

雲南陸稲品種毫乃煥のいもち病抵抗性に関する 遺伝分析

何 雲 昆 その他

摘 要

雲南省陸稲品種毫乃煥と日本品種トヨニシキ、トドロキワセ、雲南省品種麗江新団黒穀との交雑 F_3 系統を用い、温室において日本菌系及び中国菌系を接種する方法と圃場自然発病を利用する方法でいもち病抵抗性の遺伝分析を行った。

昆明圃場自然発病により毫乃煥の二つの交雑 F_3 系統の抵抗性分離は相加効果を持つ二つの微動遺伝子によって支配されると思われた。そこでこの結果を温室で昆明菌系 CO5 を人工接種した実験により実証した。

日本菌系 TH47-9, 長67-150, 研60-19 に対する毫乃煥の抵抗性分離も相加効果をもつ二つの微動遺伝子対によって支配されると思われた。しかし、遺伝子の優劣性関係は接種菌系によって異なった。

日本菌系愛75-7 に対する毫乃煥の抵抗性分離は一つの主動遺伝子と二つの相加効果をもつ微動遺伝子対によって支配されていた。日本菌系 TH77-01 に対する毫乃煥の抵抗性分離も一つの主動遺伝子と二つの相加効果を持つ微動遺伝子対によって支配されていた。しかし、この主動遺伝子は愛75-7 に効果のある主動遺伝子とは別のものであった。二つの相加効果のある微動遺伝子対は愛75-7, TH77-01, 及び昆明菌系 CO5 に対して抵抗性を示した。

稲品種のいもち病抵抗性遺伝子分析に関する研究は数多く行われてきたが、その中でも日本の研究が特に進んでいる。これまで少なくとも13種の主動遺伝子対が発見されたが、その大部分はアジア稲に由来するものである。しかし籼稲及び陸稲中の一部品種の抵抗性については既知である13種の主動遺伝子で説明できないのでこれらの品種が持っている遺伝子はこれまで発見された遺伝子とは別の抵抗性遺伝子と推定される¹⁾。

中国雲南省は稲の遺伝資源に恵まれているが、数多い雲南在来品種の中でも陸稲のいもち病抵抗性が特に注目されている。雲南稲のいもち病抵抗性品種の多くは陸稲であり、その中でも思茅、西双版纳両地域由来のものが最も多い。

著者らは1983年から幾つかの陸稲品種を材料に用いいもち病抵抗性の遺伝分析を行ってきたがここでは西双版纳品種毫乃煥についての研究結果をまとめて報告する。

材料及び方法

陸稲抵抗性品種毫乃煥を父本に、雲南品種麗江新団黒穀、日本品種トドロキワセ及びトヨニシキを母本に交雑した後 F_2 代まで無選抜繁殖し、個体別に収穫して F_3 代系統を供試材料にした。

実験は圃場自然発病と温室人工接種の二つの方法で行った。

圃場自然発病は折衷苗代において行った。一つの交配組合せに対して112～120系統を一行（30 cm）内に30粒播種し、列間は10cm とった。40系統おきに親を一行ずつ播種した。供試材料の周囲には罹病性品種麗江新団黒穀を播種して感染源とした。調査は罹病性親が全部発病した後系統ごとランダムに17個体をサンプリングして行った。

温室内人工接種実験は交配組合せごとに120系統を12の育苗箱に播種した。一つの育苗箱に10系統を一行ずつ（一行17個体）播種し、育苗箱の両端ともに親を一行ずつ（同じく一行17個体）播種した。接種菌系の病原性を検定するために日本の判別品種11品種を1品種で5株加えて、供試系統と親とともに接種して検定した。播種後温室で苗を育て葉齢3～4の時菌を接種した。菌を接種した苗は25℃の保温箱内で24時間処理した後温室に戻し、7～10日後にいち病発生程度を調査した。

接種菌系はエンバク寒天培養基を用いて28℃で培養し、菌系がシャーレにいっぱい生えた後水道水下で絵描き用筆で気生菌系体を取り除き蛍光灯下で産胞させた。胞子を水道水で洗いガーゼで濾過して胞子懸濁液を作製した。胞子濃度を調査した後10～50万胞子/mlにうすめた。供試材料1セットに胞子懸濁液300mlを接種した。接種方法は噴霧接種と注射器接種法を利用した。

