Masao YOKOO, Kunio TORIYAMA and Fumio KIKUCHI: Responses of Heading-conferring *Lm* Alleles of Rice to Seasonal Changes of Natural Daylength (English summary on p. 383)

自然日長に対するイネの出穂期遺伝子 *Lm* の反応

横尾 政雄*・鳥山 国土**・菊池 文雄***

(*東北農業試験場, 大曲市・**四国農業試験場, 善通寺市・***九州農業試験場, 筑後市)

栽培イネの出穂期を支配する主要な遺伝子座 *Lm* に関して異なる対立遺伝子をもつ2つの同質遺伝子系統を播種期を変えて栽培し, 自然日長の変化に対する *Lm* 対立遺伝子の出穂反応の差異を調べた。*Lm^e/Lm^e* 系統の到穂日数(播種から出穂まで日数)は播種期が変わってもほぼ一定で, 早生遺伝子 *Lm^e* は自然日長の変化に反応しなかった。一方, *Lm^u/Lm^u* 系統では, 播種時期によって到穂日数の変化が著しく, 晩生遺伝子 *Lm^u* の作用は明らかに自然日長の変化に依存していた。すなわち, 7月下旬から翌年3月中旬にかけて播種したとき, *Lm^u/Lm^u* 系統は9時間30分から13時間30分までの日長に感応し, 非常に短い生育期間で出穂したが, 3月下旬から7月中旬までの播種では, 14時間30分から13時間30分に減少する日長に感応して幼穂分化を開始するため, この系統の到穂日数は長くなった。*Lm^u/Lm^u* 系統は, *Lm^e/Lm^e* 系統に比べて小さな基本栄養生長相と大きな感光相をもつため, 適日長に遭遇する7月下旬から3月中旬までの播種では *Lm^e/Lm^e* 系統よりも早く出穂した。その他の時期に播種すると, *Lm^u* 遺伝子の適日長域を越えるため, *Lm^u/Lm^u* 系統は *Lm^e/Lm^e* 系統よりも晩生となり, 両系統の早晩性は逆転した。

緒 言

イネの発芽から出穂までの期間は発芽から幼穂分化までの期間(栄養生長期)と幼穂分化から出穂までの期間(生殖生長期)に分けられるが, 生殖生長期の大きさは品種が変わってもほぼ一定であるため, 品種の出穂期の差異は主として栄養生長期の長さによって決定される。栄養生長期は, 日長条件によって左右されない基本栄養生長相と, 日長条件によって消去可能な感光相より成り立つと考えられている。イネ品種は緯度や季節によって決まる自然日長の変化に反応し幼穂を分化させるため, 感光性が品種の地理的分化や地域における早晩性の決定に重要な役割を演じている(和田 1952, SAKAMOTO and TORIYAMA 1967, VERGARA and CHANG 1976, 細井 1981)。

著者らはこれまでに, イネの第I連鎖群に属する *Lm* 座の出穂期遺伝子が感光性に関与し, 日本品種の生態的分化に主要な役割を果たしてきたことを明らかにしてきた(横尾ら 1980)。また, *Lm* 座に関する同質遺伝子系統を用いた短日処理実験によって, *Lm* 対立遺伝子が感光性と同時に基本栄養生長相にも影響を及ぼしていることを見出した(横尾・菊池 1982)。

本研究では, *Lm* 座に関する同質遺伝子系統を播種期を変えて周年栽培し, それらの播種から出穂まで日数の変動から, *Lm* 対立遺伝子の日長反応の特異性を明らかにしたので, その結果を報告する。

材料および方法

供試材料は, 第I連鎖群に属する早生遺伝子 *Lm^e* と晩生遺伝子 *Lm^u* をそれぞれもつ2つの同質遺伝子系統である。これら2系統の育成経過は次のとおりである。極晩生のマレーシア品種「Morak Sepilai」と早生の日本品種「藤坂5号」の雑種に藤坂5号を連続4回戻し交雑した。戻

