

一代雜種イネ品種の育種学的研究

丸山 清明

①

一代雜種イネ品種の
育種学的研究

丸山清明

一代雑種イネ品種の
育種学的研究

目 次

緒言	1
I. イネのF1採種効率向上のための研究	
1. 植付け方式の出穂期に及ぼす影響	4
2. 遺伝的背景を異にする細胞質雄性不稔系統の開花特性	10
3. 混種による採種効率の向上と採種栽培の機械化	14
4. 温度感応遺伝子雄性不稔系統、中間母本農12号の開発	28
5. 考察	43
II. イネにおける雑種強勢発現とその利用のための研究	
1. 一代雑種の農業形質と雑種強勢	56
2. 半矮性遺伝子利用によるF1の短稈化	64
3. 広親和性利用による日印一代雑種の収量性の向上	72
4. 考察	80
III. 一代雑種イネ品種における品質・食味の研究	
1. 一代雑種における玄米の外観品質	83
2. 一代雑種の炊飯米食味	85
3. インド型品種に糯米を混合した場合の食味	87
4. 糯インド型系統を花粉親とした一代雑種の炊飯米食味	90
5. 考察	92
総合考察	95
摘要	99
謝辞	102
引用文献	103

緒言

作物の育種法は遺伝学的知見と交配習性に基づいて、導入育種法、交雑育種法、突然変異育種法、集団育種法、倍数性育種法などいくつかに分類される。その中で一代雑種育種法とは、雑種第一代に現れる雑種強勢 (heterosis) を利用する育種法である。従って、雑種強勢育種法とも呼ばれている。一代雑種育種法はF1育種法ともよばれる。F1のFとは英語の子孫を意味するfilialの頭文字であるので、F1とは第1代目の子孫のことである。従って雑種第一代はF1品種とも呼ばれるが、学術的には一代雑種と言う。また、雑種のことを英語でハイブリッド (hybrid) というので一代雑種品種はハイブリッド品種とも呼ばれる。

雑種強勢は現象として古くから知られていたが、科学的根拠にもとづいて一代雑種が用いられたのは米国におけるトウモロコシが始めてであった。Shull (1908) はトウモロコシにおいて雑種強勢を確かめ、一代雑種の利用を提案した (山田 1982による)。トウモロコシで最初に開発された理由は、増収が著しいこと、および雌雄異花でF1種子の採種が容易なことであった。野菜でも多くの種で一代雑種が用いられ、最近日本で販売されている野菜品種数の約8割は一代雑種である (西 1988)。

野菜で一代雑種利用が盛んな理由として、増収の他に品質の均一性やF1世代に現れる新規形質があげられる。均一性は流通、消費者の購買行動に重要である。他雑種が強い野菜では、本来品種内の遺伝的変異が大きく、均一性が小さい。しかし、管理された自殖系同士のF1は近交弱勢が解消される。また、F1は両親と遺伝子型が異なるので、外観、成分など品質に関連する形質も両親と異なる。例えば、プリンスメロンはマクワウリ型メロンと南ヨーロッパ型メロンとのF1で、両親とは全く形状が異なる。また、F1は耐病虫性などの障害に強いことも重要である。

家畜でも一代雑種が利用されている。ラバは重労働に強いことから高地での農作業や運搬に3000年以上も前から利用されてきたし、日本のカイコは1924年にはほぼ100%F1になり、戦前の輸出を支えてきた。また、ニワトリのF1は低コスト化に大いに貢献しているし、最近ではF1ブタの利用が盛んになってきた。

イネ (*Oryza sativa* L.) の雌蕊と雄蕊は同一穎花に発生し、自家不和合性もなく、自殖弱勢も観察されない。従ってイネは典型的な自家受粉作物である。しかし、アジア起源の栽培イネの先祖種と考えられている *O. rufipogon* GRIPP. は、自家不和合性ではないが、大きな葯をもち、雌蕊は栽培イネよりも長く、閉花後も内外穎の外に残り受粉能力がある。従って、本来は一定の他雑種性を保持しているものと考えられる。

イネにおいて一代雑種品種を開発するためには、まずF1種子の採種が最大の問題となる。すなわち効率的に花粉を取り除く工夫が大切である。このための手段としてピンセットによる除雄や温湯除雄法はコストがかかりすぎる。除雄剤の利

用は一方法であるのでこれについては、アポミクシスの利用とともに、後に論ずることとする。

現在中国で主に利用されている採種方法は細胞質雄性不稔を利用した方法である。細胞質雄性不稔を利用するシステムは最初にタマネギで開発された方法（松尾孝嶺 1959による）で、稔性回復遺伝子とセットで利用することが前提である。イネにおける細胞質雄性不稔は勝尾・水島（1958）によって始めて報告された。新城（1984）はインド品種や野生イネから雄性不稔細胞質と稔性回復遺伝子を同時に取りだした。これによりF1採種に必要な遺伝的道具が揃った。

新城の研究にやや遅れて、中国においては、海南島の野生種（*O. rufipogon*）から雄性不稔細胞質を中国のインド型品種（秈種）に導入し、稔性回復遺伝子は国際稲研究所の品種（IR26など）から得て、一代雑種イネ品種の実用化が開始された。農家圃場での試験栽培は1976年に始まった。以後急速に普及し、1990年には1470万ヘクタールで作付けされた。これは全水稲作付面積の48%を占める。また、一代雑種イネ品種の全国平均単収は、10アール当り528kg（1987～89年の平均、玄米に換算）で、これは普通品種と一代雑種品種とを合わせた平均単収426kgより24%高い。FAOのProduction Year Bookによれば中国のコメ生産量は世界の約37%（1986～88年の平均）を占めるので、世界のコメ生産量の約20%が一代雑種イネ品種ということになる。ちなみに日本の生産高は世界の3%弱を占める。

現在、中国でハイブリッド品種が普及している理由は、①早くから開発が進んだこと、②インディカの豊富な変異を利用できたこと、③種子生産に必要な精農に恵まれていること、④10億以上の人口をかかえ、土地生産性の向上が重要な課題であること、⑤そのため、F1品種普及に政府が力をいれてきたこと、などがあげられる。

我が国においては、単収の向上と消費量の減退により米は深刻な生産過剰の現状にある。そのため、コシヒカリをはじめとする良質品種の作付けが望まれている。しかし、その一方で、我が国は膨大な食料を海外から買い付けしている現状にある。食料自給率は年々低下しつづけ、特に穀物自給率は現在では80%を割っている。このような中で、多収種が期待されている一代雑種イネ品種の開発を実施することは食料の潜在的確保をめざすもので、極めて重要なことと考えられる。

イネ品種に一般に求められる形質は多収性と品質である。多収性には病害虫や異常気象などの障害に対する安定性も含まれるべきものである。一方、米にとっての品質でもっとも大切なものは食味であるが、乳白の発生など搗精歩留りや流通に影響を与える品質も重要である。また、品質は商品性という言葉にも置換できる。品質はともあれ、高く売れることが先ず大切だからである。一代雑種イネ品種の場合には上のふたつの条件に加え、採種特性が求められる。採種特性（他殖性）は従来育種の対象とはされなかったし、むしろ、イネの栽培化の過程で淘汰されてきた形質である。大きな葯や柱頭露出性などがそれである。

現在の日本のイネ品種は育種の過程で比較的少数の在来種に由来するものとなつた。このため遺伝的変異が小さく、雑種強勢は5%程度しか期待できないと考

えられている(金田 1986)。そこで日印交雑によるF1(以下日印F1と記す)の利用が考えられた。日印F1には確かに大きな雑種強勢が発現するが、雑種不稔が発生するという致命的な問題点がある。この点に関しては、雑種不稔緩和遺伝子をもつ広親和性系統が熱帯農業研究センター沖繩支所や著者の研究室で開発され、それらを用いた。

一代雑種イネ品種のことがマスコミで紹介されたところには、既存の品種同士を交配し、その中から多収組合せを見いだせば育種は完了するので、育種は単純で早いと勘違いした人が多かったようであった。しかし、既存の品種は一代雑種イネ品種の親系統には不適であった。一代雑種イネ品種の育種は、維持系統の育種と連続戻し交雑による細胞質雄性不稔化、稔性回復系統の改良、F1採種と組合せ検定などを必要とするので、通常の育種に比べ複雑である。

中国では豊富な労力事情を利用してF1採種を実施しているが、我が国では労働力が高く、同様な方法を用いることはできない。一代雑種イネ品種の採種を国内で実施するためには機械化に適した両親を育成する必要がある。ここでは、特に、両親系統を種子の段階で混合し、F1種子のみを選択的に収穫する混植採種法による育種を実施した。その結果、関東交1号を育成した。関東交1号は広親和性を利用した準日印交雑の一代雑種イネ系統で、花粉親の籾がフェノール類で明瞭に黒色に染まるので、既に試作されている光電子的装置(鈴木ら 1990)で混合収穫した種子から花粉親種子を分別することが可能である。

さらに、細胞質雄性不稔を用いれば、維持系統の育種に加え、稔性回復遺伝子を花粉親に組み込む必要があり、この三系法を用いたうえ、F1種子を作り、組合せ検定を実施する必要がある。この三系法の採種原理の改良も研究の対象とした。ただし、除雄剤については研究の対象としなかった。また、アボミクシスについては、突然変異による誘発のための試験を毎年実施しているが、報告に値する結論に達していないので試験結果は省略する。本論文では、主に開発した温度感応遺伝子雄性不稔の中間母本農12号について報告する。

一代雑種イネ品種の品質については、実った米がF2世代で胚乳形質は分離することに加え、両親が遠縁になるため、現在日本に定着している良質米にくらべ炊飯米の食味が劣るという問題点がある。本論文では、糯、半糯遺伝子を利用した育種法についてのべる。

本論文は以上の背景と研究上の問題点に基づき実施した研究をとりまとめたもので、第I章では温度感応遺伝子雄性不稔の開発を中心に、F1採種効率向上のための研究、第II章では雑種不稔緩和遺伝子を用いた日印F1が発現するヘテロシスに関する研究、第III章では日印F1の品質と食味に関する研究について記述した。なお、本研究の一部は旧農業技術研究所生理遺伝部遺伝科遺伝第6研究室で1980年から1983年に、大部分は農業研究センター作物第一部ヘテロシス育種研究室で1986年から1991年に実施したものである。

I. イネのF1採種効率向上のための研究

自殖性の強い栽培イネにおいては、開花習性の改良がF1の効率的採種にとって重要である。その第1は細胞質雄性不稔の利用である。しかし、雄性不稔化に伴い、開花時刻の遅れや開花率の低下が付随する傾向にある(Kaul 1988)。このため、雄性不稔細胞質と核の遺伝的背景が開花特性に与える影響を研究した。また、大部分の禾本科の植物や野生イネは閉花後も雌蕊の先端が内穎と外穎の間に残り、露出した柱頭は数日間受粉可能となる(楊 1982)。柱頭露出性は雄性不稔化に伴う開花時刻の遅れを解消できる可能性がある。このため、柱頭露出性が大きい外国イネを母本に用いた育種を進めた。

雄性不稔親と花粉親の圃場での植付け様式は、F1採種効率に多大な影響を与えるはずであるので関連した研究を先ず実施した。試験したのは栽植密度と1株植付け苗数が出穂期に与える影響であった。また、特に、雄性不稔親と花粉親とを種子の段階で混合して採種する混植採種は結実率の向上と機械化栽培による低コスト化を同時に実現し得る方法と考え、大規模に育種を実施してきた。

著者が一代雑種育種を開始した1986年に中国で日長感応遺伝子雄性不稔が開発され、それが育種に利用されている情報に接した。これを用いれば育種と雄性不稔株の増殖が極めて単純化される。そこで、突然変異によって同様な特性をもつ系統の誘発を試みた。

1. 植付け方式の出穂期に及ぼす影響

1) 目的

雄性不稔を用いたF1採種においては、稔実率をどこまで高め得るかが最大の問題である。実用的な稔実率を確保するためにはまず、種子親と花粉親との出穂期が一致することが前提である。両親の出穂期が異なれば別々に播種し、移植する必要がある。中国では花粉親を種子親に先立つこと1か月も早く移植するF1組合せもある(袁・陳 1988)。しかし、労力事情に限りのある我が国ではそのような移植法は機械化する上で困難と考え、植付け方式でどの程度出穂期を調整し得るかを検討した。ここで取り上げた植付け方式とは、栽植密度と1株当たりの植付け苗数である。

2) 試験方法

種子親にChinsurah boro II由来の雄性不稔細胞質をもつms熟研2号を、花粉親にはその維持系統の熟研2号を試験材料とした。花粉親の栽植密度(3水準、30×40cm、30×20cm、30×10cm)、株当りの植付け本数(3水準、1本、3本、7本)、植付時期(2水準、6月20日のみ、6月20日と6月27日の2回植え、

播種は同時)を組み合わせた18区の試験区を設けた(表I-1参照)。種子親の栽植密度は30×20cmの3本植えとした。各試験区の中央2列に花粉親、その両側に各4列ずつ種子親を植付けた(図I-1)。出穂茎数の調査は2日おきに全個体について行った。また、種子親の各区の穂ごとの稔実率、列ごとの全列りによる株当り収量について調査した。

3) 結果および考察

栽植密度による出穂期の差はせいぜい1日程度、植付け苗数による差も1日程度であった。2回植えでは半数の苗が1週間遅れて植えられた結果、疎植区で2~3日出穂期が遅れた。(表I-1)。個体ごとの出穂のばらつきは疎植で大きく、特に、2回植え区で大きかった。

種子親の稔実率は、1回植の疎植7本植区(L7)が13.9%で、ついで1回植えの標準1本植区(M1)が13.3%と高かった。L7区は種子親と花粉親の出穂期が一致し、穎花数も多く、しかも長期にわたって開花が続いたためと考えられる(図I-2)。1回植えの疎植条件で花粉親を栽培した場合、株数を多く必要としないため、実際の採種でも効率的と考えられる。また、2回植えの種子親の稔実率は、1回植えより1%低下した。これは2回植えによって、花粉親の出穂日が種子親より遅くなり、また出穂幅が広がることによって、種子親の出穂最盛期に、十分な量の花粉を飛散できなかったためと考えられる。実際のF1採種では出穂特性、温度反応などの異なる両親系統を栽培するため、出穂幅を広くできる2回植えの効果が大きい場合も予想される。

種子親の列ごとの株当り収量は、風下側が風上側の2.7倍(各4列の合計を全区の平均と比較)で、花粉親列からの距離が増すに従い急速に減少し、風の吹走方向の効果と花粉親からの距離の効果が明らかであった(図I-3)。

以上、栽植密度と1株の植付け苗数で調節可能な出穂期は1から2日程度であること、花粉親は疎植にした方が開花期の幅が長く有利であることを、放任受粉の場合に種子親の稔実率は花粉からの距離と風向に強く依存することを明らかにした。

表1-1. 栽植密度、1株植付本数、植付回数を変えた時の花粉親の出穂幅と細胞質雄性不稔系統の稔実率

栽植密度 cm	一回植				栽植密度 cm	二回植					
	1株 植付 本数	花粉親		細胞質雄性不稔親		1株 植付 本数	花粉親		細胞質雄性不稔親		
		出穂日 8月日(號)	出穂日 8月日(號)	稔実率 %			出穂日 8月日(號)	出穂日 8月日(號)	稔実率 %		
30 × 40	1本植 3本植 7本植	27.2(7.5) 26.5(7.0) 26.0(7.4)	26.8(6.7) 27.1(6.7) 26.0(7.4)	9.9 9.4 13.9	30 × 40	1本植 3本植 7本植	29.8(13.5) 26.8(12.0) 26.6(9.1)	26.2(7.4) 26.5(6.7) 26.5(7.5)	6.6 9.3 9.4		
30 × 20	1本植 3本植 7本植	26.4(6.2) 25.3(6.0) 25.1(5.1)	26.7(7.0) 27.0(7.1) 26.6(5.9)	13.3 11.4 8.3	30 × 20	1本植 3本植 7本植	28.2(7.6) 26.2(7.7) 26.3(8.4)	26.4(6.6) 26.8(7.5) 27.0(6.9)	8.5 8.7 8.3		
30 × 10	1本植 3本植 7本植	26.1(5.3) 25.0(5.4) 25.4(5.7)	26.4(5.4) 27.0(6.7) 26.6(6.1)	12.0 8.7 9.0	30 × 10	1本植 3本植 7本植	27.3(7.0) 26.8(7.3) 26.1(6.4)	26.7(6.7) 26.8(7.0) 27.3(6.3)	10.5 10.9 5.8		

1988年6月30日移植、谷和原圃場。2回植区は補植苗を1週間後に移植。
 花粉親は熱研2号(中央2列、30×20cm区は各列23個体)、
 種子親はms熱研2号(同左右4列)。

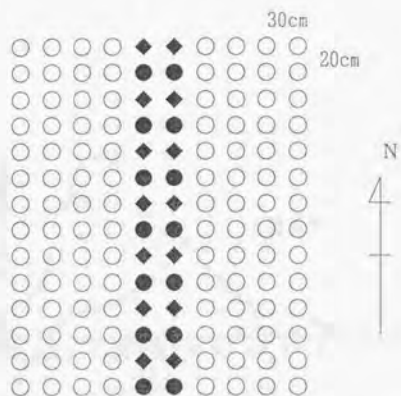


図 I - 1 . 試験区配置例

(二回植, 3本植, 20×30cm)

○: cms株

●: 花粉親(1回目)

◆: 花粉親(2回目)

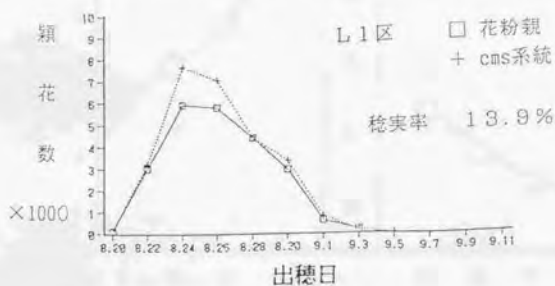
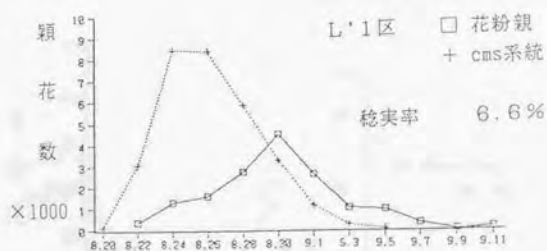


図 I-2. 一回植の疎植7本区 (L'1区) 及び
2回植の疎植1本区 (L'1区) の
平方メートル当たりの穎花数の推移

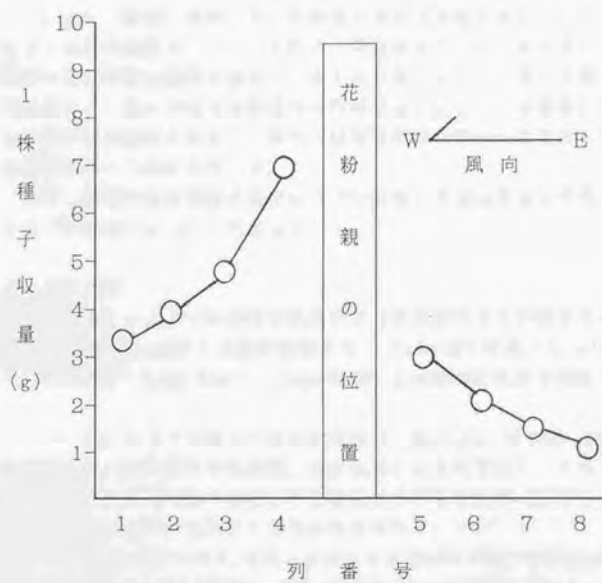


図 I-3. 細胞質雄性不稔系統の1株あたりの籾収量

不稔系統はms熱研2号、花粉親は熱研2号
表 I-1 の試験の全区平均

2. 遺伝的背景を異にする細胞質雄性不稔系統の開花特性

1) 目的

細胞質雄性不稔系統では、維持系統に比べ、開花時刻の遅れや開花率の低下といった開花特性の劣化がしばしば観察される。中国では海南島の1野生イネ系統 (*O. rufipogon*) に由来する雄性不稔細胞質を利用した一代雑種イネ品種の普及が開始された。この細胞質は野敗 (wild abortive) という野生イネの名からWAと命名されている。WA (遺伝子記号 [*cms-WA*]) は中国で最も広く用いられている細胞質であるが、その導入によって、開花特性が劣化し、これが採種上の問題となっている (楊 1982)。

農業研究センターにおいては、*O. rufipogon*の1系統に由来する細胞質をもつ [*cms-RU*] (仮称) を用いて一代雑種イネ品種育種を開始したが、[*cms-RU*] レイメイは維持系統のレイメイと比べ、開花時刻が1~3時間遅れ、開花率も低く、有望な雄性不稔細胞質ではないと考えられた。しかし、戻し交雑で遺伝的背景を換えると、一部の系統では開花性が改善されていることを観察した。そこで、他の雄性不稔細胞質も加えて、雄性不稔細胞質と核遺伝子の背景が開花特性に与える影響について検討を行った。

なお、雄性不稔細胞質の表記法についてはイネ遺伝子記号委員会にて制定されたもの (Kinoshita 1991) による。

2) 試験方法

[*cms-RU*] レイメイは台湾中興大学の黄正華教授から分譲を受けたもので、細胞質は*O. rufipogon*の1系統に由来する。[*cms-RU*] は他の*O. rufipogon*に由来する [*cms-WA*]、[*cms-U103*]、[*cms-U106*] とは起源の異なる雄性不稔細胞質をもつ。

[*cms-RU*] レイメイは5つの日本型品種 (Balilla、日本晴、陸稲農林籾4号、Calrose 76 (米国の日本型品種、日本品種をもとに育成)、アキヒカリ) およびインド型2品種 (中国の桂朝2号と韓国の水原258号 (国際稲研究所育成のIR24/IR1317に由来)) と戻し交雑された。

また、[*cms-RU*] に加え、それとは異なる3種類の雄性不稔細胞質 ([*cms-bo*]、[*cms-U102*]、[*cms-U106*]) をもつアキヒカリを試験に用いた。[*cms-bo*] は、インド型品種のChinsurah boro IIに由来する。[*cms-U102*] と [*cms-U106*] とはそれぞれ異なる*O. rufipogon*の系統に由来する (新城私信)。

材料は農業研究センターの圃場に1987年6月8日に移植された。各々の材料1株を出穂の数日前にポットに株上げし、強勢の1穂を調査に当てた。調査は1穂の開花開始日から終了まで1週間前後継続して行い、9時から17時まで30分毎に新たに開花した穎花数を数えた。調査穎花数は最低116花/系統であった。また、葯長は解剖顕微鏡下で測定した。

3) 結果および考察

細胞質雄性不稔系統と維持系統の開花特性を表1-2に示した。細胞質雄性不稔系統は維持系統に比べて開花が遅れ、しかも、ばらつきも大きい傾向にあった。開花の遅れの程度には明かな系統間差が認められ、〔*cms-RU*〕 Calrose 76と〔*cms-bo*〕 アキヒカリでは維持系統に比べその差が小さく、穎花別の開花時刻の標準偏差も維持系統と同程度に小さかった。開穎花率も細胞質雄性不稔系統は概して低かったが、〔*cms-bo*〕 アキヒカリ、〔*cms-RU*〕 Calrose 76では正常品種と大差がなかった。また、葯長比と開花特性には関連がみられ、葯の発達の悪い系統は開花時間が遅れ、しかも、ばらつきが大きく、開花率も低い傾向にあった。

雄性不稔化に伴う開花時刻のばらつきをBallilaを例にとって表1-3に示した。〔*cms-RU*〕 Ballilaの開花時刻は午後5時にまで遅延し、ピークもはっきりしなかった。一方、〔*cms-RU*〕 桂朝2号と〔*cms-RU*〕 水原258号は、正常に稔実し、開花の動態も維持系統と同様であった。すなわち、両品種は〔*cms-UR*〕 に対して稔性回復性をもつ。

表1-2の下段にはアキヒカリを維持系統とした4種類の雄性不稔細胞質の開花特性を示してある。開花時刻の遅れとばらつき、開花率は雄性不稔細胞質によって異なり、〔*cms-bo*〕、〔*cms-U106*〕、〔*cms-U102*〕、〔*cms-RU*〕の順で開花特性の劣化が少なかった。

雄性不稔化による開花の劣化は多くの作物で報告されている(Kaul 1988)。しかし、本実験により、イネにおける開花特性の劣化の程度は雄性不稔細胞質によって異なることが見いだされた。アキヒカリを維持系統とした場合には雄性不稔細胞質の中で〔*cms-bo*〕がもっとも開花特性の劣化が小さかった。この試験では用いなかったが、〔*cms-bo*〕レイメイは中国遼寧省の一代雑種イネ品種、黎優57号の種子親として約20万ヘクタールで作付けされているという(楊振玉 私信)。アキヒカリがレイメイを父本として選抜された品種であることも考慮すれば、〔*cms-bo*〕レイメイの開花特性は〔*cms-RU*〕レイメイほど劣っていないことが予想される。

一方、〔*cms-RU*〕レイメイや〔*cms-RU*〕アキヒカリは開花特性が極めて劣り、そのままではF1採種に利用することは困難である。しかし、Calrose 76を維持系統とすれば、開花特性は維持系統とほぼ変わることがないので、F1採種に利用可能と考えられた。

以上のように、雄性不稔化にともなう開花特性の劣化の程度は導入した雄性不稔細胞質によっても、維持系統によっても異なり、両者の相互作用によることを明らかにした。

表1-2. 異なる遺伝的背景あるいは異なる細胞質をもつ細胞質雄性不稔系統の開花特性の比較

細胞質雄性不稔系統	調査日 (8月)	開花時刻 の 遅れ (維持系統 との差) (分)	開花時刻の 標準偏差 (分)		開花穎花率 (%)		葯長 (維持系統 との比) (%)	立毛観察 (1985) 1 不良 ~5 良
			維持 系統	不稔 系統	維持 系統	不稔 系統		
			[<i>cms-RU</i>] レイメイ	17.18*	-	22		
[<i>cms-RU</i>] Ballila	9.10	79	29	93	90.4	80.0	80	4
[<i>cms-RU</i>] 日本晴	28.29	61	31	46	98.4	95.0	113	4
[<i>cms-RU</i>] 陸稲農林 稲4号	17.18	58	27	98	98.3	47.2	86	3
[<i>cms-RU</i>] Calrose 76	28.29	14	38	39	97.3	93.9	94	5
[<i>cms-RU</i>] アキヒカリ	9.10	150	24	90	92.9	48.7	74	3
[<i>cms-bo</i>] アキヒカリ	9.10	31	24	32	92.9	93.5	100	-
[<i>cms-U102</i>] アキヒカリ	9.10	124	24	111	92.9	70.9	94	-
[<i>cms-U106</i>] アキヒカリ	9.10	80	24	80	92.9	76.8	106	-