調査時には病斑をb, bg, bG, PGの4種類に分類して、一株ずつ病斑の種類と病斑数を記録した。bは褐色小斑；bgは真中が白または灰色で周辺が褐色の小斑点（直径2mm以下）；bGの形態はbgに似ているが病斑がbgより大きいもの（直径2mm以上）；PGは周辺が無色ないし紫色の病斑である。個体の反応は主に病斑の種類の観察結果をもとに親の反応を参考にして判別した。本研究では無病斑及びb型病斑のみの場合はR反応、そしてbg, bG及びPG病斑が出ている個体はS反応として各系統の抵抗性個体数を統計し、清沢の類種分布曲線法³⁾に従って抵抗性の遺伝分析を行った。

実験材料及び方法を表1に示した。

実験結果及び分析

本実験で陸稲品種毫乃煥は全部抵抗性を示したのに対し母親として使った3品種は全部罹病性反応であった。したがって交配後代が示した抵抗性は毫乃煥に由来することが証明された。

1. 実験Ⅰの結果及び分析

実験Ⅰはトヨニシキ／毫乃煥及びトドロキワセ／毫乃煥の2組合せのF₃系統を材料にして昆明圃場自然発病によって検定を行った。実験は2反復実施した。自然発病程度は充分であり、調査時に罹病性親は全部罹病していた。供試した2組合せのF₃系統における抵抗性分離の観察結果は図1に示した通りである。交配後代の抵抗性分離は不連続分布になるので毫乃煥が持っている抵抗性はポリジーンによって支配されるものではないと推定された。同時に交配後代の中に完全抵抗性個体と完全罹病性個体がきわめて少ないため主働遺伝子によって支配される遺伝様式にも

合わない。

かりに毫乃煥の抵抗性は二つの対立遺伝子 CC, DD によって支配され、しかも C は c に対し優性、D は d に対して劣性だとすると CC 或は DD が単独で作用する場合は一部の個体だけが抵抗性を示し、その作用は、より小さくなる。そして 2 つの遺伝子の相加効果によって個体の抵抗性が支配されることになる。したがってある遺伝子型を持っている個体はすべて抵抗性を示す。もし C は c に対し優性で作用が $12/17$ 、そして D は d に対し劣性で作用が $5/17$ だとすると遺伝子型による作用は次のようになる。

$$\begin{array}{lll} CCDD = \frac{12+5}{17} = 17/17 & CcDD = \frac{12+5}{17} = 17/17 & ccDD = \frac{0+5}{17} = 5/17 \\ CCDd = \frac{12+0}{17} = 12/17 & CcDd = \frac{12+0}{17} = 12/17 & ccDd = \frac{0+0}{17} = 0 \\ CCdd = \frac{12+0}{17} = 12/17 & Ccdd = \frac{12+0}{17} = 12/17 & ccdd = \frac{0+0}{17} = 0 \end{array}$$

したがって F_2 代でホモ遺伝子をもつ個体は F_3 代で分離しない。つまり F_2 代のこの遺伝子の作用は F_3 代における抵抗性個体の頻度になる。 F_2 代でヘテロ遺伝子をもっている個体は F_3 代においても分離する。もし F_2 の遺伝子型が CcDD の場合 F_3 代になると系統のなかで CCDD の個体は $1/4$ になりその $17/17$ の個体が抵抗性を示す。そして CcDD の遺伝子型を持つ個体は系統の $1/2$ でその $17/17$ が抵抗性を示すだろう。系統ののこり $1/4$ の個体の遺伝子型は ccDD でその $5/17$ が抵抗性を示すことになる。そうすると CcDD の遺伝子型を持った F_2 個体の場合 F_3 になると系統の抵抗性個体理論頻度は次のようになる。

$$\frac{1}{4} \times \frac{17}{17} + \frac{1}{2} \times \frac{17}{17} + \frac{1}{4} \times \frac{5}{17} = \frac{224}{272}$$

F_2 の他の遺伝子型個体の分離比と F_3 代系統における抵抗性個体の理論頻度も同じ方法により計算できる。次に清沢の累積分布曲線法に従って頻度分布の理論値を求め、頻度分布曲線と累積分布曲線を作成する。最後に Kolmogorw-smirnov 検定法で理論曲線と観察曲線の間の有意差検定を行う。

