

## DNAマーカー選抜技術を利用した出穂性に関する コシヒカリの同質遺伝子系統群の開発

竹内善信

### 抄 録

水稲品種「コシヒカリ」は良食味で、我が国では作付け面積第一位である。しかし、作付けが多いため、収穫作業が競合し、刈り遅れによる玄米の外観品質の低下等が起こることがある。また暖地の普通期栽培では出穂が早過ぎ、東北中部より以北では晩生過ぎるなど気候的に栽培が適さない地域がある。そこで、収穫作業の分散や栽培可能な地域の拡大を図るため、DNAマーカー選抜を用いて出穂性を改変した「コシヒカリ」の4種類の同質遺伝子系統群、「コシヒカリ関東HD 1号 (*Hd1*)」、「和系370 (*Hd4*)」、「関東IL5号 (*Hd6*)」および「関東HD 2号 (*Hd5*)」を育成した。これらの系統の主要な特徴は、次のとおりである。

1. 各々の系統は、DNAマーカー選抜を用いて「コシヒカリ」の遺伝的背景にインド型品種「Kasalath」由来の出穂性遺伝子*Hd1*を含む560kb、*Hd4*を含む7960kb、*Hd6*を含む170kbおよび*Hd5*を含む625kbのゲノム領域を持つ。
2. 出穂期は、育成地では「コシヒカリ関東HD 1号」が「コシヒカリ」より12日早生であり、「和系370」、「関東IL5号」および「関東HD 2号」が各々3日、10日および11日晩生である。
3. 出穂期以外の農業形質は、「コシヒカリ」とほぼ同等である。

キーワード：水稲、コシヒカリ、出穂性、同質遺伝子系統、DNAマーカー

# Developing isogenic lines of the *japonica* rice cultivar “Koshihikari” with early and late heading using marker-assisted selection

Yoshinobu TAKEUCHI

## Abstract

Four quantitative trait loci (QTLs) for rice (*Oryza sativa* L.) heading date were previously detected by QTL analysis of the progeny derived from crosses between the *japonica* cultivar, “Koshihikari”, and the *indica* cultivar, “Kasalath”. To enhance the cropping potential of “Koshihikari”, a leading cultivar in Japan, our team used marker-assisted selection to develop isogenic lines (ILs) with early and late heading dates. Several types of DNA markers were used to minimize the length of substituted chromosome segments containing target QTLs and to determine the genotype in target QTL regions and the background genome of the ILs. We developed four new ILs—“Koshihikari Kanto HD1 (*Hd1*)”, “Wakei 370 (*Hd4*)”, “Kanto IL5 (*Hd6*)”, and “Kanto HD2 (*Hd5*)” — which housed the 560, 7960, 170, and 625 kb Kasalath chromosome segments, respectively. The heading date of “Koshihikari Kanto HD1” was 12 days earlier than that of “Koshihikari” in Ibaraki, and those of “Wakei 370”, “Kanto IL5”, and “Kanto HD2” were 3, 10, and 11 days later, respectively. Most of these traits, except for the heading date of the four ILs, were the same as those of “Koshihikari”.

Key Words: rice, Koshihikari, heading date, isogenic line, DNA marker

## I 緒 言

2005年にイネの全ゲノムの塩基配列が解読され (International Rice Genome Sequencing Project 2005)、イネのゲノム情報を利用した研究は著しく進展している。その一つにゲノム情報を利用した効率的な品種改良技術の開発がある。

水稲品種「コシヒカリ」は、東北中南部から九州に至る広い地域で栽培されており、国内で最も普及している品種である。その広域適応性の要因としては、食味、耐冷性および穂発芽耐性に優れることが挙げられる。しかし、「コシヒカリ」は東北中部より以北では出穂が晩生過ぎ、温暖地や暖地の普通期栽培では早過ぎるなど、栽培が難しい地域もある。また、大規模経営では、収穫作業の分散の必要性から出穂性の異なる他品種と組み合わせて栽培することが

求められている。そこで、出穂性を改変した「コシヒカリ」が開発されれば、「コシヒカリ」の生産の安定化や効率的な作業分散が可能性となり、生産コストの低減が図られると期待される。

イネの出穂性に関与する遺伝子の解析は、イネゲノム研究により解読された塩基配列情報とDNAマーカーを利用して著しく進展した。得られた基礎的な知見は、特定の品種の出穂性を計画的に改変するDNAマーカー選抜育種法を可能にした。本稿では、イネの出穂性の遺伝的な解明の進捗状況を紹介するとともに、得られた情報を活用して進めている「コシヒカリ」の出穂性の改良育種について紹介する。

## II イネの出穂性の遺伝解析

イネの出穂性は日長に依存する感光性と栄養生長性などの要因によって決定されている。これらの遺伝的要因に気温や栽培環境などの環境要因が加わることによって、品種間にみられる出穂期の変異が生じている。従来から出穂性の遺伝解析は精力的に進められ、幾つかの遺伝子が遺伝学的に同定されている。しかしながら、関与する遺伝子が多数あることから、雑種後代における出穂期の変異が連続的になり、詳細な遺伝解析が困難な場合も多かった。しかし、この20年で開発されたイネのDNAマーカーは、出穂性のような複雑な遺伝に従う量的形質の遺伝解析を革命的に進展させた (矢野 2004)。

これまでに、イネの出穂性に関与する複数の遺伝子座 (量的形質遺伝子座) が見出され、それらの染色体上の位置が決定されてきた。特に日本型品種「日本晴」とインド型品種「Kasalath」の雑種後代をDNAマーカーで解析することによ

