

THE GENETIC COMPLEXITY OF AGRONOMICAL TRAITS IN RELATION TO ITS EVALUATION AND USE IN RICE

（イネにおける農業形質の遺伝的複雑性とその評価・利用に関する研究）

学位論文内容の要旨

収量、適応性などの農学的に有用な形質の多くは、いわゆる量的形質に属し、遺伝的要因は複雑な場合が多い。量的形質の複雑性は単に遺伝子の数だけではなく、遺伝子間や環境との相互作用などが関与しており、その詳細には不明の点が多い。遺伝的複雑性は、縁の遠い植物がもつ有用形質を品種改良に利用する時の大きな障壁になると考えられる。本論文の目的は、有用形質の利用における異なる遺伝的障壁とその遺伝的複雑性を解析して、自然界に存在する多様な遺伝変異の育種的利用を促進することである。

1) ジーンプールとは、交雑を通して自由に遺伝子が交換できる構成員がもつ全ての遺伝子量であり、縁が遠くなるにつれて自由な遺伝子の交換は妨げられ、異なる種は異なるジーンプールをもつと考えられる。ジーンプールの概念に基づく系統評価は育種操作上重要であるにも関わらず野生イネについては疑問の点が多い。アメリカ産野生イネは、現在も研究者によって分類上の位置づけが異なっている。本実験では、23系統を供試して、分類単位間でライボソーマルDNA (rDNA) と性的親和性についてアジア産野生系統と比較した。rDNA遺伝子間領域は超可変領域であることが判っているが、アメリカ産野生イネ系統には他の地域には検出されない特異的なハプロタイプとアジア産野生系統にも検出されるハプロタイプを保持することを見出した。これら両型のうち、アメリカに特異的に分布するハプロタイプをもつ系統はアジア産野生イネと生殖的に明瞭に隔離されていることが明らかとなった。これらの事実から、アメリカに分布する系統にはアメリカ独自系統とアジア系統に類似する2つの分類単位が混在すると結論した。異なったジーンプール間から有用形質を導入する際には、内的隔離障壁の程度によって育種利用の難易度が異なるため、本実験から明らかになった分類的指標は、今後の育種操作上重要な知見を与えるものと考えられる。

2) 農業上有用な形質の多くは複雑な遺伝的支配を受け、従来統計遺伝学的手法によって解析されてきた。遺伝的複雑性の一つとして、多数の遺伝子で支配される量的形質を取り上げ、地域適応性と収量に重要な出穂性の遺伝について解析した。第6染色体には、日長反応を支配する感光性遺伝子 *Se1* が座乗し、イネ品種分化に重要な役割を果たしている。*Se1* 遺伝子の適応的意義を解析する目的で、この遺伝子を含む染色体断片を、インド型品種から戻し交雑によって日本型非感光性系統に導入した。さらに、導入した染色体断片の細部を遺伝的組換えによって再構成して個々の染色体断片の効果を比較・検討したところ、少なくとも2つの劣性遺伝子が *Se1* 遺伝子の他に含まれていることが判った。交雑後代では、この遺伝子セットが再編成され、

両親を超越する大きな変異が検出された。このことは、各品種の示す日長反応が複数の遺伝子セットからなる複合体により支配されており、セット内の遺伝子組み合わせによって感光性程度が決定されているものと考えられた。

イネの生育初期は日長を感受しないことが定説となっている。ところが、本実験で見出された感光性遺伝子 *se-pat* は、発育初期に短日ではなく長日処理することによって花芽形成を著しく促進させることが判り、発育過程特異的に感受性を変化させる遺伝子が存在することを初めて明らかにした。また、熱帯に分布する多くの系統が *se-pat* 遺伝子を保持していることから、その適応的意義は今後検討する必要があることを指摘した。