し交雑世代では, Morak Sepilai に由来するいもち抵抗性遺伝子 $Pi-z^t$ を選抜の対象としたが, それと同時に, $Pi-z^t$ と密接に連鎖する出穂期遺伝子 Lm についてもヘテロ型を選んだ (Yokoo and FUJIMAKI 1971)。その後 BC_4F_{10} に至るまでの自殖世代でも Lm 座についてヘテロ型を維持した。これらの出穂期に関する選抜と並行して行った遺伝子分析の結果に基づき, この雑種組合せの早生ホモ個体に Lm^e/Lm^e , 晩生ホモ個体に Lm^u/Lm^u の遺伝子型を与えた (横尾・菊池 1978)。 Lm^e は藤坂 5 号に, Lm^u は Morak Sepilai に由来している。 BC_4F_{11} 世代で早生群 (Lm^e/Lm^e) と晩生群 (Lm^u/Lm^u) の中からそれぞれ 1 個体を無作為に抽出し, それらの次代 BC_4F_{12} 系統を農林水産省東北農業試験場栽培第 1 部 (秋田県大曲市; 北緯 39 度 29 分・東経 140 度 30 分) の温室で 1979 年 12 月から 1981 年 8 月まで播種期を変えて栽培し, 2 系統の出穂の季節変化を調べた。

2 系統をペトリ皿に播種し, 2 日後に出芽した籾を 1/5000 a のプラスチックポットに移した。1 ポット当り 4 個体を栽培した。そのうちの 2 個体は Lm^e/Lm^e 系統, 他の 2 個体は Lm^u/Lm^u 系統とし, 各播種期に 2 ポットを用いた。移植後 10 日目に, 1 ポット当り $N \cdot P_2O_5 \cdot K_2O$ の成分で各 0.5g の化成肥料を与えた。播種後 90 日を経過しても出穂しない個体には葉緑の退色がみら

Fig. 1. Natural daylength at 39°29' North Latitude.

気温を 20°C に保った。

れたので, さらに 3 要素成分で各 0.2g の化成肥料を加えた。主稈の穂の先端が止葉から出始めた日を個体の出穂日とした。4 個体の平均値で系統の出穂日を表した。

試験地における自然日長 (天文学上の日の出から日の入りまでの時間) の変化は Fig. 1 に示すとおりで, 最短日長は 9 時間 22 分, 最長日長は 14 時間 58 分であった。なお, 全生育期間を通して温室の最低

結 果

Lm^e/Lm^e 系統と Lm^u/Lm^u 系統を 1979 年 12 月から 1980 年 9 月まで播種期を変えて栽培したときの出穂日の変化を Fig. 2 に示した。12 月 25 日に播種した場合, Lm^u/Lm^u 系統の到穂日数 (ペトリ皿への播種から出穂までの日数) は 59 日であったが, Lm^e/Lm^e 系統では 77 日であった。その後の播種期 (1 月 26 日, 2 月 25 日) の場合にも, Lm^u/Lm^u 系統は Lm^e/Lm^e 系統よりも早く出穂した。しかし, 4 月 25 日に播種したとき, 両系統の出穂期はそれまでの冬季播種とは逆になり, Lm^u/Lm^u 系統の出穂は Lm^e/Lm^e 系統よりも著しく遅れた。すなわち, Lm^e/Lm^e 系統は播種後 79 日に出穂したが, Lm^u/Lm^u 系統はそれよりも 49 日遅く出穂し, 到穂日数は 128 日となった。7 月 21 日に播種した場合, 両系統の到穂日数の差は小さくなり, 播種後 65 日目に両系統は同時に出穂した。それよりも遅く 8 月 5 日以降に播種した場合, 両系統の出穂期は再び逆転して, Lm^u/Lm^u 系統は Lm^e/Lm^e 系統よりも早く出穂した。

以上の結果から, Lm^e/Lm^e 系統と Lm^u/Lm^u 系統の出穂期の早晚関係逆転の起点は 3 月および 7 月播種であると推測された。このことをさらに詳しく調べるため, 1981 年 3 月から 2 週間おきに 13 回にわたって両系統を播種した。その結果は Fig. 3 に示したとおりである。

3 月から 8 月までの播種期では, Lm^e/Lm^e 系統の到穂日数は最小 64 日 (7 月 20 日播種)・最大 79 日 (8 月 14 日播種)・平均 73.0 日で, その変動は比較的小さかった。しかし, Lm^u/Lm^u

Fig. 2. Changes in number of days from planting to heading of Lm^e/Lm^e and Lm^u/Lm^u lines by moving planting dates in 1979 to 1980.

Fig. 3. Changes in number of days from planting to heading of Lm^e/Lm^e and Lm^u/Lm^u lines by moving planting dates at intervals of two weeks in 1981.

