Yutaka OKUMOTO, Akinobu YOSHIMURA, Takatoshi TANISAKA and Hirotada YAMAGATA: Analysis of a Rice Variety Taichung 65 and its Isogenic Early-heading Lines for Late-heading Genes E_1 , E_2 and E_3 (English Summary on p.429)

イネ晩生遺伝子 E_1 , E_2 , E_3 に関する台中 65 号および その早生同質遺伝子系統の解析

奥本 裕・吉村昭信・谷坂隆俊・山縣弘忠

(京都大学農学部, 京都市, 〒606-01)

イネの既知出穂期遺伝子間の異同を調べるには、個々の出穂期遺伝子の分析に適した系統（検定系統）相互間の交雑を行う必要がある。このため、晩生遺伝子 E_1 , E_2 , E_3 に関して遺伝子型を異にする 7 系統（EG 系統）と早生遺伝子 $Ef-1$ および $m-Ef-1$ に関して遺伝子型を異にする 6 系統（T 系統、台中 65 号を含む）との間で交雑を行い、得られた F_2 および F_3 を用いて、出穂期に関する分離分析を行った。分析の結果、 $Ef-1$ の有無とは関係なく $m-Ef-1$ を持たない T 系統（台中 65 号を含む 4 系統）は E_1 , E_2 , E_3 に関する遺伝子型が $E_1E_1E_2E_2E_3E_3$, $m-Ef-1$ を持つ T 系統（2 系統）は $e_1e_1E_2E_2E_3E_3$ であり、6 系統とも EG 系統が共通に持つ未知の晩生遺伝子（仮記号 V ）の早生対立遺伝子（ v ）を持つこと、一方、EG 系統はすべて $Ef-1$ を持つことが判明した。以上のことから、 $Ef-1$ は E_1 , E_2 および E_3 とは座を異にする遺伝子であること、および $m-Ef-1$ は E_1 と同一座の遺伝子であって $m-Ef-1^+=E_1$, $m-Ef-1=e_1$ であることが明らかになった。晩生遺伝子 V は、本実験の交雑（T 系統×EG 系統）によって新たに見出されたものであり、感光性を増大させ、基本栄養生長性を減少させる性質を持つ。

KEY WORDS: *Oryza sativa* L., Taichung 65, heading-time, allelism test.

緒 言

イネの出穂期遺伝子は数多く報告されているが、その大部分はまだ相互の異同関係が明らかでなく、このことが新たに見出された出穂期遺伝子の同定に大きな障害となっている。したがって、出穂期遺伝子に関する知見の体系化を図るためには、既報告の出穂期遺伝子相互の対立関係を明らかにすることが必要であるが、このためには、既報告の出穂期遺伝子ごとにその分析に適した系統（検定系統）を作出し、それら系統間で交雑を行ってその後代を分析する必要がある。

現在までに作出されているこのような検定系統は、 E_1 , E_2 , E_3 の 3 遺伝子座に関して遺伝子型を異にする 7 系統（EG 系統；YAMAGATA 1984）、 $Ef-1$, $m-Ef-1$ の 2 遺伝子座に関して遺伝子型を異にする 12 系統（TSAI 1976, KINOSHITA 1984, SATO *et al.* 1988, 以下これを T 系統と呼ぶ）、および $Se-1$ (Lm) 座の遺伝子に関して遺伝子型を異にする 2 系統（横尾・菊池 1978, 以下これを S 系統と呼ぶ）の 3 種類にすぎない。しかし、これら 3 種類の検定系統（EG 系統, T 系統および S 系統）は、既にさまざまな実験に使用されており（TSAI 1976, 佐藤・林 1985, 横尾・菊池 1977, 奥本ら 1991, 1992）、今後も広く分析に用いられる可能性が大きい。したがって、少なくともこれら 3 種類の検定系統によって同定が可能な E_1 , E_2 , E_3 , $Se-1$, $Ef-1$ および $m-Ef-1$ の 6 遺伝子座については、早急に検定系統間の交雑を行い、遺伝子の対立関係を明らかにしておく必要がある。

1991 年 10 月 22 日受領

1992 年 2 月 24 日受理

以上の観点より、本実験では EG 系統と T 系統間の交雑を行い、 $F_1 \sim F_3$ 後代を用いて T 系統が持つ E_1 , E_2 および E_3 座の遺伝子を分析した。

材料および方法

T 系統の中から、Table 1 に示す 6 系統を分析対象として取り上げた。

これら 6 系統を父本、7 EG 系統を母本として 42 組合せの交雑を行い、すべての交雑組合せについて、それぞれ F_1 5 ~ 20 個体および次代 F_2 約 300 個体の出穂日を調査し、出穂期遺伝子に関する分離分析を行った。 F_2 における結果から、分析対象系統の遺伝子型の判定に重要と考えられた組合せについては、1 組合せ当たり 60 の F_2 個体を無作為に抽出して個体別に F_3 系統 (25 個体/系統) を養成し、後代検定を実施した。なお、各組合せとも親系統を、 F_2 世代では 50 個体、 F_3 世代では 25 個体ずつ、それらの雑種集団に隣接するように栽植した。

EG 系統と T 系統との交雑 F_1 , F_2 および F_3 の栽培年次、並びに各栽培年次における播種日および移植日は Table 2 に示すとおりである。栽植密度はいずれも株間 10 cm, 畦間 30 cm である。施肥は 10 a 当たり N 6 kg, P_2O_5 9 kg, K_2O 9 kg で基肥だけとし、京都大学農学部附属農場の京都農場 (北緯 35°01') で栽培した。出穂日の調査は個体ごとに実施し、個体内で最初の穂の先端が葉鞘の先端より抽出した日をもってその個体の出穂日とした。