て、少なくとも15種類 (*Hd1-Hd3a*, *Hd3a-Hd14*) の遺伝子座の存在が明らかにされている (図1) (矢野 2004)。それらの遺伝子の一部はマップベースクローニング法により単離・同定され、分子レベルで遺伝子の構造とともに出穂性における機能が明らかにされている (Yano *et al.* 2000, Takahashi *et al.* 2001, Kojima *et al.* 2002, Doi *et al.* 2004, Yamanouchi *et al.* 2005)。例えば、遺伝子の単離により、第6染色体中央の出穂性遺伝子*Hd1*は短日条件下で出穂を促進するが、長日条件下では出穂を遅延する機能を持つ感光性関連遺伝子であることが明らかとなっている (Yano *et al.* 2000)。一方、第3染色体の長腕上の*Hd6*および第8染色体上の*Hd5*は短日条件下では出穂は変わらないが、長日条件下において出穂を遅延する役割を担っていることが明らかとなっている (Takahashi *et al.* 2001, Yamanouchi *et al.* 2005)。第6染色体の短腕上には、短日条

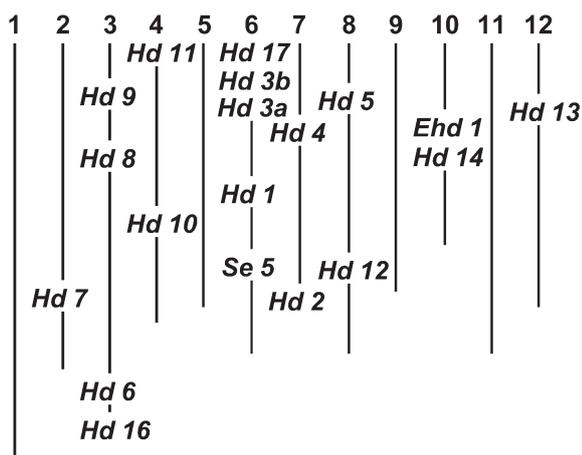


図1 出穂性に関与する遺伝子座の染色体上の位置

*Hd1*~*Hd3a*、*Hd3b*~*Hd14*は、「日本晴」と「Kasalath」の雑種後代において見出された出穂性に関与する遺伝子座を示す。*Se5*、*Ehd1*と、*Hd16*と*Hd17*は、各早生突然変異系統、「台中65号」と「*O. glaberrima*」の交雑後代と、「日本晴」と「コシヒカリ」の交雑後代において見出された出穂性に関与する遺伝子座を示す。

件下で出穂を促進する機能を持つ*Hd3a* (Kojima *et al.* 2002) が存在する一方で、長腕上に座乗する感光性遺伝子*Se5*は遺伝子の機能が消失すると極早生になり、日長に依存した出穂期の変化がなくなることが明らかとなっている (Izawa *et*

*al.* 2000)。第7染色体の短腕上の*Hd4*はファインマッピングされ、長日および自然条件下において出穂を遅延させる機能を持つことが明らかとなっている (Lin *et al.* 2003)。その後、「ほしのゆめ」と「Kasalath」の雑種後代を用いた解析から第7染色体上に長日条件下において出穂を遅延させる機能を持つ*Lhd4*が単離されている (北澤ら 2004)。また、アフリカの栽培イネ「*Oryza glaberrima*」と「台中65号」との交雑後代を用いた研究によって、第10染色体上に座乗する*Ehd1*が単離され、その遺伝子は短日条件下で出穂を促進する機能を持つことが明らかとなっている (Doi *et al.* 2004)。さらに最近では、「日本晴」と「コシヒカリ」の交雑後代を用いた解析から第3と第6染色体上にそれぞれ*Hd16*と*Hd17*が見出され、これらのうち*Hd16*は単離され長日条件下において出穂を遅延させる機能を持つことが明らかとなっている (Matsubara *et al.* 2008, 2012)。このように、出穂性遺伝子の単離・同定により、出穂期の調節機構の解明が大きく進んでいる。

### III イネの出穂性同質遺伝子系統の開発

#### 1 同質遺伝子系統の育成経過

イネの出穂性の改良は、栽培地域の拡大や大規模栽培地域における作期分散などの観点から重要な育種目標である。これまで、イネの出穂性の品種改良は、親品種の出穂期の情報に基づいて交配を行い、その後代から目的とする出穂期および熟期を持つ系統の選抜が進められてきた。前述したように出穂性に関与する遺伝子の詳細な染色体上の位置、さらには遺伝子の機能が解明されたことにより、初期世代においてDNAマーカーを用いた選抜が可能となり、効率的に目的の出穂期を持つ系統を開発する道が開けた。

「コシヒカリ」の出穂性を改変するために、これまでに「コシヒカリ」と「Kasalath」の交

雑後代を利用して出穂性遺伝子のマッピングが進められた (Yamamoto *et al.* 2001, Ebitani *et al.* 2005)。そして、「コシヒカリ」の出穂性を改変するために利用できる遺伝子は、少なくとも9種類存在することが明らかにされた。これらの出穂性遺伝子のうち「コシヒカリ」を早生化するための遺伝子として「Kasalath」のqDTH6 (*Hd1*) を、晩生化する遺伝子としてqDTH7 (*Hd4*)、qDTH8 (*Hd5*) およびqDTH3 (*Hd6*) を選定した。この4種類の遺伝子は「日本晴」と「Kasalath」の雑種後代において見出された遺伝子と共通している可能性が示され、「日本晴」と「Kasalath」の交雑後代で遺伝子の機能と詳細な染色体上の位置が明らかにされている。その出穂性遺伝子の情報が「コシヒカリ」の出穂性の改変に利用できると考え、同質遺伝子系統の育成を始めた。