系統は3月2日の播種で Lm^e/Lm^e 系統よりも早く出穂して60日の到穂日数を示したが、2週間遅く3月17日に播種した場合、出穂までに165日も要した。この試験区では、 Lm^u/Lm^u 系統の4個体のうち1個体は正常な生育を遂げたが、他の3個体は主稈に10枚の正常葉を展開し、その後、縦裂の変形葉を分化し続け、分けつが出穂した時にはすでに主稈は枯止していた。播種期がさらに遅れても、 Lm^u/Lm^u 系統の出穂は9月に集中し、それだけto穂日数は減少した。8月3日以降の播種では Lm^u/Lm^u 系統のto穂日数は70日となり、再び Lm^e/Lm^e 系統との出穂の早晚関係が逆転した。このように1980年の実験と同様に1981年でも播種時期によって両系統の間に出穂期の逆転が生じ、その時期は3月2日と3月17日の間および7月20日と8月3日の間にあった。

幼穂分化開始から出穂まで日数は Lm^u/Lm^u 系統を用いた実験から35日と推定されている(横尾・菊池 1982)。そこで、1981年のデータについて、 Lm^e/Lm^e 系統と Lm^u/Lm^u 系統の播種から出穂前35日までの日数とその時の自然日長の関係を調べた。その結

Fig. 4. Relation between vegetative growth periods and natural daylength at the time of panicle primodium development in Lm^e/Lm^e and Lm^u/Lm^u lines when planted at intervals of two weeks.

果は Fig.4 に示したように、 Lm^e/Lm^e 系統では幼穂分化開始まで日数と日長時間の間に特異な関係は見られなかったが、 Lm^u/Lm^u 系統では両者の間に密接な関係が認められた。すなわち、3月2日に播種した場合、 Lm^u/Lm^u 系統の幼穂分化開始期は3月27日で、その時の日長は12時間35分であったが、3月17日播種では、最大日長の夏至を過ぎて日長が14時間30分とな

Fig. 5. Relation between heading time and number of leaves developing on main culm in Lm^e/Lm^e and Lm^u/Lm^u lines.

った播種後130日に幼穂分化を開始した。3月30日と4月13日播種の場合も同様に、日長が14時間30分となった時点で幼穂分化を開始した。4月27日以降の播種ではこの系統の幼穂分化開始まで日数は徐々に短くなったが、7月20日以降に播種するとほぼ35日で一定となり、自然日長が13時間30分よりも短くなっても、幼穂分化開始期はそれ以上促進されなくなった。

1981年の実験では、 Lm^e/Lm^e 系統の到穂日数の播種期による変動は小さかったが、主稈の分化葉数も10ないし12枚と少なかった (Fig.5)。一方、 Lm^u/Lm^u 系統では8ないし18枚の葉を分化し、葉数と到穂日数の間に正の相関がみられた。

考 察

イネの感光性には適日長 (到穂日数が最も短くなる時の日長) と限界日長 (到穂日数が最も長くなる時の日長、すなわち、それ以上日長が長くなると出穂しない時の日長) が関与する。これらの要素は、一般に、種々の日長処理条件下で栽培したときの品種の出穂反応から推定されるが、本研究のように、播種期移動によってみられる幼穂分化と自然日長の関係から推定することも可能である。 Lm^e/Lm^e 系統と Lm^u/Lm^u 系統は Lm 対立遺伝子以外の遺伝的背景の等しい同質遺伝子系統であることから、自然日長の変化に対する両系統の出穂反応の差異は Lm 対立遺伝子の作用によるとみなされる。 Lm^e/Lm^e 系統の到穂日数は播種期が変わってもほぼ一定であって、 Lm^e 遺伝子は特定の適日長や限界日長をもたなかった。一方、 Lm^u/Lm^u 系統の幼穂分化まで日数は自然日長に強く影響されており、 Lm^u 遺伝子の適日長はこの実験を行った東北農業試験場 (大曲市) における最小日長である9時間30分と13時間30分の間にあり、限界日長は14時間30分であった。

適日長と限界日長の間で変化する自然日長に対して Lm^u 遺伝子は特異な反応を示した。すなわち、自然日長が14時間30分から13時間30分に短縮するときのみ、 Lm^u/Lm^u 系統はその日長に感応して幼穂を分化させた。この系統の幼穂分化に必要な最小生育日数 (基本栄養生長相) を21日 (横尾・菊池 1982)、それに引き続いて必要な日長処理期間を10日 (MISRA and KHAN 1973, SUGE and OSADA 1967, 横尾・菊池 1982) とすると、幼穂分化までの最少日数は31日と仮定される。1981年3月17日・3月30日・4月13日に播種した場合、この期間を経過した時点でもなお日長は14時間30分より短かったが、 Lm^u/Lm^u 系統はこの日長に感応せず、その後、夏至を過ぎて日長が14時間30分より短くなるとともに幼穂分化を開始した。この間、生育期間が長くなっても正常な栄養生長を続けていたことが、到穂日数と主稈の分化葉数の増加の間に正の