なお、 F_3 で後代検定を実施した 4 組合せのうち EG 7 × T 65 Ef-2 の 1 組合せについては、後代検定にあてた F_2 個体の残りの種子を用いて F_2 個体別 F_3 60 系統をポットで育成し、日長処理を加えたのち、全個体について主稈の出穂日を調査し、到穂日数を求めた。これら F_3 系統の育成法および処理法は次のとおりである。催芽後育苗箱に播種し、播種 20 日後に各系統 20 個体を 10 個体ずつ 2 個の 1/5,000 a ワグネルポットに移植し、移植 2 日後に 1 ポットは 10 時間日長 (短日条件) 下に、また他の 1 ポットは 14 時間日長 (長日条件) 下においた。短日処理は材料を毎日 8 時

Table 1. Genotypes of seven EG lines and six T lines (Taichung 65 and its five isogenic lines)

EG line	Genotype			
EG 1	$E_1 E_1$	$e_2 e_2$	$e_3 e_3$	
EG 2	$e_1 e_1$	$E_2 E_2$	$e_3 e_3$	
EG 3	$e_1 e_1$	$e_2 e_2$	$E_3 E_3$	
EG 4	$E_1 E_1$	$E_2 E_2$	$e_3 e_3$	
EG 5	$e_1 e_1$	$E_2 E_2$	$E_3 E_3$	
EG 6	$E_1 E_1$	$e_2 e_2$	$E_3 E_3$	
EG 7	$E_1 E_1$	$E_2 E_2$	$E_3 E_3$	
T line	Genotype ¹⁾			
T65 (Taichung 65)	$ef-1$	$ef-1$	$m-Ef-1^+$	$m-Ef-1^+$
T65Ef-2	$Ef-1^2$	$Ef-1^2$	$m-Ef-1^+$	$m-Ef-1^+$
T65E ^a	$Ef-1^a$	$Ef-1^a$	$m-Ef-1^+$	$m-Ef-1^+$
T65E ^b	$Ef-1^b$	$Ef-1^b$	$m-Ef-1^+$	$m-Ef-1^+$
T65E ^a -m	$Ef-1^a$	$Ef-1^a$	$m-Ef-1$	$m-Ef-1$
T65E ^b -m	$Ef-1^b$	$Ef-1^b$	$m-Ef-1$	$m-Ef-1$

¹⁾ TSAI 1986c

Table 2. Years when F₁, F₂ and F₃ plants were grown and the dates of sowing and transplanting in each year

Cross			Year		
			F ₁	F ₂	F ₃
EG lines	×	T65 (Taichung 65)	1982	1986	1986 ¹⁾
	×	T65Ef-2	1985	1986	1987
	×	T65E ^a	1987	1988	—
	×	T65E ^b	1987	1988	—
	×	T65E ^a -m	1986	1987	—
	×	T65E ^b -m	1986	1987	1988
Year			Sowing date		
			Transplanting date		
1982			May 17	June 29	
1985			15	26	
1986			16	26	
1987			15	25	
1988			17	24	

¹⁾ Progeny of the F₂ plants cultivated in 1983.

から 18 時まで屋外, 18 時から明朝 8 時まで遮光室に置くことによって, また長日処理は短日処理の場合と同じ方法で材料を移し, 6 ~ 8 時および 18 ~ 20 時の各 2 時間白熱灯で補光することによって行った。遮光室は十分換気し, 日長以外は自然条件になるようにした。基肥としてポット当たり N 1 g, P₂O₅ 1.5 g, K₂O 1 g を与え, 以後 1/1,000 ハイポネックス溶液で追施肥を行うとともに適宜分けつを切除した。

結 果

実験の結果, T 系統全 6 系統の *E*₁, *E*₂, *E*₃ 各遺伝子座に関する遺伝子型を明らかにすることができた。ここでは 6 系統を, *m*-*Ef*-1 を持たない 4 系統 (T 65 Ef-2, T 65 E^a, T 65 E^b および T 65) と *m*-*Ef*-1 を持つ 2 系統 (T 65 E^a-m および T 65 E^b-m) に分け, それぞれの *E*₁, *E*₂, *E*₃ に関する分析結果を述べるとともに, 前者については *Ef*-1 座と *E*₁, *E*₂, *E*₃ 座との関係を, 後者については *m*-*Ef*-1 座と *E*₁, *E*₂, *E*₃ 座との関係を考察する。なお, 説明を簡潔にするため, 7 EG 系統との交雑で得られた結果をすべて示すことは避け, 必要な組合せのみを選んで取上げることにする。

1. *Ef*-1 座と *E*₁, *E*₂, *E*₃ 座との関係

(1) *Ef*-1 を持つ T 系統と EG 系統の組合せ

Fig. 1 は *Ef*-1 を持つ 3 つの T 系統 (T 65 Ef-2, T 65 E^a, T 65 E^b) と EG 4 (*E*₁*E*₁*E*₂*E*₂*e*₃*e*₃), EG5 (*e*₁*e*₁*E*₂*E*₂*E*₃*E*₃), EG6 (*E*₁*E*₁*e*₂*e*₂*E*₃*E*₃) および EG7 (*E*₁*E*₁*E*₂*E*₂*E*₃*E*₃) との交雑 F₂ について, 出穂日に関する頻度分布を両親の分布範囲とともに示したものである。なお, 参考のために F₁ 栽培年における F₁ と両親の平均出穂期も併せて示したが, 前述のようにこれらの栽培年次は F₂ とは異なっている。

Fig. 1 でまず明らかなように, 3T 系統は, 交雑相手の EG 系統が同じであれば, EG 系統の遺伝子型が何であっても F₂ における分離の様相が互いに酷似していた。このことから, これら 3 系