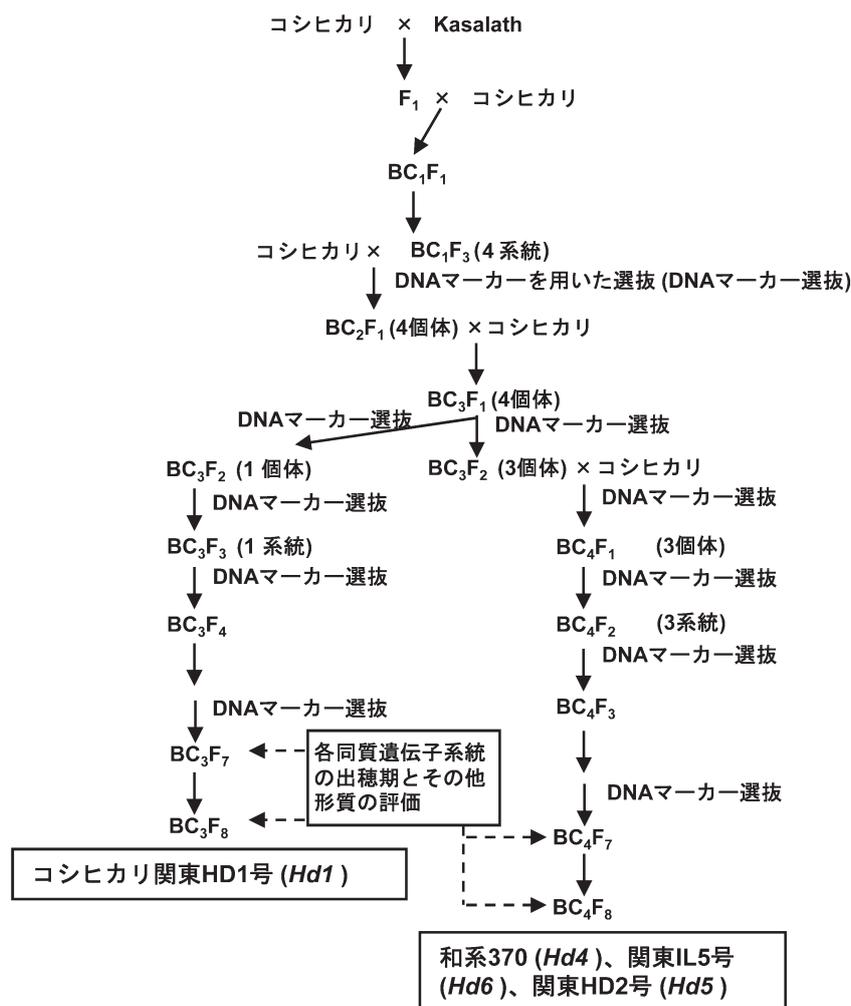


図2 「コシヒカリ」の出穂性同質遺伝子系統育成の系譜

BC<sub>x</sub>のBCは戻し交配、<sub>x</sub>は「コシヒカリ」に戻し交配した回数を示す。F<sub>y</sub>のFは自家受精、<sub>y</sub>は自家受精により進めた世代数を示す。

4種類の出穂性遺伝子*Hd1*、*Hd4*、*Hd5*および*Hd6*を用いたコシヒカリの出穂性の改変は、戻し交雑育種法とDNAマーカー選抜育種法を組み合わせで行った(図2)。まず「コシヒカリ」を母、「Kasalath」を父とする人工交配を行い、そのF<sub>1</sub>に「コシヒカリ」の戻し交雑を行った。その後、その自殖後代から制限酵素断片長多型(RFLP)マーカー(Harushima *et al.* 1998)を用いて「Kasalath」由来の*Hd1*、*Hd4*、*Hd5*および*Hd6*を持つことを確認したそれぞれのBC<sub>1</sub>F<sub>3</sub>系統に「コシヒカリ」を戻し交雑した。さらにその後も「コシヒカリ」の戻し交雑を行うとともに、RFLPまたはPCR増幅産物制限酵素断片長多型(CAPS)マーカー(Rice Genome Research Program 2005)を用いた選抜を継続的に行うことにより出穂性遺伝子の領域に

「Kasalath」由来の染色体断片を可能な限り短く持ち、それ以外の領域がコシヒカリ型の個体の選抜を進めた。そして「Kasalath」由来の*Hd1*と、*Hd4*、*Hd5*および*Hd6*を持つ個体は、「コシヒカリ」にそれぞれ3回と4回の戻し交雑後代から選抜した。その後、出穂性遺伝子の領域が固定した4種類の「コシヒカリ」の出穂性同質遺伝子系統「コシヒカリ関東HD1号(*Hd1*)」、「和系370(*Hd4*)」、「関東HD2号(*Hd5*)」および「関東IL5号(*Hd6*)」を育成した(Takeuchi *et al.* 2006、竹内ら 2008)。

## 2 同質遺伝子系統のグラフ遺伝子型

「コシヒカリ関東HD1号」、「和系370」、「関東HD2号」および「関東IL5号」について、出

穂性遺伝子領域の「Kasalath」の染色体断片長を調査した。それぞれの出穂性遺伝子の近傍に作成したPCR増幅断片長多型マーカー、CAPSマーカーおよびマイクロサテライトマーカー (International Rice Genome Sequencing Project 2005) から成る28個のPCRマーカー (Takeuchi *et al.* 2006) を用いた解析により、「コシヒカリ」関東HD 1号 (*Hd1*)、「和系370 (*Hd4*)」、「関東

