

水稻品種‘朝日’における 脱粒性の改良に関する研究

大久保 和男

Studies on Breeding for Shattering Habit
in Paddy Rice Cultivar ‘Asahi’

Kazuo Okubo

序

岡山県の水稲品種‘朝日’は、1925年の奨励品種採用以来90年に亘って米どころ岡山を支えて来た、正に岡山県を代表する水稲品種である。しかし、‘朝日’は極めて脱粒し易いという品種特性を持つため、コンバイン収穫において損失が生じ易く、脱粒が減収要因となっている。このような状況の中、生産現場から「脱粒し難い‘朝日’」の品種育成が要望として寄せられた。

そこで、農業研究所では、‘朝日’の脱粒性のみを改良した同質遺伝子系統による品種育成を実現するための研究に、予備的試験として取り組んだ。その結果、穂の握り締めにより日本型イネの脱粒性を正確に評価する調査方法並びにその個体選抜における有効性と限界、糊脱離部の形態的特徴と脱粒性の関連、導入形質である難脱粒性の遺伝様式並びに脱粒性の主働遺伝子と遺伝的背景が脱粒性程度に及ぼす影響が明らかになった。

これらの成果は‘朝日’の難脱粒性同質遺伝子系統による品種育成が可能である事を示し、研究担当者によって具体的な育種方法と育種計画が提示された。さらに、これらの知見を基に農業研究所では、平成27年度から重点研究課題‘ブランド米「朝日」の生産性向上を目指した品種改良’に取り組んでいる。

本論文は作物・経営研究室大久保和男専門研究員が平成18年の研究開始以来、逐次発表してきた一連の研究成果をとりまとめたもので、日本型イネの脱粒性に関する基礎的及び応用的研究として、水稲育種現場における問題解決の一助となる貴重な業績であるので、広く刊行し、一般の参考に供するものである。

なお、本論文は同氏が平成27年3月25日に岡山大学から授与された博士（農学）の学位論文を基に編纂したものであることを付記しておく。

平成27年12月

岡山県農林水産総合センター農業研究所長
土 居 典 秀

目 次

緒 言	59
第1章 ‘朝日’ の来歴と選抜経過	61
第2章 穂の握り締めによる脱粒性の検定と主要水稻品種の脱粒性	63
第3章 脱粒性の間接選抜のための形態的標識形質の探索	75
第4章 準同質遺伝子系統群を利用した脱粒性の遺伝解析	81
第5章 総合考察	85
摘 要	91
引用文献	92
英文摘要	95

緒 言

水稲品種‘朝日’は、岡山県南部で栽培される偏穂重型の晩生種であり（柴田，1984），1925年の奨励品種採用から90年が経過した。2014年の岡山県における‘朝日’の栽培面積は3,450 haであり，現在も本県を代表する水稲品種である。‘朝日’は1930年代に関東以西で530,000 haにも達する普及をみた，いわゆる‘旭’系品種（永松，1961）の中で，現在も栽培されている唯一の品種である。このように長い間栽培されている水稲品種は全国的にも数少ない。

‘朝日’の長所は良食味とされている。しかし，炊飯米の粘りや硬さ並びに理化学特性において‘朝日’は良食味米の代表品種とされる‘コシヒカリ’と差異が認められる（山口県農業試験場他，1994；松江・尾形，1998；山本ら，2004）。すなわち，‘朝日’の炊飯米は‘コシヒカリ’よりも粘りが弱く硬いため，咀嚼時の歯応えや弾力を強く感じる（山口県農業試験場他，1994）。一方，食味官能検査における味が良く，総合評価は高い（松江・尾形，1998；山本ら，2004）。このように食味特性が岡山県の瀬戸内地域における消費者の嗜好と合致していること（山口県農業試験場他，1994）は，‘朝日’が長く奨励品種として栽培され続けた一因と考えられる。

一方，‘朝日’の栽培上の欠点としては，いもち病と縞葉枯病に罹病性であり，長稈で倒伏し易く，脱粒性が極易であることが挙げられる。このうち，病害に関しては，適切な防除法が確立されている。倒伏は‘朝日’栽培上の大きな問題ではあるが，岡山県南部地域において‘朝日’は長年にわたり栽培されていることや，この地域では他にも長稈で倒伏し易い‘雄町’や‘アケボノ’が栽培されていることもあり，生産者は‘朝日’の倒伏を軽減させる栽培管理方法（岡山県農林水産部，2007a，2007b；岡山県農業総合センター農業試験場，2008）を熟知している。