既述の遺伝様式と分析方法によって実験 I を分析した結果を図 1 に示した。理論値と観測値がよく合致することから、仮定した遺伝様式の正当性が裏付けられた。つまり毫乃煥の昆明圃場菌系に対する抵抗性は二つの遺伝子 CC, DD によって支配されている。C は c に対し優性で作用価は $11/17 \sim 15/17$ D は d に対し劣性で作用価は $5/17 \sim 6/17$ であり、二つの遺伝子の相加効果によって CCDD 遺伝子を持っている陸稲品種毫乃煥は昆明圃場菌系に対して抵抗性を示していた。

2. 実験 II の結果及び分析

実験 II はトドロキワセ/毫乃煥、麗江新団黒穀/毫乃煥の 2 交配組合せで F_3 系統を 3 セット用い、温室内で日本菌系 TH47-9、長 67-150、研 60-19 を接種して検定を行った。実験結果は実験 I の結果とよく似通っており抵抗性分離はポリジーン遺伝様式では解釈できないし、主働遺伝子による遺伝様式にも合わない。したがって抵抗性の遺伝様式について次のように仮定する。抵抗

性は二つの対立遺伝子 CCDD によって支配され、菌系 TH47-9 との反応では C は c に対し優性で作用価は 12/17, D は d に対し劣性で作用価は 16/17; 菌系長 67-150 との反応では C は c に対し優性で作用価は 11/17, D は d に対し優性で作用価は 6/17; 菌系研 60-19 との反応では C は c に対し劣性で作用価は 11/17, D は d に対し優性で作用価は 6/17, そして二つの遺伝子の間には上位効果ではなく相加効果が存在する。以上の遺伝様式に従って実験Ⅱについて分析を行いその結果を図 2 に示した。図 2 からわかるように理論値曲線と観測値曲線がよく合致していることから供試した三つの日本菌系に対する毫乃煥の抵抗性は相加効果のある二つの遺伝子によって支配されていた。

3. 実験Ⅲの結果及び分析

実験Ⅲでは麗江新団黒穀／毫乃煥の交配組合せにおける F_3 代 119 系統の苗に温室で昆明菌系 CO5 及び日本菌系愛 75-7, TH77-01 を接種して抵抗性の遺伝分析を行った (図 3)。

昆明菌系 CO5 に対する抵抗性は相加効果のある二つの遺伝子 CCDD によって支配されていた。C は c に対し優性で作用価は 11/17, D は d に対し優性で作用価は 6/17 で遺伝子 CC と DD の相加効果によって CCDD を持っている毫乃煥は昆明菌系 CO5 に対して抵抗性を示していた。この結果は実験Ⅰの検定結果とほとんど一致しているが D の d に対する優劣性関係に差がある。

日本菌系愛 75-7 に対する抵抗性は三つの遺伝子 AA, CC, DD によって支配される。A は d に対し優性で作用価は 17/17 であり、主働抵抗性遺伝子に相当する。C は c に対し優性で作用価は 11/17; D は d に対し優性で作用値が 6/17 である。したがって遺伝子 CC と DD の間には相加効果があった。

日本菌系 TH77-01 に対する抵抗性は遺伝子 BB, CC, DD によって支配される。B は b に対し劣性、作用価は 17/17 でこの遺伝子は主働遺伝子に相当する。C は c に対して優性で D も d に対して優性であり、作用価はそれぞれ 11/17 と 6/17 である。遺伝子 CC と DD の間には相加効果がある。

以上の分析結果をまとめると毫乃煥の各いもち病菌系に対する抵抗性は作用力が異なる 3 種類の遺伝子によって支配されるものと思われる (表 2)。

実験Ⅲで供試した F_3 代 119 系統全部に三つの菌系を接種して検定を行った。三つの菌系に対する 119 系統の反応は 12 の反応型に分類することができた (表 3)。

実験Ⅲの分析結果 (図 3) に基づいて仮定した遺伝子の作用価によって、 F_2 代個体の F_3 における系統別抵抗性個体の理論頻度を二項分布式で計算することができる (表 4)。

表 4 に示したように異なる遺伝子型の F_3 代系統における抵抗性個体の理論分布率を用いて供試系統の二つの菌系に対する理論値を計算し、それを表 3 に示した各反応型の観測値と比較して適合性を検討した (表 5)。