1987年観音台圃場、6月8日移植。1穂当たり最低116穎花を観察した。

* [*cms-RU*] レイメイは 8月17、18日調査、レイメイは8月9、10日調査。

雄性不稔系統の戻し交雑回数は2~6回

表1-3. 30分毎に調査した細胞質雄性不稔系統とその維持系統の開花穎花数。

雄性不稔系統 と 維持系統	調 査 日 8 月	時刻(9:00 ~ 17:00)										全 調 査 穎 花 数			
		9	10	11	12	13	14	15	16	17					
Balilla	9	1	40	1	11	4	1								58
[cms-RI] Balilla	9		6	11	7	9	4	1	1	2				1	42
Balilla	10			21	12	6									39
[cms-RI] Balilla	10	1	1	16	8	3	3	5	2	1	3	2			45
桂朝2号	27		1	13	27	1									42
[cms-RI] 桂朝2号	27		3	1	37	8	1								50
水原258号	27		2	9	15	1									27
[cms-RI] 水原258号	27		1	2	28	6									37

1987年観音台圃場、6月8日移植。

天候：8月9日；晴、平均気温26.2℃、8月10日；雨、平均気温 24.7℃、8月27日；晴、平均気温24.4℃。

3. 混植による採種効率の向上と採種栽培の機械化

1) 目的

現在行われている条植えによるF1採種栽培はおよそ以下の通りである。種子親と花粉親とを別々に育苗し、種子親列と花粉親列と分けて移植する。この際、両親の出穂期が異なれば、別々の時期に移植する。種子親と花粉親との列比は組合せによって異なるが、インド型では種子親12-18:花粉親2 (Huan *et al.* 1992)、日本型では種子親6:花粉親2 (田守・山元 1987) が標準的である。開花時間は天候によって前後するが朝の9時頃から12時で、その頃に圃場の両端からロープを引いて歩くか、竹の棒でたたきなどして花粉を飛散させる。収穫は別々に行う。このような採種栽培には多大な手作業を要するため、労力事情のきびしい我が国では何らかの工夫をしてF1採種栽培を機械化する必要がある。

混植F1採種栽培は、コムギ (Stravreva and Gotosov 1977, Wilson 1968)、タマネギ (Davis 1966)、アルファルファ (Hunt *et al.* 1976)、テンサイ (藤本 1966) ですでに提案されている。この方法をイネで実際に応用できるか否かを検討した。混植採種は、種子親と花粉親とを種子の段階で混合し、いずれかの時点でF1種子を選択的に収穫する栽培法である。このため、まず、細胞質雄性不稔系統と花粉親とをモデル的に混植し、混植が稔実率に及ぼす効果を確認した。次に、F1種子を選択的に収穫する方法を検討した。現在、籾色による選別、フェノール反応による初着色後の選別、粒大による篩い分け、除草剤のベンタゾン感受性遺伝子 (森 1984) の利用、雌性不稔 (丸山・大野 1983) の利用などが考えられているが、これらの方法について選択の効果、技術的問題点を検討した。

2) 試験方法

(1) 条植えと株内混植の比較

細胞質雄性不稔系統として、[cms-bo] アキヒカリ (以下 [cms-bo] をmsと略称) を、花粉親としてアキヒカリより長稈、同出穂期で、ふ先色をもちmsアキヒカリと識別可能なタツミモチを用いた。両品種を図1-4のように条植区と混植区で栽培し、雄性不稔株の稔実率を調べた。1区4列~8列で1列20株を栽培した。試験区の回りは極長稈晩生の長香稻で囲み、しかも、試験実施期には回りの圃場に出穂したイネはなかったので、他の花粉の飛来は無視し得るほど小さかったと思われる。また、上記の試験結果をもとに、無作為に混植した場合のF1種子収量を推定した。すなわち、種子親2:花粉親1の割合で種子を混ぜそれを混植した場合で、小型計算機で乱数により混植をシミュレートした。種子親のみが3個体集まり1株となった場合には、前後左右の4株のみが授粉に関与する (これは少な目に推定した場合である) とした。

(2) フェノール類による着色反応と処理後の種子の発芽率

表1-6に示したフェノール類基質18種類につき、濃度0.04Mの水溶液とpH6に調整したリン酸バッファアートを等量混合し、陸稲農林橋4号に対する着色程度を調査した。また、着色法を改善するため、50gの粉 (品種1R8236-57-21)

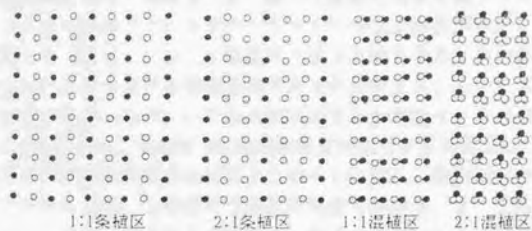


図 I-4. 混植、条植え比較試験における試験区の配置

(条間30cm、株間20cm)

- 雄性不稔個体
- 花粉親個体

をポリ袋に入れ、濃度と分量の異なったフェノール液を少量加え密封し、30℃で24時間後の着色の程度を遠視で比較した。また、処理後着色した粒の一部について、発芽能力を保持しているか否かを調査した。さらにフェノール反応しない日本型品種と反応するインド型品種とを供試し、フェノールとカテコールの2種を用い、処理濃度2水準（1%、3%）、処理量2水準（5ml、15ml/50g 粒）、処理期間3水準（1、2、5日）で処理し、十分乾燥後に発芽力を調査した。乾燥した粒は洗浄せずに、各処理50粒、2反復で、27℃、4日後の発芽を調査した。

（3）粒大による混合種子の篩分け

内外の6品種・系統の種子について粒形質（粒幅）を調査するとともに、土質試験用段篩（円孔篩、直径200mm、篩いの目直径2mm～5mm、0.5mm刻み）を用い、専用の揺動型篩振とう機（木屋製作所製）上で90秒間ふるい分けを行った。また、混合した種子の篩い分け程度の観察を容易にするため、類似した粒形の2品種の場合には、一方の種子にカラースプレイを塗布した。

3) 結果および考察

（1）条植えと株内混植の比較

モデル的に混植と条植えとを比較した試験の結果を表1-4に示した。花粉親のタツミモチはmsアキヒカリにくらべ15cm以上稈長が高く、また、出穂期もほぼ同調した（ただし、2:1混植区では3本植えであったため他の区より出穂期が早まった）ので良好な授粉条件であったと考えられる。1本植えの条植区ではおくれ穂が目立ったが、いずれの試験区でも出穂後4～6日が授粉のピークであり、この時までには、混植区では総稔実粒数の約90%が受粉した（図1-5）。平均稔実粒数は混植区が条植区より明らかに高く、株内混植が授粉に有利であることが確認された。1株当たりの稔実粒数で見ると、1:1条植区が304粒と最も多かったが、これは1本植えで、個体が大ききことと花粉親の割合が多く、花粉数が多かったため、面積当たりのF1種子収量は68kg/10aと最も低かった。一方、2:1混植区では1株当たりの稔実粒数は269粒と多くはなかったが、種子親の株数が多いため、種子収量は121kg/10aと試験区中で最高であった。

調査値をもとに、細胞質雄性不稔系統と回復系統が2:1の割合で無作為に混合され、3本植えで混植された場合の種子収量を推定した。表1-5に見られるように、2細胞質雄性不稔個体:1稔性回復個体で混植されるもの（I型）が44%、同1:2（II型）が22%、同3:0（III型）が30%、同0:3（IV型）が4%出現する。これに上記の稔実率をあてはめて推定した収量は、株当たり249粒で10アール当たり112kgとなった。また、小型計算機を利用した、乱数による混植のシミュレーションを100回試行した。図1-6にシミュレーションの一例を示した。株当たり平均粒数は249.1粒、標準偏差は3.43粒/株であり、機動的変動は小さいと考えられた。III型やIV型が混在し、その結果収量が著しく落ちるとも少なく、種子の段階で十分に混ぜ合わせれば機動的な稔実率

表1-4. 細胞質雄性不稔系統と花粉親とを株内混植した場合の稔実率

栽植様式	出穂期 8月～日	稈長 (cm)	平均 稔実率	1株当り 稔実粒数	種子収量 (10a換算)
1:1交植区	14.1 (13.6)	82 (100)	16.6%	304粒	6.8kg/10a
2:1交植区	13.6 (14.3)	84 (99)	13.8%	244粒	7.3kg/10a
1:1混植区	13.5 (13.3)	83 (98)	23.9%	234粒	10.5kg/10a
2:1混植区	10.8 (11.5)	81 (96)	23.5%	269粒	12.1kg/10a
無作為混植* (2cms:1Rf、3本植)			20.8%	249粒	11.2kg/10a

()内はタツミモチの出穂期と稈長、*：調査値をもとに推定した。

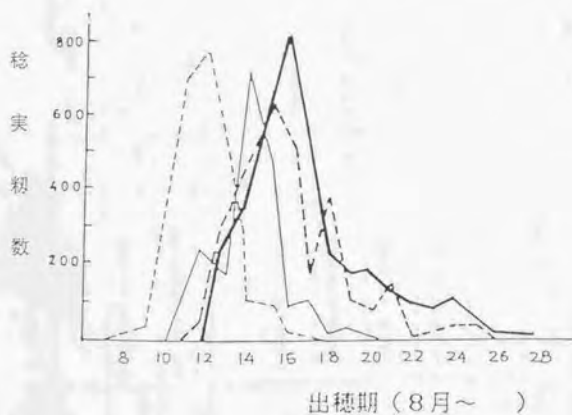






図1-5. 混植と条植え区の出穂ごとの稔実粒数

- 1:1条植区
- 2:1条植区
- 1:1混植区
- 2:1混植区

表1-5. 無作為混植(雄性不稔親2、花粉親1を想定)における稈実粒数の推定

品種のタイプ	株高の図式	各タイプの出現確率 p_i	他家系の推定	1株当り他家粒数 \bar{b}_i	各タイプの別々 $a_i \times b_i$
I		4.4%	2) 他家系のデータを適用	573.2 × 0.235 = 133.662	1.10粒
II		2.2%	3) 2)と同様に他家系を適用するだけ	573.2 × 0.235 = 133.662	3.0
III		(母タイプの出現確率5%を付) $1 \times 0.3 \times 0.30 = 0.24$ $4 \times 0.3 \times 0.7 \times 0.30 = 2.27$	1) 他家系のデータを適用	573.2 × 0.138 = 79.198	5
			$(0+0)/2$ と算定 1) 他家系のデータを適用	573.2 × 0.166 = 95.143	2.3
IV		$1 \times 0.3 \times 0.7 \times 0.30 = 7.54$ $4 \times 0.3 \times 0.7 \times 0.30 = 12.34$ $1 \times 0.7 \times 0.30 = 7.20$	1) 他家系のデータを適用	573.2 × 0.203 = 116.662	4.3
			2) 他家系のデータを適用	573.2 × 0.230 = 131.836	3.0
合計		100%	平均他家系 2.0、8%		2.49粒/株

注) 1) 3.5株で1) 雄花不稔親は1つ平均5.73粒の推定があった(2) 他家系のデータより)。

1.07 × 2.5 = 2.675粒/株

105 / (105 + 266) × 274 = 1.12粒

2) 母タイプでは母系内からのみ推定されると想定した。

3) 母タイプの雄花不稔親は1株、利回りの花粉親のみを別々に算定すると想定した。

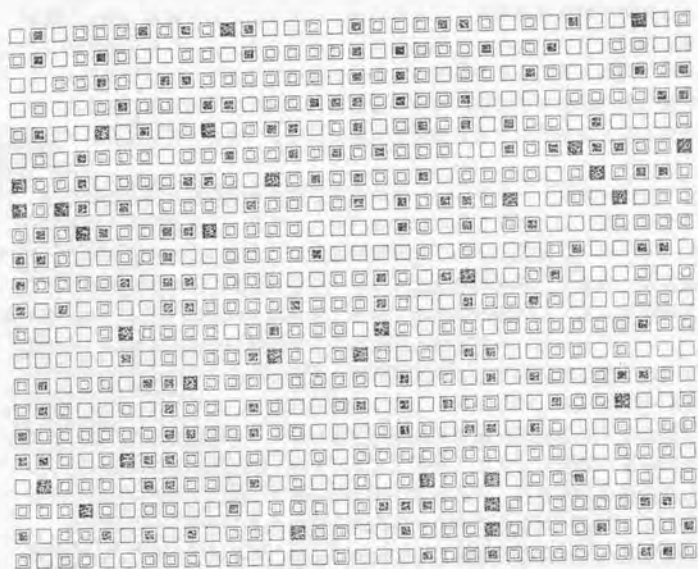


図1-6. 無作為に混植した種子親及び花粉親の分布

計算機によるシミュレーションの一例

種子親2：花粉親1の割合で種子を混合し、育苗した後、3本植えた場合を想定。

□	3本とも種子親の株、	28.7%
□	種子親2、花粉親1の株	43.8%
□	種子親1、花粉親2の株	23.7%
■	花粉親3の株	4.0%

の低下が実用上問題となることはないと考えられた。

(2) フェノール類による着色反応と処理後の種子の発芽率

最も強く着色した基質はカテコール(++++)であり、ついで、フェノール(++)、ピロガロール(++)、ハイドロキノン(+)、p, m-クレゾール(±)の順であった(表I-6)。また、チロシン(++)と α -ナフトール(+)は籾の基部のみ着色した。その他の基質では、着色は認められなかった。この結果は栗山ら(1967)とほぼ一致する。また、フェノール反応は液相だけではなく、高い湿度条件では気相でも起こるので、具体的な濃度を調査した。1%、0.5%液を各々、5、10、15、20ml加えた場合、いずれの区でも十分な着色が見られたが、10、5ml区で高く、処理後乾燥させると最終的にはフェノール量の多いほど濃く染まった。また、5ml区の籾水分含量は約20%で濡れは感じられなかった。なお、5ml区の発芽を調査したところ特に異常は認められなかった。

水分量、温度と着色程度を調査するため、フェノール量を1%液、5ml相当と定めて、加水量を1、2、3、4mlとして比較すると、1-3mlの水分では着色は十分でなかった。また、処理温度を5-30℃に設定してみたが、24時間後の着色程度に大差はみられなかった。以上の結果から、フェノール反応後の籾を種子として用いるためには、0.5-1%液を籾重の1/10程度加えてよく攪拌し、約24時間後に乾燥するのが適当と考えられた。

フェノール処理により、F1種子に発芽障害が生じては混植採種の目的を達したことはないので、その点を調査した。1%、5ml、1日処理を標準とした場合、発芽率に差があるものの、3倍濃度あるいは3倍量処理でも発芽し、発芽したものは正常に伸長した(表I-7)。また、フェノール類の量が等量の場合、高濃度少量処理の方が概して発芽障害が小さかった。発芽率には品種およびフェノール類によって差がみられたが、品種数や化合物の種類が少なくその原因を推量することはできなかった。以上、フェノール類の少量処理は、処理濃度や量、時間がある程度変動しても十分な発芽率を確保できるものと考えられた。また、密封、気相条件で少量の薬液を用いるので、籾を濡らさずに処理が可能で、水溶液に浸漬する場合に比べて種子の取扱いが容易になった。

表 I-6. フェノール類基質に対する靱の着色反応

化合物名	構造式	着色程度	化合物名	構造式	着色程度
フェノール		++	β-ナフトール		-
カテコール		++++	フェニールアラニン		-
レゾルシン		-	チロシン		++ (基部のみ)
ハイドロキノン		+	クマリン		-
ピロガロール		++	p-ヒドロキシ安息香酸		-
o-クレゾール		-	没食子酸		-
m-クレゾール		±?	バニリン酸		-
p-クレゾール		±	バニリン		-
α-ナフトール		+(基部のみ)	フェルラ酸		-

陸稲農林第4号 7-8粒+2.5ml (0.04M基質) +2.5ml (リン酸バッファアー)、30°C、4日間

表1-7. フェノール類処理後の稲種子の発芽率 (%)

処理 濃度	処理量	処理 日数	フェノール		カテコール	
			ササニシキ	IR26	ササニシキ	IR26
1%	5ml	1日	83	90	99	84
		2日	89	88	96	81
		3日	88	91	92	64
1%	15ml	1日	33	79	66	85
		2日	34	78	56	77
		3日	4	32	33	68
3%	5ml	1日	43	82	86	66
		2日	31	83	83	79
		3日	7	66	77	63
3%	15ml	1日	0	0	0	29
		2日	0	1	0	15
		3日	0	0	0	12

(3) 粒大による混合種子の篩分け

予備試験の結果、円孔篩では粒の篩抜けは粒幅のみによって決まる(ただし、粒長>粒幅>粒厚の場合)ことが判明したので粒幅を中心に検討した。調査した品種の粒幅は最大4.32mm、最少2.27mmで、その籾千粒重はそれぞれ49.3g、11.9gであった。粒幅の大小は粒重よりも粒形に依存し、短粒種が大きい傾向にあった。また、インド型改良種には細長粒品種が多く、日本の普及品種に比べて千粒重に大差はないが、粒幅は日本品種(大部分は3.25mm~3.50mm)よりも小さかった。粒幅の品種内の分布範囲(レンジ)は、小さい品種で0.3mm、大きい品種で0.8mmであり、大部分の品種は0.3mm~0.5mmであった。品種ごとの篩分け調査の結果は粒幅から予想された値と一致していた。モデル的に混合種子の篩分けを行い、精度を調査したところ、2系統の差が0.7mm程度、あるいは、日本の普及品種に対して、粒幅4.0mm以上の大粒種および粒幅2.5mm以下のインド型細長粒品種を篩分けることが可能と考えられた(表1-8)。以上の結果は粒幅による選別が極めて容易であることを示す。なお、縦目篩いを用いれば粒厚を指標に選別可能と考えられるが、粒厚は登熟の良否による影響が大きく、これが混種の原因にもなりかねないので適当ではないと考えられる。

また、粒長あるいは粒形による篩い分けは不可能と考えられるが、将来、高速の画像処理装置とそれに付属する分別装置が開発されれば、粒長や粒形も分別形質に利用することが可能となる。

(4) 除草剤ベンタゾン感受性遺伝子による花粉親の選択的枯殺

花粉親に除草剤感受性遺伝子を導入し、授粉後花粉親が種子として成熟する前に所定の除草剤を施用し、花粉親を選択的に枯殺すれば、混植採種が容易になる。これは種子親に除草剤耐性遺伝子を導入することでも同様である。既に、ベンタゾンに鋭く反応して完全に枯死にいたる突然変異体が農林8号でみつきり、それが1劣性遺伝子支配であることが報告されている(森 1984)。そこでこの遺伝子と稔性回復遺伝子、雑種不稔緩和遺伝子などの結合を目指した育種を進めた。その結果いくつかの系統が育成され(表1-9)、それらを用いたF1の生産力検定試験が実施される段階となった。写真1-1はH90-120を花粉親とし、ms熱研2号を種子親としてF1採種を実施している圃場である(1990年、観音台圃場)。ベンタゾン(商品名バサグラン)の施用(3kg/10a相当を散布)によりH90-120は施用後10日で完全に枯死し、ms熱研2号は所期のとおりF1種子を稔実させた。

表1-8. 混合種子のふるい分けの精度

番号	小粒幅品種	大粒幅品種	大粒幅品種を除去する場合		小粒幅品種を除去する場合	
			混種率 ^{††} (%)	ロス率 ^{†††} (%)	混種率(%)	ロス(%)
1	コシヒカリ (3.35) [†]	たいほう (3.98)	0.17	11.95	10.69	0.15
2	アキヒカリ (3.28)	たいほう (3.98)	0.10	3.99	3.84	0.10
3	むさしこがね (3.28)	たいほう (3.98)	0.66	3.15	3.07	0.64
4	IR 36 (2.55)	たいほう (3.98)	0.00	0.00	0.00	0.00
5	IR 36 (2.55)	むさしこがね (3.28)	1.03	0.00	0.00	1.04
6	CP-SLO (2.49)	むさしこがね (3.28)	1.14	0.00	0.00	1.15

大小2品種を等量(約50g)混合し、90秒間振とうしたのち、各篩上の板を品種別に重量を測定した。なお、品種の判別を容易にするために、たいほう、色IR 36、CP-SLOにペンキをスプレーした。

* ()内は粒幅(mm)

** 混種率は、目的品種が篩分けられた段に混入した他品種の重量割合

*** ロスは、目的品種の篩分けられなかった重量割合

表I-9. ベンタゾン感受性稔性回復系統、H90-120の特性

品種・系統名	出穂期 (月日)	稈長 (cm)	穂長 (cm)	穂数 (cm)	品質	7.5/10 反応
H90-120	8.01	66	21.6	13	7-8	+
農林8号M	8.19	72	21.8	15	5	-
アキヒカリ	7.26	64	17.2	8	4	-
熟研2号	7.31	63	17.8	9	5	-

1989年5月15日移植、谷和原圃場、F5系統の調査値

H90-120: (HP-1/農林8号M) F5//桂朝2号

HP-1: 黎優57号より選抜、北陸農試育成

農林8号M: 農林8号半矮性突然変異系統、ベンタゾン感受性系統

HP-1/農林8号Mは熱帯農業研究センター沖縄支所で交配。

黎優57号は配偶子体型細胞質雄性不稔系統、[cms-bo] レイメイ

を種子親とし、IR8由来の稔性回復遺伝子をもつC57を花粉親とした系統であり、それから選抜されたHP-1は「自動的」に稔性回復遺伝子をもつ。



写真I-1. 授粉後の除草剤（ベンタゾン）の散布により
花粉親が選択的に枯殺されF1採種圃場
（1990年 観音台圃場）

4. 温度感応遺伝子雄性不稔系統、中間母本農12号の開発

1) 目的

1973年に中国湖北省の原種農場の石明松氏は1株の不稔イネを見つけた。研究を重ねた結果、このイネは13時間45分以上の長日条件で雄性不稔になり、それ以下の日長では可稔になる突然変異系統であった(石 1981、1985、盧 1989)。この不稔性は雌性不稔であり、劣性遺伝する。ここではこれを日長感応遺伝子雄性不稔(Photoperiod sensitive Genic Male Sterility, PGMS)とよぶ。この系統を用いる一代雑種イネ品種の育種と採種システムは二系法とよばれている。三系法の維持系統と細胞質雄性不稔がひとつになったからである。そこで、突然変異育種によりPGMSを開発することにした。

しかし、以下に記述するように、得られた系統は30℃程度の高温に感応して不稔に転換するものであった。これを温度感応遺伝子雄性不稔(Thermosensitive Genic Male Sterility, TGMS)と名づけた。また、両者を併せて環境感応遺伝子雄性不稔(Environment-sensitive Genic Male Sterility, EGMS)と名づけた。一代雑種イネ育種への応用を考えるとTGMSはPGMSと同等に有用なものと考えられた。すなわち、盛夏期(あるいは熱帯)にF1採種し、育種と増殖は早植や晩植(熱帯では山地、亜熱帯では冬季)で行えばよい。そこで、この系統の特性を詳しく調べることにした。

2) 育成経過と試験方法

1983年に放射線育種場でレイメイの種子に20kRのガンマー線を照射し、圃場に栽培したM1個体から1穂ずつ抜き穂し、低温保存したM2系統種子を1987年に受取った。そのM2世代を谷和原圃場に穂別系統として2500系統を栽培した。1系統10個体。播種日は6月1日、移植日は6月30日、出穂日は8月27日前後であった。10月8日に不稔を示した281系統を選抜した。不稔を生じた個体は穂色が緑色を保持し、可稔個体は黄化したので選抜は容易だった。明瞭な不稔個体を分離した系統から1個体ずつ掘り上げて、ポットに植えて温室に搬入した。1ポットには3個体(3系統)を栽植した。12月に、新たに出土した穂が良く稔実している4系統を見いだした。しかし、この4系統を翌1988年1~3月に温室中で人工照明による長日条件で育てたところ期待に反して結実した。また、観音台圃場で早植(5月11日移植、8月1日出穂)したM4系統は可稔になり、晩植(6月19日移植、8月20日出穂)したものは不稔になった。そこで、4系統の内、晩植で明瞭な不稔が出現した1系統(不稔-9)について、5連式人工気象箱(コイト社製、1室:1m(W)×1m(D)×1.5m(H)、10℃~40℃、温度精度±1℃以内)を使い温度と日長に対する反応を詳しく調べた。設定した温度と日長は表1-12~15の通りである。また、花粉稔性は、顕微鏡で観察し、形状で正常花粉と未発達花粉とにわけて調査した。得られた系統にはH89-1の系統番号を付けた。以上の育成経過を表1-10に示した。H89-1は1990年に中間母本農12号として農林登録され、1

表I-10. 中間母本農12号の選抜経過一覧

年次	世代	供試数及び選抜数
1983	M1	放射線照射およびM1養成
1984		
~1986	M2	種子低温貯蔵
1987	1) M2	2500種別系統を養成, 281系統(個体)を選抜。
	2) M2	281個体を再養成(温室), 4系統(個体)を選抜。
1988	1) M3	4系統を養成(温室), 4系統を選抜。
	2) M4	4系統群を養成(圃場), 1系統4個体を選抜。
	3) M5	1系統群を養成(温室, 1989年にわたる), 1系統4個体を選抜。H89-1と付番
1989	M6	1系統群を養成し, 1系統5個体を選抜。
1990	M7	中間母本農12号と命名登録

991年には種苗登録された。ここでは試験結果は主に1988年と1989年の調査値なので、旧系統名H89-1も併せて用いて記述する。

3) 結果および考察

(1) 放射線で誘導した不稔系統の屋外での反応

1987年に晩植した圃場で不稔となり、冬期温室で可稔となった4系統を屋外で移植期をかえて栽培した場合の稔実率を調査した。この年(1988年)の夏は低温に経過したが、そのうちの1系統(不稔-3、後のH89-1、中間母本農12号)は早植えて可稔、晩植で不稔(稔実率8.1~9.9%)と明瞭に異なる反応を示した。また、不稔-3の早植え個体から生じた遅れ穂は不稔、晩植の遅れ穂は可稔となった(表1-11)。そこで、この系統の稔性が温度と関連していることに気づき、早植えて稔実したM種子を用い、人工気象室での試験を開始した。

(2) 温度と日長に対する反応

表1-12に示したように、H89-1は昼31℃-夜24℃区、昼34℃-夜27℃区では健全花粉は形成されず不稔となった。しかし、昼25℃-夜18℃区では正常に近い結実率になった。また、この反応が本質的に日長と無関係のことも明らかになった。すなわち、H89-1は高温にのみ感応して健全な花粉が形成されなくなり、結実率が低下する。また、1988年の1~3月に温室中で長日下で稔実した理由は、温室の暖房不足のためであったと推定された。H89-1は不稔の発生にともない葯長が短くなる傾向にあった。

上記の実験は変温条件で行われたため、設定した高い方の温度が効果を示したのか、低い方に原因があったのか不明であったので、定温条件下でのH89-1の稔性を調査した。H89-1は31℃で不稔となり、28℃で部分不稔、26℃以下では可稔となったので、高温が不稔を引き起こしたことが明らかになった(表1-13)。また、一日のうちの高温の持続時間を1~12時間までかえて生育させたところ、30℃が1時間続いても稔実率が有意に低下した(表1-14)。このことはH89-1の不稔性が何らかの高温障害によるものであることを示唆する。

