Yoshimichi Fukuta, Masahiro Yano and Akira Kobayashi : Genetic Analysis of Shattering-Resistant Mutant Lines Induced from an *indica* Rice (*Oryza sativa* L.) Variety, "Nan-jing 11". (English summary on p. 330)

インド型イネ品種南京 11 号より誘発された難脱粒性突然変異系統の遺伝子分析

福田善通¹⁾・矢野昌裕²⁾・小林 陽³⁾

¹⁾ 北陸農業試験場, 上越市〒943-01

²⁾ 農業生物資源研究所, つくば市 〒305

³⁾ 国際農林水産業研究センター, つくば市 〒305)

摘 要

インド型イネ品種南京 11 号より誘発した突然変異 5 系統の難脱粒性は, 突然変異系統と南京 11 号との F₂ および F₃ 雑種集団における脱粒性程度の分離調査の結果より, いずれも単一の劣性遺伝子により支配されていることが明らかになった。また南京 11 号と突然変異系統との F₁ の脱粒性程度および離層形成程度は, いずれも両親の中間になることから, 原品種南京 11 号の脱粒性遺伝子は不完全優性であると考えられた。

また突然変異 5 系統の相互交配 20 組合せの F₂ 集団を用いた対立性検定の結果から, これら 5 種の難脱粒性突然変異遺伝子は異なる 3 個の遺伝子座に座乗することが明らかになった。

この遺伝子座による分類結果は, 脱粒性程度および離層形成程度による結果と一致した (福田ら 1994)。すなわち脱粒性極難で全く離層形成が認められない SR-1, 脱粒性難で不完全な離層形成が認められる SR-4, SR-5 (北陸 143 号), SR-6 の 3 系統, 脱粒性やや難で SR-5 同様不完全な離層形成しか認められない SR-2 の 3 グループである。

以上の結果から, 突然変異 5 系統の難脱粒性は, いずれも離層形成に関わる遺伝子の発現によると考えられた。また 3 種の遺伝子座に突然変異遺伝子が分類されたことから, 原品種南京 11 号については, 少なくとも 3 個の不完全優性の脱粒性遺伝子が存在すると推定された。

Key Words : genetic analysis, *indica* rice, Nan-jing 11, shattering-resistance, mutant, allelism test, abscission layer.

緒 言

イネの脱粒性に関する遺伝子座に関しては, これまで

に 3 つの遺伝子座 *sh-1* (Nagao and Takahashi 1963), *sh-2* (Oba *et al.* 1990, Ogi *et al.* 1993), *Sh-3* (Eiguchi and Sano 1990) が明らかになっている。また品種間の脱粒性程度の違いについては, 小穂の護穎基部における離層形成, 離層と中心維管束間の厚膜細胞の幅, 中心維管束の大きさ, 護穎と副護穎間の小穂接合部分の太さ等の小穂内部構造の差異等が関係していることも明らかになっている (陳・井之上 1982 a, b, 陳ら 1982, 1992, Hu *et al.* 1964, 顔 1974, Srinivas *et al.* 1979, Zee *et al.* 1979)。しかし, このような広範な研究にも関わらず, 脱粒性に関与する遺伝子の数およびその発現機構, さらに各遺伝子間相互の作用関係については十分に明らかにされていない。この理由は, 多くの研究が遺伝的背景の異なる品種間の比較および雑種集団に対して行われてきたためと考えられる。

著者らはこれまでに, インド型品種の脱粒性易を改良した多収品種の育成を目的として, インド型品種南京 11 号より, 5 種の難脱粒性突然変異系統を誘発し, 脱粒性程度および小穂の護穎基部における離層形成程度の差異により, これら 5 系統を 3 つのグループに分類した (福田ら 1994)。

本研究では脱粒性発現機構の解明の一貫として, 比較的均一な遺伝的背景をもつこれら難脱粒性突然変異 5 系統についての遺伝様式を明らかにするとともに, それら関与する難脱粒性遺伝子の対立性検定を行った。