HD 2号 (*Hd5*)」および「関東IL5号 (*Hd6*)」は、それぞれ出穂性遺伝子*Hd1*を含む領域に560 kb、*Hd4*を含む7960kb、*Hd6*を含む170kbおよび*Hd5*を含む625kbの「Kasalath」由来の染色体断片を持つと推定した (図3)。また出穂性遺伝子領域以外の領域についても、全ゲノム領域をカバーする116個のRFLPマーカーを用いてコシヒカリ型であることが確認できた。

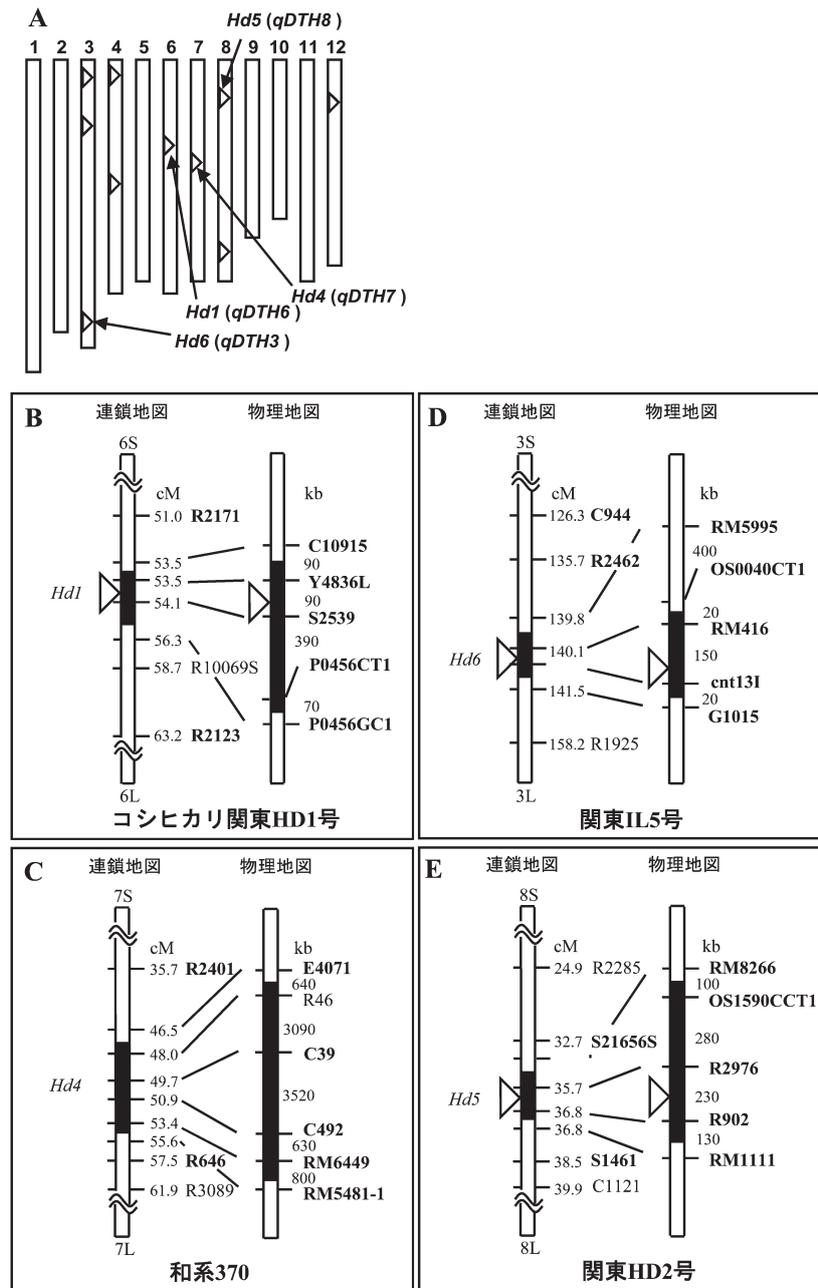


図3 「コシヒカリ」の出穂性同質遺伝子系統のグラフ遺伝子型

A: 「コシヒカリ」と「Kasalath」の雑種後代において見出された出穂性に関与する遺伝子座  
 三角は出穂性に関与する遺伝子座を示す。

B-E: 各系統のグラフ遺伝子型

白と黒の領域は、各「コシヒカリ」と「Kasalath」の染色体を示す。三角は、出穂性の遺伝子座を示す。RFLP、STS、CAPSとSSRを含むDNAマーカーは染色体の右側に示し、STS、CAPSとSSRなどのPCRマーカーは太字で示す。

### 3 出穂性および一般特性の評価

4種類の「コシヒカリ」の出穂性同質遺伝子系統の育成地における出穂期は、「コシヒカリ 関東HD 1号」が「コシヒカリ」より12日早生であるが、「和系370」、「関東IL5号」および「関東HD 2号」が各々3日、10日および11日晩生である（表1、写真1）。「関東IL5号」、「和系370」および「関東HD 2号」については、出穂期以外の稈長、穂長、穂数、収量、千粒重、玄米の外観品質、倒伏程度、食味等の主要な農業形質は、「コシヒカリ」と同等である（表1）。また、葉もち圃場抵抗性、耐冷性も、「コシヒカリ」と同等である（表2、表3）。しかし、「コシヒカリ 関東HD 1号」については、ほとんどの形質は「コシヒカリ」と同等であるが、稈長が「コシヒカリ」に比べて13.2cm短く、穂長が1.8cm短くなり、耐冷性も「コシヒカリ」に比べて少し弱く評価された。

早生性同質遺伝子系統「コシヒカリ 関東HD 1号」の稈長と穂長が「コシヒカリ」より短くなるのは、早生化が原因であると考えられる。Kawai and Sato (1969) は「農林8号」に突然