高温に感応する生育ステージを調べるために、不稔となる条件(昼31℃-夜24℃、15時間日長)で生育させたH89-1を出穂前に3日間だけ可稔条件の25℃-18℃(15時間日長)に設定した人工気象箱に移し、移したときの幼穂長、後に出穂期、健全花粉率、結実率を調査した。この実験から、感応する時期は出穂前3週間の前後数日であると推定された(表1-15)。この時期は穎花原基分化期から雄ずい原基分化期を経て花粉母細胞分化期にあたる。

表I-11. レイメイから放射線で育成された不稔系統の結実率

		不稔-1	不稔-2	不稔-3	不稔-4	レイメイ
早植	(1)	97.9%	84.2%	98.1%	58.0%	97.2%
	(2)	29.9%	94.3%	86.5%	96.7%	96.1%
晩植	(1)	42.7%	92.0%	6.1%	88.0%	92.8%
	(2)	94.5%	92.3%	9.9%	89.0%	96.0%

1988年観音台圃場、不稔系-8=H89-1=中間母本農12号

表1-12. 中間母本農12号(H89-1)の温度・日長条件による稔性および花器の変化

品種・系統	温度(°C)	日長	結実率	健全花粉率	葯長(mm)	柱頭長(mm)
中母農12号	25-18	15.0	92.6%	94.3%	2.03	0.88
		13.5	-	-	-	-
		12.0	70.4	72.6	1.68	0.98
	28-21	15.0	14.3	16.7	1.81	1.13
		13.5	9.6	35.0	1.84	1.10
		12.0	0.9	10.9	1.64	1.11
	31-24	15.0	0.0	0.0	1.69	1.28
		13.5	0.3	0.0	1.82	1.18
		12.0	0.2	0.0	1.83	1.11
34-27	15.0	0.0	0.0	1.76	1.33	
	-	-	-	-	-	
	-	-	-	-	-	
レイメイ	25-18	15.0	96.7	94.6	1.90	1.04
		13.5	-	-	-	-
		12.0	90.0	91.9	1.74	0.94
	28-21	15.0	69.0*	92.2	1.97	1.04
		13.5	90.0	96.9	2.00	0.96
		12.0	88.7	84.8	1.75	1.04
	31-24	15.0	97.3	98.7	2.25	1.07
		13.5	97.3	94.9	2.01	1.12
		12.0	90.0	94.1	1.90	1.14
34-27	15.0	92.5	97.8	2.26	1.13	
	-	-	-	-	-	
	-	-	-	-	-	

1988, 1989年人工気象室

変温は日長処理と連動した昼夜温の処理とした。

1988年の試験結果を踏まえて、1989年には欠測区を設けた。

*: 塩類害による生育障害を受け稔性が低下。

表1-13. 中間母本農12号(H89-1)の
一定温度下における稔性

温度 (°C)	品種・系統	結実率	健全花粉率
31°C	中母農12号	0.0%	0.0%
	レイメイ	93.3	98.4
28°C	中母農12号	3.2	11.9
	レイメイ	78.6	99.8
26°C	中母農12号	89.7	92.5
	レイメイ	95.8	97.7
24°C	中母農12号	88.9	95.9
	レイメイ	83.4	96.9
21°C	中母農12号	82.7	92.9
	レイメイ	88.7	91.1

1989年人工気象室、

表 I-14, 日毎の高温時間の長さによる
中間母本農12号(H89-1)の稔性

高温時間(hr)	品種・系統	結実率	健全花粉率
12 - 12hr (30°C) (25°C)	中母農12号	28.2%*	39.2%
	レイメイ	94.2	96.9
6 - 18	中母農12号	15.1*	23.5
	レイメイ	95.0	95.4
3 - 21	中母農12号	34.2*	9.6
	レイメイ	91.7	96.9
1 - 23	中母農12号	70.7*	38.2
	レイメイ	87.9	98.0
0 - 24	中母農12号	84.5	82.2
	レイメイ	89.6	97.7

*:5%水準でレイメイとの間に有為差あり。

表1-15. 中間母本農12号(H89-1)の温度感応期

播種日	中母農12号				レイメイ	
	12月5日	12月12日	12月19日	12月26日	1月2日	12月19日
穂長(低温処理時)	150.4mm	7.8	1.0	0.5	0.2	1.4
処理から出穂までの日数	6	16	22	25	26	23
結実率(%)	0.0	0.0	0.0	16.0	11.6	39.0*
健全花粉率(%)	0.0	0.0	50.2	35.5	0.0	94.2

1989年人工気象室。高温(31-24℃)で生育させた稲を3日間の低温(25-18℃)処理した場合の結実率。*:ダニの害のため結実率が低下。

(3) TGMS系統、H89-1の遺伝特性

M2系統で最初の選抜を行ったとき、H89-1の原系統は8個体のうち2個体が不稔個体と記録されている。このことがすでに単因子劣性支配を示唆しているが、レイメイ等と交配したF1個体とF2集団の観察結果等からもこのことを確認した。すなわち、F1は正常に稔実し(表I-16)、F2では約1/4の不稔個体が分離した(表I-17)。また、F2ヘテロ個体由来のF3系統では、普通型固定、分離系統、不稔固定が1:2:1の割合で分離した(表I-18)。なお、F2世代で、TGMS個体が少ないため3:1の分離比に適合しない例が見られたが、この原因としてTGMS個体は発芽速度がやや劣り育苗中に一部が枯死したためと考えられた。H89-1が雄性不稔であり雌性器官は正常に機能することは、以上の実験からも確認できる。また、H89-1と普通の日本型品種とのF1の生育が他の品種と比較して、特に劣ることはなかった(表I-19)。従って、H89-1のTGMSは1劣性遺伝子支配であると結論した。H89-1の温度感応遺伝子雄性不稔遺伝子は*tms-2*として登録された(Kinoshita 1992)。

(4) 生態的・形態的特徴

H89-1の形態は原品種レイメイに類似する(表I-19、写真I-2)が、軽度の生育抑制がみられ、穂数がやや少ないこと(表I-20)や、発芽勢がレイメイに比べて劣るという好ましくない変異を付随している。この発芽のやや不良なことが、F2世代でTGMS個体が少な目に出現した理由と考えられた。また、他の雄性不稔系統と同様に、開花時刻がやや遅れる傾向にあるので、開花性のよい遺伝的背景にこのTGMSを導入するか、柱頭露出性を同時に導入することが効果的と考えられる。

表1-16. 中間母本農12号(H89-1)と通常品種とのF1の稔実

組合せ	F1		母本		父本	
	健全花粉率 (%)	稔実率 (%)	健全花粉率 (%)	稔実率 (%)	健全花粉率 (%)	稔実率 (%)
H89-1/レイメイ	95.3	94.8	0.0	20.3	97.1	93.85
" / マノアマチ	89.5	95.0	"	"	96.3	93.0
" / 15特仔	95.6	96.1	"	"	96.9	94.7
" / 89SL-621	99.2	94.6	"	"	98.1	80.6
" / F1 123	93.9	98.4	"	"	97.2	94.2
" / F1 128	95.1	93.8	"	"	95.4	84.8
" / F1 201	82.3	93.3	"	"	92.4	62.7
" / F1 237	95.9	98.0	"	"	-	94.6
熱研2号/H89-1	95.4	94.1	97.4	92.7	0.0	20.3

1989年観音台圃場。

中母農12号稔実は、開放条件のためある程度他種を含む可能性がある。

89SL-621は育成系統、F1は九州大学育成の遺伝子マーカー系統。

表1-17. 中間母本農12号(H89-1)と通常品種とのF2における
TGMS個体の分離

番号	組合せ	供試個体数	普通型	TGMS型	χ^2	適合度(3:1)
1	H89-1/レイメイ	115	95	20	3.55	0.10>P>0.05
2	" / マンガワ子	228	182	46	2.83	0.10>P>0.05
3	" / マラキ子	226	172	54	0.14	0.75>P>0.50
4	" / 89SL-621	229	191	38	8.63	0.05>P
5	" / F1 123	229	167	62	0.52	0.50>P>0.25
6	" / F1 128	230	192	38	8.81	0.05>P
7	" / F1 201	115	95	20	3.55	0.10>P>0.05
8	" / F1 237	229	195	34	12.50	0.05>P
9	熱研2号/H89-1	227	180	47	2.23	0.25>P>0.10

1989年親音台圃場。

表1-18. 熱研2号/中間母本農12号のF3系統のTGMS性の分離

項目	供試系統数	普通型固定	分離	TGMS固定
理論値 (1:2:1)	98	24.5	49	24.5
観察値	98	27	52	19
適合度	$\chi^2=1.673$ (0.50>P>0.25)			

表 I-19. 中間母本農12号の一般特性

系統名 品種名	出穂期 (月.日)	稈長 (cm)	穂長 (cm)	穂数 (本/株)	糯稈 の別	稈の 剛柔	稈の 細太
中母農12号	7.26	68	19.4	10.6	粳	やや剛	やや太
レイメイ	7.27	69	19.7	11.9	粳	やや剛	やや太
日本晴	8.16	71	18.7	11.8	粳	中	中

つづき

系統名 品種名	芒の有無		粒着の		脱粒性		いもち病		穂発芽性	
	多	少	疎	密	難	易	発病程度	判定	発芽程度	判定
中母農12号	無		やや疎		難		8	中	5	易
レイメイ	無		やや疎		難		7	やや強	3	中
日本晴	少		中		難		8	中	3	中

1989年谷和原圃場。系統栽培の選抜系統の調査値。



写真1-2. 中間母本農12号の立毛

左：中間母本農12号

右：原品種レイメイ

(1990年 観音台圃場、

8月15日出穂、9月5日撮影)

表1-20. 中間母本農12号の生育特性

栽培条件	系統名 品種名	出穂期 (月・日)	稈長 (cm)	穂長 (cm)	1株 穂数	1株 粒数	1穂 粒数
沖積土 5月15日植 (谷和原)	H89-1	7.26	68	19.4	10.6	-	-
	レイメイ	7.27	69	19.7	11.9	-	-
洪積土 6月8日植 (観音台)	H89-1	8.20	73	24.1	8.6	1058	123
	レイメイ	8.17	76	23.9	14.0	1415	101
洪積土 6月26日植 (観音台)	H89-1	8.27	75	21.7	13.9	1297	93
	レイメイ	8.27	78	23.0	17.1	1550	91

1989年成績

5. 考察

中国でのF1種子生産

中国における一代雑種イネ品種の実用採種は1975年に始まり、その種子が1976年に農家圃場で栽培された(Yuan and Virmani 1988)。10アール当たりの種子収量は1976年はわずか27kgに過ぎず、1981年以前は75kg/10a以下であった。しかし、その後改良が加えられ、1991年には230kg/10aまで増加した(Mao 1988, Huan et al. 1992)。例えば湖南省には22,000haの採種圃場があり、平均収量は270kg/10a、湖南省零陵県では2,400haの採種圃場の平均収量は320kg/10aであった。このように、収量が増加した原因として、次の5つの改良点をあげている。

- ① 止葉の剪葉を止めて代わりに注意深くジベレリンを散布する〔cms-WAをもつ雄性不稔系統は穂の抽出が不良で、穂が止葉葉鞘に包まれているので伸長させる〕。
- ② 花粉親の列の割合を減らす。
- ③ 1株当たりの種子親の植付け苗数を従来の1本から2、3本に増やす。
- ④ 授粉補助を葯の裂開ピークの1回だけとする(従来は、開花の始めから終わりまで、数回の授粉補助をロープや竹棒で花粉親を揺らしていた。その結果多くの花粉が無駄になっていたという)。
- ⑤ 稲こうじ病を防除する。

このような工夫を集中した結果、上記の零陵地区種子公社の1991年の一部地区の130haでは平均稔実率が58.3%で、単収は450kg/10aであった(Huan et al. 1992)という。このように、中国においてF1種子の採種量が高い理由はいくつかの工夫を積み重ねたことによると考えられる。

両親の開花期の同調と空間的配置

稔実率の向上には先ず両親の出穂期の同調が前提である。F1組合せによっては両親の出穂期が一致しない場合がある。出穂期が大幅に異なる場合には播種、移植時期を別々に行うしかない。しかし、出穂期が数日異なる両親を同時に移植して採種可能ならば、F1組合せ数を一挙に増やすことが可能となる。そこで、出穂期を、密植と株内の植付け本数などの植付け方式などで、調整する可能性を検討し、1~2日の調整が可能なることを明らかにした。国際稲研究所では、育苗期間を標準の播種後21日よりも若い苗(16日)と加齢した苗(26日と31日)を用いることにより、移植期は同時として、2~4日調整可能であることを示した(Huan et al. 1992)。育苗期間の気温と登熟期間の温度に大差のない熱帯では温帯よりも苗の齢の影響が出穂期に反映しやすいものと考えられた。特に、温帯では気温の年次変動が大きく、感温性品種の出穂期は変動しやすい。これに対して感光性品種の出穂期は比較的安定している。このような異なる出穂特性の両親を用いると年によっては採種量が著しく落ちる場合があると想定されるので好ましくない。

雄性不稔に伴う開花時刻の遅れも稔実率を下げる重大な要因である。特に日印交雑F1の場合に、日本型イネはインド型イネよりも開花時刻が遅い傾向にあるうえ、多くのインド型品種が〔*cms-bo*〕などの雄性不稔細胞質に対するひとつの稔性回復遺伝子をもっているため雄性不稔化できない。この点、EGMSをインド型に導入すれば状況が改善されると考えられる。したがって、品種の出穂特性の把握も特に温帯では必要である。

両親の空間的配置も高い稔実率を確保するために重要な問題である。柱頭露出性は上記の開花の遅れもカバーできる長所があり、重要な形質である (Virmani and Athwal 1973、加藤・生井 1987a、1987b)。柱頭露出頻度は一般に日本型イネよりもインド型イネの方が高い傾向にある (加藤・生井 1987a)。従って日本型イネでは柱頭露出をもつ種子親を育成しにくい、この問題もEGMSの利用で解消可能であると考えられる。柱頭露出性の遺伝性については少数の優性遺伝子による支配あるいはそれらに加えてポリジーンが関与している (Virmani and Athwal 1974、星ら 1986) と報告されている。著者は、柱頭露出性を外国イネ、野生イネ (*O. rufipogon*) から日本型イネへ導入することを試みているが、戻し交雑で核の遺伝的背景を日本型イネに近づけると柱頭露出性が極めて小さくなることを経験しており、EGMSをインド型に導入した日印F1がより有望と考えられる。

中国で用いられている種子親の多くが穂の抽出が不十分で、しかも長い止葉が穂の側に直立しているため受粉しにくい特性をもつ。そのため、出穂始めに止葉を1枚ずつ鋭く剪葉する処理が行われているが、これに加えてジベレリンの散布がある (Mao 1988)。ジベレリンを幼穂形成期から出穂の始まるまで2~3回、10a当たり7.5g散布する (Huan et al. 1988)。第II章でのべる著者らが育成した強い半矮性遺伝子をもつ種子親も穂の抽出が不十分になる傾向にある。鉋による剪葉を我が国で行うことは困難と考えられるので、ジベレリン散布が重要であろう。

花粉親は種子親より長稈が好ましい。Rutger and Carnahan (1981) は劣性長稈遺伝子、*eui*を花粉親に組み込むことを提案している。これにより、花粉が上の方から降りかかるようになるし、授粉後は用済みの穂を機械で刈り取ればF1種子の採種が容易としている。著者はRutger氏と北海道農試から異なる起源の*eui*遺伝子をもつ系統の分譲を受け育種に用い、一方は単独系統まで育種をすすめたが、*eui*遺伝子は最上位節のみを伸長させ、それが細くて容易にたわむので、受粉効率が向上しにくいことを観察し系統を打ち切った。

雄性不稔化と開花特性の劣化

細胞質雄性不稔系統の開花特性は、雄性不稔細胞質の種類によっても、核の遺伝的背景によっても影響をうけることが明らかになった。しかし、このようなことは育種上は不都合である。どのような核の遺伝的背景でも開花特性を損なわなような雄性不稔遺伝子が好ましい。この点で〔*cms-bo*〕は日本型イネの多くに適合している。しかし、〔*cms-bo*〕をもつ系統の一部は極高温下では花粉稔性が

部分的に回復し、採種時に自殖種子としてF1種子に混入することがある(全農、未発表)点は注意を要する。また、開花時刻が花粉親と同時にあっても何らかの理由で当日は受粉に失敗する場合もあり、やはり、柱頭露出性の導入が好ましいと考えられる。

混植によるF1採種

混植採種の第1の長所は採種農家が2種類の種子を別々に扱う必要のないことにあり、機械化栽培が容易となる。特に収穫時にその効果が大きいと考えられる。種子親と花粉親との最適混合割合は組合せによって異なると考えられ、経験的にきめることになる。混植を行った一例では、花粉親を種子親の20%混入させた場合が最大だった(全農 私信)。次に期待されるのが稔実率の向上である。図I-3に示したように、稔実率は花粉親からの距離に反比例して急速に低下する。その点、混植採種では多くの場合株内あるいは隣接した株に花粉親が存在することになり、稔実率が向上する。

一方混植採種では先ず両親の出穂期が一致していることが必要である。両親の出穂期の差が2日を越すと稔実率は著しく低下する(Yuan and Virmani 1988)ので、可能な組合せが制限されることである。この点については、散播による直播で、播種期を適当に調節すれば克服できる可能性があるが、本格的な試験を実施しなかった。また、F1種子の選択的収穫を可能とする形質を付与するための育種に負担がかかることと、分別する装置が必要なことが短所である。

選択的にF1種子のみを得る方法は、花粉親種子とF1種子とを混合物として収穫後に分別する方法とF1種子のみを収穫する工夫とに分けられる(表I-21)。どのような形質であっても、両者に明瞭な区別があれば分別可能である。例えば人間の目と手で分けるのであればふ先色の有無で十分である。しかし、機械装置での分別に適した形質は限られる。籾色に関しては、紫籾などの、アントシアニン系色素で発色する籾を誰も思いつくかも知れないが、アントシアニンによる発色は登熟後期には退色が進み、実用的でない。黄金籾(golden hull, *ga-1*など)は均一に着色し収穫後も安定であるが、着色程度が薄い。そこで、本研究ではフェノール反応を選んだ。フェノール反応を選んだもうひとつの理由は、インド型品種の多くがフェノール反応を示し、ほとんどの日本型品種は反応しないので、日印F1で利用しやすかったからである。ただし、フェノールやカテコールは毒性が強く、分別した花粉親を食料や飼料に用いることはできない。そこで類似した化合物で天然アミノ酸であるチロシンも試験したが、陸稲農林橋4号を染めた場合には基部のみしか着色しなかった。なお、着色籾と非着色籾を光電子的に分別する装置はすでに試作されている(鈴木ら、1990)。

粒幅の差に基づく篩分けは毒性の問題がなく、また装置も廉価に製作可能と考えられる。しかし、この方法ではF1の粒形が自由に選べないところが短所である。

また、除草剤感受性遺伝子の花粉親への導入、あるいは、除草剤耐性遺伝子の種子親への導入より、除草剤によるF1種子の選択が可能となる。イネの除草剤感受性はいくつか知られているが(内山田 1977、森 1984、伊勢 1991)、明瞭に反

表I-21. 混植採種に利用可能な形質

分別時期	利用形質	処理法	特徴・問題点
収穫後に 分別	籾色 アントシアニン系色素 アントシアニン以外の着色 黄金類 フェノール反応	光電子的手法で分別 光電子的手法で分別 フェノール類で着色後 光電子的手法で分別	成熟期に退色し分別精度 が低下。 着色が薄い。 着色処理が必要だが濃く 均一に染色可能
	粒の形状 粒幅 粒厚 粒形	円孔篩で分別 たて目篩いで分別 画像処理で分別	0.7mmの差で分別可能 登熟の良否の影響大 未開発、コスト高?
	籾のふ毛の有無	布に有毛籾を付着させる	低精度?
収穫前に 処理	除草剤感受性	授粉後に散布	除草剤だけで可能
	除草剤耐性	〃	〃
	雌性不稔	特になし	雌性不稔系統の増殖法

応するのは森によるベンタゾン感受性系統だけである。雌性不稔系統と雄性不稔系統とを混植してF1採種することも提案されている(丸山・大野 1983、横尾 1984)が、雌性不稔系統の増殖方法が未解決である。丸山・大野(1983)は雌性不稔を培養で増殖することを提案しているがコストの問題もある。EGMSのように、環境感応条件で雌性の不稔が転換する系統が開発されれば実用化の可能性が近づく。

遺伝的不稔の利用

植物では核遺伝子雄性不稔(GMS)が広く知られている。GMSを作物のF1種子生産に利用する上での障害は、雄性不稔個体の繁殖にある。GMSの多くが劣性遺伝子支配であり、GMS個体の維持には、雄性不稔遺伝子(*ms*)をヘテロにもつ維持系統(*Msms*)を自殖する必要がある。生じる次世代には可稔株(*Msms*)が分離し、それが放出する花粉がF1採種の障害となる。その点でCMSでは、不稔系統に維持系統を交配した次代はすべて不稔となる。このため、GMSをF1採種に利用するには工夫を要する。

GMSのみを維持する方法としては、栄養繁殖、不稔遺伝子の多面発現や連鎖の利用、EGMSの利用、薬剤による可稔化、染色体異常の利用などが考えられている。染色体異常では、追加染色体の一部にMsを残したbalanced tertiary trisomicを用いたGMSの維持が提案され、オオムギで育種が試みられた(Kamae, 1965)。また、GMSの利用に当たっては、GMSの発現が完全であること、不開花などF1採種に著しく不利になる形質を随伴しないことが必要である。

1年草では突然変異で生じた不稔は生存に不利で淘汰されるのでそれが見つかる頻度は低い。しかし、人為突然変異では高い頻度で不稔が生じる。例えば、中間母本農12号を選抜した時のM2系統では、観察した2488系統の中、534系統が不稔(稔率半75%以下)個体を分離していた。遺伝的不稔の一代雑種品種以外の育種的利用の一例としては、Fujimaki(1979)による遺伝子雄性不稔を利用した循環選抜がある。これは遠縁交雑において片親に遺伝子雄性不稔系統を交配し、後代を他種した雄性不稔個体から養成しつづけることで、遠縁種の有用遺伝子の近傍に連鎖する実用上不利な遺伝子との連鎖を断ち切ることを狙ったものである。

遺伝的雄性不稔の分類では、Kaul(1988)が彼の著作の「Male Sterility in Higher Plants」の中で

- ①Genic Male Sterility,
- ②Cytoplasmic Male Sterility,
- ③Gene-Cytoplasmic Male Sterility

に分類しているが、②については概念だけで具体的な記載はない。そのため、本論文では③を細胞質雄性不稔として記述してきた。遺伝的不稔の育種的利用を整理するため、雌性不稔も含めて、遺伝的不稔を表I-22に分類してみた。Kaul(1988)によれば、核遺伝子雄性不稔と環境条件との関連が記述されている例は少ないが、わかっている25例うち11例が温度と関連し、3例が日長と関連し

表I-22. 遺伝的不稔の分類

核 遺 伝 子 不 稔 (Genic Sterility)

核遺伝子雄性不稔 (Genic Male Sterility, GMS)

安定的核遺伝子雄性不稔 (Strict Genic Male Sterility)

環境感応核遺伝子雄性不稔 (Environment-sensitive Genic Male Sterility, EGMS)

温度感応核遺伝子雄性不稔 (Thermosensitive Genic Male Sterility, TGMS)

日長感応核遺伝子雄性不稔 (Photoperiod-sensitive Genic Male Sterility, PGMS)

核遺伝子雌性不稔 (Genic Female Sterility, GFS)

安定的核遺伝子雌性不稔 (Strict Genic Female Sterility)

環境感応核遺伝子雌性不稔 (Environment-sensitive Genic Female Sterility, EGFS)

温度感応核遺伝子雌性不稔 (Thermosensitive Genic Female Sterility, TGFS)

日長感応核遺伝子雌性不稔 (Photoperiod-sensitive Genic Female Sterility, PGFS)

細 胞 質 不 稔 (Cytoplasmic Sterility)

細胞質雄性不稔 (Cytoplasmic Male Sterility, CMS)

安定的細胞質雄性不稔 (Strict Cytoplasmic Male Sterility)

環境感応細胞質雄性不稔 (Environment-sensitive Cytoplasmic Male Sterility, ECMS)

温度感応細胞質雄性不稔 (Thermosensitive Cytoplasmic Male Sterility, TCMS)

日長感応細胞質雄性不稔 (Photoperiod-sensitive Cytoplasmic Male Sterility, PCMS)

細胞質雌性不稔 (Cytoplasmic Female Sterility, CFS)

安定的細胞質雌性不稔 (Strict Cytoplasmic Female Sterility)

環境感応細胞質雌性不稔 (Environment-sensitive Cytoplasmic Female Sterility, ECFS)

温度感応細胞質雌性不稔 (Thermosensitive Cytoplasmic Female Sterility, TCFS)

日長感応細胞質雌性不稔 (Photoperiod-sensitive Cytoplasmic Female Sterility, PCFS)

ているとしている。不稔性が環境条件と何らかの形で関連するのは当然のことと考えられるが、稔性の明瞭な転換を記述した例はないし、それを作物の一代雑種品種に利用する記述もない。従って石明松(1981)が日本からの導入品種農粳58号の自然突然変異として見いだした両用系(後に湖北光敏感核不育水稻と命名)が最初のEGMSであろう。

PCMSはコムギで知られている。これは、栽培コムギの農林26号に *Aegilops crass* の細胞質を導入した雄性不稔系統で、14.5時間以上の長日条件下で不稔、それ以下の短日条件下で可稔となる(村井ら1988)。PCMSは稔性回復遺伝子が必要な他はPGMSと同様に利用できる。ナタネの細胞質雄性不稔には高温下で自殖する系統が知られている。すなわちTCMSである。志賀(1976)は、TCMSが不稔系統の増殖に利用でき、一代雑種ナタネ育種に有効であることを指摘している。TGF SやPGFSが発見されれば、雄性不稔系統との混植採種に有効なことは前述した。また、著者は、機尾(1984)が育成した雌性不稔系統(GFS)に放射線を累代照射しアポミクシスの誘発に用いている。この系統は大部分の穎花で正常な胚嚢が形成されずわずか1穂に数粒稔実する程度である。しかし花粉は正常である。稔実率の高い個体を見つけたらば、それはアポミクトの可能性もある。同様なことは細胞質雄性不稔系統に照射しても可能(島山1987)だが、雄性不稔系統には他殖した個体が混入することが防ぎきれないので、かえって選抜が難しい。

EGMSを用いた二系法について

EGMSを用いた育種とF1採種のシステムを細胞質雄性不稔と比べた概念図を図1-7に示した。EGMSは細胞質雄性不稔に比べて以下の4つの長所がある。

- ① 雄性不稔系統の増殖が著しく効率化され、種子の純度も高まる。
細胞質雄性不稔の増殖には細胞質雄性不稔系統と維持系統とを交互に植えて他家受粉させる必要があるが、EGMSは自家受粉するため、異品種の花粉による汚染の機会が少なくなる。
- ② 母本を細胞質雄性不稔化する必要がないため、育種年限が数年短縮される(表1-23)。
細胞質雄性不稔では、優良母本を育成後、それを種子親として利用するために細胞質雄性不稔化する必要があり、そのためには最低5~8回の戻し交雑が必要となる。
- ③ 花粉親に稔性回復遺伝子が必要としないため組合せの選択が容易になる。
細胞質雄性不稔では、F1世代を可稔とするため、花粉親が稔性回復遺伝子をもつことが前提となる。また、インド型多収品種の大半は稔性回復遺伝子をもつ。このため細胞質雄性不稔化できないので、花粉親としてのみ利用可能であるが、環境感応遺伝子雄性不稔ではその制約がない。
- ④ 耐冷性などに関して細胞質の悪影響がない。