‘朝日’は農業が機械化される以前の1920年代に純系選抜法によって育成されたため，我が国の水稲品種の中でも特に脱粒し易い（大久保・赤澤，2011）。このため，コンバイン収穫時の頭部損失によって重量ベースで少なくとも8%以上の収穫損失が生じていると見積もられ（大久保，未発表），成熟期近くの台風などの強風によっても容易に脱粒する（尾崎・岡武，1993）。さらに，倒伏するとコンバインの引き起こしによる衝撃が脱粒を助長する。したがって，‘朝日’を栽培する際の問題点は脱粒である。‘朝日’を栽培している生産者の間では，コンバインで収穫しながら目の前で散逸す

る籾をみて，‘朝日’の脱粒については半ば諦めているという。

これまで，岡山県では栽培管理によって‘朝日’の脱粒性を改善する試みが行われており，尾崎（1993）は倒伏軽減剤の使用と多肥が‘朝日’の籾の抗張強度（Breaking Tensile Strength，以下，BTS）を低下させ，脱粒し易くなるとし，尾崎・岡武（1993）は密植によってBTSが低下することを指摘している。しかし，これらの報告において，比較的脱粒し難い栽培条件とされている疎植または少肥での‘朝日’のBTS100～105 gfはイネ品種の中で最も脱粒しやすい階級に相当する（Ichikawa et al., 1990）。したがって，‘朝日’の脱粒性を栽培管理によって改善することは困難と考えられる。

一方，イネにおいて成熟期の穂上位置別にみた籾のBTSは基部の枝梗で高く，穂の先端に近づくほど低下する（伊藤ら，1969；Lee and Huh, 1984；Alizadeh and Allameh, 2011）。穂の成熟に伴う枝梗の老化は弱勢穎花よりも強勢穎花の方が早い（田代・江幡，1974）ことから，同一穂内では充実の良い強勢穎花ほど脱粒し易いと考えられる。したがって，‘朝日’では，強勢穎花に稔った充実の良い籾がコンバイン収穫時の頭部損失により散逸し，収量低下のみならず，玄米の外観品質も低下させていることが懸念される。

近年，病害虫抵抗性や半矮性及び出穂早晚性などにかかわる遺伝子座を，戻し交雑育種法やDNAマーカーを利用した選抜によって‘コシヒカリ’などの銘柄品種に導入する品種育成が盛んになっている。このような方法で育成された品種には，‘あいちのかおりSBL’（井澤ら，2001），‘ササニシキBL’（佐々木ら，2002），‘コシヒカリBLシリーズ’（小島ら，2003；富田ら，2005；Ishizaki et al., 2005），‘新潟76号BL’（石崎ら，2006），‘ヒカリッコ’（村井・遠藤，2006）及び‘ヒカリ新世紀’（富田，2009）などが挙げられる。これらの同質遺伝子系統による品種が相次いで発表されるにつれて，2005年頃に岡山県の生産現場から脱粒し難い‘朝日’が求められるようになった。

このような背景から，‘朝日’の脱粒性のみを改良した同質遺伝子系統の育成を実現するために，本研究を実施した。

本研究においては，まず，これまでまとまった形で公表されていなかった‘朝日’の来歴と岡山県における‘朝日’の育成経過を，現存する資料を整理して示した。つぎに，脱粒性の選抜を容易にするため，簡便に脱粒性を評価する方法として，穂の握り締めによる方法に着目し，脱粒性を正確に評価するための評価指標，調査に際して一度に握る穂数並びに調査株数を明らかに