統の出穂期に関する遺伝子型は少なくとも主働遺伝子については同じと考えられた。次に、3系統とも EG4~EG6 との組合せでは早晩両方向に超越分離個体が生じ、EG7 との組合せでは超越分離個体が認められなかった。このことは、3系統がいずれも EG4 にはない晩生遺伝子、EG5 にはない晩生遺伝子および EG6 にはない晩生遺伝子を持ち、かつ E_1 , E_2 , E_3 以外の遺伝子型は持たないことを示している。一方、EG7 との組合せでは、出穂期が T65Ef-2, T65E^aあるいは T65E^bにほぼ等しい早生個体と中間親型から EG7 型にかけて連続的に分布する晩生個体とが 1:3 の比に出現した。このことは、不完全優性の晩生遺伝子を持つ 1 遺伝子座の分離が生じたことを示しているが、上記のように 3T 系統はすべて E_1 , E_2 , E_3 以外の晩生遺伝子を持たないとみられるので、この分離から 3 系統はいずれもその遺伝子座に劣性の早生遺伝子を、また EG7 は不完全優性の晩生遺伝子を持つとみることができる。この晩生遺伝子がもし E_1 , E_2 , E_3 のいずれかであれば、EG4~EG6 との組合せのいずれかにおいて晩生超越分離が生じないはずである。したがって、この遺伝子は、 E_1 , E_2 , E_3 座以外の遺伝子座の晩生遺伝子であるといえる。

これらの結果から、T 65 Ef-2, T 65 E^a, T 65 E^b はいずれも Ef-1 の外に E_1 , E_2 , E_3 のすべてと作用力の大きい未知の不完全優性晩生遺伝子 (V と仮称する) 座の早生遺伝子 (v) を持つと推定されたので、各系統の Ef-1 座以外の遺伝子座に関する遺伝子型は $E_1E_1E_2E_2E_3E_3vv$ であると仮定した。

この仮定に従えば、本項にとりあげた 3 つの T 系統と EG4, EG5 および EG6 との交雑 F₂ では、それぞれ E_3 , E_1 または E_2 と上記 V との 2 遺伝子による分離を生じ、かつどの交雑組合せでも EG7 型の晩生個体が出現することになるが、この予測は観察結果と一致している。例えば、EG5 との組合せでは早生型:晩生型がほぼ 7:9 に出現しているが、この分離は E_1 と V の 2 遺伝子の分離として説明することが可能である。また、EG6 との組合せでは早生型:晩生型がほぼ 1:3 となっているが、これは、 E_2 の分離が作用力の強い V の分離によって覆われたためとみることができる。EG4 との組合せでは早生型と晩生型の区分が明瞭でないため、分離比の検定はできなかったが、分離の状況からみて少なくとも 2 遺伝子が分離に関与していることは明らかである。一方、

Fig. 1-1. EG lines × T65Ef-2

Fig. 1. Frequency distributions of heading date in F₂ populations (EG lines × T65Ef-2, T65E^a and T65E^b).

▨, □ : Ranges of heading date of T lines (▨) and EG lines (□) in the year when F₂ plants were grown.

●, ○, ▽: Mean heading date of T lines (●), EG line (○) and F₁ (▽) in the year when F₁ plants were grown.

Fig. 1-2. EGLines × T65E^aFig. 1-3. EGLines × T65E^b

Fig. 1. (continued)

どの組合せにおいても EG7 型晩生個体の出現が認められる。さらに、Fig. 1 に示さなかった残りの 3 組合せについても、出現した分離は上記の推定に基づいて矛盾なく説明することができた。

そこで前記の仮定の妥当性をさらに確認するため、EG7 × T65Ef-2 の組合せを選んで F₃ による後代検定を実施した。Table 3 は、この組合せの代表的な F₃ 系統について出穂日の頻度分布を示したものであって、F₃ 系統は T65Ef-2 型早生固定系統、分離系統および EG7 型晩生固定系統の 3 群に明瞭に分けることができ、その分離比 15 : 26 : 19 は 1 遺伝子分離の期待比 1 : 2 : 1 に適合した。この結果は、3T 系統がすべて 1 個の不完全優性晩生遺伝子 (V) の早生対立遺伝子 (v) を持つとした前記仮定が妥当であることを示している。

なお、3T 系統と 7EG 系統間の交雑では、Fig. 1 が例示するように、すべての組合せにおいて V 座の遺伝子の分離が観察された。したがって、EG 系統はすべてこの遺伝子座の晩生遺伝子 V を持つとみられる。

ここで、晩生遺伝子 V の感光特性に触れておくことにする。Table 4 および Table 5 は EG7 × T65Ef-2 の組合せについて F₃ 系統の長日 (14 h 日長) 条件下および短日 (10 h 日長) 条件下での到穂日数の頻度分布を代表的系統を用いて示したものである。まず、Table 4 で明らかなように、

Table 3. Frequency distributions of heading date under natural condition in representative F₃ lines (EG 7 × T65Ef-2)

Parent and F ₃ line ¹⁾	Genotypes ²⁾ of parent and F ₂ plant	Heading date of F ₃ plants (1987)																		Total	No. of F ₃ lines observed ³⁾	
		Aug.									Sep.											
		12	14	16	18	20	22	24	26	28	30	1	3	5	7	9	11	13	15			17
EG 7	V V																	7	31	14	52	
T65Ef-2	v v			1	9	7	15	12	6												50	
FF 4					6	9	5	4													24	
9	v v			2	7	5	6	3	2												25	15
12				1	4	6	8	2	1												22	
19					2		1					3	2	2	3	6	2				21	
22	V v	1	1	3	2	1				1	1	4	2			8	1				25	26
38				1	2		1								10	4	1		4	3	26	
42																8	7	6	2		23	
46	V V															4	15	7			26	19
56																3	14	7	1	1	26	
Total																						60