材料および方法

1. 突然変異系統の遺伝様式の解明

難脱粒性突然変異 5 系統の遺伝様式を解明するため, 原品種南京 11 号と突然変異系統 (SR-1, SR-2, SR-4, SR-5 (北陸 143 号), SR-6) との正逆交配 10 組合せの F₁ および F₂ 集団を圃場で養成した。

F₁ では出穂後 30 日から 35 日経過した 10 から 30 個体について, F₂ 集団では出穂後 40 日以上経過した 80 から 90 個体について, 各組合せごとに脱粒性程度およびその分離を調査した。脱粒性程度については, 穀粒

脱粒性試験装置 (TR-II) (Ichikawa *et al.* 1990) を用いて、各個体ごとに主稈穂の先端 10 小穂が、小枝梗から外れる時の抗張強度 (gf) を測定し評価した。また SR-1, SR-2, SR-5 の 3 系統と南京 11 号との正逆交配 6 組み合わせについては、F₂ 個体別に採種し、各個体から約 100 個体づつを F₃ 系統として系統栽培し脱粒性の分離を確認した。調査は成熟期に達した穂を手で強く握り、各個体における脱粒性の難易を判定した。

さらに SR-1, SR-2, SR-5 の 3 系統と南京 11 号との F₁ について、離層形成の有無を調査した。調査は、福田ら (1994) の方法で行った。

2. 突然変異遺伝子の対立性検定

突然変異系統の難脱粒性遺伝子の同座性検定のため、5 系統間で相互交雑を行い正逆交配 20 組み合わせの F₁ および F₂ 集団を養成し、脱粒性程度およびその分離を調査した。

調査については、前述の方法に従った。

結果

1. 突然変異系統の遺伝様式の解明

南京 11 号と突然変異 5 系統との正逆交配 10 組み合わせの F₁ の脱粒性程度については、南京 11 号側の脱粒性易に偏るものの、全て南京 11 号と突然変異系統との中間値を示した (Table 1)。

また突然変異系統と南京 11 号との F₁ における離層形成の有無については、原品種の南京 11 号では明瞭な離層が形成されるが、突然変異系統の SR-1 では全く認められない (Fig. 1 B, C)。これに対して F₁ はわずかながら離層形成が認められた (Fig. 1 D)。SR-5 では明瞭な離層形成はなく細胞群の部分的崩壊が認められた。また F₁ についてはその崩壊程度がより明瞭になったが、完全な離層形成には至らなかった (Fig. 1 E, F)。また SR-5 と同様に細胞群の部分的崩壊が認められる SR-2 についても、F₁ は SR-2 のものより明瞭な細胞群の崩壊が認められた (Fig. 1 G, H)。つまり全ての組合せの

Table 1. Shattering degree in F₁ plants crossed reciprocally among mutant lines resistant to shattering and Nan-jing 11

Female \ Male	Nan-jing 11	SR-2	SR-4	SR-6	SR-5 (Hokuriku 143)	SR-1
Nan-jing 11	(124±18) *	146±23	163±13	169±25	175±16	213±25
SR-2	148±11	(157±14)	181±10	197±13	184±14	230±16
SR-4	141±26	183±15	(243±15)	254±22	255±19	228±22
SR-6	148±6	180±10	237±19	(260±19)	251±13	217±19
SR-5 (Hokuriku 143)	160±14	175±9	249±10	264±18	(266±18)	237±21
SR-1	195±18	251±19	235±23	235±34	230±23	(332±28)

Shattering degree is expressed as the breaking tensile strength (gf) measured with a testing device (TR-II).

* : Means and standard deviations.

( ) : Values of the selfed plants.