変異処理を施して得られた有意に早生の59系統について形質調査を行い、多くの早生系統が短稈化、短穂化したことを報告している。さらに「コシヒカリ 関東HD 1号」を栄養成長期の日長が育成地より短い宮崎県の早期で栽培したところ、「コシヒカリ 関東HD 1号」の出穂期が「コシヒカリ」とほぼ同じになり、稈長と穂長も「コシヒカリ」と同等になった（竹内ら 2008、Takeuchi 2011）。これらのことから育成地での短稈化と短穂化は出穂性遺伝子*qDTH6 (Hd1)*の多発現によると考えられる。



写真1 「コシヒカリ」の出穂性同質遺伝子系統の出穂

A: コシヒカリ 関東HD 1号 (*Hd1*)、B: コシヒカリ、C: 和系370 (*Hd4*)、D: 関東IL5号 (*Hd6*)、E: 関東HD 2号 (*Hd5*)。

表1 コシヒカリの出穂性同質遺伝子系統の農業特性

品種名 系統名	試験 年次	出穂期 (月日)	到穂 日数 (日)	成熟期 (月日)	稈長 (cm)	穂長 (cm)	穂数 (本/㎡)	倒伏 程度	玄米重 (kg/a)	玄米 千粒重 (g)	玄米 品質	食味 総合評価
コシヒカリ 関東HD1号	2003	7.28	101 **	8.31	74.4 **	16.7	348	1.0	47.8	20.6	4.0	-1.26 **
	2004	7.20	89 **	8.25	88.8 **	17.0 **	484	9.0	60.4 **	21.6	5.7	-0.09
	平均	7.24	95	8.28	81.6	16.8	416	5.0	54.1	21.1	4.9	-0.68
和系370	2003	8.12	116	9.23	87.0	18.1	350	2.0	52.4	21.0	4.0	-0.17
	2004	8.04	104	9.15	95.4	19.7	426	9.0	62.3	21.4 **	6.0	0.48 **
	平均	8.08	110	9.19	91.2	18.9	388	5.5	57.3	21.2	5.0	0.16
関東IL5号	2003	8.18	122 **	9.29	93.9	18.4	349	2.5	54.0 **	21.0 **	4.4	0.09
	2004	8.12	112 **	9.23	99.9	19.5	430	8.0	60.7	20.5	6.1 **	0.30
	平均	8.15	117	9.26	96.9	18.9	389	5.3	57.3	20.8	5.3	0.20
関東HD2号	2003	8.21	125 **	10.02	89.4	18.6	367 **	3.0	54.1	20.8 **	3.6	0.04
	2004	8.11	111 **	9.22	102.0	18.9	432	9.0	60.8	21.4	5.3	0.22
	平均	8.16	118	9.27	95.7	18.8	399	6.0	57.4	21.1	4.5	0.13
コシヒカリ	2003	8.10	114	9.18	88.7	18.5	328	2.0	48.8	20.1	4.1	-0.17
	2004	8.01	101	9.09	100.8	18.7	498	9.0	64.3	21.0	4.9	0.09
	平均	8.06	107	9.14	94.8	18.6	413	5.5	56.6	20.6	4.5	-0.04
あきたこまち	2003	7.31	104 **	9.07	78.5 **	17.5	367 **	0.0 **	47.3	20.0	3.3 **	-0.91 **
	2004	7.25	94	9.08	90.3	19.2	408 **	8.0	59.6	21.4	4.3	0.09
	平均	7.28	99	9.08	84.2	18.4	388	4.0	53.5	20.7	3.8	-0.41
朝の光	2003	8.13	117	9.20	71.8 **	18.7	367 **	0.0 **	44.6	21.2 **	3.0 **	-1.48 **
日本晴	2004	8.12	112 **	9.22	82.1	17.8	420	0.0 **	59.0	22.4	3.7	-0.35

注1) 作物研究所における成績。2003年は4月18日播種、5月14日移植、2004年は4月22日播種、5月18日移植、30×15cm 1株3本植、基肥(NPK成分)0.80kg/a。

注2) \*\*は1%水準でコシヒカリと有意差あり。

注3) 倒伏程度は0(無)~9(全倒伏)までの10段階で達観判定。玄米品質は1(上上)~9(下下)までの9段階で達観判定。食味総合評価値は早植・標肥栽培のコシヒカリを基準品種とする食味官能試験で評価。パネラーは19~29名。食味総合評価は0(基準品種コシヒカリと同じ)、+5(極端に良い)~-5(極端に劣る)までの11段階で示す。

表2 コシヒカリの出穂性同質遺伝子系統の葉いもち圃場抵抗性

品 種 名 系 統 名	いもち 真性抵抗性 遺伝子	2003年	2004年	判定
		発病 程度	発病 程度	
コシヒカリ関東HD1号	+	4.8	4.7	弱
和系370	+	4.5	4.0	やや弱
関東IL5号	+	4.2	6.0	弱
関東HD2号	+	4.8	6.3	弱
コシヒカリ	+	4.0	5.5	弱
黄金錦	+	3.2	4.5	強

注1) 作物研究所における成績。

注2) 発病程度は0(無発病)~9(全葉枯死)の達観判定。

表3 コシヒカリの出穂性同質遺伝子系統の障害型耐冷性

品 種 名 系 統 名	宮城古川			長野原村			宮崎		
	2003年			2003年			2005年		
	出穂期 (月日)	不稔 歩合	判定	出穂期 (月日)	不稔 歩合	判定	出穂期 (月日)	不稔 歩合	判定
コシヒカリ関東HD1号	8.10	89.2	やや強	8.21	84.5	中	6.20	56.4	強
和系370	9.06	60.2	強	9.01	55.3	極強	—	—	—
関東IL5号	9.09	46.1	極強	8.30	53.7	極強	—	—	—
関東HD2号	9.15	69.9	強	9.09	32.0	極強	—	—	—
中母35	8.05	61.8	極強	8.21	44.8	極強	—	—	—
ムツニシキ	8.07	94.7	やや強	—	—	—	—	—	—
コシヒカリ	9.02	52.3	極強	8.30	64.7	極強	6.20	44.5	極強
ハウレイ	9.07	56.2	強	—	—	—	—	—	—
あきたこまち	—	—	—	—	—	—	6.19	55.9	強