¹⁾ FF1~FF60 = F₃ lines²⁾ V and v are late and early alleles of V locus, respectively (See the text).³⁾ vv : Vv : VV = 15 : 26 : 19, $\chi^2(1:2:1) = 1.600$ 0.50 > P > 0.25Table 4. Frequency distributions of number of days to heading under 14 hour day-length in representative F₃ lines (EG 7 × T65Ef-2)

Parent and F ₃ line	Genotypes of parent and F ₂ plant	No. of days to heading																				Total								
		52	54	56	58	60	62	64	66	68	70	72	74	76	78	80	82	84	86	88	90		92	94	96	98	100	102	104	106
EG 7	<i>V V</i>																					1		1	1	4	2	1		10
T65Ef-2	<i>v v</i>				1	3	1	4	1																					10
FF 4				4	5			1																						10
9	<i>v v</i>		1	4	1	3		1																						10
12			4	1	2	1	2																							10
19						1		1			1	1	1		1	3		1												10
22	<i>V v</i>				1					1		4	1			1	1	1												10
38			1							2		2	2									1								8
42																		3	3	1								2	1	10
46	<i>V V</i>																	4	4		1		1							10
56																		1			2	2		2		2	1			10

長日条件下では、圃場（自然日長）条件下での早生固定系統，分離系統，晩生固定系統はそれぞれ到穂日数の短い固定系統，分離系統，到穂日数の長い固定系統となり，到穂日数に大きな系統

Table 5. Frequency distributions of number of days to heading under 10 hour day-length in representative F₃ lines (EG 7 × T65Ef-2)

Parent and F ₃ line	Genotypes of parent and F ₂ plant	No. of days to heading						Total
		38	40	42	44	46	48	
EG 7	V V		7	3				10
T65Ef-2	v v					6	4	10
FF 4					4	6		10
9	v v				7	3		10
12					8	2		10
19			2	5		3		10
22	V v	1	5	2	2			10
38			3	4	2	1		10
42			4	5	1			10
46	V V	1	6	3				10
56		2	8					10

間差異を生じた。これに対して、Table 5 に示すように短日条件下では、3 系統群間の到穂日数の差は極めて小さく、“晩生固定系統”の方が“早生固定系統”よりも到穂日数が小さくなる傾向が認められた。これらの結果から、晩生遺伝子 *V* は作用力の強い感光性遺伝子であると同時に、基本栄養生長性を若干減少させる作用を有する遺伝子であると考えられる。

(2) *Ef-1* を持たない T 系統と EG 系統の組合せ

Fig. 2 は、*Ef-1* を持たない T 系統 T65 (台中 65 号) と EG4, EG5, EG6 および EG7 との交雑 F₂ における出穂日の頻度分布を、Fig. 1 と同様の方法で示したものである。Fig. 2 で明らかにように、T65 と EG 系統との交雑では、*Ef-1* を持つ前述の 3 系統 (T 65 Ef-2, T65E^a および T65E^b) の場合とは異なり、EG4, EG5 および EG6 との組合せだけでなく EG7 との組合せにおいても早晩両方向に超越分離が生じた。このことは、T 65 が EG7 にない晩生遺伝子を持つことを意味している。この晩生遺伝子は、前述のように *Ef-1* を持つ 3 系統と EG7 との組合せで超越分離が生じなかったこと (Fig. 1) から、*E₁*, *E₂*, *E₃* あるいは前記の不完全優性晩生遺伝子 *V* のいずれでもないと考えられる。このことと、T65 が *Ef-1* 座の晩生遺伝子 *ef-1* を持つことを併せ考えると、EG7 × T65 で生じた超越分離は *Ef-1* 座の遺伝子の分離によるとみるのが妥当である。

なお、*Ef-1* を持つ 3 系統 (T65Ef-2, T65E^a, T65E^b) と EG 系統との組合せで生じた分離 (Fig. 1) が、*E₁*, *E₂*, *E₃* および晩生遺伝子 *V* の 4 遺伝子によってすべて説明できたこと、換言すれば *Ef-1* の分離が認められなかったことから、EG 系統はいずれも *Ef-1* を持つと考えられる。

上述の結果から、T65 は *ef-1* の外に、*E₁*, *E₂*, *E₃* のすべてと不完全優性晩生遺伝子 (*V*) 座の早生対立遺伝子 (*v*) を持つと推定されたので、T65 の *Ef-1* 座以外の遺伝子座に関する遺伝子型は前項の 3 つの T 系統と同じく *E₁E₁E₂E₂E₃E₃vv* であると仮定した。

既述のように EG 系統はすべて晩生遺伝子 *V* および早生遺伝子 *Ef-1* を持つとみられるので、上記の仮定が正しければ T65 と EG7 との交雑後代には *V*, *Ef-1* 両遺伝子に関する分離が生じる

Fig. 2. Frequency distributions of heading date in F_2 populations (EG lines $\times$ T65).

▨, □ : Ranges of heading date of T65 (▨) and EG lines (□) in 1986.

●, ○, ▽: Mean heading date of T65 (●), EG lines (○) and F_1 (▽) in 1982.