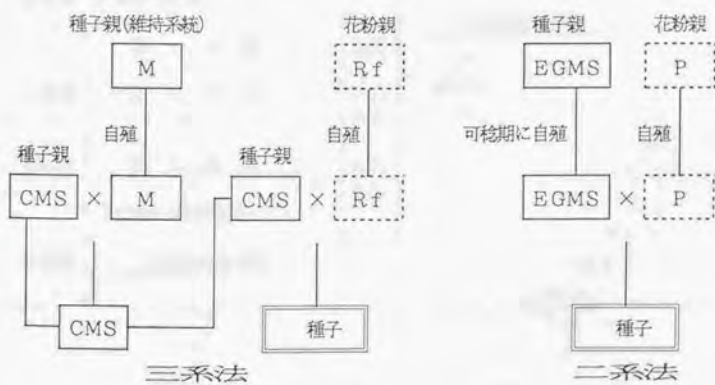


図1-7. 細胞質雄性不稔 (CMS) と環境感応遺伝子雄性不稔 (EGMS) との採種原理の比較

表 I - 23 . 雄性不稔系統の育成スキームの比較

	CMSの場合	世代	EGMSの場合	世代
1年目	交配		交配	
2年目	世代促進(短日処理)	F ₁	世代促進(短日処理)	F ₁
	"	F ₂	"	F ₂
	"	F ₃	"	F ₃
3年目	個体選抜	F ₄	個体選抜(晩植)	F ₄
4年目	系統選抜	F ₅	系統選抜(晩植)	F ₅
	特性検定(耐病虫性等)		雄性不稔性検定(早植)	
			特性検定(耐病虫性等)	
5年目	系統群選抜 (維持系統育成終了)	F ₆	系統群選抜 (EGMS系統育成終了)	F ₆
6年目	CMS化開始			
	交配	F ₁	<u>一代雑種採種交配</u>	
	戻し交配	B ₁ F ₁		
7年目	戻し交配	B ₂ F ₁		
	"	B ₃ F ₁		
8年目	戻し交配	B ₄ F ₁		
	"	B ₅ F ₁		
	(CMS系統育成終了)			
9年目	<u>一代雑種採種交配</u>			

現在使われている配偶体型雄性不稔では、減数分裂後の半数体世代で稔性回復遺伝子をもつ細胞のみが正常花粉を形成するので、正常花粉数が半分となり、低温襲来時に冷害を助長する恐れがあるが、EGMSではその心配がない。1988年の関東は冷害年であった。その年に母本に雄性不稔細胞質（Chinsurah Boro II 由来）をもつ組合せともたない組合せとを対で栽培していたが、前者の方が稔実率の低下の程度が大きかった（表1-24）。

以上のように、EGMSと細胞質雄性不稔とを比較するとEGMSが総合的に優れていると考えられる。また、インド型品種は日本型品種と比べ開花時刻が早い傾向にある。雄性不稔親に日本型品種を用いた日印F1は、雄性不稔不稔化に伴う開花の遅れもあって、開花時刻の不一致が大きくなる。この点、EGMSではインド型を雄性不稔化することが可能なので、開花時刻の同調が得られ易いことが期待される。

中間母本農12号のTGMS遺伝子座については、用いた標識遺伝子系統も半不稔を伴うものが多く、2カ年にわたる試験では決定できなかった。このような材料については、RFLPなどの手段で、正常に稔実系統とのF2集団を用いて遺伝分析するのが適当と考えられた。また、高温で不稔が発生する機構の解明が必要である。中間母本農12号は高温下で生育すると分げつが少ないなどの軽度の弱勢を示す。この弱勢の原因が同時に雄性不稔をもたらしていると考えられる。

F1採種栽培で母本の自殖は種子純度を下げる大きな要因になる。中間母本農12号ではおよそ30℃に稔性転換点があるが、F1採種栽培は出穂前3週間前後に確実に高温に遭遇できる地域でないとい困難になる。関東の平野部では8月の第2半旬が最も高温で、最高気温の平年地は30℃をこえるが、安全な採種地帯とはいえない。採種はやはり九州や沖縄などの暖地が好ましいと考えられる。しかし、育種的に転換温度を下げることも考えられるので、そのような観点からの育種も行うことができる。また、温帯では安定したPGMSの方がTGMSより使いやすとも考えられ、その開発が必要である。しかし、湖北光敏感核不育水稻とそれに由来する系統は温度に影響も受けて、低温下では稔性が一部回復するので、厳密なPGMSではない（孫ら 1990）。厳密なPGMSがイネで存在するか否かは上に述べたように重要な問題である。日本においても、国立遺伝学研究所で遠縁交雑からPGMSの候補を選び、それを分譲された著者らと全農で試験をおこなった（小林ら 1992、佐藤ら 1992）が、PGMS候補系統X88は出穂性が感光性で、日長処理による不稔の誘発と出穂期とが常に交絡しているため、厳密なPGMSか否かは不明である。X88と中間母本農12号とのF1は正常な稔性を示したので両者の雄性不稔遺伝子は異なる（小林ら 1992）。

除雄剤によるF1採種は中国広東省で小規模に行われている（Zu and Hu 1989）。用いている除雄剤はヒ素剤のzink methyl arsenateやsodiummethyl arsenateなどである。しかし、除雄剤の効果は散布した時期と花粉の発育のステージで異なり、種子の純度は80～87%と高くない。除雄剤による採種では、雄性不稔遺伝子と稔性回復遺伝子が不要なので、可能なF1組合せが増えるという長所がある。しかし、除雄剤によるイネのF1採種には、上記の純度の問題に加えて、種子親へ

表 I-24. 冷害条件下での F1 稔性に関する細胞質の影響

材料 番号	組合せ	出穂期 (月日)	調査 穂数	稔実率 平均(%)	稔実率の 標準偏差	対間 の差
1	熱研2号/密陽23号	8.12	16	60.8	13.3	
2	ms熱研2号/密陽23号	8.12	37	49.5	15.0	-11.3
3	熱研2号/水原258号	8.16	33	65.6	8.5	
4	ms熱研2号/水原258号	8.16	33	28.6	8.8	-37.0
5	熱研2号/IR24	8.16	34	13.8	5.9	
6	ms熱研2号/IR24	8.14	40	22.0	8.9	+8.2
7	熱研2号/IR26	8.16	36	36.2	9.1	
8	ms熱研2号/IR26	8.14	34	36.8	11.2	+0.6
9	熱研2号/IR43	8.16	34	80.1	7.2	
10	ms熱研2号/IR43	8.14	29	54.3	6.8	-25.8
11	(比)アキヒカリ	8.09	10	79.2	5.9	

1988年観音台圃場。1988年は冷夏に経過。

ms熱研2号は [cms-bo] をもつ。

正逆間の差はms系統の組合せが低い場合をマイナスとした。

の選択的な散布に要する労力の問題もある。除雄剤の散布を容易にし、混植採種をも可能とする方法として、除雄剤耐性遺伝子を花粉親にもたせることが考えられる。しかし、現在のところそのような遺伝子の報告はない。また、除雄剤の毒性の問題もある。そのため、著者は除雄剤を用いた試験には取り組まなかった。

種子繁殖する作物では遺伝的に管理されたアボミクスこそが最も洗練された採種のための遺伝的手法であると考えられる。セイヨウタンポポ、ドクダミなどアボミクスする植物は多く知られているが、作物育種に利用されている例は少ない。牧草のギニアグラスではアボミクスを利用した育種が行われている（中川 1989）。西アフリカのギニアグラスでは野生のアボミクト集団があり、これが部分的に有性生殖する。この性質を利用して育種されたのがナツカゼである（Naka jima, 1985）。イネ属やイネ族（連）ではアボミクスをする種は知られておらず、遺伝資源を野生種にもとめることは困難である。しかし、自然突然変異や人為突然変異で生じる双子胚には、胚嚢の周辺に体細胞が発生する例が古くから知られている（Nagai 1959）。この発生率を8%程度まで高めた例も報告されている（黎・喪 1990）。双子胚とは別のタイプのアボミクスも中国四川省で発見された。この系統SAR-1はPGMS系統を母本にした三系の日印交雑の後代から発見されたものであるが、これは受粉なしで50%以上の稔実率があるという（周ら 1991）。従って、今後も、希望を捨てずに、不稔系からのアボミクトの探索を継続する必要があると考えられた。

F1を組織培養し不定胚を大量に発生させ、それを種苗にする人工種子も一代雑種イネ品種を増殖する一手段である。日印F1の苗条原基（茎頂分裂細胞の集まり）をアルギン酸カルシュウムで包埋した人工種子を作り、それを培土上で発芽させ正常な植物体に再生した例が報告されている（吉田ら 1989）し、タンク培養で大量に増殖する系も開発されている（小林・廣澤 1991）が、吉田らによる苗条原基法は増殖が遅いこと、小林らによる大量増殖では培養変異が発生するなど実用化にはまだ改善すべき点が多い。人工種子では、アボミクスと同様に、両親の出穂期の差、雄性不稔遺伝子、稔性回復遺伝子と無関係に種苗が生産できる長所がある。一方、培養中に生じる遺伝的な変異の発生（山口 1987）、苗のステージの同調化、保存性などに加えて、コストの問題を解決する必要がある。

以上、著者はイネF1採種効率を高めるための育種法の研究として、①植付け方式の出穂期に及ぼす影響、②遺伝的背景を異にする細胞質雄性不稔系統の開花特性、③混植による採種効率の向上と採種栽培の機械化、④人為突然変異による雄性不稔の誘導について研究を実施した。その結果、①栽植密度と1株内の植付け本数を変えることにより1-2日の出穂期の調節が可能であること、②同質遺伝子系統を用いた試験で、細胞質雄性不稔系統の開花特性は細胞質の種類と核の遺伝的背景によって改善し得ること、③雄性不稔親と花粉親とを混植するとF1の採種量が上がること、片親の籾がフェノール反応し黒色化する形質が混植採種における分別に利用可能なこと、粒大の異なる両親を混植する場合には粒幅さが0.7mm以上あれば篩分け可能なこと、除草剤ペンタゾンを経口投与した混植

栽培が可能なことを明らかにし、稔性回復遺伝子とペンタゾン感受性遺伝子をもつ系統を育種し、④レイメイにガンマー線照射した集団の中から、花粉母細胞の分化期が30℃以上で経過すると、正常花粉が形成されず雄性不稔となる温度感応遺伝子雄性不稔系統、中間母本農12号を開発し、この形質が1劣性遺伝子支配でF1採種に利用可能なことを明らかにした。

II. イネにおける雑種強勢発現と その利用のための研究

一代雑種イネ品種には、まず、多収性が期待されている。イネにおける雑種強勢の発現は初期生育に顕著に現れる(楊 1982)。F1は両親と比べ茎、根が太く、草丈が高い傾向にあり、雑種強勢発現の程度は両親の遠縁度に関連している(田中ら 1991)。そこで、本章では日本型とインド型イネのF1の様々な形質に現れる雑種強勢について報告する。

1960年代より世界の各地で、半矮性遺伝子が育種に広く用いられ、多収を実現してきた。IRRIでは台湾品種の低脚烏尖とその子の台中在来1号を繰り返して母本に用いIR8などの一連の半矮性多収品種を育成し、それらが米の増産に大きく貢献している。中国においても、矮子占及び矮脚南特に由来する半矮性籼品種が収量水準を引き上げた。日本においても、九州では在来種の十石に由来するホウヨク、レイホウなどの一連の品種が、中部日本でも白千本に由来する金南風などの品種が、東北では突然変異で得たレイメイとそれに由来するアキヒカリなどが多収実績をあげた。これらの品種の半矮性遺伝子は起源は異なるが、いずれも第8連鎖群(第1染色体)の*sd-1*座の対立遺伝子であることが証明されている(菊池ら 1985)。しかし、それぞれの*sd-1*座の半矮性遺伝子を連続戻交雑で、農林29号に導入した準同質遺伝子系統の稈長から、それらの作用力は異なることが見だされている(荻ら 1991)、特にレイメイに由来する*sd-1*は作用力が弱く、日印F1の長稈化を防げないことが上の試験で明らかになったので、低脚烏尖に由来する*sd-1*を種子親の日本型品種に導入する育種を進めた。

雑種不稔の解決にはジャワ型イネの雑種不稔緩和遺伝子*S-5^R*(Ikehashi and Araki 1986)をもつ広親和性系統を用いた。特に、インドネシアのブル稲のKetan Nangkaの*S-5^R*を導入した熱研2号は日本型の広親和性系統として、細胞質雄性不稔化されていたので、多くのインド型イネとの組合せ能力を試験し、F1品種の育種を進めた。

1. 一代雑種の農業形質と雑種強勢

1) 目的

イネの遠縁交雑における雑種強勢の発現程度を知るため、多収性日本型品種とインド型品種、合計8品種を相互交配したF1について生産力検定試験レベルの規模で試験を行い、収量関連形質などの農業形質を調査した。また、雑種強勢の発現の程度に細胞質の影響があるか否かを確認するための検討も行った。

2) 試験の方法

試験材料:

- アキヒカリ：非感光性極早生半矮性多収品種、トヨニシキ/レイメイ
青森県農試藤坂支場育成
- コチヒビキ：感光性中生半矮性多収品種、コチカゼ/秋晴//コチカゼ、
農研センター育成
- ニシホマレ：感光性極晩生半矮性多収品種、トヨタマ/中国45号、
宮崎県農試育成
- Calrose 76：感光性晩生半矮性多収品種、日本型品種、Calroseのsd-1座の半矮
性人為突然変異系統、カルフォルニア大学育成
- 矮脚南特：非感光性中生半矮性多収品種、インド型品種、南特号の自然突然
変異、中国広東省育成
- 密陽23号：非感光性中生半矮性多収品種、インド型品種、
IR1317/IR24、韓国嶺南作物試験場育成

これらの品種の相互交配（相反交配も含む合計30組合せ）F1を手交配で採種した。

材料は1986年5月7日に畑苗代に播種し、6月10日に移植した。F1は2反復、親品種は4反復とした。各区4列、各列23株、栽植密度30cm×20cm、1本植えとした。施肥は配合肥料を用い、基肥としてN:P2O5:K2O成分で各6kg/10a、穂肥は同3kg、実肥は同2kg施した。調査は、出穂期その他、成熟期の20株の稈長、穂長、穂数、及び中央40株の全重、籾重、粗玄米重について行った。また、穂発芽性については、出穂後の積算気温が1000℃を超えた日に3株より1穂ずつ採集し、0℃の冷蔵庫に保存後、11月に27℃で1週間の発芽させた場合の発芽の程度により、0（難）～5（易）に分級した。

3) 結果および考察

相互交配した日印F1の試験結果を表Ⅱ-1に示した。

(1) 相反交配について

まず第1に、調査した形質、特に収量と関連する形質に関しては、相反交配で一定の傾向が認められなかった。これより細胞質遺伝子による影響はないかあっても極めて小さいものと結論した。このことは、日印F1でも印日F1でも同等に雑種強勢が期待できることを意味する。第1章で考察したように、開花特性に関連して印日F1の方が有利と考えられるので、この点は重要である。

(2) 出穂期

15組合せのうち、感光性の日本型品種同士の組合せ（コチヒビキ、Calrose 76、ニシホマレ）は両親の中間になり、これらの品種にアキヒカリを交配した組合せでは中間となったが、アキヒカリ/コチヒビキは8月18日で、コチヒビキの8月20日との差が小さかった。これは、コチヒビキのもつ感光性遺伝子が優性で、夏至以降の限界日長が一定値を越すまでの期間（幼穂分化から出穂までを約30日とすると、コチヒビキは7月20日頃の日長に感応したことによる）が限られていたためと考えられた。

アキヒカリ/密陽23号では出穂期は極早生のアキヒカリに近い出穂期であっ

表II-1. 相互交配した日印F1の収量試験結果

特性 組合せ	出	稈	穂	穂	全	籾	支	千	種 (芽 a)
	穂 期 (月日)	長 (cm)	長 (cm)	数 (本)	重 kg/a	重 kg/a	重 kg/a	粒 重 g	
アキヒカリ/コチヒビキ	8.18	84	19.0	12	127	66.4	54.8	21.7	3
コチヒビキ/アキヒカリ	8.18	83	19.6	12	130	66.4	54.8	22.5	3
アキヒカリ/ニシホマレ	8.24	81	19.4	11	134	64.3	53.3	23.2	5
ニシホマレ/アキヒカリ	8.24	80	20.1	12	131	62.3	51.5	23.4	5
アキヒカリ/Calrose 76	8.19	86	21.3	12	132	68.5	54.5	21.6	3
Calrose 76/アキヒカリ	8.18	89	21.8	11	123	62.5	48.3	21.7	3
アキヒカリ/矮脚南特	9.13	99	25.1	12	135	-	-	-	-
矮脚南特 /アキヒカリ	9.13	105	25.7	10	135	-	-	-	-
アキヒカリ/密陽23号	8.13	96	23.7	10	139	58.2	45.9	21.1	1
密陽23号/アキヒカリ	8.13	93	24.7	9	139	59.5	53.5	21.7	1
コチヒビキ/ニシホマレ	8.26	76	20.2	13	139	62.8	53.0	23.3	3
ニシホマレ/コチヒビキ	8.27	77	20.8	12	141	62.8	52.0	23.5	4
コチヒビキ/Calrose 76	8.23	88	18.6	12	165	72.3	61.0	22.2	4
Calrose 76/コチヒビキ	8.24	87	23.0	13	136	66.4	55.7	22.8	3
コチヒビキ/矮脚南特	9.19	109	27.5	12	138	-	-	-	-
矮脚南特 /コチヒビキ	9.19	107	27.8	11	133	-	-	-	-
コチヒビキ/密陽23号	8.31	109	25.6	11	190	73.3	60.5	21.7	2
密陽23号/コチヒビキ	8.31	102	26.6	11	173	63.3	52.3	21.2	2
ニシホマレ/Calrose 76	8.30	84	21.8	13	151	56.8	47.3	21.9	4
Calrose 76/ニシホマレ	8.30	84	21.7	11	132	57.5	48.0	21.7	4
ニシホマレ/矮脚南特	9.23	87	27.6	11	149	-	-	-	-
矮脚南特 /ニシホマレ	9.23	92	25.6	11	142	-	-	-	-
ニシホマレ/密陽23号	9.10	102	26.1	10	173	34.5	29.0	20.3	-
密陽23号/ニシホマレ	9. 9	103	29.0	11	177	48.0	40.5	21.7	-
Calrose 76/矮脚南特	9.27	87	26.0	12	138	-	-	-	-
矮脚南特 /Calrose 76	9.27	89	25.8	11	144	-	-	-	-
Calrose 76/密陽23号	9. 5	101	27.7	10	173	62.3	53.8	21.0	2
密陽23号/Calrose 76	9. 5	100	24.5	10	160	61.8	51.2	20.8	2
矮脚南特 /密陽23号	10.12	-	-	-	124	-	-	-	-
密陽23号/矮脚南特	10.12	-	-	-	145	-	-	-	-
アキヒカリ	8.11	79	19.4	12	114	63.8	52.2	21.1	4
コチヒビキ	8.20	67	19.1	15	124	59.3	53.5	22.7	3
ニシホマレ	9. 4	82	19.3	12	133	54.9	47.4	22.4	4
Calrose 76	8.25	80	22.8	10	122	55.1	45.2	22.4	4
矮脚南特	8.22	68	23.6	10	138	75.2	59.9	20.3	5
密陽23号	8.25	73	25.5	9	139	71.1	57.3	23.1	0

a) : 0 (難) ~ 5 (易)

た。これは、アキヒカリが密陽23号に対して優性の早生遺伝子をもつためと考えられた。

密陽23号と感光性の日本型品種とのF1では出穂期が両親よりも5~10日遅れ、8月末~9月上旬となった。この原因は日本型品種の優性の感光性と密陽23号の大きい基本栄養生長性が重なったためと考えられた(菊池 1987)。

矮脚南特の組合せは全て著しく晩生化した。このため、正常な登熟には到らなかった。特に、密陽23号とのF1は出穂期が10月12日と極めて遅く、青立ちのまま秋冷を迎えた。この晩生化の原因は補足的に生じる強い感光性のためで、中国のインド型品種の一部と日本型品種や他のインド型品種との間に頻繁に見いだされる(荒木 1988、渡部ら 1988)。

(3) 稈長、穂長、穂数

稈長での雑種強勢は日印F1で著しく、8組合せ中、5組合せで100cmを超えて長稈化した。また、稈長は出穂までの日数と関連するので、長稈化の原因として晩生化も考えられた。日本型同士の組合せにも雑種強勢が見られた(対中間親、100%~117%)が、日印F1に比べてその値は小さく、稈長が90cmを超える組合せはなかった。

穂長は稈長と同様な傾向にあり、日印F1の大部分は25cmを超えた長穂となった。一方、穂数は両親の中間かそれよりも少ない場合が多く、稈長と穂長とは異なった。以上より、F1は両親と比べ長稈、長穂で穂数はやや少な目になることが明らかになった。

半矮性遺伝子の多くは劣性なので、F1が長稈化することは予想されたことであった。そのため、この試験ではsd-1座の半矮性遺伝子をもつと予想されていた品種を用いた。本試験で用いたアキヒカリはレイメイに長稈のトヨニシキを交配して得られた半矮性品種である。レイメイはフジミノリの人為突然変異系統でsd-1(d47(t))座の半矮性をもつ(Ikehashi and Kikuchi 1982)。コチヒビキも白千本由来のsd-1座の半矮性をもつ(菊池ら 1985)。ニシホマレは十石に由来する品種である。Calrose 76はレイメイと同様に人為突然変異で得られた系統で、台中在来1号の半矮性と同一座(すなわちsd-1座)の半矮性遺伝子をもつ(Mackill and Rutger 1979)。矮脚南特(Ai Cho Nan Te)は南特号の自然突然変異であり、これもsd-1座に半矮性遺伝子をもつことが知られている(IRR 1977)。密陽23号の半矮性も系譜上sd-1座に半矮性遺伝子をもつと推定された。しかし、日印F1では長稈化が著しかった。

(4) 全重、籾重、玄米重

F1が長稈化し、しかも全重が大きい組合せは、感光性の日本型イネ(コチヒビキ、ニシホマレ、Calrose 76)と密陽23号を交配した3組合せであった。これらの組合せの全重に現れた雑種強勢(対中間親)はそれぞれ138、129、128%(相反組合せを平均)であった。矮脚南特の組合せも著しく長稈化したが高全重の雑種強勢は全組合せの平均で104%と大きくなかった。矮脚南特の組合せでは、初期生育が著しく旺盛で全重に大きな雑種強勢が期待されたが、不稔の発生が著しく、このため全重が大きくならなかったものと考えられた。

全ての組み合わせのF1について見ると、籾重と玄米重との相関は極めて高かった ($r=0.966$) が籾重と全重との相関が認められなかった ($r=-0.149$)。その原因は、全重は大きい籾重は小さい密陽23号の組合せがあるためであった。玄米重は雑種不稔が発生しなかったCalrose 76とコチヒビキの組合せで高かったが、日本型品種と密陽23号の組合せは雑種不稔が発生したにもかかわらず、極晩生化したニシホマレとの組合せを除き、特に低くはなかった。このことは、日印F1では雑種不稔が解消されれば極多収になることを期待させるものであった。

(5) 千粒重

千粒重は対中間親(相反組合せを平均)で92%~107%であった。このうち、中間親より小さい組合せは密陽23号が関連した組合せで、対Calrose 76、ニシホマレ、コチヒビキ、アキヒカリで、それぞれ92%、92%、94%、97%であった。千粒重は粒大(粒長×粒幅、あるいは粒長×粒幅×粒厚)と密接に関連する。F1の粒大は調査しなかったため、以下は推論であるが、密陽23号の組合せでF1が小粒化した原因として粒長が考えられる。粒長は両親の平均値に近い値をとることが多い(楊 1982)、密陽23号は用いた品種の中では最も粒長が大きく千粒重が大きかったが、F1の粒長が両親の中間とすれば、密陽23号が関連した組合せの小粒化が説明できる。

(6) 穂発芽性

穂発芽性の難易は種子の休眠性の強弱に起因する品種特性であるが、休眠の程度は登熟気温によって異なり、高温登熟下で強く発現する傾向にある(池橋 1972)。本実験に用いた材料の出穂期は8月11日~から10月12日までと、幅が広く、それらを直接比較することは困難であるが、日本品種では休眠性は両親の中間になる場合が多いこと及びインド型イネの強い休眠性は優性であるという知見(岩下 1971)と一致しているものと思われた。すなわち、日本型品種同士では両親と同程度の穂発芽性を示し、密陽23号と日本型品種とのF1では穂発芽難になる傾向にあった。なお、矮脚南特の組合せはすべて過晩生化し、正常な登熟に到らなかったため調査しなかった。従って、矮脚南特のような中国雑品種の一部が示す穂発芽しやすい形質の遺伝様式は推定できなかった。

(7) 形質間の相関

調査した形質間の相関係数を表Ⅱ-2に示した。5%あるいは1%水準で有意に高い相関を示した形質は、出穂期と稈長及び穂長、稈長と穂長、全重及び千粒重、穂長と穂数、全重及び穂発芽、籾重と玄米重であった。このうち、稈長と全重との関連を図Ⅱ-1に示した。F1は両親より長稈で全重が大きい傾向にあるが、感光性の日本型品種と密陽23号との組合せでその傾向が著しかった。

一方、矮脚南特の組合せでは長稈のわりに全重が大きくならなかった。観察でも茎数、籾数が大きく雑種強勢の程度は高いと思われた。この原因は、F1に著しい不稔が生じたことによると考えられた。不稔が発生した原因はひとつには雑種不稔であり、ふたつには出穂期が著しく遅れたことに伴う冷害であったと考えられた。

