における細胞

質と核の相互作用の解析および作物育種への応用」⁽¹³⁹⁾に対して日本学士院賞を授与された。

植物細胞は表面を覆う固い細胞壁を酵素処理により取り除いて、プロトプラスト（裸の細胞）にすると、細胞融合が可能となる。種、属、科などを異にする遠縁の植物間の細胞融合では、核のみならず細胞質も混ざり合うので、もし再び細胞壁を修復して、培養により個体の再分化を計ることができれば、複二倍体の体細胞雑種、たとえばヒネ（ヒエ+イネ）やオレタチ（オレンジ+カラタチ）などの新植物ができれば、細胞培養の分野では森宏一（一九六七年卒）を中心に次のような成果を得た。

①培養に入る前のやく（薬）、または、やくカルスへ二〇〇〜四〇〇Gyのガンマー線を照射して、突然変異の

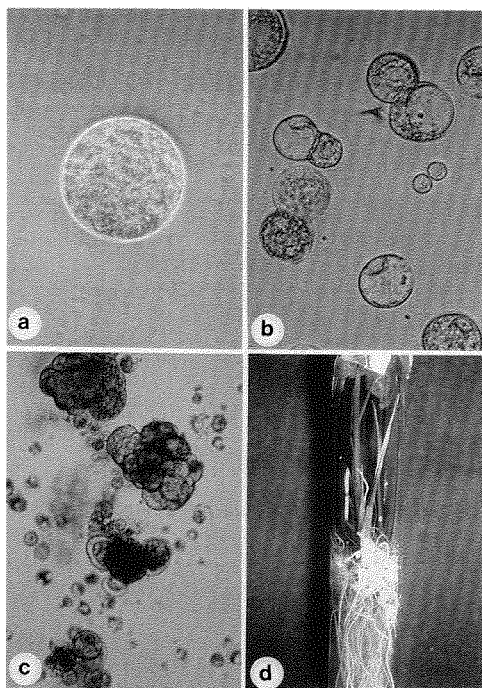


図16 稲と野生稲のプロトプラスト融合⁽¹⁴⁰⁾

a. プロトプラスト（細胞壁を取り除いた裸の細胞）、b. 異種のプロトプラスト間の融合、c. 雑種細胞からのカルス形成、d. 体細胞雑種個体の再分化

誘発頻度を高め、出穂の早晩、短稈性、第一節間伸長型などの有用変異を得た。⁽¹⁰⁾

②体細胞選抜：種子カルスの培養で二種の除草剤、ベンチオカブとモリネートの二〇〇または四〇〇 ppm の処理により生き延びたカルスから個体を再分化させたところ、元来中程度の耐性を示していた「N-61」系統は細胞選抜による再分化個体の増殖次代のR₂系統では、耐性が最強に変わっていた。また、モリネート耐性の場合「N-61」より明らかに一ランク強くなった。⁽¹⁴⁾⁽¹⁵⁾

③細胞融合技術：実用育種の場合には交配で遠縁の種間雑種を作っても、不稔などの生殖障壁のために遺伝子の移入がまたげられる。そこで、有用な耐虫性、耐病性、ストレス耐性を含むイネ属の近縁野生種⁽¹²⁾を片親に用いて既和の方法により細胞融合を試みた。日本型では容易にプロトプラストが採れるが、野生種の中には全く採れないものもあり、野生種プロトプラストからの個体再生はなかったので、融合産物はほとんど雑種であった。⁽¹³⁾一方、非対称融合では、一方の種の細胞に放射線を照射して核を破壊し、細胞融合によりその遺伝質を部分的に取り入れるか、細胞質のみを他方の種へ入れ換えて細胞質雑種を作る。交雑によるよりもはるかに短期間で、新型の細胞質雄性不稔性を作ったり、雄性不稔細胞質のみを伝達して、いわゆる核・細胞質雑種を作成できる。このためには、カルスヘガンマー線の八〇〇 Gy を照射して細胞質親の核を破壊し、核親はヨードアセトアミド (IOD) 処理により細胞質を不活化⁽¹⁴⁾⁽¹⁵⁾した後に融合するとよい。そこで、Kyozuka et al. (1987) の方法⁽¹⁴⁾にしたがって、図16に示す如く雑種細胞のナース培養 (nurse culture) により個体再分化を計った。