はずである。そこで、EG7 $\times$ T65の組合せについて F_3 による後代検定を行った。Table 6は代表的な F_3 系統について、出穂日の頻度分布を示したものである。Table 6から明らかのように、 F_3 系統は大きく早生型、分離型、晩生型の3系統群に分けることができた。3系統群はそれぞれさらにいくつかの系統群から成っていて、早生型系統群の中には早生親より明らかに早生の系統が、また晩生型系統群の中には晩生親より明らかに晩生の系統が認められた。前者における系統群分離（早生型系統：分離型系統：晩生型系統）は14：33：13で1遺伝子の期待分離比1：2：1に適合し、後者における各系統群内分離も1遺伝子が分離する場合の期待分離比に適合した。この結果は、EG7 $\times$ T65の後代には2遺伝子の分離が生じること、したがって F_2 で行ったT65の遺伝子型に関する仮定は妥当であることを示している。なお、Table 3に示したV遺伝子に関する分離の状況と対比することにより、Table 6に示したように、本組合せで認められた系統間分離はVの分離、系統群内分離はEf-1の分離によるものと判断できる。

2. m-Ef-1座とE₁, E₂, E₃座との関係

Fig. 3はT65E^a-:mおよびT65^b-m:mとEG 5 (*e₁e₁E₂E₂E₃E₃VV*)およびEG7 (*E₁E₁E₂E₂E₃*

Table 6. Frequency distributions of heading date under natural condition in representative F₃ lines (EG7×Taichung 65)

Parent and F ₃ line	Genotypes of parent and F ₂ plants	Heading date of F ₃ plants (1986)																			Total	No. of F ₃ lines observed
		Aug.									Sep.											
		18	20	22	24	26	28	30	1	3	5	7	9	11	13	15	17	19	21			
EG 7	<i>V V Ef-1 Ef-1</i>												2	19	19	9	3	52	—			
T65	<i>v v ef-1 ef-1</i>					1	18	20	7	1								47	—			
SF 10	<i>Ef-1 Ef-1</i>	13	8	2	1													24	5			
7	<i>v v Ef-1 ef-1</i>	2	9	4	4	5	3											27	7 14			
6	<i>ef-1 ef-1</i>			2	10	10	1											23	2			
8	<i>Ef-1 Ef-1</i>	5	3	1					4	1	1	2	2	2	1			22	7			
13	<i>V v Ef-1 ef-1</i>	1	1	6						1	3	4	3	1	2	1	2	1	26	18 33		
31	<i>ef-1 ef-1</i>					4	1	2				1	5	6		2	3	1	1	26	8	
54	<i>Ef-1 Ef-1</i>												3	13	7	1			24	3		
40	<i>V V Ef-1 ef-1</i>												5	6	7	2	3	1	1	25	8 13	
22	<i>ef-1 ef-1</i>														4	5	8	3	20	2		
Total																			60			

vv : *Vv* : *VV* = 14 : 33 : 13, $\chi^2(1 : 2 : 1) = 0.633$, 0.75 > P > 0.50

Ef-1 Ef-1 : *Ef-1 ef-1* : *ef-1 ef-1* = 15 : 33 : 12, $\chi^2(1 : 2 : 1) = 0.900$, 0.75 > P > 0.50

Independence between *V* and *Ef-1*, $\chi^2 = 1.681$, 0.90 > P > 0.75

1) SF 1~SF60=F₃ lines

E_3VV) との交雑 F₂における出穂日の頻度分布を Fig. 1 と同様の方法で示したものである。

Fig. 3 で明らかなように、両 T 系統と EG5 との組合せでは明瞭な超越分離が認められず、このため両 T 系統は EG5 が持つ 3 晩生遺伝子 (E_2 , E_3 , V) の外には晩生遺伝子を持たないと考えられた。また、両 T 系統と EG7 との組合せでは早生型：晩生型が 2 遺伝子分離の場合の期待比 7 : 9 に分離し、このため両 T 系統は EG7 が持つ晩生遺伝子の中の 2 個を持たないと考えられた。この 2 個のうち 1 個は、上記 EG5 との組合せで両 T 系統は E_1 を持たないと判断できたことから、 E_1 であると考えられる。残りの 1 個は、T65E^aおよび T65E^bと EG7 との組合せで分離した V (Fig. 1) であると考えられる。その根拠は、もしこの 1 個が V とは異なる遺伝子であったとすると、T65E^a- m と T65E^b- m はともに V を持つことになり、本来 $m-Ef-1$ 座の 1 遺伝子だけが異なる T65E^a と T65E^a- m 、あるいは T65E^b と T65E^b- m が $m-Ef-1$ 座以外の 2 遺伝子座 (E_1 , V) についても差異を持つことになるからである。以上のことを考慮し、T65E^a- m および T65E^b- m の $Ef-1$ 座および $m-Ef-1$ 座以外の遺伝子座に関する遺伝子型は $e_1e_1E_2E_2E_3E_3vv$ であると仮定したところ、EG5 および EG7 との組合せばかりでなく、残りの EG 系統との組合せについても得られた結果を矛盾なく説明することができた。

この仮定の適否を確かめるため、T65E^b- m と EG5 および T65E^b- m と EG7 の両組合せを選んで F₃における後代検定を実施した。もし仮定が正しければ、前者では V 遺伝子の分離が、また後者では E_1 と V 2 遺伝子の分離が確認されるはずである。

Fig. 3. Frequency distributions of heading date in F_2 populations (EG lines $\times$ T65E^a-m and T65E^b-m).

▨, □ : Ranges of heading date of T lines (▨) and EG lines (□) in 1987.
●, ○, ▽: Mean heading date of isogenic lines of T65 (●), EG line (○) and F_1 (▽) in 1986.