Table 2. Segregation of shattering degree in F₂ populations and F₃ lines crossed reciprocally between Nan-jing 11 and mutant lines resistant to shattering

Cross Combination	Segregation in F ₂ plants				Segregation in F ₃ lines ²⁾				
	Prone to shattering	Resistant to shattering	Total (No. of plants)	χ^2 (3 : 1)	Prone to shattering Homo.	Hetero.	Resistant to shattering Homo.	Total (No. of lines)	χ^2 (1 : 2 : 1)
$x^{1)} < 225 \text{ gf}, 225 \text{ gf} < x$									
Nan-jing 11/SR-1	63	26	89	0.843	20	43	26	89	0.910
SR-1/Nan-jing 11	66	22	88	0.000	24	42	22	88	0.273
Nan-jing 11/SR-2					17	50	13	80	5.400
SR-2/Nan-jing 11					22	44	23	89	0.034
$x < 175 \text{ gf}, 175 \text{ gf} < x$									
Nan-jing 11/SR-4	56	26	82	1.967					
SR-4/Nan-jing 11	66	24	90	0.133					
Nan-jing 11/SR-5 ³⁾	67	22	89	0.004	30	37	22	89	3.966
SR-5/Nan-jing 11	67	21	88	0.061	23	43	22	88	0.068
Nan-jing 11/SR-6	62	16	78	0.838					
SR-6/Nan-jing 11	56	14	70	0.933					

¹⁾ : Shattering degree is expressed as the breaking tensile strength (gf) measured with a testing device (TR-II).

²⁾ : The genotypes of F₂ plants were inferred from the segregations in F₃ lines generated from individual F₂ plants.

³⁾ : SR-5 (Hokuriku 143).

Fig. 1. Longitudinal sections of the abscission region between pedicel and rachilla of F_1 plants between an *indica* variety "Nan-jing 11" and its shattering-resistant mutant lines.

A : Nan-jing 11

B : Nan-jing 11, C : SR-1, D : F_1 (SR-1/Nan-jing 11)

E : SR-5(Hokuriku 143), F : F_1 (SR-5/Nan-jing 11)

G : SR-2, H : F_1 (SR-2/Nan-jing 11)

a : abscission layer, p : pedicel, r : rudimentary glume, s : sterile glume,

sz : supporting zone, vt : vascular tissue

(A, B, C, E, G were diverted from Fukuta et al. 1994).

F_1 について、細胞群の崩壊あるいは不完全な離層形成が認められたが、その程度は南京 11 号と突然変異系統との中間であった。

次に、突然変異系統と南京 11 号との F_2 集団および F_3 系統群について分析を行った。SR-1 と南京 11 号との正逆交配 2 組合せの F_2 集団では脱粒性易から極難までの個体が分離したが、抗張強度 225 gf を境界として脱粒性易の個体群と脱粒性難の個体群とに分けられ、その分離比は 3 : 1 に適合した (Fig. 2 A, Table 2)。また

F_3 系統群では、正逆交配 2 組合せとも脱粒性易に固定した系統群、脱粒性が分離する系統群、脱粒性難に固定した系統群にそれぞれ分け、その分離比は 1 : 2 : 1 に適合した (Table 2)。

SR-4, SR-5, SR-6 の 3 系統と南京 11 号との正逆交配 6 組合せの F_2 についても、175 gf を境界として脱粒性易の個体群および脱粒性難の個体群に分れ、その分離比は 3 : 1 に適合した (Fig. 2 B, C, D, Table 2)。また SR-5 との F_3 については、SR-1 と同様に脱粒性

Fig. 2. Distribution of shattering degree in F_2 populations derived from the crosses between mutant lines resistant to shattering and Nan-jing 11.

A : (Nan-jing 11/SR-1) F_2 , n=89

B : (Nan-jing 11/SR-4) F_2 , n=82

C : (SR-5/Nan-jing 11) F_2 , n=88

D : (Nan-jing 11/SR-6) F_2 , n=78

E : (SR-2/Nan-jing 11) F_2 , n=89

— : Mean and distribution of shattering degree in the parents.

易に固定した系統群，易と難が分離する個体群，難で固定した系統群に分かれ，その分離比は1:2:1に適合した (Table 2). しかし SR-2 と南京 11 号との正逆交配 2 組み合わせについては， F_2 集団では他の突然変異系統の雑種集団でみられたような脱粒性易あるいは難個体群の明瞭な分離は認められなかったが， F_3 系統群においては脱粒性易固定系統群，分離系統群，難固定系統群に分かれ，その分離比は1:2:1に適合した (Fig. 2 E, Table 2).