3) イネ胚乳のモチ性は、第6染色体に座乗するモチ遺伝子 *wx* によって支配され、標識遺伝子として遺伝学的にもよく研究されてきた。最近になって、この遺伝子がアミロース合成遺伝子であって、その発現制御は食味決定要因の主因の一つとなることが判ってきた。本実験は、モチ遺伝子発現に関わるシス・トランス因子の遺伝的複雑性を解析する目的で行った。日本産コメと外国産コメの食味の違いの主因の一つは、胚乳に蓄積されるアミロースの量的差異であり、この違いはアミロース合成酵素をコードするモチ遺伝子のシス因子の差に起因している。この仮説は外国の品種がもつモチ遺伝子座を日本型イネ系統に導入し、その発現を比較することによって推定されてきた。両者のシス因子がインド型品種でも同様に作用するかどうかを検討するため、日本型が保持するモチ遺伝子座をインド型品種に導入した。その結果、両者のシス因子は日本型遺伝背景下と同様に作用することが判った。したがって、これらのシス因子の効果はイネ品種全体に期待できると結論した。本実験で得られた日本型シス因子をインド型品種に導入した系統は、インド型の食味向上への育種素材に利用できると考えられる。

次に、モチ遺伝子発現の多様性に関わるトランス因子について、低アミロース突然変異を調査した。新たに得た低アミロース変異体の胚乳はモチ様の乳白色を呈し、アミロースを若干合成するがモチ変異体と外観上区別できない。相補性検定の結果、この遺伝子は低アミロース遺伝子 *du2* 座の対立遺伝子であることが判った。この *du2* 遺伝子とシス因子との相互作用を解析したところ、*du2* はアミロース含量を低下させるが、インド型シス因子に作用した時、正常の胚乳を形成した。したがって、インド型品種では、*du2* 遺伝子は胚乳の外観を変化させないでアミロース含量を減じるので、今後食味改良に利用できると結論した。

4) 病害抵抗性育種は、少数の主働遺伝子によって明瞭な効果が期待出ることから、重要な育種戦略の一つとなっている。しかしながら、その遺伝解析が進むにつれて、関与遺伝子の多様性が認識されるようになってきた。本研究では、イネいもち病抵抗性を取り上げて、その遺伝的複雑性を解析した。一般に、病害抵抗性は主働遺伝子とよばれる効果の強いものの他に、比較的効果の小さい遺伝子が多数存在し、安定な抵抗性はこれら主働遺伝子と微働遺伝子の複雑な組成から形成されると考えられる。イネいもち病抵抗性は、真性抵抗性と圃場抵抗性に区別され、後者の遺伝解析は進んでいない。量的発現を示す圃場抵抗性は、一般にレース特異性がなく、安定な抵抗性を長期間維持できることが期待される。アフリカ由来の *Moroberekan* 品種については、分子マーカーを利用した解析が進んでいる。本実験では、*Moroberekan* 品種が保持する個々の因子を単独に持った系統を分子マーカーを利用して作出し、異なる菌系に対する各遺伝子の作用を検討した。さらに、過去に報告された遺伝子との異同を明らかにし、3 遺伝子座で遺伝的組成を決定した。この結果は、実際の育種において抵抗性遺伝子を集積する際に有効な情報を与えると考えられる。

5) 以上の実験結果から、遺伝的多様性を育種上利用するには、種々の発現階層で異なる制約が存在する。農業上有用な形質に関与する遺伝的複雑性の詳細を明らかにすることは、将来の育種戦略を再検討する上に極めて重要であると結論した。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 佐 野 芳 雄

副 査 教 授 島 本 義 也

副 査 教 授 三 上 哲 夫

学 位 論 文 題 名

THE GENETIC COMPLEXITY OF AGRONOMICAL TRAITS IN RELATION TO ITS EVALUATION AND USE IN RICE

(イネにおける農業形質の遺伝的複雑性とその評価・利用に関する研究)

本論文は、図20、表23、130ページからなる英文で、別に6編の参考論文が添えられている。

収量や適応性など農業上有用な形質の多くは、遺伝的複雑性を示す。量的形質の複雑性には遺伝子の数だけではなく、形質発現の多様性に加え環境との相互作用が関わると考えられる。本研究は、自然界に存在する多様なイネの遺伝変異を育種に利用するため、ジーンプールに基づく分類単位の把握、量的形質を支配する複合遺伝子座の意義、遺伝子発現に関与するシスおよびトランス因子の相互作用、イネいもち病の安定的・持続的抵抗性、の異なった複雑性を遺伝的に解析したものである。