表 5 の分析結果から見ると理論値が 4 の場合すなわち AA, BB は異なる遺伝子 CO5, CO6, CO7 は同じ遺伝子で DD5, DD6, DD7 も同じ遺伝子と仮定する時供試系統といもち菌系との反応

を解析することができた。したがって毫乃煥の抵抗性は4種類の遺伝子対によって支配されると推定される。遺伝子AAは日本菌系愛75-7だけに對し、そしてBBは日本菌系TH77-01だけに對し抵抗性を示す。AAは優性遺伝子で、BBは劣性遺伝子であるが作用価はどちらも17/17で主働遺伝子に相当する。CC、DDは昆明菌系と日本菌系ともに抵抗性を示しているが作用価が17/17より小さいので単独で作用する時一部個体だけが抵抗性を示す。遺伝子型CCDDは2遺伝子の相加効果によって供試したすべての菌系に対して抵抗性を示す。

遺伝子AA、BBと供試菌系との反応をまとめて表6に示す。

レース073に対する反応から見ると遺伝子AAは既知の抵抗性遺伝子 $Pi-k^s$, $Pi-a$, $Pi-k$, $Pi-k^m$, $Pi-z$ とは別の遺伝子である。 $Pi-k^s$, $Pi-a$, $Pi-k$, $Pi-k^m$, $Pi-z$ 遺伝子は073に対して役に立たないのに対しAAは073に対して抵抗性を示している。もしAAが $Pi-ta$, $Pi-ta^2$, $Pi-z^t$, $Pi-b$ 或は $Pi-t$ だとするとレース047, 037に対しても抵抗性を示すはずであるが実際の反応は罹病性である。したがってAAは $Pi-i$ 遺伝子あるいはほかの未知の遺伝子である可能性が強い。

同じく遺伝子BBはレース047に対して抵抗性を示すことからこの遺伝子は $Pi-k^s$, $Pi-a$, $Pi-i$, $Pi-z$ とは別の遺伝子であると推定される。一方レース073, 037に対する反応が“S”であることから見ると $Pi-ta$, $Pi-ta^2$, $Pi-z^t$, $Pi-b$, $Pi-t$ でもない。レース007に対して“S”反応示すことから $Pi-k$, $Pi-k^m$ である可能性もない。したがってBBは新しい抵抗遺伝子と推定される。

討 論

以上の遺伝分析結果から雲南陸稻品種毫乃煥のいもち病抵抗性は4種の遺伝子対によって支配されていると思われる。そのうち二種の遺伝子は主働遺伝子で日本菌系愛75-7, TH77-01に対して抵抗性を示すがその他の菌系には役に立たない。後の2遺伝子は単独で作用する時作用価は17/17より小さいので一部個体だけが抵抗性を示す。遺伝様式は主働遺伝子とは異なり、この2種の遺伝子の間には相加効果があって共同で作用する時作用価が17/17になって完全抵抗性を示す。これらの遺伝子のように単独で作用する時一部個体だけが抵抗性を示す遺伝子は阿部⁴⁾らが日本陸稻抵抗性品種農林糯4号のいもち病抵抗性を分析する時に定義した微動抵抗性遺伝子の一種である。

陸稻のいもち病抵抗性については阿部らの陸稻品種農林糯4号に関する研究のほかKIYOSAWA⁵⁾が陸稻戦捷に由来する二つの陸稻品種銀河、ホマレニシキのいもち病抵抗性に関する研究結果を報告したものがあつた。KIYOSAWAによると銀河、ホマレニシキの菌系研54-04に対する抵抗性は1種の主働遺伝子と2種の微動遺伝子によって支配される。一方5木、鳥山、清沢らの報告によるとホマレニシキを畑に晩播した場合菌系研54-04に対する抵抗性は連鎖されている2種の補足遺伝子によって支配されると言う。GOTO⁶⁾は陸稻品種戦捷のいもち病抵抗性が相加効果を持つ3種の微動遺伝子によって支配されると報告した。これまで得られた知見から陸稻の

いもち病抵抗性はいずれも個々の作用価が小さいいくつかの遺伝子の相加効果によるものと思われる。著者らの雲南省陸稲品種毫乃煥の抵抗性に関する遺伝分析でも同じ結論が得られた。著者らの研究によって（未発表）他の雲南陸稲品種紫呂龍，魔王穀，勐旺穀等のいもち病抵抗性も主に2種の微動抵抗性遺伝子によって支配されることが明らかになった。