④体細胞雑種：稲品種「キタアケ」と四倍体近縁種の *O. punctata* との対称融合により雑種を作ると、期待されるのは六倍体の複二倍体であるが、R₁個体では2n=46から2n=84に至る各種の異数体や倍数体が出現した。これらは六倍体 (2n=72) を含めて、すべて完全不稔で、次代の種子が全く得られなかった。そこで、戻し融合と称して、もう一度雑種と「キタアケ」間で対称融合を行ったという、再び2n=62から2n=72までの雑種となり、こ

れらもすべて完全不稔であった。しかし、染色体数は戻し融合によって明らかに減少する傾向がみられたので、かかる融合を何度も繰り返せば、二倍体に近い稔性雑種が得られるであろう。一方、非対称融合を行うと、 R_1 個体の核は「キタアケ」で、細胞質ゲノムが *O. punctata* となるような核・細胞質雑種ができる。それらの再分化当代 (R_1) では七三個体が二倍体、九個体が四倍体で、そのほかに *Rolls* を一個体生じた。このような核・細胞質雑種について葉緑体ゲノムを調べると、キタアケ型となり、ミトコンドリアゲノムは *avp 6* をマーカーに用いると両親の間、*coxII* の場合にはキタアケ型となり、高稔性であった。なお、二倍体の R_2 系統の特性はすべてキタアケ型に固定していた。⁽¹⁴⁾⁽¹⁵⁾

⑤細胞質雄性不稔…品種「フジミノリ」を核親とし、[*cms-boro*] を持つ「A-58 CMS」を細胞質提供親に用いて非対称融合を行い、 R_1 個体は完全不稔から高稔性に至るまでの広い稔性分布がみられた。 R_1 個体を雄性不稔維持系統である「フジミノリ」からの健全花粉で交配すると、次代 (R_2 系統) では雄性不稔性に固定した。⁽¹⁴⁾⁽¹⁵⁾⁽¹⁶⁾ 実用育種も試みて、「コチビビキ」を核親とし、「A-58 CMS」と非対称融合すると一回で雄性不稔性細胞質を伝達することができた。⁽¹⁴⁾⁽¹⁵⁾⁽¹⁶⁾ 従来の戻し交雑法を用いるよりもはるかに移行期間の短縮に役立った。また、四種の野生稻との非対称融合により新しい細胞質雄性不稔性を創出できたが、特に、*O. rufipogon* を細胞質親に用いると、雄性不稔の作出頻度が高かった。⁽¹⁵⁾

ミトコンドリア内に存在する雄性不稔の遺伝要因は、これまで *avp 6* (ATP 合成酵素) の近傍にあるとされていたが、⁽¹⁷⁾ それに加えて *rps 1* (リボソーム小タンパク質) の近くにも新しい遺伝要因のあることが明らかになった。⁽¹⁴⁾⁽¹⁵⁾⁽¹⁶⁾ ⑥いもち病抵抗性…非対称融合によりできた核・細胞質雑種 (R_1) の完全稔性個体から、 R_2 系統を作出すると全系統が「キタアケ」型に固定した。六種の野生種を細胞質提供親に用いて、一四四の細胞質雑種の R_2 系統を作出して、いもち病抵抗性を畑地晩播法によって検定した。 R_2 系統の病斑型は、抵抗性極強から弱に至るまでの広い変異幅を

示した。特に、*O. grandiglumis* からの細胞質を入れた系統では「キタアケ」よりも強または極強の系統を生じた。⁽¹⁴⁵⁾ このことは先に木原均（一九一八年卒）がコムギで提唱したN（核）C（細胞質）ヘテロシスが稲のいもち病抵抗性にも適合することを追証した。⁽¹⁴⁶⁾⁽¹⁴⁹⁾

⑦染色体の識別：前述の *in situ* hybridization により染色体や遺伝子を染め分けて、顕微鏡下で明確に識別できる。北陸農試の福井希一との共同研究により、稲と四倍体近縁種 *Oryza punctata* との体細胞雑種の異数体 (2n=65) について、GISH 法により「キタアケ」由来のAゲノム染色体二四本と野生種由来のBゲノムの二二本、Cゲノム染色体の二三本とを明らかに染め分けることができた。⁽¹³⁶⁾ また、近縁種の四倍体である *O. latifolia* (ゲノム式 CCDD) と *O. minuta* (BBCC) の染色体をそれぞれ異なるゲノムについての GISH 法により識別したところ、CゲノムとDゲノムの遺伝質が一部交ざりあうことから、BゲノムとCゲノム間よりもCゲノムとDゲノム間の方がより近縁であることが実証できた。⁽¹⁵⁰⁾ また、遺伝子レベルでも、McISH 法によりイネ属のリボソーム遺伝子の R5S と R45S の座乗染色体が種により異なることを見出した。このことはイネ属の進化の過程で、構造上の変化である転位や組換えが起っているためと考えられる。⁽¹⁵¹⁾