注1) 宮城古川：宮城県古川農業試験場の恒温深水圃場において4月17日播種、5月15日移植、7月上旬~9月上旬まで水深25cmで冷水19℃。

注2) 長野原村：長野県農事試験場原村試験地において4月16日播種、5月27日移植、7月上旬~8月上旬まで水深13cmで冷水19℃掛け流し処理。

注3) 宮崎：宮崎県総合農業試験場のハウス内に2月21日播種、3月25日移植、5月上旬~7月上旬まで水深15cm、冷水17~19℃掛け流し処理。

注4) 耐冷性程度は熟期毎の基準品種と比較して判定した。

また、「コシヒカリ関東HD1号」の耐冷性は、「コシヒカリ」に比べて少し弱く評価された。耐冷性の評価は熟期毎に行われているため、厳密には出穂期の違う「コシヒカリ関東HD1号」と「コシヒカリ」の耐冷性を比べることは難しい。これまでに「コシヒカリ」の極早生突然変異系統「関東79号」の耐冷性は「コシヒカリ」より少し弱く評価されており(須藤ら 未発表)、「コシヒカリ関東HD1号」の耐冷性が弱くなるのは*Hd1*遺伝子の多面発現である可能性が考えられる。しかし、「コシヒカリ」とほぼ同熟期となる宮崎県でも若干耐冷性が弱い傾向があるので、「コシヒカリ関東HD1号」の持つ「Kasalath」由来の染色体断片中に耐冷性を下げる遺伝子が含まれる可能性がないとは言えない(表3)。この約560kbの染色体断片中には約40個の遺伝子の存在が予測されているこ

とから(GRAMENE 2006)、耐冷性と*Hd1*の関係についてはさらに検討する必要がある。

これらの出穂性同質遺伝子系統は、「コシヒカリ」の特性を維持しながら出穂期の調整を可能にする。よって国内の「コシヒカリ」の栽培が難しい地域や大規模栽培地域で活用できる。「コシヒカリ関東HD1号」の出穂期は、「コシヒカリ」より12日早い極早生品種に属するので、暖地・温暖地の早期栽培地帯で早期出荷が可能な品種として活用が期待できる。また、「関東HD2号」の出穂期は「コシヒカリ」より10日遅いものの、それ以外の形質は「コシヒカリ」とほぼ同等で、中生品種として広く利用が期待できる。さらに「コシヒカリ」の大規模栽培地域においては、出穂期の異なる「コシヒカリ」の同質遺伝子系統を栽培することによって、収穫時期の刈り取り作業の分散化が期待できる。

## VI 出穂性研究のこれから

「コシヒカリ」の出穂性を改変した同質遺伝子系統の開発は、遺伝子の詳細な染色体上の位置と遺伝子の機能の情報を活用することにより可能となった。本稿では、「Kasalath」由来の4種類の出穂性遺伝子 *Hd1*、*Hd4*、*Hd5* および *Hd6* を利用した同質遺伝子系統の開発を紹介した。これらの遺伝子以外にも、これまでに多くの出穂性遺伝子が見出され、遺伝子の詳細な染色体上の位置などが明らかにされている (図1)。これらの出穂性遺伝子の情報を利用すれば、さらに多様な出穂性の同質遺伝子系統を開発できると考える。

今後、他の品種について出穂性を改変する場合、「コシヒカリ」の出穂性同質遺伝子系統の開発と同様に戻し交雑育種法とDNAマーカー選抜育種法を併用することにより可能になる。最近、「コシヒカリ」以外の品種として低アミロース米水稻品種「ミルキークイーン」を用いた出穂性の同質遺伝子系統シリーズの開発を進めている。「ミルキークイーン」は、米飯の粘りが強く冷めても硬くならず良食味であることが市場で高く評価されている (伊勢ら 2001)。この「ミルキークイーン」は熟期的に暖地・温暖地の早期栽培地帯や沖縄県における栽培に適していないため、早生～晩生熟期品種シリーズを開発することによって「ミルキークイーン」型品種の産地の拡大を進める。これまでに、交雑とDNAマーカー選抜を併用することにより、「Kasalath」由来の出穂性遺伝子 *Hd1* を持つ「ミルキークイーン」の出穂性同質遺伝子系統「ミルキーサマー」を育成した (竹内ら 2013)。

この「ミルキーサマー」の出穂期は、育成地の早植栽培では「ミルキークイーン」と比較して13日早生となる。また、沖縄県 (名護) の一期作栽培では同3日晩生となる。「ミルキーサマー」は温暖地では早期出荷が可能であり、沖縄ではやや晩生で多収の低アミロース米品種として活用が期待されている (山城ら 2011)。