これらの結果から，5 種の突然変異系統の難脱粒性はいずれも単一の劣性遺伝子により支配されていることが明らかになった。

2. 突然変異遺伝子の対立性検定

突然変異系統間の相互交配 20 組合せの F_1 における脱粒性程度については，脱粒性難で脱粒性程度に差が認

められない SR-4, SR-5, SR-6 の 3 系統間での相互交配 6 組合せの抗張強度は，全て両親と同程度の脱粒性難の値を示し，両親および F_1 の相互の間で顕著な差は認められなかった。しかしこれ以外の 14 組合せについては，SR-4, SR-5, SR-6 の 3 系統と脱粒性極難の SR-1 との正逆交配 6 組合せの F_1 は，いずれの抗張強度も両親よりもやや低い値を示し，両親に比べてより脱粒性易に偏る傾向が認められた。また SR-4, SR-5, SR-6, SR-1 の 4 系統と脱粒性やや難の SR-2 との正逆交配 8 組合せの F_1 については，いずれも両親の中間の抗張強度を示し，親の脱粒性程度とは異なる値を示した (Table 1).

次に突然変異系統間の F_2 集団における脱粒性程度の分離については，SR-4, SR-5, SR-6 の 3 系統間の正逆交配 6 組合せの F_2 集団は，いずれも両親と同程度の脱粒性難の値を示す個体しか分離しなかった (Fig. 3 H, I, J). 一方，脱粒性極難の SR-1 と難の SR-4, SR-5, SR-6 の 3 系統間との正逆交配 6 組み合わせの F_2 集団では，両親の脱粒性程度の分布範囲にはない原品種南京 11 号の脱粒性程度を示す極易の個体から極難個体が分離し連続分布を示した (Fig. 3 A, B, C). また SR-2 と SR-1 との F_2 集団においても，両親にはない南京 11 号の脱粒性極易を示すの超越分離個体を含む脱粒性極易から極難までの連続分布を示した (Fig. 3 D). SR-2 と SR-4, SR-5, SR-6 の 3 系統間との正逆交配 6 組合せの F_2 集団については，脱粒性極易個体に加えて脱粒性極難を示す超越分離も生じた連続分布となった (図 3 E, F, G).

以上の結果から SR-4, SR-5, SR-6 の 3 系統の難脱粒性突然変異遺伝子は同じ遺伝子座であるが，SR-1 および SR-2 の遺伝子座とは異なる事が明らかになった。また SR-1 と SR-2 との突然変異遺伝子も，異なる遺伝子座であることが明らかになった。

考 察

脱粒性と離層形成を関連づけた報告のうち，Hu *et al.* (1964) はインド型品種由来の難脱粒性突然変異系統と脱粒性易の品種との雑種を用いた解析から，脱粒性に関連する離層形成の発達は 1 または 2 個の優性遺伝子により，またさらに離層の崩壊にも 1 個の優性遺伝子が関与することを推定している。また顔 (1974) も，崩壊性の離層細胞を有するインド型品種の脱粒性易は離層を持たない脱粒性難の系統に対して部分優性で，少なくとも 2 個以上の遺伝子の関与を示唆している。また陳ら (1982 c) は離層発現に関与する細胞群の形成および形成した細胞群の崩壊に，それぞれ一対の優性遺伝子が関わっていると報告している。さらに Oba and Kikuchi (1989) はインド型品種の脱粒性遺伝子を日本型品種の遺伝的背景に導入した同質遺伝子系統を用いた解析から，この遺伝子

Fig. 3. Distribution of shattering degree in the F_2 populations derived from the reciprocal crosses among mutant lines resistant to shattering.

A : (SR-4/SR-1) F_2 , n=74

B : (SR-1/SR-5) F_2 , n=87

C : (SR-1/SR-6) F_2 , n=87

D : (SR-2/SR-1) F_2 , n=88

E : (SR-2/SR-4) F_2 , n=92

F : (SR-5/SR-2) F_2 , n=77

G : (SR-2/SR-6) F_2 , n=76

H : (SR-5/SR-4) F_2 , n=75

I : (SR-6/SR-5) F_2 , n=79

J : (SR-6/SR-4) F_2 , n=88

— : Mean and distribution of shattering degree in the parents.