育種の新技術を創造するためには、失敗を恐れない意欲的なフロンティア研究を必要とする。代表的な事例を次に例示する。⁽¹⁵²⁾

アポミクシス（無配生殖：apomixis）…もしもヘテロシスの顕著な遺伝子型で、ヘテロ性を維持したまま、固定品種とすることができれば、稲のような自家受精作物では極めて有用である。イネ科植物には、ギニアグラスのようにアポミクシスの草種がある。そこで絶対的アポミクシスの遺伝子をクローン化して、組換えDNA技術によって稲へ導入するという育種戦略が考えられている。イネのF₁雑種の増殖に利用できる。

C 3 植物からC 4 植物へ…光合成について二つの異なる代謝経路がある。一つはカルビン回路 (Calvin cycle) で炭酸固定する稲、コムギなどで、もう一つはカルビン回路の前段階にもう一つの有機酸代謝経路 (C 4 回路) へCO₂を取り込む。すなわち、C 4 回路を有するトウモロコシ、サトウキビなどである。そこで、C 4 植物の光合成にかかわる遺伝子だけを単離してC 3 植物へ取り込ませる戦略が構想されているが、遺伝子の種類が多いためか、なかなかうまくいかない。

減数分裂 (meiosis) の誘導…減数分裂は、二倍体個体から一倍体の生殖細胞を形成するため、DNA複製後二回の分裂を行うプロセスである。この際、相同染色体間において育種にとって最も重要な相同染色体間の乗り換え (crossing over) が起る。もし細胞レベルで人為的に何時でも体細胞分裂から減数分裂を誘導できれば、遺伝子組換えの促進を計ることができるため育種効率の向上に役立つ。すでにユリなどでは、減数分裂特異的遺伝子の機能研究が行われている。

窒素固定能の付与…稲の根圏で窒素固定 (nitrogen fixation) を行っている細菌として、クレプシエラ菌 (*Klebsiella*) などがある。荳 (マメ) 科植物にみられる窒素固定能を持つ窒素固定遺伝子 (*nif*) 群の稲への取り込みにより *nif* を発現させる研究が進んでいる。

すでに遺伝子操作 (gene manipulation) の新技術では、アンチセンスRNA法により、低アレルゲン米や低アミノ酸米などが作られている。従来の突然変異育種法の最大の弱点であった「方向づけ」について、ある特定の遺伝子の発現を抑えることにより格段の進歩を遂げたわけである。出来上がったものは、従来の稲の産物とほとんど同等であることや、「安全性」を確認した上で広く社会的受容 (public acceptance) を計ることが必要である。

今後、いわゆるフロンティア技術の開発を含めて、育種学と関連する先端科学の諸分野との間での緊密な協力がますます重要となる⁽¹⁵⁾。また、何よりも近く予想される人口爆発で生じる食糧問題の解決へ向けて、アンピシヤス

な若い研究者を育てて行かねばならない。このような熱意に溢れる人材によって総合技術による育種学の構築がなされるならば、稲育種のさらなる発展に役立つことと切に期待している。

後記

本稿を草するに当って、北海道大学名誉教授高橋萬右衛門先生から玉稿の一部を転載させていただくことをお許しいただいた。「稲の交雑に関する研究」の推進の中心的役割を果たされた先生の貴重な文章の一部を載せることができ、大変有意義に思う。茲に厚く御礼を申し上げる。また、稲の品種改良についての最新の資料をいただいた北海道庁農政部菊地治己博士と原稿の作成までにいろいろお世話になった北海道大学農学部高牟禮逸朗博士に心から御礼を申し上げる。