Table 7. Frequency distributions of heading date under natural condition in representative F_3 lines (EG5 $\times$ T65E^b-m)

Parent and F_3 line ¹⁾	Genotypes of Parent and F_2 plant	Heading date of F_3 plants (1988)												Total	No. of F_3 lines observed ²⁾
		Aug.	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30	
EG 5	V V									2	19	5		26	
T65E ^b -m	v v		15	10	2									27	
IF 27	v v	13	11	2										26	23
22			2	9	11	2								24	
25	V v	5	4	6	2	3	1	3	1	1			1	27	27
44			1	1	1	1	1	3	9	3	3	1	2	26	
55	V V						4	4	1	10	5	3		27	10
58									1	5	15	4		25	
Total															60

¹⁾ IF 1 ~ IF60 = F_3 lines

²⁾ v v : V v : V V = 23 : 27 : 10, $\chi^2 = 6.233$, $0.05 > P > 0.01$

Table 8. Frequency distributions of heading date under natural condition in representative F₃ lines (EG7×T65E^b-m)

Parent and F ₃ line ¹⁾	Genotypes of parent and F ₂ plant	Heading date of F ₃ plants (1988)																				Total	No. of F ₃ lines observed				
		Aug.										Sep.															
		6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30	1	3	5	7	9	11	13			15	17	19	
EG7	V V E ₁ E ₁																				3	18	6	27			
T65E ^b -m	v v e ₁ e ₁			16	21	10	6	1																	54		
IF 62	e ₁ e ₁	1	6	14	5	1																			27	4	
69	v v E ₁ e ₁			3	7	7	3	3	2		1														26	7 13	
73	E ₁ E ₁				2	9	12	2	1																26	2	
81	e ₁ e ₁		7	2						3	4	5	4	1											26	12	
108	V v E ₁ e ₁	1	1	4		1		1	1	2	3		2		1	3	1		1			1	1		24	19 38	
117	E ₁ E ₁				2	2	1	1											3	4	5	5	1		24	7	
88	e ₁ e ₁										7	13	6	1											27	1	
110	V V E ₁ e ₁									2	3				2	10	1	1		1	4	3			27	7 9	
118	E ₁ E ₁																		1	1	8	14	1		25	1	
Total																										60	
<i>vv</i> : <i>Vv</i> : <i>VV</i> = 13 : 38 : 9, <i>x</i> ² = 4.800, 0.10>P>0.05																											
<i>e₁e₁</i> : <i>E₁e₁</i> : <i>E₁E₁</i> = 17 : 33 : 10, <i>x</i> ² = 2.333, 0.50>P>0.25																											
Independence between <i>V</i> and <i>E₁</i> , <i>x</i> ² = 2.403, 0.75>P>0.50																											

¹⁾ IF61~IF120 = F₃ lines

Table 7 および Table 8 は、それぞれ EG5×T65E^b-m および EG7×T65E^b-m の代表的な F₃ 系統について、出穂日に関する頻度分布をその F₂ 親個体の推定遺伝子型とともに示したものである。まず、EG5×T65E^b-m では、F₃ 系統は T65E^b-m 型早生系統、分離系統、EG5 型晩生系統の 3 系統群に分けることができた。その分離比は 1 遺伝子の期待分離比 1 : 2 : 1 に必ずしも適合していないが、これは供試 F₂ 個体の抽出が機会的に偏ったためと考えられるので、観察された分離は V の分離によるとみることができ。なお、各系統群内には V の分離だけでは説明できない分離も認められたが、前述の T65Ef-2 と EG7 との組合せでこのような分離がほとんど認められなかった (Table 3) ことから、この分離は、T65E^b-m の育成に使用された台中 65 号 (台湾で栽培されている品種) が T65Ef-2 の育成に使用された台中 65 号 (琉球大学で保存されている品種) とは若干異なる遺伝的背景を持つ (T_{SAI} 1986b) ために生じたものと推察される。次に、EG7×T65E^b-m では、 E_1 と V 2 遺伝子の分離によって F₂ に出現が期待される 9 種類の出穂期遺伝子型 vve_1e_1 , vvE_1e_1 , vvE_1E_1 , Vve_1e_1 , VvE_1e_1 , VvE_1E_1 , VVe_1e_1 , VVE_1e_1 および VVE_1E_1 それぞれに対応する F₃ 系統がほぼ期待比どおりに観察された。

以上のように、 $m-Ef-1$ を持たない 4T 系統 (T65Ef-2, T65E^a, T65E^b および T65) はいずれも $E_1E_1E_2E_2E_3E_3 vv$ の、また $m-Ef-1$ を持つ 2T 系統 (T65E^a-m および T65E^b-m) はともに $e_1e_1E_2E_2E_3E_3 vv$ の遺伝子型を持つこと、並びに T65E^a-m と T65E^a および T65E^b-m と T65E^b の

違いは E_1 の遺伝子型だけであることが明らかになった。一方, T_{SAI} (1970) は, T65E^a-m と T65E^a および T65E^b-m と T65E^b の違いは $m-Ef-1$ 座の遺伝子型だけであって, それぞれ前者は $m-Ef-1$ 座の早生遺伝子 $m-Ef-1$ を, 後者は同座の晩生遺伝子 $m-Ef-1^+$ を持つとしている。したがって, ここでもし, e_1 と $m-Ef-1$ が異なる早生遺伝子であるとする, T65E^a-m も T65E^b-m も 2 個の早生遺伝子 e_1 および $m-Ef-1$ を持つことになり, 本実験の結果および T_{SAI} (1970) の結果と矛盾する。このことから, $m-Ef-1$ は e_1 と同じ遺伝子であり, $m-Ef-1$ 座は E_1 座と同一の遺伝子座であると結論される。