以上より、日印F1では茎葉、籾数に大きな雑種強勢がでるが、雑種不稔、長稈化、過晩生化など育種的に解決すべき点が多いことが明らかになった。

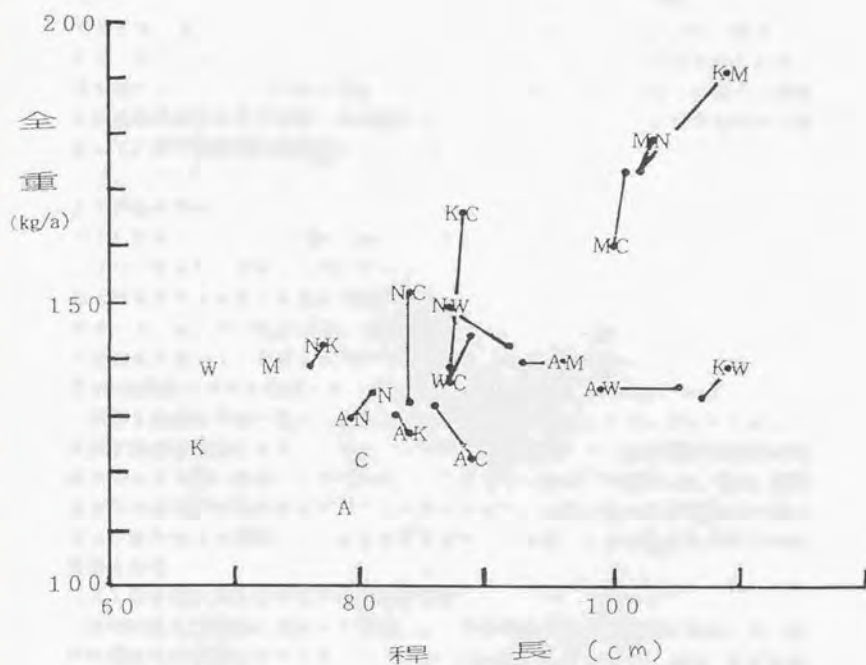
表II-2. 相互交配した日印F₂の収量構成要素間の相関係数

	稈長	穂長	穂数	全重	初重	玄米重	千粒重	穂発芽
出穂期	0.467*	0.676**	-0.074	0.164	-0.471	-0.437	-0.148	0.055
稈長		0.688**	-0.337	0.565**	-0.302	-0.307	-0.501*	-0.462
穂長			-0.509*	0.513**	-0.275	-0.293	-0.482	-0.634**
穂数				-0.261	0.081	0.159	0.439	0.428
全重					-0.149	-0.113	-0.356	-0.333
初重						0.966**	0.208	-0.058
玄米重							0.269	-0.088
千粒重								0.197

n=36 5% r=0.424 1% r=0.498 (出穂期と全重)

n=34 5% r=0.436 1% r=0.511 (出穂期、全重、稈長、穂長、穂数の組合せ)

n=26 5% r=0.496 1% r=0.578 (その他の組合せ)



図II-1. 相互交配した日印Fiの稈長と全重との関連

A: アキヒカリ, K: コチヒビキ, N: ニシホマレ
 C: Calrose 76, W: 矮脚南特, M: 密陽23号



コチヒビキ/密陽23号 (K·M) と
 密陽23号/コチヒビキ (·) とを表す。

2. 半矮性遺伝子利用によるF1の短稈化

1) 目的

前節で日印F1が著しく長稈化することがわかった。日印F1は長稈だが、茎が太く相対的に倒伏に強いと考えられたが、多収栽培条件では1mを超える稈長は長すぎると思われた。そこで、F1の長稈化を抑える方法について検討した。強力な優性半矮性遺伝子があって、それを雄性不稔親に導入するのが理想的だが、そのような遺伝子は報告されていなかったため、*sd-1*座の作用力の強い遺伝子を利用することとした。そのため、育成されていた台中在来1号や密陽23号に由来する半矮性遺伝子をもつ系統とインド型品種とを交雑した場合の稈長を調査した。また、単同質遺伝子系統を利用して、起源の異なる*sd-1*座の半矮性遺伝子の作用力を調べた。これらの試験を行うと同時に、低脚鳥尖由来の半矮性遺伝子と雑種不稔親とを日本型イネの遺伝的背景で結合させ、それを細胞質雄性不稔化して、種子親に使う育種法について検討した。

2) 試験の方法

(1) 日印F1における半矮性遺伝子の作用力

インド型品種の密陽23号にアキヒカリ、熱研2号、SC2(台中在来1号/5*農林29号由来の半矮性系統)、真系5804(IR36/ニホンマサリ//アキヒカリ由来の半矮性系統、熱帯農業研究センター沖縄支所育成)、GAS(後のH88-1、密陽23号/3*アキヒカリ由来の半矮性系統)を交配したF1の出穂期と稈長を調査した(1988年観音台圃場、6月9日移植)。

異なる起源の半矮性遺伝子の作用力を知るために農林29号を遺伝的背景にした同質遺伝子系統を育成してきた。これらの戻し交雑中の半矮性個体の稈長を調査するとともに、農林29号およびSC2とのF1の稈長を調査した。また、密陽23号の由来の半矮性遺伝子をアキヒカリの遺伝的背景に導入した場合の作用力および遺伝様式を調査した(1988年6月9日移植、1989年6月8日移植、観音台圃場)。

(2) 半矮性広親和性雄性不稔系統の育成

広親和性と半矮性との結合を目標とした育種では、広親和性親に熱研1号(後の中間母本農9号、アキヒカリ//Ketan Nangka/ニホンマサリ由来、熱帯農業研究センター沖縄支所育成)、熱研2号(アキヒカリ//アキヒカリ//Ketan Nangka/ニホンマサリ由来、熱帯農業研究センター沖縄支所育成)を用い、半矮性親には上記のGASを用いた。

この育種では個体選抜(F4)の段階で細胞質雄性不稔化を開始した。すなわち、晩植(1988年6月23日)した集団を穂揃期(9月1日)に、短稈で有ふ先色(広親和性と連鎖、後述)個体を選抜し、株上げして圃場の周辺に再移植し、翌9月2日に各個体から1穂ずつ採集して、それらをms熱研2号に交配した。ms熱研2号を雄性不稔細胞質源として用いたのは細胞質雄性不稔化を早めるためである。以後選抜した系統を維持系統とし戻し交雑を続けた。

系統選抜では通常の選抜に加えて広親和性検定を2か年にわたり実施した。すなわち、1989年には全選抜系統(合計50系統)をインド型品種の大連早粳(中国)あるいは伽倻(韓国)と交配し、1990年に稈性を観察した。1990年には系統選抜で絞った5系統についてIR29およびアキヒカリと交配し、1991年に稈性を観察した。

また、1990年には9系統について生産力検定試験を実施した。移植日6月7日、栽植密度30cm×20cm、4列2本植え、基肥N:P205:K20成分で6kg/10a、穂肥同3kg、実肥同2kgであった。

3) 試験の結果および考察

(1) 日印F1における半矮性遺伝子の作用力

密陽23号/アキヒカリF1と密陽23号/熱研2号F1の稈長は88cmと91cmで、長稈親の密陽23号の77cmを10cm以上回った。一方、密陽23号にSC2、真系8504、GA3を交配したF1の稈長は、78cm、76cm、76cmで密陽23号と同程度に抑えられた。出穂期については、SC2が感光性で、密陽23号とのF1の出穂期は8月30日と晩生化した。稈長の伸びは小さかった(表II-3)。このことから、日印F1の過度の長稈化は育種により解決し得ると結論した。

半矮性遺伝子の同定と作用力を知る目的で育成中の準同質遺伝子系統の稈長を表II-4に示した。農林29号を反復親とする準同質遺伝子系統の稈長は農林29号との比で、SC2が68~69%、SCI密陽23号と密陽23号の親のIR24を遺伝子給源とするSCIIR24が71~73%と比較的大きな短縮程度を示した。SCI南京11号も70%と大きく短縮した。

CP-SLOはIR24の先祖系統のひとつであり、半矮性であるので、IR24を通じて密陽23号の半矮性遺伝子給源になった可能性がある。密陽23号とsd-1座の半矮性をもつアキヒカリとのF1の長稈化の原因として、両親の半矮性遺伝子座の相違が想定された。そこで、1981年から密陽23号およびその先祖系統を遺伝子給源として同質遺伝子系統の育成に着手した。SCICP-SLOの短縮程度は78%でSC5やSCIIR24に比べて明らかに小さい。しかし、SC2とのF1が半矮性であるので、遺伝子座はsd-1と推定された。この点については、B9系統を使いラテン方面で評価した実験があり(荻ら 1991)、CP-SLOに由来する半矮性は低脚鳥尖に由来するB9の準同質遺伝子系統より有意に稈長が高く、両者は対立遺伝子であることが明らかであった。したがって、IR24および密陽23号の半矮性遺伝子は低脚鳥尖に由来するものと推定した。

表Ⅱ-3. 低脚烏尖に由来する半矮性遺伝子を持つ
系統と密陽23号とのF₁の稈長

品種および系統名	出穂期	稈長 (cm)
密陽23号/アキヒカリF ₁	8/14	88
密陽23号/熱研2号 F ₁	8/16	91
密陽23号/SC2 F ₁	8/30	78
密陽23号/真系8504 F ₁	8/14	76
密陽23号/GA3 F ₁	8/16	76
密陽23号	8/24	77
アキヒカリ	8/10	74
熱研2号	8/15	68
SC2	8/25	58
真系8504	8/9	56
GA3	8/11	63

1988年、6月9日移植、観音台圃場

熱研2号：アキヒカリ//アキヒカリ/(Ketan Nangka/ニホマザリ)F₄

SC2：(農林29号/台中在来1号)F₁/4*農林29号

真系8504：IR36/ニホマザリ//アキヒカリ

GA3：(密陽23号/アキヒカリ)F₂/2*アキヒカリ

イナバワセは、コシヒカリ／タレホナミに由来する半矮性系統で、コシヒカリ並の良食味品種である。しかし、いもち病に弱いため、広く普及しなかった。イナバワセの半矮性は、表Ⅱ-4に示すように、農林29号の稈長を15cm短縮する。また、SC5とのF1が長稈化しないことから半矮性遺伝子座は*sd-1*座と推定された。このため、イナバワセを食味不良のアキヒカリに代えて雄性不稔系統育成に利用している。

SCIレイメイの稈長は76cmと農林29号にくらべ9cm短稈である。短縮程度は他の準同質遺伝子系統とくらべ89%と小さかった。結局、密陽23号／アキヒカリF1や密陽23号／熱研2号F1が長稈化した理由は、レイメイ由来の*sd-1*座の対立遺伝子の作用力が弱く、雑種強勢による長稈化を十分に抑えることが出来なかったことによると考えられた。

低脚島尖由来の*sd-1*座の半矮性遺伝子をアキヒカリの遺伝的背景に導入したGA3では、アキヒカリの稈長81cmが63cmに短縮している(表Ⅱ-5)。短縮程度は78%であった。一方穂長の短縮程度は92%にとどまる。これが、*sd-1*座の半矮性遺伝子が世界各地で多収遺伝子として選択されてきた理由であると考えられる。なお、*sd-1*座の近傍には劣性の脱粒性遺伝子(*sh-2*)が連鎖する(Oba *et al.*, 1990)。

(2) 半矮性広親和性雄性不稔系統の育成

育成経過を表Ⅱ-6に示した。2組合せで育種を開始したが、最終的には熱研2号／GA3から90-125の1系統を選抜し、1992年春までに、B5の細胞質雄性不稔系統も育成した。個体選抜段階で細胞質雄性不稔化を開始したことにより最初の交配からわずか7年で雄性不稔化まで終了したことになる。

細胞質雄性不稔化では、片親と同じms熱研2号を細胞質源に用いたことにより、1回の戻し交雑が省けたことになる。なお、コシヒカリの*sd-1*人為突然変異系統、取2783(佐本・金井 1975、板倉ら 1983)の細胞質雄性不稔化も行ったが、この場合には雄性不稔細胞質源にmsコシヒカリを用いた。この場合は分離しているB1F1の半矮性個体に入ったB2F1の段階で細胞質雄性不稔化が終了したことになる。B2F1の交配は増殖もかねて1温室規模で行った(長稈分離個体に入った種子は廃棄)。この間わずか1年半であった。

育成系統の特性を表Ⅱ-7に示した。H90-125(表中では派生した兄弟系統のH90-86の特性を示した)は、短稈性が明瞭なこと、2カ年の試験で広親和性をもつことが確認されたこと、欠陥が少ないことに加えて出穂期が熱研2号に比べて晩生であるのでこれを選抜した。従来アキヒカリや熱研2号を細胞質雄性不稔化して種子親に用いていたが、これらの品種は極早生で、組合せることのできる花粉親の数が限られていた。H90-125は熱研2号に比べて出穂期が5日程度遅い。このため、今後は組合せ数が一挙に増えることになった。なお、H90-125はアントシアニン色素遺伝子、Cを保有するがアントシアニン活性化遺伝子、Aは保有しないためふ先色の着色は薄い。

表II-4. 準同質遺伝子系統を用いた異なる起源のsd-1座の半雑性遺伝子の作用力の評価

試験年	品種・系統名	戻し 交雑 世代	同 左 対		農林29号 同 左 対		SC2 同 左 対	
			稈長 (cm)	農林29号 比(%)	とのF ₁ の 稈長(cm)	農林29号 比(%)	とのF ₁ の 稈長(cm)	SC2 比(%)
1988	SCI南京11号 B ₃ 南京11号		63 72	70	81	90	67	108
	SCI広参菱1号 B ₄ 広参菱1号		72 54	80	88	98	67	108
	SCI密陽23号 B ₃ 密陽23号		64 76	71	84	93	65	105
	SCI IR24 B ₃ IR24		66 74	73	81	90	66	106
	SCICP-SLO B ₃ CP-SLO		70 79	78	84	93	68	110
	農林29号 (反復親) SC2* B ₃		90 62	69				
1989	SCIイナバワセ B ₄ イナバワセ		70 74	82	78	92	64	110
	SCIレイメイ B ₇ レイメイ		76 75	89	80	94	69	119
	農林29号 (反復親) SC2* B ₃		85 58					

*SC2 = (農林29号/台中在来1号) F₁/4 * 農林29号

表II-5. GA3/アキヒカリF₁、F₂集団の脱粒性と主要形質の平均値

試験材料	調査 個体数	脱粒性	稈長 (cm)	穂長 (cm)	穂数 (本)	粒着密度 粒/cm
G A 3 (P ₁)	19	脱粒個体 19	63	18.0	12	11.7
アキヒカリ (P ₂)	19	非脱粒個体 19	81	19.3	15	7.9
F ₁	20	非脱粒個体 20	75	19.5	14	10.6
F ₂	195	脱粒個体 54	68	18.9	13	9.0
		非脱粒個体 141	74	19.9	14	10.1
密陽23号(参考)	18	脱粒個体 18	81	23.5	14	7.2

1988年観音台圃場。

表II-6. 低脚烏尖由来の半矮性遺伝子と雑種不稔緩和遺伝子をもつ細胞質雄性不稔系統の育成経過

世代	年次	育 種 操 作		
交配	1986夏	熟研1号/GA3、熟研2号/GA3 (観音台圃場)		
F ₁	1987春	養成、1月播き5月収穫、各3個体 (温室)		
F ₂	1987夏	7月播き10月収穫 (温室) NK1/GA3 400粒播種 NK2/GA3 150 "		
F ₃	1988春	1月播き5月収穫 (温室) NK1/GA3 2000粒播種 NK2/GA3 750 "	細胞質雄性不稔化	
F ₄	1988 晩植	6月23日移植 (観音台圃場) NK1/GA3 1330個体移植 NK2/GA3 450 " NK1/GA3 36個体選抜 NK2/GA3 14 "	交配	1988夏 穂揃期に短稈長、C個体を選抜。ms熟研2号を母本として交配。
F ₅	1989 早植	5月15日移植 (谷和原圃場) NK1/GA3 5系統を選抜 NK2/GA3 4 " 広親和性判定のためインド型品種と全系統を交配。	B ₁	1989秋 1/2000aポットにと維持系統を混植。合計9系統
F ₆	1989秋	9月播種12月収穫 (温室) NK1/GA3 5系統 NK2/GA3 4 " CMS化のためポット内で右表のと混植。	B ₂	1990春 B ₁ F ₁ と維持系統とをバットに混植。合計5系統
F ₇	1990春	1月播種5月収穫 (温室) NK1/GA3 5系統 NK2/GA3 4 " CMS化のためバット内で右表のB ₁ F ₁ と混植。	B ₃	1990夏 B ₂ F ₂ と維持系統とをバットに混植。合計5系統
F ₈	1990 晩植	6月27日移植 (谷和原圃場) NK1/GA3 2系統群 NK2/GA3 3 " 生換 (観音台圃場、F ₆ 系統) 広親和性検定 栽培 (谷和原) 広親和性検定交配	B ₄	1991夏 観音台圃場に普通植えて戻し交配。合計3系統
F ₉	1991 早植	5月14日移植 (谷和原圃場) NK1/GA3 2系統群 NK2/GA3 3 " 広親和性検定 栽培 (谷和原) 日印 採種 (B ₄ も使う) 39組合せ	B ₅	1992春 温室一室でH90-125を増殖

熟研1号 (中間母本農9号) = 7粒かり / (Ketan Nangka / ニンマナリ) F₄
 熟研2号 = 7粒かり / 7粒かり / (Ketan Nangka / ニンマナリ) F₄
 GA3 = (密陽23号 / 7粒かり) F₃ / 2 * 7粒かり

表Ⅱ-7. 低脚烏尖由来の半矮生遺伝子と雑種不稔緩和遺伝子を持つ系統の特性調査

品種・系統名(組合せ)	出穂期 (月、日)	穂長 (cm)	穂数 (/株)	全重 (kg/a)	粒重 (kg/a)	女米重 (kg/a)	女米重 (%) (7対比)	女米品質	白米 品質	歩合	精 歩合	長幅 比	千粒重 (g)	穂発 芽性	苗型	備考
H90-81(熱研1号/GA3)	8.12	54.6	20.2	124.7	56.5	58.2	120	5.5	6	91.7	2.08	23.9	3-4	4 V	H90-12	
H90-82(")	8.12	66.5	20.1	125.0	58.1	44.6	92	4	3	88.7	2.17	23.7	2-3	4 H Y		
H90-83(")	8.10	53.7	17.6	128.3	66.6	53.0	109	5.5	5	91.1	1.99	25.7	3	3 H	H90-12	
H90-84(")	8.10	52.1	20.9	121.7	60.6	46.7	96	4.5	4	91.2	1.99	21.0	1-2	3 H Y		
H90-85(")	8.10	63.6	20.9	127.1	61.7	47.6	98	5	5	89.9	2.21	24.1	4	4 H Y		
H90-86(熱研2号/GA3)	8.15	54.8	18.2	120.0	56.5	45.1	93	5.5	5	90.5	1.96	22.3	3-4	3 H	H90-12	
H90-87(")	8.15	54.1	17.5	123.3	54.0	43.2	89	6.5	5	89.7	1.97	21.9	5	3 H	H90-12	
H90-88(")	8.11	64.6	19.4	122.9	58.3	44.4	91	5.5	6	90.9	1.93	21.4	3-4	2 H	H90-12	
H90-89(")	8.09	64.8	18.1	119.6	57.4	44.5	92	5	6	90.5	1.94	19.5	3	4 V		
H88-1(GA3)	8.05	61.4	18.0	115.8	61.1	48.3	99	5.5	5	91.5	1.95	20.3	4	3 H Y		
中母農9号(熱研1号)	8.05	78.3	21.4	22.8	135.0	63.3	57.2	118	5	4	90.1	2.30	23.5	2	4 Y	
熱研2号	8.09	77.8	20.6	21.9	135.8	68.4	53.5	110	5	5	90.6	2.03	21.0	4	3 H G	
アキヒカリ	8.05	78.1	20.2	21.5	127.5	62.0	48.6	(100)	4.5	4	90.6	1.81	21.0	4	4 V	
日本晴	8.20	79.5	21.0	25.5	151.7	58.5	46.8	96	3	3	90.7	1.85	21.0	3	3 V	

1990年観音台圃場、6月7日採種、生産力検定試験の結果。女米品質：上1～下9、白米品質：上1～下9

苗型：苗丈：高5～低い1、H葉が垂れる、V葉が立つ、V葉色淡い、C葉色濃い
H90-86は冬期間に世代促進後にH90-125と再付番。

3. 広親和性利用による日印一代雑種の収量性の向上

1) 目的

インドネシア在来種Ketan Nangkaはインド型イネにも日本型イネにも雑種不稔を示さない。Ketan Nangkaから雑種不稔緩和遺伝子、*S-5^h*を日本型イネに導入した熱研1号、熱研2号などの広親和性系統を用い、雑種不稔が解消された場合の日印F1の収量性を検討した。また、日印F1は前節で述べたように長得化、脱粒性など実用上の問題点が多いので、インド型品種を日本型品種と交配し、インド型の特徴を残しつつ、実用上不利な形質を少なくした系統を選抜し、稔性回復系統に用いる育種法について検討した。

2) 試験の方法

広親和性系統として主に用いた熱研1号（後に中間母本農9号として登録、アキヒカリ／（Ketan Nangka／ニホンマサリ）F4）と熱研2号（アキヒカリ／／アキヒカリ／（Ketan Nangka／ニホンマサリ）F4）は熱帯農業研究センター沖縄支所で育成された系統である。両品種は沖縄支所でChinsurah Boro IIの細胞質を用い雄性不稔化が開始されていたので、1988年以降の試験では雄性不稔系統として利用できた。

稔性回復系統としては、IRRI育成のIR24、IR26、IR36、IR58、CP-SLO（広親和性）やこれらに由来する韓国の密陽23号、伽などと中国インド型品種の桂朝2号、青2矮、紅陽矮、建梅矮などを用いた。C57は中国で育成された稔性回復系統で、科情1号／IR8／／京引35号（ミヨシ）に由来する（楊ら、1982）。ただし、C57は日本に導入された世代が若いため分離が著しく、ここで用いたC57は選抜されたもので、中国で黎優57号の稔性回復系統として用いられている系統と同一とは限らない。H87-77とH87-78はそれぞれ黎優57号／中国91号（アケノホシ）と黎優57号／西海144号に由来する稔性回復系統である。

稔性回復系統の育成として黎優57号／水原287号（太白、IRRI系統に由来する韓国のインド型品種）の後代から稈が短く、インド型の草型をもつ多数系統を選抜した（H87-49～H87-61）。また、選抜の基準のひとつにフェノール反応の有無を加えた。この中でms熱研2号と出穂期が一致する系統を選び、1987年に採種し、4か年にわたり生産力検定試験を実施した。また、この中の1系統に関東交1号の地方番号を付した。

生産力検定試験は本章第1節で述べた方法と同様であったが、種子数の少ない手交配F1を用いた試験では1本植え、細胞質雄性不稔を用いて採種したF1では2本植えとした。

3) 試験の結果および考察

(1) 広親和性系統を用いた日印F1の特性

熱研1号を片親としたF1の稔実率は、密陽23号と桂朝2号の組合せで90%

を越え、IR26とIR36との組合せでも84~85%程度で雑種不稔が解消されていることを示した(表II-8)。その結果、玄米重はアール当りの換算で70kg水準がそれ以上となった。これは多収品種の標準としてきたアキヒカリに比べて30%かそれを上回る多収であり、この場合の多収親の熱研1号と比べても10~20%多収であった。多収の要因として、穂数が減少が小さく、長稈長穂化し、全重が著しく大きくなったことがあげられる。しかし、長稈化に伴う倒伏も発生した。

一方、桂朝2号を花粉親とし、IR系統を種子親とした印印F1は中国で現在作付けされている一代雑種イネ品種と類似した組合せであり、これらも対アキヒカリ比で20~30%の多収を示した。これらと日印F1との大きな違いは稈長であった。印印F1は両親と比べて稈長がそれほど大きくなり多収化した。

msアキヒカリを共通の種子親とした組合せでは日印F1のmsアキヒカリ/CPSLOの収量が最も高く、日(日印)F1のC57の組合せがそれにつき、花粉親の育成に繰り返しの日本型を交配したH87-77とH87-78(日(日日印)F1に相当)の組合せで最も収量が低かった。このことは、雑種強勢の発現度と両親の近縁度が関連していることを示す1例であると考えられた。

(2) 関東交1号の育成

黎優57号/水原287号F5系統に由来する系統とms熱研2号とのF1の収量試験の結果を表II-9に示した。

1988年は冷夏で、東北、関東、東山等で冷害が発生し、茨城県の作況指数99であった(農林水産省農産課資料による)。低温のピークは7月下旬で、そのため、8月上旬中に出穂した材料に著しい障害不稔が発生した。特に、日印F1で不稔の発生が著しかった。試験した育成用のF1組合せのなかでも、ms熱研2号/H87-55のように稔実が極不良の系統もあったが、H87-53の組合せ(後に関東交1号と命名)のように、稔実率が83.6%で、比較のアキヒカリの81.3%と同様に高い組合せもあった。日印F1に低温による不稔が著しかった理由として、

①配偶子体型雄性不稔が種子親に用いられているために、不稔花粉が50%分離し、正常花粉量が半分であったこと、

②インド型品種の障害不稔感受性が優性形質であること、

③遠縁雑種に伴う花粉不稔が生じていたこと、

が考えられた。

なお、密陽23号と密陽23号を片親とした組合せでは不稔が比較的少なかったが、これは出穂期が8月24日と遅く、花粉の減数分裂期に強い低温が襲来しなかったためと考えられた。

1989年の試験ではH87-53の組合せが黎優57号/水原287号由来の系統を花粉親とした組合せの中で最も多収であった。H87-53は出穂期が種子親の熱研2号と一致するために採種栽培において移植時期を調節する必要がない。また、フェノール反応性をもつために、これをもたない種子親との混合種子の分別ができるので混植栽培による採種が可能である(表II-10)。そこで、

この組合せに関東交1号の地方番号を付した。

関東交1号の出穂期は、アキヒカリよりも3日程度遅い早生である。稈長は、アキヒカリよりも5~10cm長く、穂長も長いが、穂数は15%程度少ない。粒着密度は中で、一穂粒数が多い。籾は、無芒で紫黒色のふ先色をもつ。粒大は同程度である。収量性は、冷害を受けた1988年にはやや劣ったが、1989年には多収品種のアキヒカリとの対比で113%、1990年は131%、1991年は116%の多収であった。耐倒伏性は、検定が十分ではないがアキヒカリよりも弱く、コシヒカリよりも優ると推定される。葉いもち病に対しては未検定の真性抵抗性を持ち、圃場抵抗性の検定ができなかったが、種子親の圃場抵抗性がやや強なので極弱ではないと推定される。耐冷性は極弱である。品質は、玄米の外観、精白歩留、炊飯米の食味等が日本品種を基準とした場合には総じて不良であるが、インド型品種との比較では食味が優っている(表II-11)。