出穂以外の形質についても様々な有用遺伝子が単離・同定されている。短稈となる半矮性遺伝子 *sd1* が単離され (Sasaki *et al.* 2002)、その情報を活用して、インド型品種「IR24」の持つ *sd1* を「コシヒカリ」に導入した同質遺伝子系統が開発された (王ら 2005)。また、一穂内の着粒数を高める遺伝子 *Gn1* がインド型品種の「ハバタキ」から単離され、*Gn1* と *sd1* を集積した「コシヒカリ」の同質遺伝子系統が開発された (Ashikari *et al.* 2005)。さらに、縞葉枯病抵抗性遺伝子 *Stvb-i* および穂いもち圃場抵抗性遺伝子 *Pb1* の染色体上の位置が明らかとなり、同質遺伝子系統の開発が進められている (杉浦ら 2004)。その他、種々のいもち病抵抗性遺伝子を「コシヒカリ」に導入したいもち病抵抗性系統の開発が進められている (Fukuoka *et al.* 2009, Ishizaki *et al.* 2005, Kojima *et al.* 2004)。

今後、耐虫病性、食味を含む種々の重要な形質に関連する遺伝子の染色体上の位置の解析および遺伝子の単離・同定されることが期待される。これらの情報を活用すれば、「コシヒカリ」をさらに改良できるだけでなく、これまで開発された「コシヒカリ」以外の品種の改良も可能になると考える。

## V 謝 辞

「コシヒカリ」の出穂性同質遺伝子系統シリーズの育成および育成過程の各種特性検定は、農

林水産省のプロジェクト研究「DNAマーカーによる効率的な新品種開発システムの開発」(1998-

2003年度) および「ゲノム育種による効率的品種育成技術の開発」(2005-2007年度)の一環として農研機構作物研究所および農業生物資源研究所の共同研究で行われた。本系統シリーズの育成に従事した農研機構作物研究所稲研究領域の平山正賢、出田 収、前田英郎、佐藤宏之、平林秀介、石井卓朗、太田久稔、根本 博、加藤 浩、井辺時雄、安東郁男、農業生物資源研究所ゲノム育種研究ユニットの田口文緒、蛭谷武志、山本敏央、矢野昌裕に謝意を表す。ま

た、DNAマーカー選抜では、農林水産先端技術研究所の協力を得た。さらに本系統シリーズの「コシヒカリ」との同質性や諸形質の特性を把握するため、耐冷性検定試験を宮城県古川農業試験場および長野県農事試験場で行い、早期栽培適性把握のための生産力検定試験を高知県農業技術センター、宮崎県総合農業試験場で実施し、一期作栽培適性把握のための生産力検定試験を沖縄県農業研究センターで実施した。担当者の皆様に謝意を表す。

## 引用文献

- Ashikari, M., H. Sakakibara, S.Y. Lin, T. Yamamoto, T. Takashi, A. Nishimura, E.R. Angeles, Q. Qian, H. Kitano and M. Matsuoka 2005. Cytokinin oxidase regulates rice grain production. *Science* 309: 741-745.
- Doi, K., T. Izawa, T. Fuse, U. Yamanouchi, T. Kubo, Z. Shimatani, M. Yano and A. Yoshimura (2004) *Ehd1*, a B-type response regulator in rice, confers short-day promotion of flowering and controls *FT-like* gene expression independently of *Hd1*. *Genes Dev.* 18: 926-936.
- Ebitani, T., Y. Takeuchi, Y. Nonoue, T. Yamamoto, K. Takeuchi and M. Yano (2005) Construction and evaluation of chromosome segment substitution lines carrying overlapping chromosome segments of *indica* rice cultivar 'Kasalath' in a genetic background of *japonica* elite cultivar 'Koshihikari'. *Breed. Sci.* 55: 65-73.
- Fukuoka, S., N. Saka, H. Koga, K. Ono, T. Shimizu, K. Ebana, N. Hayashi, A. Takahashi, H. Hirochika, K. Okuno and M. Yano (2009) Loss of function of a proline-containing protein confers durable disease resistance in rice. *Science* 325: 998-1001.
- GRAMENE (2006) *Oryza\_sativa*. URL:[http://www.gramene.org/Oryza\\_sativa/](http://www.gramene.org/Oryza_sativa/).
- Harushima, Y., M. Yano, A. Shomura, M. Sato, T. Shimano, Y. Kuboki, T. Yamamoto, S.Y. Lin, B.A. Antonio, A. Parco, H. Kajiyama, N. Huang, K. Yamamoto, Y. Nagamura, N. Kurata, G.S. Khush and T. Sasaki (1998) A high-density rice genetic linkage map with 2275 markers using a single F<sub>2</sub> population. *Genetics* 148: 479-494.
- International Rice Genome Sequencing Project (2005) The map-based sequence of the rice genome. *Nature* 436: 793-800.
- 伊勢一男・赤間芳洋・掘末登・中根晃・横尾政雄・安東郁男・羽田丈夫・須藤充・沼口賢治・根本博・古舘宏・井辺時雄 (2001) 低アミロース良食味水稻品種「ミルキークイーン」の育成. *作物研報* 2: 39-61.
- Ishizaki, K., T. Hoshi, S. Abe, Y. Sasaki, K. Kobayashi, H. Kasaneya, T. Matsui and S. Azuma (2005) Breeding of blast resistant isogenic lines in rice variety "Koshihikari" and evaluation of their characters. *Breed. Sci.* 55: 371-377.
- Izawa, T., T. Oikawa, S. Tokutomi, K. Okuno and K. Shimamoto (2000) Phytochromes confer the photoperiodic control of flowering in rice (a short-day plant). *Plant J.* 22: 391-399.