注

- (1) Hoshino, Y. 1915. "On the inheritance of the flowering time in peas and rice". *Jour. Coll. Agr., Tohoku Imperial University*, Sapporo, 6, pp.229—288.
 - (2) 明峰正夫「稲に於ける矮性の遺伝に就て」『日本学術協会報告』一、一九二五年、一〇八—一一四、三〇八—三二四頁。
 - (3) Ishikawa, J. 1927. "Studies on the inheritance of sterility in rice". *Journ. Fac. Agric. Hokkaido Imp. Univ.*, Sapporo, 20, pp.79—201.
- 石川潤一「稲に於ける Male-Sterility の遺伝に就て」『遺伝学雑誌』四 (三) 一九二九年、一五六—一五七頁。

- (4) 長尾正人「15. 育種学の背景」篠原喜人等編『遺伝学ハンドブック』技報堂、一九五六年、六九～七四頁。
- (5) Nagao, S. 1933. *Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ., Series B.*, 8(2), pp.81—200.
- (6) 長尾正人・高橋萬右衛門『遺伝学雑誌』別冊「遺伝学論文集」一、一九四七年、一～二七頁。
- (7) Nagao, S. and M. Takahashi 1956. *Jap. J. Bot.*, 15(2), pp.141—151.
- (8) Takahashi, M. 1958. *Japan. J. Breed.*, 8(3), pp.142—148.
- (9) 長尾正人・高橋萬右衛門『育種学雑誌』(以下、『育種』と略称)一(一)、『一九五一年、五九～六五頁。
- (10) 長尾正人・高橋萬右衛門『育種』一(二)、『一九五一年、二九～三六頁。
- (11) 長尾正人・高橋萬右衛門『育種』一(四)、『一九五二年、三七～四〇頁。
- (12) Nagao, S. 1951. *Advances in Genetics*, 4, pp.181—212.
- (13) 長尾正人「稲の遺伝—特に着色形質を中心として」『最近の生物学』四、一九五一年、四八～九六頁。
- (14) 長尾正人・高橋萬右衛門『札幌農林学会報』三四(二)、『一九四一年、一～三三頁。
- (15) 長尾正人・河村幸次郎『遺伝学雑誌』一八(二)、『一九四二年、五八～六八頁。
- (16) 長尾正人・高橋萬右衛門『札幌農林学会報』三四(三)、『一九四二年、三六～四三頁。
- (17) 高橋萬右衛門『北海道大学農学部作物育種学講座創立七十周年記念文集』一九八六年、七～一四頁。
- (18) 長尾正人『稲の遺伝と育種』養賢堂、一九三六年、一二五頁。
- (19) 高橋萬右衛門・館陟『育種』一(二)、『一九五一年、一九～二四頁。
- (20) 高橋萬右衛門『育種研究』四、一九五〇年、三三～四二頁。
- (21) 長尾正人・高橋萬右衛門『北海道大学教授農学博士 小熊捍退職記念細胞遺伝学論文集』上、一九四八年、五三～五八頁。
- (22) Nagao, S., M. Takahashi and T. Miyamoto 1956. *Bot. Mag.*, Tokyo, 69, (820—821), pp.430—434.
- (23) Takahashi, M. E. 1957. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, 50(3), pp.266—362.
- (24) Nagao, S., M. Takahashi and T. Kinoshita 1962. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, 52(1), pp.20—50.
- (25) Kinoshita, T. and M. Maekawa 1986. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, 62(4), pp.453—466.
- (26) Nagao, S., M. Takahashi and T. Kinoshita 1968. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, 56(1), pp.45—56.
- (27) 長尾正人・高橋萬右衛門『育種』四(一)、『一九五四年、二五～三〇頁。