表Ⅱ-8. 広親和性を用いた日印F1の収量性

品種・系統名(組合せ)	出穂期 (月・日)	稈長 (cm)	穂長 (cm)	穂数 (/株)	全重 (kg/a)	玄米重 (kg/a)	同 年 比 % 倒伏	玄米 品質	千粒重 (g)	穂発 芽性	穂実率
熱研1号/密陽23号	8.16	113	25.8	14	168.2	69.2	128 3	4-5	25.0	2	90.5
熱研1号/桂朝2号	8.17	120	25.5	15	177.3	77.9	144 3-4	7	24.6	4	90.4
熱研1号/IR26	8.14	101	25.8	15	165.1	70.6	130 2-3	5-6	23.1	2	84.8
熱研1号/IR36	8.21	113	27.8	17	179.4	73.3	135 3-4	6	23.3	1	83.8
密陽23号/桂朝2号	8.23	95	27.0	12	154.6	69.0	127 0	6-7	25.2	4	88.0
IR26/桂朝2号	8.23	84	27.0	14	152.1	65.9	122 0	7	22.8	0	94.9
IR36/桂朝2号	8.19	89	23.8	15	147.3	70.3	130 2	7	21.8	4	93.2
熱研1号(=中母農9号)	8.07	85	22.4	17	139.2	63.9	118 0	6	23.3	2	94.1
密陽23号	8.22	82	27.0	13	153.6	63.6	117 0-1	6-7	24.3	2	91.2
桂朝2号	8.24	91	23.5	14	150.1	61.9	114 0	7	23.6	5	92.5
msアキヒカリ/CP-SLO	8.19	108	26.1	15	160.6	66.7	123 1	5	19.5	5	87.4
msアキヒカリ/C57	8.10	89	24.3	16	142.3	63.8	118 2	5	20.7	3	96.7
msアキヒカリ/H87-77	8.13	82	22.2	17	135.7	60.0	111 0	3-4	22.5	3	88.7
msアキヒカリ/H87-78	8.15	81	22.1	17	151.9	61.5	113 0	4	21.9	4	85.8
アキヒカリ	8.12	87	21.0	16	128.6	54.2 (100)	0 3-4		22.3	3	92.1
日本晴	8.26	85	20.0	18	151.3	53.4	98 0	3	23.2	2	88.6
密陽23号/アキヒカリ*	8.12	93	24.7	9	139.0	53.5	102 1		21.7	1	66.0
アキヒカリ*	8.11	79	19.4	12	114	52.2 (100)	0		21.4	4	94.9
密陽23号*	8.25	73	25.5	9	139	57.3	110 0		23.1	0	90.6

*: 1986年6月10日移植、その他は1987年6月9日移植、観音台圃場。

玄米品質: 上1~9下、倒伏: 0(無)~5(甚)、穂発芽: 0(難)~5(易)

H87-77-黎優57号/中国91号(=77/秘)、H87-78黎優57号/西海144号より選抜

表II-9. 関東交1号の成績

年次	品種・系統名(組合せ)	出穂期 (月・日)	稈長 (cm)	穂長 (cm)/(株)	穂数	全重 (kg/a)	玄米重 (kg/a)	同 74% 比%	玄米 品質	千粒重 (g)	穂発 芽性	稈実率 (%)	備 考	
1988	ms熱研2号/H87-49	8.15	100	21.8	18	146.7	43.3	82	5	22.1	2			
	ms熱研2号/H87-50	8.17	100	21.4	17	154.1	56.7	107	5	19.9	2	79.7		
	ms熱研2号/H87-53	8.16	94	22.7	16	143.9	50.0	94	6	20.9	2	83.6	関東交1号	
	ms熱研2号/H87-54	8.14	87	22.3	17	142.8	44.7	84		20.9	1			
	ms熱研2号/H87-55	8.17	88	21.9	16								稈実極不 良	
	ms熱研2号/H87-56	8.17	84	23.3	16	141.7	43.9	83	5-6	23.0	2	82.4		
	ms熱研2号/H87-57	8.15	87	22.2	17	150.8	40.6	76	4-5	20.9	1			
	ms熱研2号/H87-59	8.15	91	21.4	19	145.0	56.7	107	5-6	20.9	3			
	ms熱研2号/H87-60	8.16	83	21.8	16	131.7	30.8	58	4	21.4	3			
	ms熱研2号/H87-61	8.14	82	21.9	17	129.4	48.3	91	6	21.2	3			
	冷	ms熱研2号/桂朝2号	8.14	93	23.3	16							51.3	稈実極不 良
	害	ms熱研2号/IR58	8.14	96	24.0	18								"
		ms熱研2号/IR24	8.17	92	23.8	15								"
	年	ms熱研2号/IR26	8.13	83	23.4	16							13.8	"
ms熱研2号/密研23号		8.24	85	26.1	12	140.3	52.5	99	6	23.8	-	54.8		
H87-50		8.17	67	20.6	20	123.9	38.1	81	5	17.5	1	78.4		
H87-53		8.14	60	19.4	19	120.8	37.5	79	7	21.8	1	86.6		
H87-56		8.13	48	21.0	23							36.6	稈実極不 良	
熱研2号		8.15	85	19.5	22	143.9	57.5	108	6	21.0	5	90.8		
密研23号		8.24	85	26.1	12	140.3	52.5	99	6	26.8	-	80.1		
アキヒカリ		8.11	87	19.1	19	137.8	53.1	(100)	3-4	20.3	3	81.3		
1989		ms熱研2号/H87-49	8.15	98	23.5	18	157.4	61.5	107		21.4	4	88.8	
		ms熱研2号/H87-50	8.16	94	21.4	19	160.3	60.6	105		22.1	1	89.5	
	ms熱研2号/H87-53	8.16	92	23.8	17	150.2	64.9	113		23.3	3	90.2	関東交1号	
	ms熱研2号/H87-54	8.13	85	23.2	16	147.6	59.5	103		20.3	2	86.9		
	ms熱研2号/H87-55	8.18	85	22.8	18	150.0	55.6	97		24.0	3	80.7		
	ms熱研2号/H87-56	8.14	82	22.4	16	146.0	61.5	107		23.0	3	84.3		
	ms熱研2号/H87-57	8.14	82	22.9	18	151.9	59.4	104		21.7	2	78.6		
	ms熱研2号/H87-59	8.15	89	21.3	19	152.3	63.3	110		21.8	3	93.1		
	ms熱研2号/H87-60	8.15	76	20.6	15	143.2	49.7	86		20.8	4	71.3		
	ms熱研2号/H87-61	8.15	79	21.8	17	136.4	57.2	99		21.2	2	82.1		
	ms熱研2号/IR58	8.15	102	24.5	22	161.5	69.2	120		21.8	4	90.9		
	ms熱研2号/IR26	8.13	89	25.1	18	154.4	54.6	95		21.0	3	76.4		
	密研23号	8.29	82	27.0	14	145.5	46.3	81		24.5	0	66.9		
	アキヒカリ	8.13	85	19.8	19	138.2	57.5	(100)	4	21.7	3	96.0		

つづき

年次	品種・系統名(組合せ)	出穂期		穂長 (cm)	穂数 (/株)	全重 (kg/a)	玄米重 (kg/a)	同 アキカ 比%	玄米 品質	千粒重 (g)	穂発 芽性	備考
		(月,日)	(cm)									
1990	ms熱研2号/H87-50	8.11	88	22.5	20	152.1	55.7	113	4	18.4	2	
	ms熱研2号/H87-53	8.08	85	22.6	17	149.2	64.2	131	5	21.0	4	関東交1号
	ms熱研2号/H87-56	8.10	81	22.9	19	140.0	54.8	112	4-5	20.6	4	
	ms熱研2号/新青矮1号	8.08	90	23.6	18	163.3	69.7	143	5	21.4	4	奥羽交1号
	ms熱研2号/青二矮	8.10	94	24.3	17	155.0	61.2	125	5-6	21.8	5	
	ms熱研2号/紅陽矮	8.12	101	23.0	19	162.3	62.7	128	6	21.4	4	
	ms熱研2号/建梅矮	8.06	92	23.2	19	149.2	60.3	123	6-7	22.6	-	
	密陽23号	8.17	71	27.6	15	148.8	58.3	119	4-5	19.4	2	
	アキヒカリ	8.06	74	19.8	20	123.3	48.9	(100)	4-5	21.4	3	葉いもち
1991	ms熱研2号/H87-50	8.08	101	23.0	17	172.2	65.9	123	4	20.0	3	6
	ms熱研2号/H87-53	8.09	95	24.0	17	156.7	62.0	116	6	21.8	5	6 関東交1号
	ms熱研2号/H87-56	8.08	89	24.0	17	157.4	55.6	104	4	22.0	5	6
	ms熱研2号/新青矮1号	8.09	101	24.0	17	155.4	63.5	119	7	21.6	5	5 奥羽交1号
	ms熱研2号/IR58	8.07	103	25.5	21	168.0	64.9	115	6	21.1	3	5
	ms熱研2号/青二矮	8.10	102	26.0	15	162.4	58.4	109	7	22.7	4	
	ms熱研2号/紅陽矮	8.08	101	23.0	17	163.6	59.2	111	6	21.5	1	4
	ms熱研2号/建梅矮	8.03	103	24.0	16	143.1	52.4	98	8	22.8	3	4
	ms熱研2号/伽倻	8.10	101	26.0	14	165.8	67.2	128	6	21.4	1	6
	密陽23号	8.22	73	26.5	13	128.8	53.5	76	5	22.4	2	4
	新青矮1号	8.13	70	23.0	16	140.8	57.6	108	7	19.7	4	-
熱研2号	8.06	79	20.0	20	137.6	49.5	93	6	19.6	5	6	
アキヒカリ	8.03	89	18.0	19	131.3	53.4	(100)	3	20.6	4	9	

観音台圃場 6月上旬移植。玄米品質:上1~下9,倒伏:0(無)~5(甚),穂発芽:0(難)~5(易),葉いもち:0(極強)~10(極弱)
H87-49~H87-61:黎矮57号/水原287号に由来する稔性回復系統。水原287=太白、韓国インド型品種。

新青矮1号、青二矮、紅陽矮、建梅矮:中国インド型品種。伽倻、青青:韓国インド型品種

表Ⅱ-10. 関東交1号の両親の特性

系統名 品種名	出穂期 (月.日)	稈長 (cm)	穂長 (cm)	穂数 (本/株)	フェノール反応	先色
熱研2号	7.29	63	19.0	12.8	無	濃紫
H87-53	7.28	49	16.8	10.6	有	黄白
アキヒカリ	7.27	69	17.7	9.8	無	黄白

1989年谷和原圃場、系統栽培の調査、移植期は5月15日。

表II-11. 関東交1号の特性検定成績

系 統 名 品 種 名	葉いもち病 発病程度 評価		穂発芽性	耐冷性	食 味	
					ねばり	うまさ
関東交1号	6	R	やや難	極弱	-0.30	-0.35
アキヒカリ	9	中	中	弱	-0.10	0.00
日 本 晴	10	弱	中	弱	0	0

1989年成績。

葉いもち病は畑晩播試験の結果、6月12日播種、037b+菌を接種。

成熟期に収穫した穂を冷蔵のち、30℃、7日間の発芽程度で判定。

耐冷性は福井農業試験場による。

食味試験は食糧庁の基準に準じて行った。

4. 考察

日印F1における品質以外の諸形質の特徴は以下の如くである。

- ①稔性：雑種不稔が発生する。特に中国のインド型品種とのF1で著しい。
- ②出穂期：日本型品種間のF1は両親の中間となるが、
 - a. アキヒカリなど非感光性の早生の日本型品種と密陽23号などの晩生のインド型品種のF1は早生となる、
 - b. ニシホマレなど感光性日本型品種とインド型品種とのF1は両親よりも晩生化する、
 - c. アキヒカリなど非感光性の早生の日本型品種と矮脚南特などの非感光性早生のインド型品種とのF1は強い感光性が現れて極晩生化する場合がある。
- ③稈長：両親よりも著しく長稈化する。
- ④穂長：長穂のインド型親なみか、それ以上の長穂となる。
- ⑤穂数：多けつ日本型なみかそれよりも少けつになる。
- ⑥全重：両親よりも著しくふえる。
- ⑦玄米重：両親よりも多収となる。
- ⑧千粒重：組合せにより異なる。
- ⑨葉もち：強くなる。
- ⑩耐冷性：低温による茎葉の脱色は日本型の抵抗性が優性で、花粉の障害不稔はインド型の感受性が優性である。
- ⑪穂発芽性：一般に易となるが極難のインド型の休眠性は優性でF1は難となる。
- ⑫脱粒性：インド型親がもつ脱粒性が優性に残る。

日印F1には大きな雑種強勢が期待できるが、本章で見たとおり、日本での実用栽培上かなり不利になる形質が少なくない。日印F1の育種においては、これらの不利な形質については両親の遺伝的改良によって解決することが望ましい。

雑種不稔（種子不稔）に関してはKetan Nangka由来のS-5^aを導入した広親和性系統を片親に用いることによりほぼ解決した。ただし、インド型品種のなかにはS-5^aが完全に作用しない品種もあり、今後の検討を要する。

出穂性に関しては、中国のインド型品種と日本品種とのF1（上のc組合せ）は西南諸島以外での実用栽培は困難なほど極晩生なので、育種の対象からははずすべきと考える。ただし、日本型と交配して極晩生しない中国のインド型品種も多数ある。インド型品種と日本の感光性品種とのF1（上のb組合せ）については、晩生化の程度は上のc組合せ程でなく、組合せによっては九州や中四国の中晩生種と同程度の出穂期となるので利用が可能と考える。ただし、感光性品種は出穂期の年次変動が小さく、基本栄養生長性の品種の出穂期は気温による年次変動が大きいので、両親の出穂期が合致しない危険がある。

稈長については、長稈化をさけるために、作用力の強いsd-1^aの半矮性遺伝子を両親に組み込むことを目標として育種を行った。その結果、雑種不稔緩和遺伝子S-5^aと低脚島尖由来のsd-1^aを合わせてもつH90-125を育成した。さらに

CMS化も終了した。

長穂化は多収性にとり好ましい形質であるが過度の長穂化は登熟を損ねる懸念もあるので注意を要する。

穂数の減少は大穂化で十分に補償されている。また、少けつ化に伴い太茎化し、強稈になるという長所がある。

初期生育で強く発現する雑種強勢が全重の増加をもたらす。全重を増大させつつ、収穫指数を維持すれば多収となる。このため、収穫指数に関連した形質に留意して両親やF1を選抜することが重要と考えられる。

千粒重は粒形と関連する。一般に長粒品種は千粒重が小さい傾向にある。粒形は品質と関連するので重要であるが、F1の粒形は組合せによって様々であるが、粒長は両親の中間となるので、長粒/短粒のF1は中粒となる場合が多い。

耐病性は優性遺伝子により支配される場合が多いので、一代雑種品種は普通品種に比べ有利であると考えられる。いもち病については優性遺伝子支配の真性抵抗性遺伝子が7遺伝子座、14遺伝子が知られている(清沢 1980)。また、菌系に対する特異性の小さい圃場抵抗性が知られている(浅賀 1981)。圃場抵抗性はF1では両親の中間となることが多い(丸山ら 1984)。従って、一代雑種品種のいもち病抵抗性は弱親より必ず強く、多くの組合せで両親よりも強い場合が期待できる。

耐冷性は一代雑種イネ品種が日本で定着する上できわめて重要な形質であるが、日印F1は茎葉の耐冷性では好ましいが、花粉の減数分裂期の障害不稔では感受性の場合が多く、インド型親を改良しておく必要がある。また、[cms-bo]のような配偶体型雄性不稔細胞質は花粉量が半減するため(新城 1984)、障害不稔を助長する懸念がある(東北農業試験場成績)。このためにも、環境応答遺伝子雄性不稔等を用いた二系法の開発が重要である。さらに、日印F1では部分的な花粉不稔も発生する。この点についても親系統を改良しておく必要がある。

穂発芽性は収穫期が高温多湿となる早期栽培や関東、北陸以西で発生し、品質を損なう。F1の出芽速度が早いこと(三上ら 1992)は穂発芽のしやすさと関係しているものと考えられる。幸いインド型品種の強い休眠性は優性に遺伝し(岩下 1971)、選抜しやすい形質(丸山 1980)なので、育種上の解決は容易と考えられる。

脱粒性は優性遺伝子(Kinoshita 1984)と弱い劣性遺伝子(Oba *et al.* 1990)が知られている。脱粒性は低温登熟下で強くなる傾向にあり、強い脱粒性をもつ日本品種はない。インド型品種の強い優性の脱粒性は改良する必要がある。関東交1号の花粉親のH87-53は後期世代で系統群のなかに非脱粒個体が分離している系統を発見し、それを固定したものである。

以上のように、日印F1には大きな雑種強勢が期待できるものの、形質によっては不利な場合も少なくない。しかし、これらの点は両親系統の注意深い育種と優良組合せの選抜により克服可能と考えられる。

以上、著者はイネにおける雑種強勢を向上させるため、日印F1による一代雑種

の育種法について研究し、雑種不稔緩和遺伝子利用による日印F1では莖葉に大きな雑種強勢が発現する上、雑種不稔が解消され極多収になることを明らかにした。また、稈長で過度に発現する雑種強勢は両親に半矮性遺伝子*sd-1*を組み込めば抑制が可能であることを明らかにし、*sd-1*遺伝子と雑種不稔緩和遺伝子とをもつ日本型の細胞質雄性不稔系統を育成した。さらに、花粉親がフェノール反応遺伝子*Ph*をもち混植栽培が可能な日印交雑による一代雑種系統関東交1号を育成した。

Ⅲ、一代雑種イネ品種における 品質・食味の研究

主食用米の品質は、玄米・白米の外観品質と炊飯米の食味にわけられる。外観品質は搗精歩留りなどの搗精特性とも関連して重要である。食味は消費者にとって最も重要な形質のひとつである。一代雑種イネ品種の生産物である米はF₂世代であることに特徴がある。ただし、米の形・重さを決定する内外穎の形状、果皮の色は種子親の組織であるので分離しない。一代雑種イネ品種の粒形、千粒重については第Ⅱ章で既に論じた。ここでは、日印F₁の玄米の外観品質に関する観察結果と、食味、アミロース含量に着目した混米食味試験、および、糧のインド型系統を花粉親としたF₁の食味について記述する。

1. 一代雑種における玄米の外観品質

1) 目的

わが国では、食糧事務所の検査員が玄米の外観品質を検査し、その等級に応じて米の政府買い取り価格が決定される制度が長期間にわたり続いている。このため、日本品種は玄米外観品質で厳しく選抜を加えられてきた。一方、海外では、食糧不足から、玄米外観品質や食味が不十分だが極多収な品種が育成され、普及している地帯が多い。このような多収インド型品種を片親に利用した一代雑種イネ品種の育成において、F₁と両親について玄米外観品質を観察し、優良組合せを選抜する上での問題点を探ることを目的とした。

2) 試験方法

玄米外観品質の観察は常法によった。すなわち、収量試験材料について、完全(登熟)粒の割合、完全粒の透明度と光沢、果皮色、乳白・心白・腹白・基白・背白の大きさと混入割合、胴割れ・くびれ米の混入割合、未熟粒の混入割合、穂発芽粒の有無と混入割合、溝の深さ、胚芽の大きさ等を観察して、上上(1)～下下(9)に分級した。また、観察にあたっては粒形と粒大は一切考慮にいれなかった。2反復のA、B区の観察結果が5と7のように2階級離れることはほとんどなかったが、一致しなかった場合には3～4、あるいは3、5などと記した。試験材料は表Ⅲ-1に示したとおりである。また、栽培方法は第Ⅱ章第1節でのべた方法と同様であった。

3) 結果および考察

表Ⅲ-1に熱研1号(=中間母本農9号)とインド型品種とのF₁、表Ⅱ-2(第Ⅱ章)にms熱研2号と日印交雑から育成された系統とのF₁と両親の品質を記した。熱研1号と密陽23号の組合せでは、熱研1号が6、密陽23号が6.5

に対してF1は4.5と著しく良質化した。この原因は、密陽23号に心白が多く、等級が低く観察されていたが、F1ではそれが解消したためと考えられた。一方、熱研1号と桂朝2号(品質7)の組み合わせではF1も7と劣った。桂朝2号は玄米の光沢が鈍く、溝が深く、大きな腹白が高い頻度で出現する。桂朝2号のF1はいずれも強く腹白が残り、これが等級を下げた。中国の多収種品種は南京11号など、完全粒に大きな腹白がでる品種が多いので利用にあたっては注意を要する。

表Ⅲ-1によるとms熱研2号に黎優57号/水原287号の後代より選抜したH87-50、H87-53、H87-56を組合せたF1では、熱研2号が6、花粉親がそれぞれ、3、5、7であったが、F1はそれぞれ5、6、5.5と両親と同様な等級であった。熱研2号は果皮色が濃く、透明度も低い。したがって、これらの熱研2号がもつ不良形質が劣性形質でないことが考えられた。

2. 一代雑種の炊飯米食味

1) 目的

日本品種は炊くと光沢があり、粘り、軟らかく、また冷えても軟らかさが持続する。コシヒカリやササニシキに代表される良食味品種はこの傾向が特に強い。またコシヒカリやササニシキの普及の拡大に伴い、このような米を嗜好する人口もふえたと考えられる。一方、インド型品種は多様で、タイの高級品種、カオドマリのように、長粒で、少し粘り、軟らかい米が好まれる傾向にあるが、栽培されている多くのイネは高アミロースの多収雑米を産生する。一代雑種イネ品種の目的も多収なので、このような品種を育種材料とすることになった。そこで、日印F1の食味を調査することを目的とした。

2) 試験方法

官能検査による食味試験は食糧庁の食味試験実施要領(改正 昭和59年5月16日59食糧587)に準じた。ただし、食糧庁では1回に標準米(滋賀県産日本晴)を含めて4点を比較することに対して本試験では10点を試食し、農業研究センター産日本晴を基準とした。また、パネルは約20名であった。試験は1週間にわたり実施された。供試材料は第II章第3節に示した1987年産の生産力検定試験で収穫された米を用いた。

3) 結果および考察

食味試験の結果を表III-1に示した。熱研1号の育種材料であるアキヒカリは東北地方で栽培された多収品種であるが、食味不良のため、現在では作付けが急減している品種である。アキヒカリの食味は-0.15であった。熱研1号も-0.24と標準の日本晴よりも低かった。粳米のアミロース含量は糯遺伝子座(Wx^a)に Wx^a をもつと高アミロースになり、 Wx^b をもつと中アミロース含量にな

表Ⅲ-1. 日印F1の玄米品質と炊飯米の食味

組合せ	出穂期 (月日)	稈長 (cm)	収量 (kg/a)	玄米外観	炊飯米
				品質 1~9	食味 -3~+3
熱研1号/密陽23号	8.16	113	69.2	4.5	-0.32
熱研1号/IR26	8.14	101	70.6	5.5	-1.92**
熱研1号/IR36	8.21	113	73.3	6.0	-1.65**
熱研1号/桂朝2号	8.17	120	77.9	7.0	-2.00**
密陽23号/桂朝2号	8.23	95	69.0	6.5	-1.63**
IR26/桂朝2号	8.23	84	65.9	7.0	-2.16**
IR36/桂朝2号	8.19	89	70.3	7.0	-2.32**
msアキヒカリ/CP-SLO	8.19	108	66.7	5.0	-0.80*
msアキヒカリ/C57	8.10	89	63.8	5.0	-0.41
msアキヒカリ/H87-77	8.13	82	60.0	3.5	0.18
msアキヒカリ/H87-78	8.15	81	61.5	4.0	0.41
熱研1号	8.7	84	63.9	6.0	-0.24
密陽23号	8.22	82	63.6	6.5	-0.42
桂朝2号	8.24	91	61.9	7.0	-2.47**
南京11号	8.18	83	65.0	8.0	-2.58**
アキヒカリ	8.12	87	54.2	4.5	-0.15
コシヒカリ(比較)					1.32**
日本晴(標準)					(0.00)

1987年6月9日移植、観音台圃場。玄米品質：上上1~9下下。表Ⅱ-8と共通。

炊飯米食味：-3極不良~+3極良。食糧庁の基準に準じて実施した試験の総合評価値。1回に9点試食、標準品種は別途に栽培した日本晴とした。パネルは約20名。1~3回の食味試験の平均値。

熱研1号=中母農9号。IR26、IR36=IRRI育成高アミロース品種。CP-SLO=IRRI育成品種、中アミロース系統。

C57=中国育成品種、黎優57号の稈性回復系統。

H87-77は黎優57号/中国91号(=アハハ)より選抜した稈性回復系統。

H87-78は黎優57号/西海144(=マハカ)号より選抜稈性回復系統。

炊飯米食味の分散分析：**1%、*5%で有意。

ることが知られている (Sano 1984)。インド型品種の多くは Nx^a を、日本型品種の大部分は Nx^b を、糯品種は nx をもつ。密陽 23 号は韓国で育成されたインド型品種で IR1317/IR24 号に由来する。IR24 はジャワ型品種を用いて育成された品種で、日本型品種と同様に、中アミロース遺伝子 Nx^b をもつものと考えられ、炊飯米の粘りが強い。密陽 23 号の評価が -0.42 にとどまったのは、密陽 23 号が IR24 の Nx^b を受け継いでいることによるものと考えられた。一方、IR26、IR36、桂朝 2 号、南京 11 号は Nx^a をもつと推定され、高アミロースで炊飯米は粘らず硬く、食味試験の結果は大変に低い評点になった。一方、比較のコシヒカリは高く評価された。

熱研 1 号と密陽 23 号の F1 は両親ともに Nx^b をもつので、日本品種なみのアミロース含量であったと推定されるが、標準の日本晴よりも低い評価となった。しかし、高アミロースのインド型品種を片親あるいは両親にもつ F1 はきわめて低い評価であった。 Nx^b/Nx^a の F1 に着生する米粒では高アミロースが 3/4、中アミロースが 1/4 分離する (Kumar *et al.* 1987, Kumar and Khush 1987, Kumar and Khush 1988)。このため、炊飯米のアミロース含量が全体として高くなり、食味極不良となったものと考えられた。

msアキヒカリを種子親とした 4 組合せについても食味試験を実施したところ、組合せにより結果が異なった。CP-SLO は IR24 の片親で Nx^b 遺伝子の給源であると考えられるが、アキヒカリとの F1 の食味は不良であった。C57 は稔性回復遺伝子遺伝子を IR8 に由来する系統である。C57 の食味試験は行われなかったが、msアキヒカリと F1 の食味試験の結果から Nx^b をもつものと推定された。しかし、評価は -0.41 とかなり低かった。一方、H87-77 と H87-78 はそれぞれ、黎優 57 号 (=msレイメイ/C57 の F1) / 中国 91 号 (=アケノホシ) と黎優 57 号 / 西海 144 号 (=ヤマチカラ) から選抜された稔性回復系統である。

これらを msアキヒカリに交配した F1 は食味評価は標準の日本晴に比べて、プラスになった。このように、同じ Nx^b をもつ F1 組合せでも、組合せによって食味は大きく変動し、花粉親を日本型品種に遺伝的に近づければ食味の改良は可能である。しかし、表中に示したように、花粉親が日本型品種に近づけばその分収量水準が下がる傾向にあった。

3. インド型品種に糯米を混合した場合の食味

1) 目的

日印F1においては、アミロース含量に関する遺伝子が異なる組合せのため、米粒がアミロース含量で分離する組合せも考えられる。また、わが国では古米など食味の不良な米に糯米を混ぜて食味を改良することも行われている。そこで、インド型品種に糯米を混米した場合の食味の変化について検討した。

2) 試験方法

インド型高アミロース米として桂朝2号を、中アミロース米として密陽23号を、混ぜる糯米としてふ系糯119号を用いた。糯米の混米割合は0%、5%、10%、20%とした。食味試験は上記の食糧庁の基準に準じて行ったが、良、不良の幅を+5~-15とし、一度に比較と標準を含め11点を評価した他、標準米として農業研究センター産の日本晴を用いた。反復は異なる試験日の8回とした。

3) 結果および考察

比較として用いたアキヒカリの食味は、通常は日本晴よりも劣るが、標準の日本晴の搗精が不調で食味がやや不良であったため、+0.66と高めの値だった。また、コシヒカリも通常よりも高めに評価されたと考えられた。