1) ジーンプールの概念に基づく系統評価は育種上重要であるにも関わらず、イネでは疑問の点が多い。アメリカ産野生イネは、研究者により分類上の位置づけが異なる。本実験では、超可変領域をもつライボソームDNA (rDNA) と性的親和性について調査した。制限酵素断片長の多型では、アメリカ大陸に特異的に分布するハプロタイプを見出すことが出来なかったが、超可変領域の微細構造からアメリカ以外の地域では検出されない特異的なハプロタイプを見出した。特異的なハプロタイプをもつ系統はアジア産野生イネと生殖的に明瞭に隔離されていることが判明した。この結果から、アメリカ大陸にはアメリカ大陸に特異的な系統とアジア産系統に類似する2つの分類単位が混在すると結論した。

2) 地域適応性と収量に重要な出穂性を支配する複合遺伝子座の遺伝解析を行った。日長反応を支配する感光性遺伝子 *Se1* は、イネ品種分化に重要な役割を果たしている。この遺伝子を含む染色体断片を、インド型品種から戻し交雑によって日本型非感光性系統に導入し、遺伝的組換えによって染色体断片を再構成して比較・検討した。その結果、*Se1* 遺伝子の他に少なくとも

も2つの劣性遺伝子が連鎖することが判った。交雑後代では、この遺伝子セットが再編成され、両親を超越する大きな変異が検出された。このことは、各品種の示す日長反応が複数の遺伝子セットからなる複合体により支配されており、内部の遺伝子組み合わせによって感光性程度が決定されると考えられる。

イネの生育初期は日長を感受しないことが定説となっている。本実験で見出された感光性遺伝子 *se-pat* は、発育初期の長日処理とその後の短日処理によって花芽形成を著しく促進させることが判り、発育過程特異的に感受性を変化させる遺伝子が存在することを初めて明らかにした。熱帯に分布する多くの系統が *se-pat* 遺伝子を保持すると思われ、その適応的意義を指摘した。

3) モチ遺伝子 *wx* により支配される胚乳のモチ性は遺伝学的によく研究されてきた。最近になって、日本産と外国産コメの食味の違いが、アミロース合成酵素遺伝子であるモチ遺伝子のシス因子に起因することが判ってきた。本実験では、日本型品種で検証されてきたシス因子をインド型品種に導入し、このシス因子がインド型品種でも同様に作用すること示し、遺伝的背景に依存しないことを示した。日本型シス因子をもつインド型系統は、インド型品種の食味向上に利用できると期待される。

次に、モチ遺伝子発現のトランス因子と考えられる低アミロース突然変異を調査した。供試した低アミロース変異体はモチ変異体と外観上区別できなかったが、相補性検定の結果、低アミロース遺伝子 *du2* の対立遺伝子であることが判った。この *du2* 遺伝子はインド型シス因子に作用し正常な胚乳を形成した。胚乳の外観を変化させないでアミロース含量を減じるので、インド型品種の食味改良に利用できると結論した。

4) 病害抵抗性は効果の強い主働遺伝子の他に、効果の小さい複数の遺伝子に支配され、安定的な抵抗性は両者の組み合わせに基づくと考えられる。イネいもち病抵抗性は、真性抵抗性と圃場抵抗性に区別され、後者の遺伝解析は進んでいない。量的発現を示す圃場抵抗性は、菌系特異性が少なく、安定的な抵抗性に利用できると期待される。安定的な抵抗性をもつ Moroberekan 品種については、分子マーカーを利用した遺伝解析が進んでおり、本実験では、この品種が保持する個々の因子を単独に持った系統を分子マーカーを利用して作出し、異なる菌系に対する各遺伝子の作用を検討した。また、過去に報告された遺伝子との異同を明らかにし、3遺伝子座で遺伝的組成を決定した。この結果は、実際の育種において抵抗性遺伝子を集積する際に有効な情報を与えられとされる。

以上のように、本論文は農業上有用な形質に関わる遺伝的複雑性を解析し、遺伝的多様性を利用する際に、種々の階層で異なる制約が存在することを明確にした。この成果は、学術的・

実用的に高く評価される。よって審査員一同は、ユン レ ヴィエットが博士（農学）の学位を受けるに十分な資格を有するものと認めた。