- (28) 前川雅彦・木下俊郎・高橋萬右衛門『北海道大学農学部農場研究報告』(以下、『北大農農場研究報告』と略称)二二、一九八一年、二〇〇二八頁。
- (29) 高橋萬右衛門『育種学最近の進歩』四、一九六三年、三〇一四頁。
- (30) Nagao, S. and M. Takahashi 1960. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, 51(2), pp.289-298.
- (31) Nagao, S. and M. Takahashi 1963. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, 53(1), pp.72-130.
- (32) Nagao, S., M. Takahashi and T. Kinoshita 1964. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, 54(1), pp.29-41.
- (33) 森宏一・高橋萬右衛門『北海道大学農学部邦文紀要』(以下、『北大農邦文紀要』と略称)九(二)、一九七三年、七四〇八六頁。
- (34) 森宏一・木下俊郎・高橋萬右衛門『北海道大学農学部附属農場報告』(以下、『北大農附属農場報告』と略称)一九、一九七四年、五一〇六三頁。
- (35) Maekawa, M., T. Kinoshita and M. Takahashi 1981. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, 60(2), pp.107-114.
- (36) 前川雅彦『北大農邦文紀要』一三(一)、一九八二年、一四六〇一七七頁。
- (37) 森宏一・木下俊郎・高橋萬右衛門『北大農邦文紀要』八(三)、一九七二年、二六七〇二七六頁。
- (38) 森宏一・高橋萬右衛門『育種』三一(三)、一九八一年、二二六〇三三八頁。
- (39) 森宏一・高橋萬右衛門・木下俊郎『育種』三一(一)、一九八一年、四九〇五六頁。
- (40) 長尾正人・高橋萬右衛門『育種』四(三)、一九五四年、一三五〇一三九頁。
- (41) 長尾正人・高橋萬右衛門・木下俊郎『北大農邦文紀要』三(一)、一九五八年、三八〇四六頁。
- (42) Nagao, S., M. Takahashi and T. Kinoshita 1960. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, 51(2), pp.299-314.
- (43) 長尾正人・高橋萬右衛門・森村克美『北大農邦文紀要』五(一)、一九六四年、八九〇九六頁。
- (44) 森宏一・木下俊郎・高橋萬右衛門『北大農邦文紀要』八(四)、一九七三年、三七七〇三八五頁。
- (45) Takahashi, M., T. Kinoshita and K. Takeda 1968. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, 55(4), pp.496-512.
- (46) Takahashi, M. 1964. *Rice Genet. Cytogenet.*, Elsevier, Amsterdam, pp.215-236.
- (47) 高橋萬右衛門・木下俊郎『北大農附属農場報告』一六、一九六八年、三三〇四一頁。
- (48) 高橋萬右衛門・木下俊郎『植物遺伝学』IV(木原均監修)、裳華房、一九七七年、四一六〇四四一頁。
- (49) 佐藤茂俊・木下俊郎・高橋萬右衛門『北大農邦文紀要』九(二)、一九七五年、一九三〇一九九頁。

- (50) 佐藤茂俊・木下俊郎・高橋萬右衛門『北大農邦文紀要』八(四)、一九七三年、三六七、三七六頁。
- (51) 木下俊郎・佐藤茂俊・高橋萬右衛門『北大農邦文紀要』九(三)、一九七五年、二五九、二六三頁。
- (52) Sato, S., T. Kinoshita and M. Takahashi 1980. *Japan. J. Breed.*, 30(4), pp.387-398.
- (53) Kawano, K. and M. Takahashi 1968. *Japan. J. Breed.*, 18, pp.333-345. 『育雄』一八(六)、一九六八年、三三三、三四五頁。
- (54) 高橋萬右衛門・武田和義『北大農邦文紀要』七(一)、一九六九年、三二、四三頁。
- (55) 武田和義・高橋萬右衛門『育雄』二三(一)、一九七三年、七、一四頁。
- (56) 武田和義・高橋萬右衛門『北大農邦文紀要』七(四)、一九七〇年、四四九、四五三頁。
- (57) 武田和義・高橋萬右衛門『育雄』二〇(六)、一九七〇年、三三七、三四三頁。
- (58) Takahashi, M. and K. Takeda 1971. *SABRAO Newsletter*, 3(1), pp.35-37.
- (59) 高橋萬右衛門・佐本四郎・木下俊郎・齊藤滋・福山利範『育雄』一八(別二)、一九六八年、一五三、一五四頁。
- (60) Kiyosawa, S. 1972. *Rice Breeding*, IRRI Los Baños, Philippines, pp.203-225.
- (61) Sasaki, T., T. Kinoshita and M. Takahashi 1974. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, 57(3), pp.301-312.
- (62) Takahashi M., T. Kinoshita and K. Takeda 1974. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, 57(3), pp.275-292.
- (63) 高橋萬右衛門『北大農農場研究報告』二〇、一九七七年、一、一五頁。
- (64) Takahashi M. 1982. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, 61(1), pp.91-142.
- (65) 木下俊郎『育種學最近の進歩』一七、一九七六年、一九、三四頁。
- (66) Kinoshita, T. 1984. In: *Biology of Rice*, S. Tsunoda and N. Takahashi eds., JSSP-Elsevier, Tokyo, pp.187-274.
- (67) 高橋萬右衛門・森敏夫・木下俊郎・森宏一『北大農附屬農場報告』一八、一九七二年、四七、五三頁。
- (68) Nagao, S., M. Takahashi and T. Miyamoto 1957. *Jap. J. Genet.*, 32(4), pp.124-128.
- (69) Hsieh, S.C. and T.M. Chang 1964. *Japan. J. Breed.*, 14(3), pp.141-149.
- (70) Kinoshita, T. and I. Takamure 1990. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, 64(3), pp.208-217.
- (71) 佐藤毅・高牟禮逸朗・菊地治己・木下俊郎『北大農邦文紀要』一六(四)、一九八九年、三九一、三九八頁。
- (72) K. Takeda and Kato, T. 1992. *RGN*, 9, pp.59-60.
- (73) Takamure, I. and T. Kinoshita 1996. *Rice Genetics III.*, IRRI, Manila, Philippines, pp.387-390.