が離層細胞の形成には優性遺伝子として作用すると報告している。

つまり離層細胞群の形成については優性あるいは部分優性の遺伝子の関与が考えられる。また細胞群の形成以後の細胞崩壊から脱粒に至るまでにも別個の遺伝子が関与することが推定されている。

本研究では、南京 11 より誘発した 5 種の突然変異系

統の難脱粒性がそれぞれ単一の劣性遺伝子により支配されていること、さらに対立性検定の結果から、これら 5 種の遺伝子は 3 つの異なる遺伝子座に分類されることを明らかにした。この結果は、脱粒性程度および離層形成程度による分類結果と一致する。つまり離層形成が全くなく脱粒性極難の SR-1、不完全な離層形成が認められ脱粒性難の SR-5、SR-4、SR-6 の脱粒性難の 3 系統、

不完全な離層形成が認められ脱粒性やや難の SR-2 の以上 3 グループである (福田ら 1994)。つまり南京 11 号より誘発した難脱粒性突然変異遺伝子が、これまでの報告と同様に程度の差異はあるが離層の消失に関与することを示している。

突然変異を起こした原品種南京 11 号のもつ脱粒性遺伝子については、南京 11 号と突然変異系統との F_1 における脱粒性程度および離層形成程度はいずれも両親の間になることから、南京 11 号には離層形成あるいは脱粒性に関与する部分優性の遺伝子が少なくとも 3 個存在すると推定される。

また遺伝子座の異なる突然変異系統間の F_2 集団の脱粒性程度での分離で、原品種南京 11 号の遺伝子型を持つと思われる脱粒性極易を示す個体や二つの突然変異遺伝子を重複した遺伝子型を持つと思われる脱粒性極難の個体の超越分離が認められたことから、南京 11 号のもつ 3 種の脱粒性遺伝子は、相加的作用をもつものと考えられる。しかし離層形成過程で各遺伝子が段階的に作用している可能性も考えられ、各遺伝子の作用関係を明らかにするためには、さらに突然変異間雑種集団および突然変異遺伝子を重複して持つ系統等についての脱粒性程度および組織学的詳細な検討を要する。

これまでイネの脱粒性の遺伝子座については、*sh-1* (Nagao and Takahashi 1963) が第 11 染色体に、*sh-2* (Oba *et al.* 1990, Ogi *et al.* 1993) が第 1 染色体に座乗することが明らかにされている。また野生イネのもつ脱粒性に関する遺伝子については、Eiguchi and Sano (1990) は、野生イネと栽培イネとの F_2 集団および栽培イネの遺伝的背景を持つ準同質系統の解析から、この野生イネの脱粒性には少なくとも 2 つの優性の遺伝子が関与し、このうちの 1 つである *Sh-3* が第 4 染色体に座乗することを報告している。今後脱粒性の発現機構を明らかにするためには、突然変異により誘起された南京 11 号の 3 種の難脱粒性遺伝子の、座乗染色体および既知の遺伝子との関係をさらに明らかにする必要がある。

謝 辞

本報告をまとめる上で、多くの御助言をいただいた北陸農業試験場福井希一博士に対して、深く感謝の意を示します。

引用文献

- 陳 日斗・井之上準 (1982 a) 韓国の日印交雑水稻品種における脱粒性と離層組織の関係。日作紀 51 : 43-50。
 ——— (1982 b) 韓国の日印交雑水稻品種における脱粒性の品種間差異と小枝梗の内部形態の関係について 日作紀 51 : 271-275。
 ———・大村 武 (1982) 日印交雑品種の脱粒性および離層

形成の遺伝。育雑 32 : 290-295。

——・佐野芳雄・井之上準 (1992) アジア稲およびアフリカ稲と祖先野生種における小枝梗の離層の類似性について。日作紀 61 : 257-263。

Eiguchi M. and Y. Sano (1990) A gene complex responsible for seed shattering and panicle spreading found in common wild rice. Rice Genet. Newslet. 7 : 105-107。