桂朝2号の非混米区は-3.66ときわめて低い評価であった。混米割合を増すことにより、僅かに評価が向上する傾向にあったが、糯米を20%混米した区も-2.72ときわめて不良であった。密陽23号の食味は-0.63で桂朝2号に比べて評価が高いが、アキヒカリが+0.66であることを考慮すると食味評価はかなり不良であったと考えられた。密陽23号に糯米を混米した場合も、桂朝2号の場合と同様に食味が改善される傾向にあったが、20%混米した場合でも-0.20と通常の日本品種の水準には達しなかった(表Ⅲ-2)。

以上の実験結果からアミロース含量は食味評価に影響するが、それだけがインド型品種の食味不良の原因ではないと推定された。すなわち、桂朝2号と密陽23号の食味の差はアミロース含量に起因するが、密陽23号の食味が不良な原因はアミロース含量以外にあると考えられた。

表Ⅲ-2. 異なるアミロース含量のインド型品種に糯を混米した場合の食味

試験区	総合評価	外観	香り	味	ねばり	硬さ
	5良～ -5不良	5良～ -5不良	5良～ -5不良	5良～ -5不良	5粘～ -5不粘	5軟～ -5硬
高アミロース米 (桂朝2号)	-3.66	-2.22	-0.66	-3.15	-4.04	-3.54
高アミロース米95% +糯5%	-3.62	-1.40	-0.09	-3.12	-4.08	-3.16
高アミロース米90% +糯10%	-3.42	-1.32	-0.29	-2.92	-3.71	-2.88
高アミロース米80% +糯20%	-2.72	-1.14	-0.14	-2.16	-2.79	-2.62
中アミロース米 (密陽23号)	-0.63	-0.52	+0.03	-0.57	+0.61	-0.04
中アミロース米95% +糯5%	-0.58	-0.56	-0.08	-0.34	+1.00	+0.11
中アミロース米90% +糯10%	-0.37	-0.64	-0.03	-0.39	+1.05	+0.20
中アミロース米80% +糯20%	-0.20	-0.99	-0.10	-0.26	+2.15	+0.82
アキヒカリ (比較)	+0.66	+1.27	+0.35	+0.26	+0.77	+0.36
コシヒカリ (比較)	+1.85	+1.44	+0.13	+1.45	+1.83	+0.79
日本晴 (標準)	(0)	(0)	(0)	(0)	(0)	(0)

食糧庁の基準に準じて実施した。ただし、良不良の幅を-5～+5に設定した。

パネルは17～18名。混米した糯品種はふ系糯119号。

同時に実施した3回の試験の平均値。

総合評価のl. s. d. (スチューデント化した範囲) 5%=0.96、同1%=1.36

4. 糯インド型系統を花粉親とした一代雑種の炊飯米食味

1) 目的

3項の試験では、インド型品種の粳米に糯米を混米したが、顕著な食味の改善は認められなかった。そこで、糯のインド型系統を花粉親にして粳の日本型品種に交配した場合の食味について検討した。

2) 試験方法

1987年の生産力検定試験材料を供試した(一部本章第2節の試験と共通)。花粉親として用いた真系8539は、熱帯農業研究センターでIR50/IR36/Ketan Nangkaの後代から選抜された糯系統である(Ketan Nangkaは糯品種)。草型は典型的な半矮性インド型である。これと熱研1号とのF1に加えて対照区として熱研1号/IR36号のF1、比較としてアキヒカリとコシヒカリとを試食した。食味試験法は第2節と同じである。

3) 結果および考察

表Ⅲ-3に試験結果を示した。20人のパネルが試食した1回の調査値である。大部分のパネルはコシヒカリを良食味と判定し、アキヒカリを日本晴と同等かやや劣ると評価した。対照区の熱研1号/IR36は大部分のパネルが粘りがなく不良と評価した。一方、糯の真系8539を花粉親としたF1は、粘りでは大部分のパネルが「粘る」と判定したが、3パネルは粘り過ぎると備考欄に記載し、評点をマイナスとした。また、他の3パネルはモチ臭がすると記載し、内2パネルがマイナスとした(表脚注参照)。この食味試験は標準の他に9点を試食したが、糯米粒が含まれる試料はこの組合せのみであったことも、モチ臭をきわだたさせる理由であった可能性がある。その他のパネルは2名が標準と同じと判定し、残りの12名は良食味と評価した。このように、インド型の花粉親を糯とした場合には、評価は分かれるものの、日印F1の食味が改良される可能性が示唆された。

表Ⅲ-3. 広親和性糯インド型系統を花粉親とした日印F1の食味

パネル 番号	熱研1号/ 真系8539		熱研1号/ IR36		アキヒカリ		コシヒカリ	
	総合	粘り	総合	粘り	総合	粘り	総合	粘り
1	-1	3 a	-3	-3	-1	-1	1	1
2	1	1	-2	-2	0	0	2	2
3	-2	3 a	-2	-2	-1	-1	2	2
4	1	1	-2	-2	0	0	1	1
5	1	2	-2	-2	0	0	1	2
6	1	0	1	-1	-1	0	1	1
7	1	1	-1	-2	0	-1	0	0
8	1	1	-3	-3	-1	-1	2	2
9	-2	-1 b	-2	-2	0	0	0	0
10	0	1	-1	-1	0	1	0	0
11	-1	0 b	-2	-2	-1	-1	1	1
12	1	3 b	-2	-2	0	0	1	1
13	1	2	-3	-3	0	0	1	1
14	-1	3 a	-1	-2	0	0	2	2
15	0	2	-1	-1	1	1	1	0
16	1	1	-1	-1	0	0	2	1
17	2	1	-2	-2	0	-1	1	0
18	1	2	0	-2	0	-1	0	0
19	2	3	-2	-2	-1	-1	1	1
20	2	2	-2	-2	0	0	2	1
平均	0.45	1.55	-1.65	-1.95	-0.25	-0.30	1.10	0.95
分散	1.52	1.31	0.98	0.37	0.30	0.43	0.52	0.58

1987年産生産力検定試験材料(表Ⅱ-3-1と一部共通)

食味試験方法は表Ⅲ-1に記した通り。1回だけの試験結果。

総合のl. s. d. (ステータント化した範囲) 5%=0.75、同1%=0.93

粘りのl. s. d. (ステータント化した範囲) 5%=0.68、同1%=0.84

a: 粘りすぎると記述したパネル、b: モチ臭がすると記述したパネル

5. 考察

外観品質

玄米の外観品質は、酒米の心白や糯の乳白色とも関係するが、最も深く関係するのは搗精においてである。農家は収穫した籾を玄米に脱ぶして売り、玄米で流通し、小売り段階で精米し、白米を消費者が購入するのが米の一般的な流れである。従って、食味を消費者のための品質とするならば、玄米の外観品質は流通・小売り業者のための品質である。海外には、流通・精米業者が籾を農家から買い取り、籾から直接搗精する場合が少なくない。この場合、玄米の外観品質が検査されることはない。玄米の外観品質は「上米率」（白米整粒/籾重）に関係する要素として理解され、育種の場面においてのみ意味をもつ。玄米の外観形質に対する優先度も日本の場合と少し異なり、米の砕け易さなど、短粒種だけの日本にない形質も重要となっている。また、玄米の溝の深さのように、従来あまり重視されなかったが、搗精歩留りに関係し、しかも品種間差が明瞭な（Bhaskaran and Srinivas 1984）形質も重要である。

玄米の外観品質は関連する形質が多く、多数の遺伝子が関与している。また、一代雑種イネ品種の場合には胚と胚乳がF₂世代に進んでいることから、その遺伝は一層複雑である。従って、両親系統の育種や組合せ検定で現実的に対処する必要がある。なお、赤米、紫黒米は優性遺伝子に支配されるので両親のいずれかが着色していればF₁も着色する。また、香り米の香りは1劣性遺伝子支配で、葉を煮ると同様の香りがする（矢野ら 1991）ので、植物体にも、胚乳でも発現していると考えられる。従って、香り米/非香り米の一代雑種イネ品種では香り米粒が1/4分離することになると考えられる。また、両親を糯とすればF₁も糯となるので、玄米の外観品質のうちの心白などの問題は解消される。

粒形・粒重

米は炊く程度との差はあれ、縦方向に余計に伸長する傾向にあるので、短粒種（長幅比2以下）と中粒種あるいは中粒種と長粒種（長幅比3以上）の炊飯米を一見して区別することは困難になる。従って、消費者の段階では粒形はそれほど重要な形質ではなくなる可能性がある。しかし、流通場面では差別が生じること（例えば玄米の検査基準が確立されていない等）に加え、精米段階では、現在広く使われている搗精方式では長粒米が割れやすいなどの問題がある。しかし、長粒あるいは中粒インド型系統を片親とした日印F₁は長幅比2.5以下の中粒になるので、実用上の問題は小さいと考えられる。

世界の稲遺伝資源の粒重は千粒重で約10gから約50gまで分布する。インド、スリランカでは極小粒の高級品種が栽培されているし、イタリアーでは大粒種が好まれている。日本では、2.2~2.4g程度の品種が大部分で、消費者もそれに慣れていると考えられるので、極端な大粒や小粒は好ましくないと考えられる。しかし、内外の主力品種の千粒重に大きな変異はなく、粒重は一代雑種イネ品種の育

種上大きな障害とはならないと考えられる。

食味

竹生ら(1983)は炊飯米の食味試験による評価と理化学特性について調査したところ、「精米のタンパク質とアミロース、精米粉アミログラム特性のうち、最高粘度、最低粘度、ブレイクダウン、精米の炊飯特性のうち、炊飯液のヨード呈色度、米飯のテクスチュロメーター特性のうち、硬さ、付着性など」が食味と関連あるとした。ここで挙げられた形質のうち既知の遺伝子の作用として特定できるものはアミロース含量である。アミロース含量は粘度、ヨード呈色度、硬さ、付着性のいずれとも関連している。

湯(1987)は、両親が高アミロースの汕優6号(珍汕97号A/IR26F1)のアミロース含量は25.6%で「高」と判定し、花粉親に中アミロースのIR24を用いた汕優2号(珍汕97号A/IR24F1)は24.0%で「中等」と判定した。このように、印印のF1でもアミロース含量に着目すれば食味を改善できると考えられる。

アミロース含量を調節する遺伝子としては、前述の糯遺伝子座の対立遺伝子である wx 、 wxa 、 wxb に加えて、半糯遺伝子が知られている。半糯とはアミロース含量が糯(0%)と硬(15~30%)との中間の値を示す米である。

Yano *et al.* (1988)は、 wx 遺伝子座の調節遺伝子であり、アミロース含量を下げる5つの半糯遺伝子($du1$ ~ $du5$)について報告している。半糯性は実際の育種で用いられ、平成8年には北海道で「彩」が奨励品種に採用された(国広ら1993)。中国雲南省のタイ族などの少数民族はルアンミー(軟米)とよぶ米を高級種として利用してきた。大理早籼などの品種がそれである。白米は乳白色である。インド型の米は硬くて食べにくく不評であるが、インド型の米でもルアンミーは食べやすい。雲南省ではルアンミーの育種を積極的に進め、最近では瑞449といった多収のルアンミーを育成している。また、ネパールの高級種のボカレリも糯同様に白濁した米粒の半糯で、炊くと軟らかく粘った。ボルネオでも種小粒の半糯が高級種としてマーケットで売られている(坂口、私信)。

このように、インド型品種においてもアミロース含量を下げることによって食味の改良が可能であると考えられた。しかし、中アミロース含量の密陽23号やそれに日本品種を交配したF1の食味は高アミロース米よりもはるかに良食味であるものの、標準の日本晴には及ばなかった。また、糯を混入した試験においても食味の改善の程度は小さかった。一方、日/印交配あるいは、日/印/日交配に由来した花粉親を用いた場合には食味は日本晴を上回った。また、インド型を糯に育種した日印F1の評価は高かった。すなわち、食味の大枠はアミロース含量できまるが、微妙な点はアミロース含量以外に原因があると考えられる。その原因として以下の2つの可能性がある。ひとつは、インド型品種と日本型品種でアミロースが異なること、ふたつは、アミロース以外の要素が食味と強く関連していることが考えられる。

炊飯米の冷えた後の硬さを評価する1方法としてゲルコンジステンシーがある。

これは製粉した米粉を試験管にいれ少量の水を加え、煮た後、冷やして、試験管を水平より僅かに下に傾けた場合、ゲルが下に流れ落ちた長さでゲルの硬さを表す方法である。Tang *et al.* (1991) によればゲルコンジステンシーは1遺伝子支配で、hardの *gec^a* に対し、mediumは *gec^b* に、softは *gec^c* に支配され、*gec^a* は *gec^b* に対して優性である。このようにゲルコンジステンシーは単純な遺伝をするので、早期世代での選抜が効果的としている。冷や飯の軟らかさは世界に共通する良食味の要素なので、日印F1の育成においてもゲルコンジステンシーなど、冷や飯の硬さを考慮した検定法を取り入れる必要がある。

なお、炊飯米の粘りについては、粘りと光沢との相関が高いことを利用した簡易選抜法が開発されている。藤巻・楠淵(1975)によれば、少量の白米をビーカーに入れ、オートクレーブで炊いた後、光沢を判定すれば食味を推定できるとした。遺伝率は0.52で低くなく、選抜に利用可能である。

以上、著者は日印一代雑種の品質・食味について研究した。その結果、組合せによっては片親の不良形質がF1で発現し、品質の向上が見られない場合もあること、高アミロースのインド型品種を片親に用いた場合には食味の改善は期待できないが、中アミロースのインド型品種を用いれば食味が日本型品種に近くなることを明らかにした。

総合考察

1. 自殖性と他殖性の比較

高等植物は本来他殖性である。進化の擾乱から時に自殖性の集団が出現する。自殖性の強い集団は、生殖のための犠牲が小さいことと、環境に適応した場合にはその遺伝型のコピーを短期間に増殖でき、同種の他殖性の強い集団に競争で勝てる。しかし、遺伝的変異が小さいため、気候の変動など、環境条件の変化には脆弱であると考えられている。

人間は植物を作物化するにあたって本来他殖性の植物の自殖化を進めてきた。人が作物に自殖性を求める理由は、遺伝的に均一な種子を得やすいからである。遺伝的に均一な作物は栽培しやすく、収穫物の品質も均一になりやすい。しかし、不順な天候や病害虫の発生等の災害に対する危険に関しては様々な遺伝子型を内包する他殖性作物の方が頑健であると考えられる。

ところで、一代雑種も遺伝的に均一である。一代雑種品種のどの個体も遺伝子型と表現型は同一であるからである。一代雑種品種と自殖品種との差異は、採種法と育種法にある。また、種子を収穫物とする穀物では品質でも異なる。これをまとめると、

- ① F1採種に工夫を要する。
- ② 収穫した種子を次代の種子に転用できない。
- ③ 穀物では、胚乳や子葉はF2世代なので分離が生じる。
- ④ 両親系統の育種とF1の生産力の検定が必要で育種が複雑である。

しかし、一代雑種品種では雑種強勢が期待されることに加え、新規形質、環境耐性の強化、他殖性の作物では品質の均一化が期待できる。

2. イネ一代雑種の育種技術の現状と問題点

1) 日本型とインド型品種間のF1

イネで一代雑種が期待される最大の動機は多収である。雑種強勢の発現度は両親の遠縁度と関連する。中国で実用化された一代雑種イネ品種は遺伝的変異の大きいインド型同士のF1(印印F1)を主体としている。しかし、インド型イネは耐冷性、食味等、わが国の環境と経済的実状に合わない。また、日本品種同士のF1は適応性や食味に問題はなかったが雑種強勢が小さかった。遠縁の日本型とインド型品種のF1(日印F1)で茎葉に大きな雑種強勢がでるものの、様々な問題点があり、そのまま実用化することは困難であった。品質以外の日印F1の問題点は以下の如くである。

- ① 雑種不稔の発生。
- ② 長稈化
- ③ 過晩生化
- ④ 耐冷性の低下

④脱粒性の発生

雑種不稔の発生については、Ikehashi and Araki(1986)が解明した雑種不稔緩和遺伝子、*S-5ⁿ*を導入した広親和性系統の中間母本農9号や熟研2号を用いてほぼ解決でき、そのような日印F1は極多収になることを実証した。長稈化については*sd-1*座の作用力の強い半矮性遺伝子を両親に導入することにより、現在の日印F1品種と同程度の良好な草型をもつ日印F1の育成が可能なことを明らかにし、低脚烏尖由来の*sd-1*座の半矮性遺伝子と*S-5ⁿ*とを日本の多収品種に導入した系統のH90-125を育成した。

耐冷性については、茎葉に発生する低温障害は日本型品種の耐冷性が優性(志村・丸山 1984)なので問題はないが、花粉の減数分裂期の障害不稔性は感受性が優性と考えられるので(平成元年度東北農業試験場成績概要による)、育種で解決する必要がある。しかし、日印F1花粉に生ずる雑種不稔が耐冷性の低下の主たる原因であることも考えられる。この場合には、日印F1品種の栽培適地は暖地や亜熱帯、熱帯等、夏期に低温が襲来するおそれのない地域に限定されることになる。

脱粒性も、どちらかの親系統が優性の脱粒性遺伝子をもつ場合にはそれを改良しておく必要がある。

2) 採種法

イネ一代雑種の成否の重要な点は採種コストにある。イネでは細胞質雄性不稔の利用によって始めて一代雑種品種が実用化した。しかし、実際の採種栽培では、種子親と花粉親とを交互に配置し、開花期には授粉補助作業を行い、両親を別々に収穫する。この作業は熟練労力を多大に要する。わが国において採種コストを実用水準まで下げるためには、やはり機械化が必要と考え混植採種を提案し育種を実施した。また、関連する基礎的試験を実施するとともに、採種特性にすぐれ、しかも混植適性をもつ両親系統を育成した。

採種特性に関する試験では、先ず混植の効果を確認する試験を行い、混植により稔実率の向上が期待されることを確認した。また、植付け方式をかえた試験で、採種栽培に必要な基礎的データを得た。さらに、細胞質雄性不稔化にともなう開花時刻の遅れが、核の遺伝的背景や雄性不稔細胞質の種類によって異なることを同質遺伝子系統を用いた試験で明らかにした。このような試験で得られた知見をもとに、また、広親和性系統を利用して、混植採種が可能な関東交1号を育成した。

現在採用されている三系法は雄性不稔系統の他殖による増殖と、花粉親が稔性回復遺伝子をもつことが前提で、煩雑なシステムである。そのため、採種原理の画期的改良は採種コストと育種の簡素化に重要である。最も優れた方法はアボミクススであろう。しかし、第1章の考察で紹介したようにアボミクススは未解明の点が多く、実用化のめどは立っていない。三系法の負担を大幅に改良できる方法として環境感応遺伝子雄性不稔を用いた二系法があると考えられた。そこで、本研究のように突然変異育種により温度感応遺伝子雄性不稔の中間母本農12号

を育成した。環境感応遺伝子雄性不稔では稀に発生する異常気象の影響を受ける危険がある。これを解決する方法として、安定的な核遺伝子雄性不稔の中から薬剤の散布等で人為的に稔性を回復できる系統を見いだせば、これをF₁採種に利用することが可能である。これも二系法のひとつである。なお、除雄剤を用いるF₁採種システムや人工種子によるF₁苗の増殖についてはまだ技術的課題が多いことは第I章で論じたとおりである。

3) 良質と多収との関連

良質性と多収性にはそれぞれ多数の遺伝子が関与しているので、それらをひとつの遺伝子型に集積する育種には困難が伴う。特に、良質遺伝子と多収遺伝子とが密接に連鎖し、どちらか一方は不良形質である場合には、限られた育種規模では組換え体が選抜される可能性は小さくなる。このため、良質性を重視して選抜を進めれば多収性は犠牲になるし、多収性を重視すれば良質性は低下する傾向にあると考えられる。一代雑種の育成においては、優良形質が優性ならばこの問題の解決は容易であろうが、半矮性遺伝子のように劣性の優良遺伝子もある。このため、両親系統の改良のみならず、組合せ検定が重要である。

品質、特に食味に関しては注意深い育種が必要である。高アミロースのインド型品種を片親とする日印F₁では、高アミロースは優性であるので、食味は著しく劣化すること、中アミロースのインド型品種を用いても、食味標準品種の日本晴程度にはならないことを明らかにした。この不良の食味は、糯米の混米でも解消されなかった。しかし、インド型品種を糯に改良した日印F₁では食味は改善されたので、今後は、糯、半糯遺伝子等の利用で育種的に改良が可能となると考えられた。また、日本型親の食味を高水準に改良しておく必要があると考えた。

日本における品質を重視すれば、日印F₁で、先ず良食味を確保し、その次の段階として、両親系統の育種を通じ徐々に雑種強勢を大きくして行くというアプローチも考えられた。しかし、一代雑種イネ品種に期待されることはまず、多収である。このため、日印F₁を可能し、食味の改良は次のステップと考えた。また、従来の品種と異なる品質のF₁ができたならその利用を考えることも必要と考えて育種を進めてきた。

3. 一代雑種イネ品種の展望

雑種強勢が生じる理由として、統計遺伝学では優性説と超優性説が考えられている。Jinks (1983) は雑種強勢が生じる原因は主として優性遺伝子の集積によるものと考えている。従って、自殖性で育種を極めればF₁でなくてもF₁と同程度の強勢をもつ品種の育種が可能となる。一方、望月 (1983) は、「生活力や生産力に関係する遺伝子は極めて多数あり、染色体上で連鎖関係にあるので、交雑と組換えにより優良遺伝子のみを集めた完全接合体個体を得ることは不可能に近い」と述べている。

自殖性の強いイネでは、トウモロコシのように他殖性が強い作物とは異なって、優良遺伝子集積が進んでいる可能性があり、自殖による優良遺伝子の集積は他殖

性作物より容易と考えられる。しかし、そのためにどの程度の育種を今後積み重ねたら良いかは明かではない。この点で、一代雑種は当面の多収に対する要請に素早く応える手段としての意味をもつ。これが、中国において一代雑種イネ品種が急速に普及した理由のひとつであるとも考えられる。

F₁の表現型が両親の中間型となる場合が多数知られている。F₁の表現型が優性の優良遺伝子型の水準に達しなくても、両親の間であることで、致命的な障害を回避できることもある。例えば、葉いもち病抵抗性が極弱のササニシキに、陸稲由来の圃場抵抗性を戻し交雑で導入した準同質遺伝子系統では、I遺伝子の作用と同定されたいもち病圃場抵抗性が部分優性となる例が報告されている(丸山ら 1984)。このように、F₁は実用上の最低のハードルを越えやすいことも考えられる。

作物で超優性説を厳密に証明した報告はないが、ヘテロ接合体が利益をもたらす可能性は十分にある。例えば、I遺伝子座が産生する酵素はホモ接合体ならば1種類であるが、ヘテロ接合体ならば、2種類(ダイマーを作る酵素ならば3種類)となる。これらの酵素の反応の最適曲線が異なれば、ヘテロ接合体がホモ接合体に比べて幅広い温度域で生理活性が保たれることになる。

中国雲南省で陸稲として用いられている一代雑種水稻品種は一般に根が太く、長い傾向にあり、節根の活性が高く(Hasegawa 1991)、畑地での栽培に適している。また、病害虫抵抗性は優性遺伝子支配の場合が多い。このように一代雑種イネ品種は不良環境に頑健である可能性が高い。また、根が太くて長く、地上部が大型化しやすい性質は少肥栽培や瘦薄地での収量の安定に寄与することも期待される。

以上、イネの一代雑種には有利な点と不利な点が相半ばしており、一代雑種の利点を活用するためには、今後採種コストの大幅な削減など、技術的問題点をひとつずつ解決する必要がある。

要旨

一代雑種イネの実用栽培は1976年から中国で開始され、1990年には中国の全稲作面積の48%にあたる1470万haで栽培された。しかし、中国では豊富な労働力を活用してF1採種を行っていること、米の品質に対する要望が比較的小さいなど、わが国とは実状が異なる。そこで、わが国の地理的、経済的実状に適応した一代雑種イネ品種を育種する手法について研究を進めることにした。研究によって得た知見は以下の通りである。

1. F1採種効率の向上

(1) 混植F1採種法の開発

イネ一代雑種の成否の重要な点は採種コストにある。中国の採種栽培では、種子親(雄性不稔親)と花粉親とを交互に配置し、開花期には授粉補助作業を行い、両親を別々に収穫する。この採種コストを下げるためには採種栽培の機械化が必要と考えた。その一方法として混植栽培を考え育種法を検討した。これは種子親と花粉親とを種子の段階で混合し、以後通常に機械栽培し、収穫前あるいは収穫後に種子親に実ったF1種子のみを選択的に得る方法である。

先ず混植の効果を確かめる試験を行った。自然交雑による稔実率は条植えの15%に比べて混植で23%に向上した。また、花粉親と種子親の出穂期と栽植距離に関する試験を行った。花粉親を疎植とし、分けつを増やし、開花期間を伸ばすと安定した採種量が得られること、花粉親の風下側は風上に比べ3倍近く種子収量が高いこと、花粉親からの距離が30cmと90cmとでは株当りの種子収量が7gから4gに急減することなどを明らかにした。

混植栽培でF1種子を選択的に収穫する方法として、①籾色、粒大等に着目し、収穫後に分離する方法と、②花粉親を雌性不稔系統とする、除草剤感受性遺伝子を花粉親に組み込み授粉後に枯らし、収穫前にF1種子のみを得る方法について検討を行った。

籾色による分離については籾のフェノール反応に注目した。籾を水溶液中に浸さなくても、密封した容器に少量のフェノール液を注入して乾籾のまま染色可能で、濃度に注意すれば発芽に対する影響もないことを明らかにした。これらの知見をもとに、日印交雑後代から、組合せ能力が高く、しかもフェノール反応遺伝子をもつ稔性回復系統を選抜し、これとフェノール反応せず、広親和性(後述)で同出穂期の熱研2号を種子親とした関東交1号を育成することができた。これによって、すでに試作されている異なる籾色の混合物を電子光学的手法で分離する装置によるF1種子の分別が可能となった。

粒大による分離については、円孔篩を用いる時は粒幅のみが関与し、2系統の粒幅の差が0.7mm程度あれば1%あるいはそれ以下の精度でふるい分けが可能であることを明らかにした。除草剤感受性の利用では、反応が明瞭なベンタゾン感受性遺伝子をもち、半矮性インド型の草型をもつ実用的な稔性回復系統、H90-

120を育成することができた。

(2) 雄性不稔細胞質と核遺伝子が開花時刻に及ぼす影響の解明

雄性不稔化に伴い、花器特性や開花習性が劣化することが知られている。イネの細胞質雄性不稔 (Cytoplasmic Male Sterility, CMS) でも、開花時刻の遅延が観察されていた。この程度を量的に評価するために、戻し交雑で得られた準同質遺伝子系統を用いて、遺伝的背景による影響を小さくして調査した。その結果、開花の遅れが150分と大きい雄性不稔細胞質も核遺伝子背景を換えることにより遅れを14分と小さくできること、また、雄性不稔細胞質の違いにより開花特性も異なることを明らかにした。