- (74) 高牟禮逸朗『北大農邦文紀要』一九(二)・一九九四年、一五一～二〇二頁。
- (75) 木下俊郎・高橋萬右衛門『育雜』二四(別一)・一九七四年、一二〇～一二二頁。
- (76) Takamura, I. and T. Kinoshita 1994. *RCN*, 11, pp.89-91.
- (77) Kinoshita, T. and N. Shinbashi 1982. *Japan. J. Breed.*, 32(3), pp.219-231.
- (78) 村井正之・木下俊郎『北大農場研究報告』三三・一九八三年、一～一〇頁。
- (79) Hong, M.C., I. Takamura and T. Kinoshita 1996. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, 66(4), pp.321-335.
- (80) 武田和義・斎藤健一『育雜』三〇(三)・一九八〇年、二八〇～二八二頁。
- (81) 高牟禮逸朗・木下俊郎『北大農邦文紀要』一四(一)・一九八三年、一～一〇頁。
- (82) 菊地治己・木下俊郎『北大農邦文紀要』一五(三)・一九八七年、二九九～三一九頁。
- (83) 木下俊郎『光塩学園女子短期大学紀要』六、二〇〇〇年、一～四〇頁。
- (84) 木下俊郎・高橋萬右衛門『北大農邦文紀要』六(三)・一九六八年、三六四～三七〇頁。
- (85) Takamura, I. and T. Kinoshita 1985. *Japan. J. Breed.*, 35(1), pp.17-24.
- (86) 高牟禮逸朗・加藤清明・木下俊郎『北大農邦文紀要』一六(三)・一九八九年、二八七～二九四頁。
- (87) 高牟禮逸朗・木下俊郎『北大農邦文紀要』一八(四)・一九九三年、四四七～四五四頁。
- (88) 木下俊郎・高橋萬右衛門・森宏一・新橋登『北大農場附屬農場報告』一九、一九七四年、六四～七五頁。
- (89) 新橋登・木下俊郎・高橋萬右衛門『北大農邦文紀要』九(二)・一九七五年、二〇一～二〇七頁。
- (90) 新橋登・木下俊郎・高橋萬右衛門・長谷部公三郎『北大農邦文紀要』一〇(二)・一九七六年、六九～七五頁。
- (91) Kinoshita, T., K.I. Mori and B.C. Cao 1985. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, 62(2), pp.115-131.
- (92) Murai, M., N. Shinbashi, A. Kusutani, S. Hirose, I. Takamura and T. Kinoshita 1990. *Japan. J. Breed.*, 40(1), pp.33-45.
- (93) 高橋萬右衛門・木下俊郎『北大農場附屬農場報告』一九、一九七四年、四一～五〇頁。
- (94) 村井正之・井川義孝・木下俊郎・高橋萬右衛門『北大農邦文紀要』一二(四)・一九八一年、二四八～二六一頁。
- (95) 村井正之・木下俊郎・高橋萬右衛門『北大農場研究報告』二二、一九八一年、四六～五五頁。
- (96) 菊地治己・木下俊郎『北大農邦文紀要』一五(二)・一九八六年、六三～七六頁。
- (97) 木下俊郎・肥田野豊・高橋萬右衛門『北大農邦文紀要』一〇(三)・一九七七年、二四七～二六八頁。