し、穂の握り締めによる方法の育種における選抜での実用性を検討すると共に、岡山県の主要水稻品種における脱粒性程度を評価した。さらに、脱粒性の間接選抜のための標識形質を探索するために、籾の脱離様式並びに小枝梗における籾脱離部の形態に着目し、それらと脱粒性の関係を明らかにした。また、'朝日'を交雑親とした雑種集団から、ヘテロ型反復自殖法によって脱粒性のみを異にする準同質遺伝子系統群を育成し、育成過程における脱粒性の遺伝様式について検討すると共に、準同質遺伝子系統群を用いて、主働遺伝子と遺伝的背景が脱粒性程度に及ぼす影響を検討し、'朝日'の脱粒性のみを改良した同質遺伝子系統の育成について考察した。

本研究は、2006年から2014年に岡山県農業総合センター農業試験場北部支場、農業試験場本場及び岡山県農林水産総合センター農業研究所で実施した。これらの研究成果の大部分は既に発表した（大久保ら、2010；大久保・赤澤、2011；大久保ら、2012；大久保、2013；Okubo, 2014；大久保、2016）、本論文はこれに未発表の成果を含めてとりまとめたものである。

本論文をとりまとめるに当たって、懇切な御助言並びに御校閲を賜り、本論文を提出まで導いて頂いた岡山大学資源植物科学研究所教授佐藤和広博士、岡山大学資源植物科学研究所所長前川雅彦博士、岡山大学大学院環境生命科学研究科教授加藤謙司博士に深甚なる御礼を申し上げます。貴重な御助言と御鞭撻を頂き、本論文の御校閲を賜った岡山大学名誉教授武田和義博士に深謝します。また、暖かい激励を頂いた岡山大学名誉教授安田昭三博士並びに高知大学名誉教授山本由徳博士に深謝します。関連論文のうち、4編（大久保ら、2012；大久保、2013；Okubo, 2014；大久保、2016）について、本論文への転載を許可して頂いた日本作物学会並びに同会長の岡山大学大学院環境生命科学研究科教授齊藤邦行博士に深謝します。

元岡山県農林水産総合センター農業研究所所長伊達寛敬博士には本研究の端緒を与えて頂くと共に、御助

言と御鞭撻を頂きました。元岡山県農林水産総合センター生物科学研究所所長永井一哉博士には関連論文の執筆に際して、御鞭撻を頂きました。元岡山県農業総合センター農業試験場場長沖和生氏、元同北部支場場長那須英夫博士、元岡山県農林水産総合センター農業研究所所長小野俊朗氏、岡山県農林水産総合センター農業研究所副所長杉本真一氏には本研究を遂行するに当たり、格別の御配慮を頂きました。元岡山県農業総合センター農業試験場場長故富久保男博士には終始暖かい激励を頂きました。岡山県農林水産総合センター農業研究所所長土居典秀氏、同副所長高野和夫博士、同作物・経営研究室長石井俊雄氏には、本論文を作成するに当たって御配慮を頂きました。

また、神戸大学大学院農学研究科教授石井尊生博士、神戸大学大学院農学研究科助教石川亮博士には、実験データの利用を御快諾頂くと共に、貴重な御助言を頂きました。神戸大学大学院農学研究科大学院生井上千鶴氏並びに神戸大学農学部生辻村雄紀氏には実験を担当して頂きました。

さらに、元岡山県農業総合センター農業試験場作物研究室の赤澤昌弘氏（現、公益財団法人日本植物調節剤研究協会岡山試験地）、岡山県農林水産総合センター農業研究所作物・経営研究室の妹尾知憲氏、渡邊丈洋氏、前田周平氏、井上智博氏、作物・経営研究室の旧職員新見（旧姓：宮武）直子氏（現、岡山県備前県民局農林水産事業部備前広域農業普及指導センター）には各種調査に御協力を頂きました。岡山県農林水産総合センター農業研究所病虫研究室特別研究員（室長事務取扱）谷名光治氏には、実体顕微鏡と低真空走査型電子顕微鏡の使用を快く許可して頂きました。同研究室の薬師寺賢氏には実体顕微鏡の操作方法を、果樹研究室特別研究員（室長事務取扱）井上幸次博士並びに元野菜・花研究室の久保紀子氏（退職）には低真空走査型電子顕微鏡の操作方法を御教示頂きました。ここに記して深謝の意を表します。