福田善通・吉田 久・福井希一・小林 陽 (1994) インド型品種南京 11 号より誘発された難脱粒性突然変異系統における脱粒性程度および離層形成の有無。育雑 44 : 195-200。

Hu Chao-Hwa, Kao Kou-Nan and Chang Chia-Cheng (1964) Histological and genetic studies on shedding and lodging habits of rice plants. Botanical Bulletin of Academia Sinica 5 : 170-180。

Ichikawa T., T. Sugiyama, H. Takahashi and S. Miyahara (1990) Equipment for Quantitative measurement of shattering habit of paddy. JARQ 24 : 37-42。

Nagao S. and M. Takahashi (1963) Trial construction of twelve linkage groups in Japanese rice. (Genetical studies on rice plant, XXVII). Journ. Fac. Agr., Hokkaido Univ. 53 : 72-130。

Oba, S. and F. Kikuchi (1989) Formation of abscission layer controlled by a shattering gene linked with semidwarfing gene *sd-1* in rice. Rice Genet. Newslet. 6 : 132-134。

——, —— and K. Maruyama (1990) Genetic analysis of semidwarfness and grain shattering of Chinese rice variety "Ai-Jio-Nan-Te". Japan. J. Breed. 40 : 13-20。

大場伸哉・中村 淳・鶴見裕子・菊池文雄 (1989) インド型半矮性品種「台中在来 1 号」と日本型半矮性品種「シラヌイ」における半矮性遺伝子の連鎖分析。熱帯農業。33 : 286-291。

Ogi, Y., H. Kato, K. Maruyama, A. Saito and F. Kikuchi (1993) Identification of RFLP markers closely linked to the semidwarfing gene at the *sd-1* locus in rice. Japan. J. breed. 43 : 141-146。

Srinivas T., M. K. Bhashyan and H. S. R. Desikachar (1979) Histological peculiarities at the region of attachment of grains stalk associated with shedding quality of rice. Ind. J. Agr. Sci. 49 : 78-81。

顔 吉甫 (1974) 水稻離層組織と脱粒性遺伝関係之研究。科学農業 22 : 62-65。

Zee, S. Y., B. S. Vergara and T. M. Chu (1979) Abscission layer in the rice pedicel. IRRN 4(6) : 5-6。

Summary

The shattering resistance in five mutant lines was found to be controlled by a single recessive gene. The analysis was carried out using the F_1 , F_2 and F_3 populations that were derived from the reciprocal crosses between five mutant lines and the original variety, Nan-jing 11.

The allelism test using the twenty F_2 populations

bred by the reciprocal crosses among five mutant lines, indicated that 1) the three mutant genes of SR-4, Hokuriku143 (SR-5) and SR-6 were located at the same locus, 2) the genes of SR-1, SR-2 and these three lines were located at different loci.

The classification of the five mutant lines by their mutant loci coincided with the shattering degree and the formation of abscission layer. The SR-1 group showed a high shattering resistance without abscission layer. SR-2 group was moderately resistant to shattering with the presence of slightly decayed cells in the region between the rudimentary glumes and sterile glumes in a spikelet. The last group consisting of SR-4, SR-5(Hokuriku143) and SR-6 was resistant to shattering with cells displaying a higher level of decay than in the case of SR-2.

These five mutant genes were classified into three groups in relation to the formation of abscission layer.

It was also assumed that the original shattering

gene(s) in Nan-jing 11 that was/were partial dominant was/were involved in the formation of the abscission layer or shattering degree, since the shattering degree and the formation of the abscission layer in F_1 plants were intermediate between those of the parents.

These results indicate that Nan-jing 11 harbours three partial dominant genes related to the formation of the abscission layer and/or shattering habit.

Y. Fukuta¹⁾

M. Yano²⁾

A. Kobayashi³⁾

¹⁾ *Hokuriku National Agricultural Experiment Station, Inada, Joetsu, Niigata 943-01, Japan*

²⁾ *National Institute of Agrobiological Resources, Tsukuba, Ibaraki 305, Japan*

³⁾ *Japan International Research Center for Agricultural Sciences, Tsukuba, Ibaraki 305, Japan*