- (98) Khush, G.S. and A.L. Librojo 1985. *RGN* 2, pp.71-72.
- (99) Crop Research 1963. "Rice gene symbolization and linkage groups", *U.S.D.A. Agr. Res. Serv.* 34-28. 1063, pp.1-56.
- (100) Chang, T.T. 1964. "Present Knowledge of Rice Genetics and Cytogenetics", *Technical bulletin*. 1. International Rice Research Institute, Los Baños, Philippines, pp.1-96.
- (101) 木下俊郎『育種学最近の進歩』二五、一九八四年、六九、九二頁。
- (102) イネ遺伝子記号小委員会『育種』三三三(三)、一九八三年、三四六、三五〇頁。同上、三三三(四)、一九八三年、四九三、四九八頁。
- (103) Swaminathan, M.S. 1985. *RGN* 2, pp.8-12.
- (104) Kinoshita, T. 1986. *RGN* 3, pp.4-5, 12-14.
- (105) Kinoshita, T. 1995. *RGN* 12, pp.9-153.
- (106) 木下俊郎『育種』四〇(三)、一九九〇年、三八三頁。
- (107) Ishikawa, R., H. Morishima, K. Mori and T. Kinoshita 1989. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, 64(1), pp.85-98.
- (108) Ishikawa, R., H. Morishima, T. Kinoshita, T. Harada, M. Niizeki and K. Saito 1991. *Japan. J. Breed.*, 41(2), pp.265-272.
- (109) Ishikawa, R., H. Morishima, and T. Kinoshita 1991. *Rice Genetics II*, IRRI, Manila, Philippines, pp.127-136.
- (110) 熊谷健夫・木下俊郎『北大農邦文紀要』一四(四)、一九八五年、三九二、四〇二頁。
- (111) Kinoshita, T. 1991. In: *Plant Matation Breeding*, 1, pp.341-349.
- (112) Maekawa, M., I. Takamure and T. Kinoshita 1991. *Rice Genetics II*, IRRI, Manila, Philippines, pp.111-120.
- (113) Kinoshita, T. and I. Takamure 1984. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, 61(4), pp.445-455.
- (114) Kinoshita, T. and I. Takamure 1986. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, 63(1), pp.136-143.
- (115) 高牟禮逸朗・木下俊郎『北大農邦文紀要』一八(一)、一九九二年、五九、六五頁。
- (116) 高牟禮逸朗・木下俊郎『北大農邦文紀要』一八(四)、一九九三年、四三七、四四六頁。
- (117) 田丸典彦・木下俊郎・高橋寛右衛門『北大農邦文紀要』二二(二)、一九八〇年、一二四、一二八頁。
- (118) 田丸典彦・木下俊郎『北大農邦文紀要』二三(二)、一九八二年、一七八、一八六頁。
- (119) 田丸典彦『北大農邦文紀要』一九(二)、一九九四年、二〇三、二五六頁。