(3) 温度感応遺伝子雄性不稔系統、中間母本農12号の開発

現在採用されている三系法はCMS系統の他種による増殖と、花粉親が稔性回復遺伝子をもつことが前提で、複雑なシステムである。そのため、採種原理の画期的な改良が重要である。三系法における負担を大幅に改良できる方法として、中国で日長感応遺伝子雄性不稔 (Photoperiod-sensitive Genic Male Sterility, PGMS) を用いた二系法が開発されたとの情報に接し、突然変異育種によりそれを誘発することを試みた。

レイメイにガンマー線を照射した2500M2系統を晩植し、不稔が分離した281系統より1個体ずつ株上げし、冬期間に温室で稔性が回復した系統について、圃場及び人工気象室で特性を調べた。得られた系統のひとつは、最高気温28℃を境に高温では雄性不稔、低温では可稔となり、日長は稔性と無関係であった。また、稔性の転換は明瞭であった。高温に感応して花粉の発育に異常をきたす生育時期は出穂前3週間前後の花粉母細胞分化期かそれ以前であった。遺伝分析の結果、この不稔性は1劣性遺伝子支配であった。この性質に温度感応遺伝子雄性不稔 (Thermosensitive Genic Male Sterility, TGMS) と命名した。また、この系統は中間母本農12号 (原系統名H89-1) として中間母本登録及び種苗登録された。

TGMSを用いると、CMSを用いる三系法に比べて、①雄性不稔系統の増殖が著しく効率化され、種子の純度も高まる、②母本をCMS化する必要がないため、育種年限が数年短縮される、③花粉親に稔性回復遺伝子を必要としないため組合せの選択が容易になる、④耐冷性などに関して細胞質の悪影響がないなどの長所がある。

2. 雑種強勢の発現

(1) イネにおける雑種強勢の発現

日印の多収6品種の相互交配F1種子を手交配で大量に採種し、雑種強勢の発現を調査したところ、日本型品種同士のF1には大きな雑種強勢は認められなかったが、日印F1は茎葉に大きな雑種強勢が生じた。ただし、これらは雑種不稔の発生

のため多収ではなく、過度の長稈化や過晩生化を伴う組合せも多かった。

(2) 半矮性遺伝子を利用した優良稈性回復系統の育成

前項の日印F1の過度の長稈化については、世界で広く使われている、低脚鳥尖に由来する作用力の強い半矮性遺伝子 $sd-1$ を導入することにより解決可能であった。すなわち、インド型半矮性品種の大部分がその半矮性遺伝子 $sd-1$ を保有している。そこで、日本の多収品種アキヒカリを育種の基本にして、低脚鳥尖に由来する $sd-1$ 遺伝子と次項でのべる雑種不稔緩和遺伝子 $S-5^n$ とを合わせもった広親和性の維持系統、H90-125を育成し、そのCMS化も完了した。

(3) 広親和性利用による日印F1の多収性

インドネシアの在来種のKetan Nangkaに由来する雑種不稔緩和遺伝子、 $S-5^n$ を保有する広親和性系統を系統(中間母本農9号、熱研2号など)と密陽23号、IR26、IR36、桂期2号などの、半矮性多収インド型品種のF1では長稈化、脱粒性など実用上の問題が多いものの、雑種不稔は解消され、標準品種に比べ30~40%の多収となることを明らかにした。すなわち、広親和性系統を用いた日印F1の多収性をはじめて実証した。

3. 一代雑種の品質・食味

F1に実る米の粒形は籾の形に依存し、玄米の色も果皮などの母本植物組織に由来するが、胚と胚乳はF2世代なので分離する。このため、外観品質の遺伝は複雑で育種によって解決する必要があることを明らかにした。

食味に関しては、アミロース含量を支配する遺伝子に着目して試験と育種をすすめた。その結果、高アミロースのインド型品種を片親とする日印F1の食味は著しく劣化すること、中アミロースのインド型品種を用いても、食味標準品種の日本晴程度にはならないことを明らかにした。この食味不良は、精米の混米でも解消されなかった。しかし、インド型品種を糯に改良した日印F1では食味は改善されたので、今後は、糯、半糯遺伝子等の利用で育種的に改良が可能となると考えられた。また、日本型親の食味を高水準に改良しておく必要があると考えられた。

以上、イネ一代雑種子の採種栽培を機械化するための混植F1採種法を確立するとともに、雄性不稔系統の開花習性が雄性不稔細胞質と核遺伝子の相互作用によることを明らかにした。また、イネにおいて始めて温度感応遺伝子雄性不稔系統、中間母本農12号を作出し、それが単一の劣性遺伝子に支配されていることを明らかにした。さらに、雑種不稔緩和遺伝子を用いた日本型イネとインド型イネの多収性を証明するとともに、半矮性遺伝子と雑種不稔緩和遺伝子とをもつ日本型の細胞質雄性不稔系統を育成した。これらに加えて、一代雑種雑種イネの食味の改良に必要な知見を明らかにした。

本論文を作成するにあたり、多大なご指導を賜った東京大学農学部武田元吉教授と同長戸康助教授に深く感謝申し上げます。

本研究の成果の多くは、農業研究センター作物第一部ヘテロシス育種研究室において共同して研究を実施した荒木 均博士（現北海道農業試験場）と加藤 浩博士の流した汗に負うところであり、ここに深く感謝させていただきます。また、旧農業技術研究所遺伝第8研究室の同僚として貴重な材料の育種を進め、貴重なデータを使わせていただいた故板倉 登氏と西牧 清（現長野県中信農業試験場）に感謝します。さらに遺伝第8研究室時代に研究室長としてご指導いただいた菊池文雄筑波大学教授（現東京農業大学教授）、志村英二農業研究センター主任研究官にお礼申し上げます。同じく遺伝第8研究室でご指導賜った池橋宏博士（現京都大学教授）には、その後も現在に至るまで、ご指導を賜りました。特に広親和性の利用に関する知見と、池橋教授が荒木博士とともに、熱帯農業研究センター沖縄支所で育成した様々な系統は本研究を進めるにあたり必須の材料でした。ここに、深く感謝申し上げます。

全農の鳥山國士博士にも開発戦略など、多くの指導を受けました。また、全農の日比野進氏には共同研究を通じてたくさんのお知恵を拝借いたしました。また、中国の開発状況を石山暁氏（組合貿易）の翻訳を通じて素早く教えていただきました。温度感応遺伝子雄性不稔の中間母本農12号が開発されたのもそれによるものです。皆様に深く感謝申し上げます。

放射線育種場の天野悦夫博士（現国際原子力機構）には貴重なレイメイのM1種子を賜り、その中から中間母本農12号が選抜されました。また、琉球大学の新城長有教授には先生が開発した貴重な細胞質雄性不稔系統を活用させていただきました。ここに深く感謝申し上げます。

混植と条植えの比較に関するデータは夏の間依頼研究員として研究室に滞在した福井県農業試験場の富田 桂氏の詳細な調査にもとづくものです。また、種付け方式と種子収量に関するデータも同じく依頼研究員として岩手県農業試験場から研究室に滞在した木内 豊氏の汗の結晶です。両氏に深く感謝します。

研究室で共同研究を実施した千葉大学大学院の柳原誠司博士（現コーネル大）と筑波大学大学院の萩安彦氏（現京都府）には長期にわたり研究室に滞在していただき、研究室員同様に本研究の遂行を補助して下さいました。また、アルバイトとして長期にわたり研究室に滞在して下さいました筑波大生の河合貴浩氏は猛暑の中、朝から晩まで、2週間にわたる30分おきの開花調査を実現して下さいました。皆様に厚くお礼申し上げます。

本研究の大部分が実施された試験圃場を管理し、様々な調査を担当して下さいました雨田一朗氏、小菅昌彦氏をはじめ、農業研究センター企画調整部業務1科、業務2科の方々に深く感謝申し上げます。

引用文献

- 浅賀 宏 1981. イネ品種のいもち病に対する圃場抵抗性の検定方法に関する研究. 農事試研報 35:51-138.
- 荒木 均 1988. 稲の出穂性の遺伝様式の解明. 育種 38(別1):276-277.
- Bhashyam M.K., and T.Srinivas 1984. Varietal difference in the topography of rice grain and its influence on milling quality. J. Food Sci. 49:393-401.
- Davis, E.W. 1966. An improvement of producing hybrid-onion seed. J. Heredity 55-57.
- 藤巻 宏、榑淵欽也 1975. 炊飯米光沢による食味選抜の可能性. 農及園 50:253-257.
- Fujimaki, H. 1979. Recurrent selection by using genetic male sterility for rice improvement. JARQ 13:153-156.
- 藤本文弘 1966. 米国におけるてん菜の育種研究. てん菜年報 5:1-20.
- Hasegawa, H., T. Kon, and Y. Kono 1991. Heterosis in Japonica/Indica F1 rice hybrids with special reference to nodal root function. Jpn. J. Crop Sci. 60:558-565.
- 星 豊一、板倉 登、志村英二 1986. イネの柱頭露出性について、2. 柱頭露出性の遺伝様式. 育種 36(別2):334-335.
- Huan, P. J., K. Maruyama, H. L. Sharma and S. S. Virmani. 1992. Advance in hybrid rice seed production technology. Proc. 2nd Int. Hybrid Rice Symp. (in press)
- Hunt, O. J., D. K. Barnes, R. N. Peaden and B. J. Hartman 1976. Inheritance of a black seed character and its use in alfalfa improvement. Report of the 25th alfalfa improvement conference, Cornell Univ. pp33.
- 池橋 安 1972. 登熟温度による稲種子の休眠の誘起と検定. 育種 22:209-216.
- Ikehashi, H. and F. Kikuchi 1982. Genetic analysis of semidwarfness and

- their significance for breeding high-yielding varieties in Rice. JARQ 15:231-235.
- Ikehashi, H. and H. Araki 1986. Genetics of F1 sterility in remote crosses of rice. in "Rice Genetics", IRRI, Manila, 119-130.
- IRRI 1977. Source of semidwarfism. IRRI Annual Report for 1977, pp26.
- 伊勢一男 1991. イネのいもち病抵抗性と除草剤ピラゾレートに対する感受性について. 育種 41(別2):430-431.
- 板倉 登、丸山清明、菊池文雄 1983. 放射線で誘起されたイネの半矮性遺伝子の異同. 育種 33(別2):250-251.
- 岩下友記 1971. 水稻穂発芽難品種の育成に関する研究. 鹿児島農試報、70周年記念誌 pp72-99.
- Jinks, J. L. 1983. Biometrical genetics of heterosis. in "Heterosis" E. Frankel Ed., Springer-Verlag, New York, 1-45.
- 金田忠吉 1988. ハイブリッド稲とその育種的諸条件. BIO INDUSTRY 3(1):15-21.
- 加藤 浩、生井兵治 1987a. 日本型イネの 採種効率を高めるための花器形質の品種間差. 育種 37:75-87.
- 加藤 浩、生井兵治 1987b. イネ 採種時の自然交雑を高める花器形質. 育種 37:318-330.
- 勝尾 清、水島宇三郎 1958. 稲の細胞質差異に関する研究 I. 栽培種と野生種との雑種および戻し交雑後代の稔性について. 育種 8:1-5.
- Kaul, M. L. H. 1988. "Male sterility in higher plants", Springer-Verlag, New York, 40-63.
- 菊池文雄、板倉 登、池橋 宏、横尾政雄、中根 晃、丸山清明 1985. 短稈・多収品種の半矮性に関する遺伝分析. 農業技術研究所報告 D36:125-145.
- 菊池文雄 1987. 早晩性の変異と選抜. "新しい植物育種技術" 中島哲夫監修 養賢堂、東京、196-197.

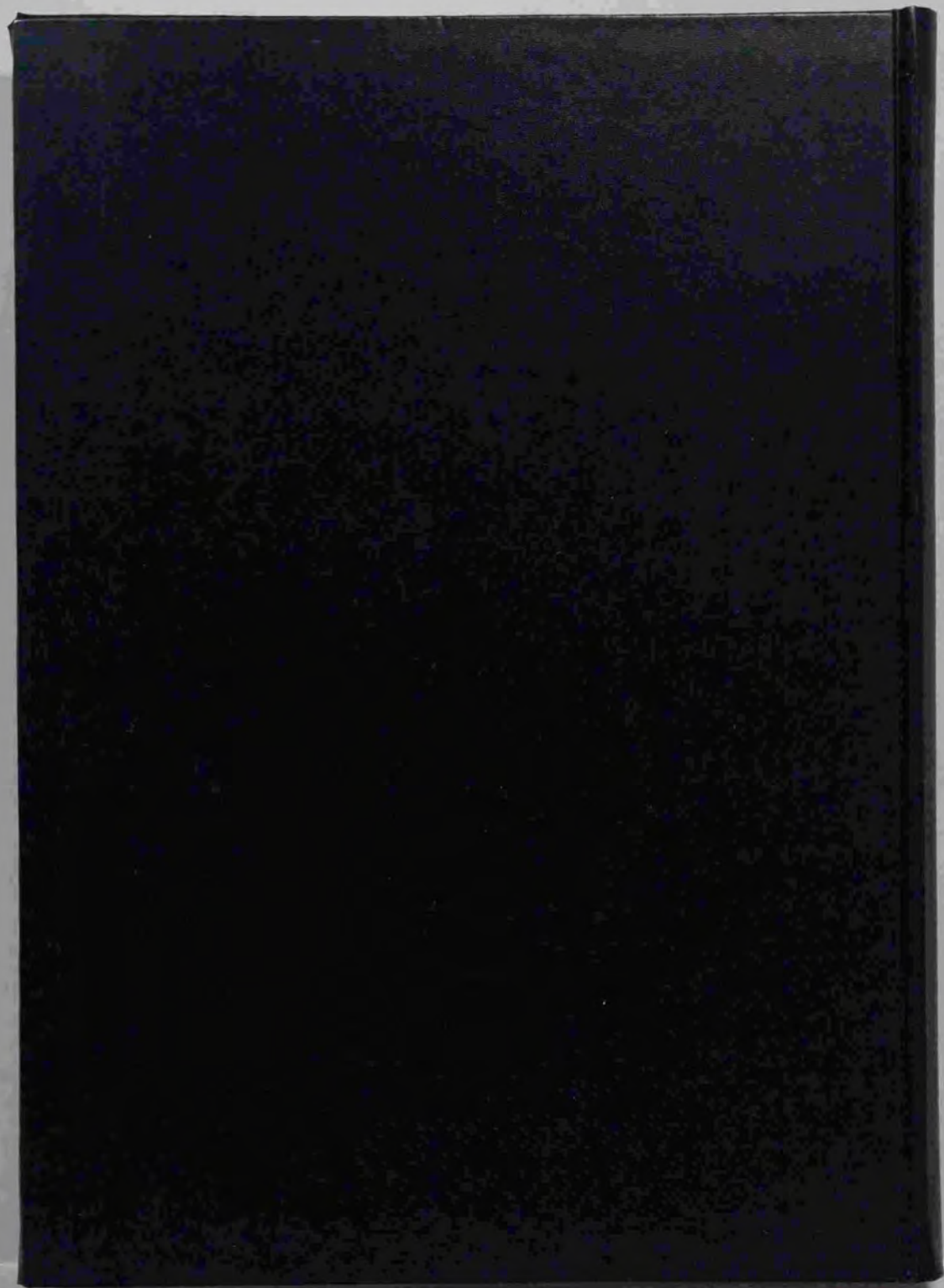
- 清澤茂久 1980. イネのいもち病抵抗性とその遺伝 II 抵抗性の遺伝, "イネのいもち病と抵抗性育種" 山崎義人・高板卓爾編, 博友社, 東京, 186-229.
- Kinoshita, T. 1984. Current linkage maps. RGN 1:16-27.
- Kinoshita, T. 1991. Report of the Committee on Gene Symbolization. Nomenclature and Linkage Groups. RGN 8:2-37.
- Kinoshita, T. 1992. Report of the Committee on Gene Symbolization. Nomenclature and Linkage Groups. RGN 9:2-4.
- 小林 等、廣澤孝保 1991. 液体培養によるイネカルスからの効率的な植物体再生系, 育種(別1) 39:22-23.
- 小林勝志、遠藤雄士、中住晴彦、荒木 均、加藤 浩、丸山清明、佐藤洋一郎 1992. イネの日長感応遺伝子雄性不稔系統X 8 8の長日感応期と遺伝様式, 育種 42(別2):430-431.
- Kumar I., G.S. Khush and B.O. Juliano 1987. Genetic analysis of waxy locus in rice (*Oryza sativa* L.). Theor. Appl. Genet. 73:481-488.
- Kumar I. and G.S. Khush 1987. Genetic analysis of different amylose levels in rice. Crop Sci. 27:1167-1172.
- Kumar I. and G.S. Khush 1988. Inheritance of amylose content in rice (*Oryza sativa* L.). Euphytica 38:261-269.
- 国広泰史、江部康成、新橋登、菊地治己、丹野久、菅原圭一 1993. 薬培養による低アミロース良食味水稻品種「彩」の育成, 育種 43:155-163.
- 栗山英雄、工藤正明 1967. 稲の成熟穎黒色を支配する補足遺伝子PhおよびBhとそれらの地理的分布, 育種 17:13-19.
- 黎垣慶、袁隆平 1990. 水稻 (*Oryza sativa* L.) 双胚苗遺伝学的研究, 作物学報 16:176-181.
- 盧興桂 1989. 型光敏感核不育系の選育と利用研究, 雑交水稻 5:29-32.
- MacKill, D.J. and J.N. Rutger 1979. The inheritance of induced-mutant semidwarfing genes in rice. J. Heredity 70:335-341.

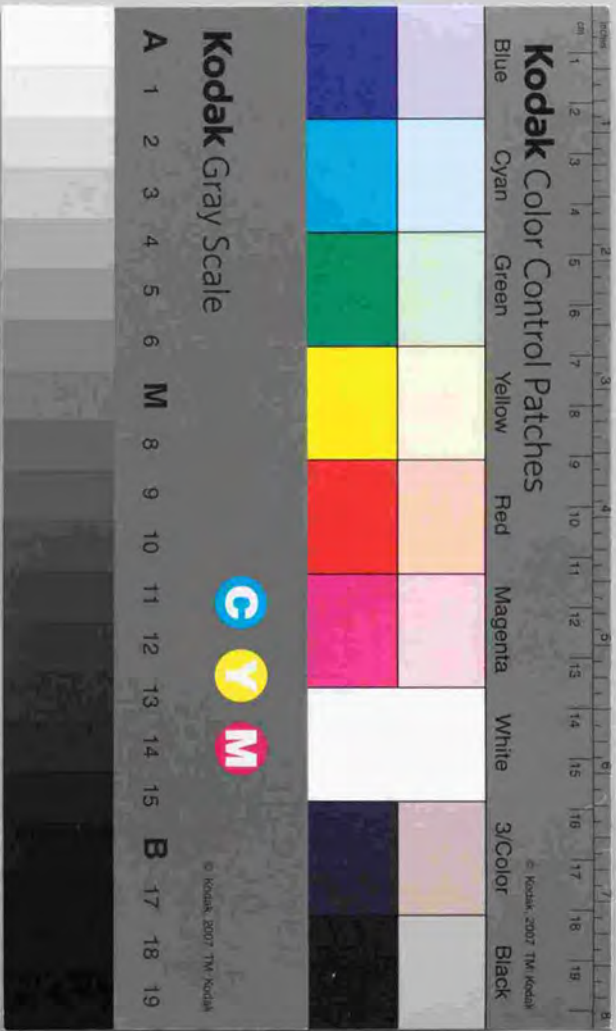
- Mao, C. X. 1988. Hybrid rice seed production in China. "Rice Seed Health", IRRRI, Manila, 277-282.
- 松尾孝嶺 1959. 育種学 養賢堂、東京、pp348.
- 丸山清明 1980. イネ雑種集団における穂発芽難個体の選抜法. 育種 30:344-350.
- 丸山清明、大野清春 1983. 組織培養による突然変異の誘発と育種の利用 VII イネカルスより復元された個体の後代に見いだされた雌性不稔と雄性不稔について. 育種 33(別1):24-26.
- 丸山清明、菊池文雄、横尾正雄 1984. 陸稲農林稲4号の葉いもち圃場抵抗性の遺伝分析ならびに育種の利用. 農技研報 D 35:1-31.
- 三上泰正、加藤 浩、荒木 均、丸山清明 1992. イネ の低温発芽性. 育種 42(別1):358-359.
- 望月 昇 1983. 雑種強勢育種の理論. 作物育種の理論と方法(村上寛一編) 養賢堂、東京、16-21.
- 森 宏一 1984. 除草剤ベンタゾンに感受性を示す稲の遺伝について. 育種 34(別1):421-422.
- 村井耕二、辻 誠一、広原日出男、大塚一郎、常脇恒一郎 1988. 日長感性細胞質雄性不稔を利用するハイブリッド小麦の育成. 育種 38(別2):284-285.
- Nagai, I. 1959. Japonica Rice. Yokendo LTD. Tokyo, pp318.
- 中川 仁 1989. ギニアグラスの導入とアボミクシス育種法. 熱帯農研集報 66:58-65.
- Nakajima, K. 1985. Isolation of sexual plants in guineagrass and potential of its hybridization breeding in Japan. Proc. XVth Int. Grassl. Congr.:285-289.
- 西 貞夫 1988. 種苗増殖技術の進展と問題点. 農及園 63:65-72.
- Oba, S., F. Kikuchi and K. Maruyama 1990. Genetic analysis of semidwarfness and grain shattering of Chinese rice variety "Ai-Jiao-Nan-Te". Japan. J.

- Breed. 40:13-20.
- 萩 安彦、加藤 浩、丸山清明、菊池文雄 1991. イネ半矮性遺伝子座の稈長の評価. 育種、41(別1):298-299.
- Ramage, T.T. 1965. Balanced tertiary trisomics for use in hybrid seed production. *Crop Sci.* 5:177-178.
- Rutger, J.N. and H.L. Carnahan 1981. A fourth genetic element to facilitate hybrid cereal production-A recessive tall in rice. *Crop Sci.* 21:373-376.
- 佐本四郎、金井大吉 1975. イネの突然変異育種に関する研究. 育種 25:1-7.
- Sano Y. 1984. Differential regulation of waxy gene expression in rice endosperm. *Theor. Appl. Genet.* 68:467-473.
- 佐藤謙一郎、佐藤洋一郎、丸山清明、粉川 聡、内山田博士 1992. イネ系統X 8 8および中間母本農12号の沖縄における播種期による稈性の変化. 育種 42(別2):432-433.
- 石明松 1981. 晩稈自然両用系選育及応用初報. 湖北農業科学 7:1-10.
- 石明松 1985. 対光照長度敏感隠性雄性不育水稻の開発と初步研究. 中国農業科学 3:44-48.
- 志賀敏夫 1976. ナタネの細胞質雄性不稔利用によるヘテロシス育種に関する研究. 農技研報 D27:1-101.
- 新城長有 1984. イネにおける細胞質雄性不稔と雑種イネ育種への利用. 育種学の最近の進歩 25:98-107.
- 志村英二、丸山清明 1984. 日印雑種集団での冷温抵抗性の遺伝. 育種 34(別2):132-133.
- 孫宗修、程式華、閔紹楮、熊振民、応存山、斯華敏 1990. 光敏感核不育水稻の光温反応研究. 水稻光(温)敏核不育並種間雑交優勢利用研究. 中国農業部科学技術司 PP13-17.
- Stravreva, N. and K. Gotosov 1977. Study on mixed sowing of the components

- as a method of producing hybrid wheat seed. *Plant Sc.* 16:68-75.
- 鈴木 勇、八木良明、橋本英俊、平井 慎、清水 明、加藤 忠 1990. 水稲種子選別装置の開発. 育種40(別2):374-375.
- 田中光一、中住晴彦、久保田哲史、丸山清明、荒木 均、加藤 浩 1991. イネの生態型間交配による形態的ヘテロシスの発現. 育種41(別1):272-273.
- 田守健男、山元尹男 1987. 中国遼寧省のハイブリッド稲の育種と採種技術. 農業技術 42:346-348.
- Tang, S. X., G. S. Khush and B. O. Juliano 1991. Genetics of gel consistency in rice (*Oryza sativa* L.). *J. Genet.* 70:69-78.
- 竹生新治郎、渡部正造、杉本貞三、酒井藤敏、谷口嘉廣 1983. 米の食味と理化学的性質の関連. 澱粉科学 30:333-341.
- 鳥山國士 1987. 自殖性イネ科作物のアボミクシス育種. 農と園 62:1124-1128.
- 内山田博士 1977. 内外稲品種の特性解析. 北陸農試研資料3:pp44.
- Virmani, S. S. and D. S. Athwal 1973. Genetic variability in floral characteristics in fluencing outcrossing in *Oryza sativa* L. *Crop Sci.* 13:66-68.
- Virmani, S. S. and D. S. Athwal 1974. Inheritance of floral characteristics influencing outcrossing in rice. *Crop Sci.* 14:350-353.
- 渡部 功、遠藤友紀恵、菊池文雄、生井兵治 1988. イネインド型早生品種と日本水・陸稲品種との雑種における出穂期の変異. 育種, 38(別2):256-257.
- Wilson, J. A. 1968. Problems in hybrid wheat breeding. *Euphytica* Spl. 1:13-33.
- 山田 実 1982. 一代雑種の農業的意義 “新しい植物育種技術” 中島哲夫監修 養賢堂、東京、463.
- 山口彦之 1987. 細胞培養による突然変異 “新しい植物育種技術” 中島哲夫監修 養賢堂、東京、120-122.

- 楊國興 1982. 雜交水稻育種理論与技術. 湖南科学技術出版社、長沙、268.
- Yano M., K.Okuno, H.Sato and T.Omura 1988. Chromosomal location of genes conditioning low amylose content of endosperm starces in rice, *Oryza sativa* L. Theor. Appl. Genet. 76:183-189.
- 矢野昌裕、下坂悦生、齊藤 彰、中川原捷洋 1991. RFLPマーカーを利用したインド型イネ品種Surjamkhiの香りに関する遺伝分析. 育種 41(別1):338-339.
- 横尾政雄 1984. イネの遠縁交雑に由来する雌性不稔. 育種 34:219-227.
- 吉田泰二、大槻義昭、小田文明 1989. イネの *in vitro*における大量増殖法、2. 胚様体の形成と人工種子の試作. 育種(別1) 39:62-63.
- 袁隆平、陳洪新 1988. 雜交水稻育種栽培学. 湖南科学技術出版社、長沙、175-188.
- Yuan, L.P. and S.S.Virmani 1988. Status of hybrid rice research and development. in "Hybrid Rice" IRRI, Manila, 7-24.
- 周開達、汪旭東、羅明、高克銘 1991. SAR-1的發現及其無融合生殖特性. "水稻無融合生殖研究" 周開達主編, 四川科学技術出版社, 12-27.
- Zu T.P. and D.W.Hu 1989. Using chemical male gametocides in hybrid rice breeding in China. in "Progress in Irrigated Rice Reserch", IRRI, Manila, 237-244.





Kodak Color Control Patches

Blue Cyan Green Yellow Red Magenta White 3/Color Black

Kodak Gray Scale

A 1 2 3 4 5 6 M 8 9 10 11 12 13 14 15 B 17 18 19



© Kodak, 2007 TM Kodak