相関が存在していたことから推測される。4月27日以降の播種では、基本栄養生長相を経過して7月下旬に14時間30分以下の日長に会っても Lm^u/Lm^u 系統はすぐに幼穂を分化させることはなく、播種期移動とともに幼穂分化は徐々に遅くなった。以上のことから、 Lm^u/Lm^u 系統は基本栄養生長相を経過すると直ちに適日長に感応して幼穂を分化しうるが、日長が適日長よりも長くなるにつれてこの系統の幼穂分化に必要な栄養生長期間も長くなることが分かり、限界日長を越えるとその期間はさらに長くなると推測された。播種後日数が大きくなるほど比較的長い日長条件下でも幼穂分化が起こることは、Noguchi *et al.* (1971) によって報告されている。

1981年3月17日に播種したとき、 Lm^u/Lm^u 系統の主稈は生育中途から畸型葉を生じ、そして終には座止した。この現象は、適日長に感応して幼穂を分化しても、そののちに遭遇した長日条件に対応する必要栄養生長期間が充足されないため、幼穂始原体が再び栄養生長に転じたことによると考えられる（朝隈・金田 1967, Noguchi *et al.* 1967, 横尾・菊池 1982）。

7月下旬から翌年3月中旬までの間に播種すると、 Lm^u/Lm^u 系統は Lm^e/Lm^e 系統よりも早く出穂し、その他の期間に播種した場合、両系統の出穂期は逆転した。これは、 Lm^e 遺伝子は相対的に長い基本栄養生長相と短い感光相をもち、 Lm^u 遺伝子は短い基本栄養生長相と長い感光相をもつために生じたものと考えられる（横尾・菊池 1982）。

Lm 座は日本のイネ品種の出穂期を支配する主要な遺伝子座であり、 Lm^e 遺伝子と Lm^u 遺伝子の作用が東北地方から九州地方にわたる品種の早晩性を代表することから（横尾ら 1980）、自然日長に対するこれら遺伝子の出穂特性は育種において世代促進を行う雑種集団の取扱いに重要な知見となる。世代促進栽培では、雑種集団の到穂日数を短縮し、できるだけ均一に出穂させるために短日処理を行う。しかし、本研究の結果から、雑種集団を7月中旬から翌年3月中旬の間に播種すれば、自然日長下でも短日処理によらずに目的を果すことが可能と考えられた。また、緯度の異なる

Fig. 6. Periods for planting to minimize the number of days to heading of cultivars and hybrids with such photoperiod-sensitive gene(s) as Lm^u allele under the optimum natural daylength.

る試験地では、自然日長が *Lm^u* 遺伝子の適日長限界値である 13 時間 30 分よりも短い時期を設定し、その日から必要栄養生長期間（生育遅延に対する安全性を考慮して 35 日）をさかのぼれば、短日処理を要しない播種日を推定できる (Fig.6)。