- (120) Kinoshita, T., K. Mori and M. Takahashi 1980. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, 60(1), pp.23—41.
- (121) Inukai, T., R.J. Nelson, R.S. Zeigler, S. Sarkarung, D.J. Mackill, J.M. Bonman, I. Takamure and T. Kinoshita 1994. *Phytopathology*, 84, pp.1278—1283.
- (122) Inukai, T., R.S. Zeigler, S. Sarkarung, M. Bronson, L.V. Dung, T. Kinoshita and R. J. Nelson 1996. *Theor. Appl. Genet.*, 93, pp.560—567.
- (123) Inukai, T., R.J. Nelson, R.S. Zeigler, S. Sarkarung, D.J. Mackill, J.M. Bonman, I. Takamure and T. Kinoshita 1996. *Rice Genetics III*, IRRI, Manila, Philippines, pp.447—450.
- (124) Kinoshita, T. 1993. *RGN* 10, p.11.
- (125) Kinoshita, T. and M. Takahashi 1991. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, 65(1), pp.1—61.
- (126) Khush, G.S. and T. Kinoshita 1991. In : *Rice Biotechnology*, G.S. Khush and G.H. Toennisen eds. IRRI, C.A.B. International, Wallingford, pp.83—108.
- (127) Kinoshita, T. 1998. *RGN* 15, pp.13—74.
- (128) Causse, M.A., T.M. Fulton, Y.G. Cho, S.N. Ahn, J. Chunwongse, K. Wu, J. Xiao, Z. Yu, P.C. Ronald, S.E. Harrington, G. Second, S.R. McCouch and S.D. Tanksley 1994. *Genetics*, 138, pp.1251—1274.
- (129) Kurata, N., Y. Nagamine, K. Yamamoto, Y. Harushima, N. Sue, J. Wu, B.A. Antonio, A. Shomura, T. Shimizu, S-Y. Lin, T. Inoue, A. Fukuda, T. Shimano, Y. Kuboki, T. Toyama, Y. Miyamoto, T. Kiriara, K. Hayasaka, A. Miyao, L. Monna, H.S. Zhong, Y. Tamura, Z-X. Wang, T. Momma, Y. Umehara, M. Yano, T. Sasaki and Y. Minobe 1994. *Nature Genetics*, 8, pp.365—370.
- (130) Ashikawa, I., Y. Umehara, H. Tanoue, Z. Wang, S. Saji, T. Shimokawa, K. Yoshino, J. Wu, B. Antonio, K. Koike, W. Van Houten, A. Idonuma, E. Emoto, N. Kurata and T. Sasaki 1996. *Rice Genetics III*, IRRI, Manila, Philippines, pp.85—95.
- (131) Tanksley, S.D., N.D. Young, A.H. Paterson, and M.W. Bonierbale 1989. *Bio/Technology*, 7, pp.257—264.
- (132) 高年禮選朗・木下俊郎『化学と生物』119(15) 1991年 1111—1114頁
- (133) Yu, Z.H., S.R. McCouch, T. Kinoshita, S. Sato and S.D. Tanksley 1995. *Genome*, 38, pp.566—574.
- (134) Moore, G., K.M. Devos, Z. Wang and M.D. Gale 1995. *Current Biology*, 5(7), pp.737—739.
- (135) Fukui, K., N. Ohmido and G.S. Khush 1994. *Theor. Appl. Genet.*, 87, pp.893—899.
- (136) Shishido, R., S. Apisitwanich, N. Ohmido, Y. Okinaka, K. Mori and K. Fukui 1998. *Theor. Appl. Genet.*, 97, pp.1013—1018.

- (137) Ohmido, N. 1995. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, 66(3), pp.277—320.
- (138) 高橋 寛右衛門 監修『植物遺伝情報の変換、細胞・分子レベルの植物育種をめとして』香潤社、一九八九年、二八一頁。
- (139) 木下俊郎『学術月報』四七(六)、一九九四年、五五六—五六六頁。
- (140) Kinoshita, T. and K. Mori 1998. *J. Appl. Genet.*, 39(1), pp.9—35.
- (141) Kinoshita, T. and K. Mori 1998. In : *Crop improvement for stress tolerance*, R.K. Behl, D.P. Singh and G.P. Lodhi eds., CCSHAU, Hisar & MMB, New Delhi, pp.258—272.
- (142) Tanksley, S.D. and S.R. McCouch 1997. *Science*, 277, pp.1063—1066.
- (143) Mori, K., T. Kinoshita and Y. Yamada 1991. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, 64(4), pp.304—310.
- (144) Kyoizuka, J., H. Hayashi and K. Shimamoto 1987. *Mol. Gen. Genet.*, 206, pp.408—413.
- (145) Kinoshita, T. and K. Mori 2001. *Euphytica*, 120, pp.367—372.
- (146) Kinoshita, T. and K. Mori 1996. *Rice Genetics III*, IRRI, Manila, Philippines, pp.540—544.
- (147) Kadowaki, K.T., T. Suzuki and S. Azuma 1990. *Mol. Gen. Genet.*, 224, pp.10—16.
- (148) Kinoshita, T. and H. Kihara 1982. *Seken Zihō*, 30, pp.1—8.
- (149) Kinoshita, T. and H. Kihara 1983. In : *Proc. 6 th International Wheat Genetics Symposium*, Kyoto, Japan, pp.507—512.
- (150) Fukui, K., R. Shishido and T. Kinoshita 1997. *Theor. Appl. Genet.*, 95, pp.1239—1245.
- (151) Shishido, R., Y. Sano and K. Fukui 2000. *Mol. Gen. Genet.*, 263, pp.586—591.
- (152) 木下俊郎『光塩学園女子短期大学紀要』五、一九九八年、一一—二二頁。
- (153) 木下俊郎『学術の動向』一一(一一二)、一九九七年、三八—三九頁。

(名誉教授)