第1章 ‘朝日’の来歴と選抜経過

‘朝日’が岡山県の奨励品種に採用されてから90年を迎えたが、これまで、岡山県における‘朝日’の育成経過については、まとまった形での公表はなく、育成者も既に逝去され、不明な点も多い。そこで、現存する資料・文献を整理して‘朝日’の来歴と岡山県における育成経過を本章で論じる。今後、新たに資料が発見され、より充実した内容が追加される可能性はあるが、以下は、現時点での調査結果である。

1. ‘朝日’の来歴

‘朝日’の来歴については、京都府の篤農家山本新次郎氏が1908年から1909年の間に‘日ノ出’を栽培した水田から、倒伏しない2穂の変異型を発見したことに始まるとされている（永松，1961；池，1974）。山本新次郎氏はこの個体を発見の翌年から増殖し、試作した結果、茎稈強剛で倒伏せず、メイ虫害も少ないことから、‘日ノ出’に因んで‘朝日’という名前を付けた。山本新次郎氏はこの品種を京都府農事試験場に持ち込み、品種試験に供した結果、好成績が得られた。しかし、既に丹後地方に‘朝日’という名前の品種が普及していたので、混同を避けるため京都府農事試験場がこの品種を‘旭’と命名した（池，1974）。‘旭’は、昭和初期に入ると西日本で急激に普及し、1932年には330,000 ha（大森，2000）、1936年には530,000 haを越え（永松，1961）、関東以西の水田面積の3分の1にも達する普及をみた。ただし、永松（1961）や大森（2000）が述べている‘旭’は、‘旭’の純系選抜によって育成されたいわゆる‘旭’系品種群の総称であり、現在岡山県で栽培されている‘朝日’もこの品種群の中の一品種である。

‘旭’の爆発的な普及の理由は、米が容積単位で取引されていた当時、主力品種であった‘神力’に比べて容積重が1.8 L当たり30 g程度重いことや（澤田，1977）、搗精歩合では2～3%高く、当時の米穀市場でこれらの特性が高く評価されたことに加えて、食味が優れていたためとされている（池，1974）。

明治から大正時代の水稲育種は純系選抜法が主流の時代であり（永松，1961）、岡山県立農事試験場（以下、岡山農試）においても県内外から積極的に種子を取り寄せ、品種比較試験を経て、雑ばくな品種は純系選抜試験に、均一な品種は現在の奨励品種決定調査に相当する品種選定試験に供試されていた。‘旭’もまた、1917年に京都府から岡山農試に取り寄せられて品種比較試験に供試され、その成績が良好であったので、

1925年に奨励品種に採用された（加峯・宇垣，1951）。岡山県農林水産総合センター農業研究所蔵書の「業務功程」によれば、1917年から1924年にかけて京都府から取り寄せられた‘旭’が品種比較試験に供試されていることが確認できる（岡山県立農事試験場，1918，1919，1920，1921，1922，1923，1924，1925）。ただし、1917年の時点で既に品種の名称は‘朝日’（種子取寄先は京都府）となっており（岡山県立農事試験場，1918）, ‘旭’は京都府から岡山県に取り寄せられたのち、‘朝日’に改名されている。この理由は、‘旭’を品種比較試験のために岡山県に取り寄せた当時、既に‘旭’と称していた別の品種が岡山県では存在しており、混同を避けるため、京都府から取り寄せた‘旭’に対して‘朝日’の文字が用いられたとされている（加峯・宇垣，1951）。

2. 岡山県における‘朝日’の選抜経過

奨励品種の採用と同じ1925年に、岡山農試では‘朝日’の純系選抜に着手している。1925年から1933年までの供試個体数、供試系統数及び選抜経過は表1-1に示した。1925年には個体選抜が行われ、6,800個体から104個体が選抜されている（岡山県立農事試験場，1926）。1926年には系統選抜が行われ、供試した104系統から39系統が選抜された（岡山県立農事試験場，1927）。これらの選抜系統は1927年から1930年まで生産力比較試験に供試され（岡山県立農事試験場，1928，1929，1930，1931）、毎年約半数の系統を廃棄して系統選抜を繰り返し、1930年に‘朝日20号’、‘朝日47号’、‘朝日49号’の3系統が選抜された（岡山県立農事試験場，1931，1933）。