引用文献

- 朝隈純隆・金田忠吉 1967. 水稻の出穂に関する生態的研究. 第4報, 終夜照明下における感光性品種の出穂. 日作紀 37 : 286~290.
- 細井徳夫 1981. 気象要因による水稻生育の変動性に関する研究 V. 日本の主要水稻品種の感温性, 感光性, 基本栄養生長性と出穂日数の制御要因の地域的特徴, 育雑 31 : 239~250.
- MISRA, G. and P. A. KHAN 1973. Interaction of photoperiodic dosage and plant age on rice. I. Effects of short photoperiod on a late-winter rice. Botanical Gazette 134 : 93~99.
- NOGUCHI, Y., T. NAKAJIMA and T. YAMAGUCHI 1967. Studies on the control of flower bud formation by temperature and daylength in rice plant. VIII. Phasic reversal from sexual to vegetative development of flower buds. Japan. J. Breed. 17 : 189~193.
- NOGUCHI, Y., T. NAKAJIMA and T. YAMAGUCHI 1971. Studies on the control of flower bud formation by temperature and daylength in rice plant. IX. Aging effect in relation to photoperiodic induction. Japan. J. Breed. 21 : 81~86.
- SAKAMOTO, S. and K. TORIYAMA 1967. Studies on the breeding of non-seasonal short duration rice varieties, with special reference to the heading characteristics of Japanese varieties. Bull. Chugoku Agr. Exp. Sta. A 14 : 147~165.
- SUGE, H. and A. OSADA 1967. Physiology of flowering in rice plants. 1. Synthesis and translocation of floral stimulus. Proc. Crop Sci. Japan 36 : 32~36.
- VERGARA, B. S. and T. T. CHANG 1976. The Flowering Response of the Rice Plant to Photoperiod: A Review of the Literature. Int. Rice Res. Inst. Tech. Bull. 8, pp.75.
- 和田栄太郎 1952. 稲の感温性及び感光性に関する研究 (第1報) 日本における水稻品種の感温性及び感光性とその地理的分布について, 育雑 2 : 55~62.
- YOKOO, M. and H. FUJIMAKI 1971. Tight linkage of blast-resistance with late maturity observed in different *indica* varieties of rice. Japan. J. Breed. 21 : 35~39.
- 横尾政雄・菊池文雄 1978. 連鎖利用によるイネ品種「コンヒカリ」「シラヌイ」の出穂期の遺伝子分析, 育雑 28 : 49~55.
- 横尾政雄・菊池文雄・中根 晃・藤巻 宏 1980. いもち病抵抗性と連鎖利用によるイネの出穂期の遺伝子分析, 農技研報告 D 31 : 95~126.
- 横尾政雄・菊池文雄 1982. イネの基本栄養生長相と感光相の1遺伝子支配, 育雑 32 : 1~8.

Summary

Lm alleles that belong to the linkage group I control the photoperiod sensitivity of cultivated rice. The heading responses of *Lm* alleles to the seasonal change of natural daylength were analyzed. Two isogenic lines with *Lm^e* and *Lm^u* alleles were grown through the year in the greenhouse in the Tohoku National Agricultural Experiment Station at 39°29' North Latitude and were examined for their heading time.

Lm^u/Lm^u line headed 59 days after planting, 18 days earlier than *Lm^e/Lm^e* line when they were planted in late December. However, in the ordinary summer culture the earliness of the two lines was reversed with the later heading of *Lm^u/Lm^u* line being later than *Lm^e/Lm^e* line (Fig.2). The fall planting after August resulted in the earlier heading of *Lm^u/Lm^u* line again. The reverse order of the earliness between *Lm^e/Lm^e* and *Lm^u/Lm^u* lines occurred in March and July plantings.

Differential heading responses of *Lm^e* and *Lm^u* alleles to the change of natural daylength were investigated in March-to-August (1981) plantings at intervals of two weeks (Fig.3). Number of days from planting to heading of *Lm^e/Lm^e* line varied a

little with the average of 73.0 days, while Lm^u/Lm^u line headed earlier than Lm^e/Lm^e line when planted earlier than early March and later than late July, though Lm^u/Lm^u line took very long time to heading in summer plantings. Lm^e allele did not show the specific sensitivity to photoperiod (natural daylength), but the heading behavior of Lm^u/Lm^u line clearly corresponded with the change of natural daylength (Fig. 4). The optimum daylength for Lm^u/Lm^u line was between 9 hours and 30 minutes and 13 hours and 30 minutes, and its critical daylength was 14 hours and 30 minutes. Under the daylength conditions beyond the optimum, Lm^u/Lm^u line needed a long period for differentiating panicle primordia resulting in the delayed heading of this line under the long-day in summer. Lm^u/Lm^u line did not develop panicle primordia under those longer daylengths than 14 hours and 30 minutes.

Because Lm^e and Lm^u alleles mainly represent the heading behavior of rice cultivars from northern through southern parts of Japanese Islands, the results in this research can be applied to the generation acceleration in breeding works at different locations to minimize the number of days to heading of any cultivars and hybrid populations. The artificial short-day treatment can be replaced by summer-to-winter plantings, the dates of which are 35 days before the date with the shorter natural daylength than 13 hours and 30 minutes (Fig. 6).

M. YOKOO

Tohoku National Agricultural Experiment Station, Yotsuya, Ohmagari, Akita 014-01

K. TORIYAMA

Shikoku National Agricultural Experiment Station, Zentsuji, Kagawa 765

F. KIKUCHI

Kyushu National Agricultural Experiment Station, Izumi, Chikugo, Fukuoka 833