- Kawai, T. and H. Sato (1969) Studies on early heading mutations in rice. Bull. Nat. Inst. Agric. Sci. D20: 1-33.
- 北澤則之・前原有美子・益田悠・野々上慈徳・井澤毅・門奈理佐・美濃部侑三・矢野昌裕 (2004) イネ出穂抑制遺伝子*Lhd4*のマップベースクローニング. 育種学研究6 (別1): 65.
- Kojima, S., Y. Takahashi, Y. Kobayashi, L. Monna, T. Sasaki, T. Araki and M. Yano (2002) *Hd3a*, a rice ortholog of the *Arabidopsis FT* gene, promotes transition to flowering downstream of *Hd1* under short-day condition. Plant Cell Physiol. 43: 1096-1105.
- Kojima, Y., T. Ebitani, Y. Yamamoto and T. Nagamine (2004) Development and utilization of isogenic lines Koshihikari Toyama BL. In: Kawasaki, S. (ed.) Rice Blast: Interaction with Rice and Control, Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, pp. 209-214.
- Lin, H.X., Z.W. Liang, T. Sasaki and M. Yano (2003) Fine mapping and characterization of quantitative trait loci *Hd4* and *Hd5* controlling heading date in rice. Breed. Sci. 53:51-59.
- Matsubara, K., I. Kono, K. Hori, Y. Nonoue, N. Ono, A. Shomura, T. Mizubayashi, S. Yamamoto, U. Yamanouchi, K. Shirasawa, T. Nishio and M. Yano (2008) Novel QTLs for photoperiodic flowering revealed by using reciprocal backcross inbred lines from crosses between japonica rice cultivars. Theor. Appl. Genet. 117:935-945.
- Matsubara, K., E. Ogiso-Tanaka, K. Hori, K. Ebana, T. Ando and M. Yano (2012) Natural variation in *Hd17*, a homolog of *Arabidopsis ELF3* that is involved in rice photoperiodic flowering. Plant Cell Physiol. 53: 709-716.
- Rice Genome Research Program (2005) 332 PCR-based genetic markers on rice chromosomes. URL:<http://rgp.dna.affrc.go.jp/E/publicdata/caps/index.html>
- Sasaki, A., M. Ashikari, M. Ueguchi-Tanaka, H. Itoh, A. Nishimura, D. Swapan, K. Ishiyama, T. Saito, M. Kobayashi, G.S. Khush, H. Kitano and M. Matsuoka 2002. Green revolution: a mutant gibberellin-synthesis gene in rice. Nature 416: 701-702.
- 杉浦直樹・辻孝子・藤井潔・加藤恭宏・坂紀邦・遠山孝通・早野由里子・井澤敏彦 (2004) 水稻病害抵抗性付与のための連続戻し交雑育種におけるDNAマーカー選抜の有効性の実証. 育種学研究 6: 143-148.
- Takahashi, Y., A. Shomura, T. Sasaki and M. Yano (2001) *Hd6*, a rice quantitative trait locus involved in photoperiod sensitivity, encodes the alpha subunit of protein kinase CK2. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 98: 7922-7927.
- Takeuchi, Y., T. Ebitani, T. Yamamoto, H. Sato, H. Ohta, H. Hirabayashi, H. Kato, I. Ando, H. Nemoto, T. Imbe and M. Yano (2006) Development of isogenic lines of rice cultivar Koshihikari with early and late heading by marker-assisted selection. Breed. Sci. 56: 405-413.
- 竹内善信・加藤浩・根本博・太田久稔・佐藤宏之・平山正賢・平林秀介・出田収・青木法明・坂井真・蛭谷武志・田口文緒・山本敏央・矢野昌裕・井辺時雄・安東郁男 (2008) コシヒカリと同質の遺伝的背景を持つ極早生の水稻品種「コシヒカリ関東HD 1号」の育成. 作物研報 9: 1-25.
- Takeuchi, Y. (2011) Developing isogenic lines of Japanese rice cultivar 'Koshihikari' with early and late heading. JARQ 45: 15-22.
- 竹内善信・安東郁男・根本博・加藤浩・平林秀介・太田久稔・石井卓郎・前田英郎・竹本陽子・井辺時雄・佐藤宏之・平山正賢・出田収 (2013) 「ミルキークイーン」と同質の遺伝的背景を持ち出穂性を改変した水稻品種「ミルキーサマー」の育成. 作物研報 14: 77-95
- 王子軒・阪口誠二・岡洋一・北澤則之・美濃部侑三 (2005) ゲノム育種法を用いた短稈コシ

- ヒカリの育成. 育種学研究 7 (別1・2): 217.
- Yamamoto, T., F. Taguchi-Shiobara, Y. Ukai, T. Sasaki and M. Yano (2001) Mapping quantitative trait loci for days-to-heading, and culm, panicle and internode lengths in a  $BC_1F_3$  population using an elite rice variety, Koshihikari, as the recurrent parent. *Breed. Sci.* 51: 63-71.
- Yamanouchi, U., Y. Nonoue, M. Ashikari, H.X. Lin, T. Sasaki, T. Izawa and M. Yano (2005) Heading date 5, a putative subunit of the CCAAT-box-binding transcription factor, plays an important role in photoperiodic flowering in rice. Abstract of Plant & Animal Genome XIII, San Diego, CA, USA.
- 山城信哉・田部井大介・呉屋光一・田中洋貴・与那嶺要・大城和久・照屋寛由・大工政信・安東郁男・竹内善信 (2011) 沖縄県における奨励品種候補低アミロース米品種「ミルキーサマー」の特性について. 沖縄県農業研究センター研究報告5: 20-26.
- Yano, M., Y. Katayose, M. Ashikari, U. Yamanouchi, L. Monna, T. Fuse, T. Baba, K. Yamamoto, Y. Umehara, Y. Nagamura and T. Sasaki (2000) *Hd1*, a major photoperiod sensitivity quantitative trait locus in rice, is closely related to the *Arabidopsis* flowering time gene *CONSTANS*. *Plant Cell* 12: 2473-2484.
- 矢野昌裕 (2004) イネ開花時期の調節機構解明にむけて. 農林水産技術研究ジャーナル 27(7): 27-32.