Table 9 は, 本実験の分析結果を, 一部既報の結果 (T_{SAI} 1976, 1986c) を交えて, とりまとめたものである。

考 察

本実験の結果, $Ef-1$ 座は E_1 , E_2 および E_3 座とは異なる遺伝子座であり, $m-Ef-1$ 座は E_1 座と同一の遺伝子座であること, EG 系統はすべて $Ef-1$ 座の早生遺伝子 ($Ef-1$) と本実験で新たに検出された晩生遺伝子座 (仮称 V 座) の晩生遺伝子 (V) を持つこと, および供試した T 系統 (台中 65 号とその早生同質遺伝子系統) はすべて晩生遺伝子 E_2 , E_3 と V 座の早生遺伝子 (v) を持つことが明らかになり, 遺伝子および遺伝子型に関する T, EG 両系統間の関係が解明された。一方, 筆者らは, S 系統 (藤坂 5 号の同質遺伝子系統) の 1 つである ER の E_1 , E_2 , E_3 に関する遺伝子型は $E_1E_1e_2e_2E_3E_3$ であり, この系統の持つ早生遺伝子 $Se-1^e$ は E_1 , E_2 , E_3 とは座を異にすること (奥本ら 1992), および EG 系統はすべて $Se-1$ 座の中生遺伝子 $Se-1^n$ を持つこと (奥本ら 1991) を示し, S, EG 両系統間の関係を明らかにしている。さらに T_{SAI} (1986a) は, ER が $Ef-1$ を持

Table 9. Genotypes of seven EG lines and six T lines (Taichung 65 and its five isogenic lines) identified by the present analysis

EG line and T line	Genotype ¹⁾								
EG 1	E_1	E_1	e_2	e_2	e_3	e_3	$Ef-1$	$Ef-1$	V V
EG 2	e_1	e_1	E_2	E_2	e_3	e_3	$Ef-1$	$Ef-1$	V V
EG 3	e_1	e_1	e_2	e_2	E_3	E_3	$Ef-1$	$Ef-1$	V V
EG 4	E_1	E_1	E_2	E_2	e_3	e_3	$Ef-1$	$Ef-1$	V V
EG 5	e_1	e_1	E_2	E_2	E_3	E_3	$Ef-1$	$Ef-1$	V V
EG 6	E_1	E_1	e_2	e_2	E_3	E_3	$Ef-1$	$Ef-1$	V V
EG 7	E_1	E_1	E_2	E_2	E_3	E_3	$Ef-1$	$Ef-1$	V V
T65(Taichung 65)	E_1	E_1	E_2	E_2	E_3	E_3	$ef-1$	$ef-1$	v v
T65Ef-2	E_1	E_1	E_2	E_2	E_3	E_3	$Ef-1^2$	$Ef-1^2$	v v
T65E ^a	E_1	E_1	E_2	E_2	E_3	E_3	$Ef-1^a$	$Ef-1^a$	v v
T65E ^b	E_1	E_1	E_2	E_2	E_3	E_3	$Ef-1^b$	$Ef-1^b$	v v
T65E ^a -m	e_1	e_1	E_2	E_2	E_3	E_3	$Ef-1^a$	$Ef-1^a$	v v
T65E ^b -m	e_1	e_1	E_2	E_2	E_3	E_3	$Ef-1^b$	$Ef-1^b$	v v

¹⁾ $Ef-1$ has the same function as those of $Ef-1^2$, $Ef-1^a$ and $Ef-1^b$, which are almost equal to each other.

V and v are tentatively designated late- and early-heading alleles, respectively, of the locus which was newly found in this study.

つことおよび T65 が $Se-1^e$ を持つことを報告しており, T, S 両系統間の関係も解明に近づいているといえる。

以上のように, 緒言で述べた 3 種類の検定系統 (EG 系統, T 系統および S 系統) については, E_1 ($e_1 = m-Ef-1$), E_2 , E_3 , $Ef-1$, $Se-1$ の各座が互いに異なる遺伝子座であることが明らかになった。今後 $Se-1$ 座と本実験で新たに見出された V 座の異同が明らかになれば, 上記 3 種類の検定系統に関する限り, 遺伝子, 遺伝子型に関する相互の関係は一応解明されることになる。

EG 系統を用いて日本の水稻品種の出穂期に関する遺伝子分析を実施したところ, 西南暖地の代表的な品種からは E_1 , E_2 , E_3 以外の晩生遺伝子の分離は検出されなかった (奥本ら 1991)。この事実は, これらの品種がいずれも早生遺伝子 $Ef-1$ を持つことを示しており, またこのことから, 西南暖地品種は少なくともその大部分が $Ef-1$ を持つと考えられる。これに対して東北・北陸地域の代表的な品種からは, E_1 , E_2 , E_3 以外の晩生遺伝子を持つものと持たないものとが見出された (奥本ら 1992)。このため $Ef-1$ の存否に関する明確な推論はまだ困難ではあるが, 少なくとも $Ef-1$ が東北・北陸地域の品種の中にも広く分布していることは容易に推察される。この推察は, 佐藤・林 (1988) および佐藤 (1988) の $Ef-1$ は日本品種に広く分布しているとする報告と矛盾しない。 $Ef-1$ 座が現在台湾の水稻品種の中でどのような役割を果たしているか未解明であるが, 上記の事実から, この遺伝子座は, 少なくとも日本の水稻品種においては, 出穂特性を決定している重要な遺伝子座の 1 つではないかと考えられる。

本実験で, EG 系統が共通して作用力の強い晩生遺伝子 (V) を持つことが新たに見出された。EG 系統の成立経過からみて, 西南暖地品種にはこの遺伝子を持つものが多いと考えられる。これに対して東北・北陸地域の品種については, EG 系統が持たない $Se-1$ 座の早生遺伝子 $Se-1^e$ (Lm^e : 横尾・菊池 1977) その他作用力の強い早生遺伝子が複数個見出されている (奥本ら 1992) ものの, これら早生遺伝子と V 座の早生遺伝子 (v) との異同関係が未解明であるため, V の存否を推論するのはまだ困難である。

いずれにしても, 本実験の結果が示すように, v は感光性を減少させ基本栄養生長性を増大させるが, v のこの特性は, 台湾で栽培される日本型品種 (蓬萊品種) は日本品種に比べて感光性が弱く基本栄養生長性が大い, とした SAKAMOTO and TORIYAMA (1967) の観察結果と良く対応している。このことは, V 座が日本品種群と蓬萊品種群への分化に大きな役割を果たしたことを示唆しているように思われるが, この点を確認するためには, 台中 65 号以外の蓬萊品種についても V 座の遺伝子型を分析することが必要であろう。

本実験の結果, $m-Ef-1$ は E_1 と同座の遺伝子であることが明らかになった。TSAI (1986 c) によると $m-Ef-1$ は基本栄養生長性を支配する遺伝子であるが, 筆者ら (YAMAGATA *et al.* 1986) が制御環境下で日長を変える実験あるいは暗期の光中断を行う実験で得た結果による限り, E_1 は明らかに感光性を支配する遺伝子である。この事実は, 同一座ではあっても他の遺伝子の作用や栽培条件の違いによってその特性が大きく変化することを示している。したがって, 出穂期遺伝子の作用を解明するためには, 特定遺伝子の効果を, 従来のように一定の遺伝的背景下で詳しく調べるだけでなく, 多くの異なる遺伝的背景下で分析することも必要と考えられる。

謝 辞

本実験で用いた台中 65 号の同質遺伝子系統 T65E^a, T65E^b, T65E^{a-m} および T65E^{b-m} は中興

大学蔡國海博士より、また T65Ef-2 は琉球大学助教授佐藤茂俊博士より分譲していただいた。ここに記して心から感謝の意を表する。

引用文献

- KINOSHITA, T. 1984. List of genes and genetic stocks. Rice Genetics Newsletter 1 : 28~57.
- 奥本 裕・谷坂隆俊・山縣弘忠 1991. 我が国西南暖地水稻品種の出穂期を支配する遺伝子. 育雑 41 : 135~152.
- ・——・—— 1992. 我が国東北・北陸地域水稻品種の出穂期を支配する遺伝子. 育雑 42 : 121~135
- 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. Stn., A 14 : 147~166.
- 佐藤茂俊 1998. イネの出穂性に関する遺伝・育種学的研究. 文部省科学研究費（一般研究（C））成果報告書 pp. 57.
- SATO, S., I. SAKAMOTO, K. SHIRAKAWA and S. NAKASONE 1988. Chromosomal location of an earliness gene *Ef-1* of rice, *Oryza sativa*. Japan J. Breed. 38 : 385~396.
- 佐藤洋一郎・林喜三郎 1985. 日本の在来早生イネ品種の基本栄養生長期間の長さの遺伝様式. 育雑 35 : 160~166.
- TSAL, K. H. 1976. Studies on earliness genes in rice, with special reference to analysis of isoalleles at the *E* locus. Jpn. J. Genet. 51 : 115~128.
- 1986 a. Genes at the *Ef-1* locus found in Fujisaka 5 and two Chinese Indica varieties. Rice Genetics Newsletter 3 : 73~74.
- 1986b. Possible genetic difference between two Taichung 65 strains, one preserved at Taichung and the other from Ryukus. Rice Genetics Newsletter 3 : 75~76.
- 1986c. Gene loci and alleles controlling the duration of basic vegetative growth of rice. In Rice Genetics. Proc. Intern. Rice Genet. Symp. p. 339~349. IRRI, Manila, Philippines.
- YAMAGATA, H. 1984. Heading-time genes of rice, *E1*, *E2* and *E3*. Rice Genetics Newsletter 1 : 100~101.
- , Y. OKUMOTO and T. TANISAKA 1986. Analysis of genes controlling heading time in Japanese rice. In Rice Genetics. Proc. Intern. Rice Genet. Symp. p. 351~359. IRRI, Manila, Philippines.
- 横尾政雄・菊池文雄 1977. イネいもち病抵抗性との連鎖を利用して検出した、出穂期遺伝子座の複対立性. 育雑 27 : 123~130.
- ・—— 1978. 連鎖利用によるイネ品種「コシヒカリ」「シラヌイ」の出穂期の遺伝子分析. 育雑 28 : 49~55.

Summary

The objective of this study is to systematize the information about the genes controlling heading time in rice through gene analysis using seven tester lines (EG lines, EG1~EG7: Table 1), which differ from one another in the genotype for three late-heading genes, E_1 , E_2 and E_3 .

In this paper, the third report of the study, a Ponlai (or Horai) variety Taichung 65 and five derivatives which are each isogenic to the variety for one of two early-heading genes, $Ef-1$ and $m-Ef-1$, were used as the materials. These six lines (T lines, Table 1) were crossed each with the seven EG lines, and analyzed for the allelic relations of $Ef-1$ and $m-Ef-1$ to E_1 , E_2 and E_3 based on the segregations in the F_2 and F_3 generations.

It was revealed that the T lines lacking $m-Ef-1$ exhibited the $E_1E_1E_2E_2E_3E_3$ genotype (Figs 1 and 2, Tables 3 and 6) while those with $m-Ef-1$ showed the $e_1e_1E_2E_2E_3E_3$ genotype (Fig. 3, Tables 7 and 8), irrespective of the genotype at the $Ef-1$ locus, and that all the EG lines carried $Ef-1$ (Tables 3, 6 and 9). It was also showed that every T line harbored a recessive early-heading gene (tentatively designated as v , Table 3), while every EG line harbored the incompletely dominant late-heading allele (V). These results indicate that $Ef-1$ is located at a locus different from the loci of E_1 , E_2 and E_3 , and that the $m-Ef-1$ gene is identical with e_1 . The newly detected gene, V , was found to induce a large increase in the photoperiod sensitivity and to induce a moderate decrease in the basic-vegetative-growth period of the plants (Tables 4 and 5).

Y. OKUMOTO
A. YOSHIMURA
T. TANISAKA
H. YAMAGATA

Faculty of Agriculture, Kyoto University, Kyoto, 606-01