1931年からは、これら3系統が品種選抜試験に供試されており（岡山県立農事試験場，1933，1934，1935）、1933年には‘朝日20号’、‘朝日49号’が廃棄され（岡山県立農事試験場，1935，1936）、1934年以降‘朝日47号’のみが供試されている（岡山県立農事試験場，1936，1937，1938，1939，1940，1941）。なお、‘朝日47号’は‘朝日20号’と‘朝日49号’が廃棄される2年前の1931年に原種圃に増殖配付されており（加峯・宇垣，1951）、岡山県では‘朝日47号’をいわゆる‘朝日’として、育成年の1931年以降、現在まで系統維持している。

岡山農試で‘朝日’の純系選抜試験を行った1925～1931年当時の水稲の収穫、乾燥及び脱穀作業は、人力（または人力刈り取り機）による刈り取り、地干しや架け干しによる乾燥及び足踏み式脱穀機による脱穀が主流であり、極端な難脱粒性は必要とされなかった（農

林省改良局技術研究部, 1949a). このため, 岡山農試での純系選抜の結果, 足踏み式の脱穀作業に適した脱粒し易い系統が選抜されたと考えられる. 農林省農事試験場資料第1号稲・麦品種の特性表と分布図によれば, 1940年代に日本の各都道府県で栽培されていた主要水稻品種の中で, ‘旭’ から純系選抜によって育成された ‘旭’ 系品種はいずれも脱粒性が易から極易である

(農林省改良局技術研究部, 1949b). したがって, 日本各地で行われた ‘旭’ の純系選抜試験でも, 脱粒性については岡山県と同様の選抜が行われたことが推察される. また, 山本新次郎氏によって ‘日ノ出’ から ‘旭’ が選出された時点で, ‘旭’ の脱粒性はいわゆる瓶首効果によって脱粒し易かった可能性も考えられる.

表1-1 岡山県立農事試験場で行われた純系選抜試験における ‘朝日’ の選抜経過

年次	1925	1926	1927	1928	1929	1930	1931	1932	1933
試験名称 ²	純系淘汰	純系淘汰	純系淘汰	純系淘汰	純系淘汰	純系淘汰	品種選抜	品種選抜	品種選抜
栽植	系統数 6,800	104	39	16	12	6	3	3	3
選抜	系統数 104	39	18	12	6	3	3	3	1
備考	純系選抜試験に着手 104個体を選抜し, 次年度に系統栽培	朝日1号から朝日104号までを栽植 1区面積 8.25m ² 39系統を選抜	1区面積 16.5m ² 39系統から18系統を選抜	1区面積 16.5m ² 16系統から12系統を選抜	1区面積 16.5m ² 12系統から6系統を選抜	1区面積 16.5m ² 6系統から朝日20号朝日47号朝日49号を選抜	朝日20号朝日47号朝日49号が品種選抜試験に供試される 1区面積 8.25m ² 朝日47号が原種圃に増殖配布される 育成終了	1区面積 16.5m ² 朝日47号原種増殖	1区面積 16.5m ² 朝日20号朝日49号を廃棄

当該年次の岡山県立農事試験場業務工程から改写

²岡山県立農事試験場における試験名称

1927年の選抜系統数は18だが, 1928年に栽植された系統数は16であった(理由不明)

第2章 穂の握り締めによる脱粒性の検定と主要水稲品種の脱粒性

選抜対象とする形質を迅速かつ正確に評価することは、効率的な育種を行う上で重要である。イネの脱粒性の評価方法については、「5穂を手にて握りしめ、その脱粒の粒数を算してこれを決す」とする方法が伊藤・森（1977）によって紹介されている。この方法は1912年頃に加藤茂苞博士が農事試験場畿内支場で行った主要水稲品種の特性調査資料からの引用であり（安田，1955）、脱粒性の評価方法を記した記録として最も古いものであるが、5穂を一度に握るのか、1穂ずつ5回握るのか、また、穂の全体を握るのか、一部を握るのかは不明である。一方、Ichikawa et al.（1990）は、これまで経験的かつ不確定な階級に基づいて評価されていたイネの脱粒性を客観的に数値化するために、穀粒脱粒性試験装置TR-IとTR-IIを開発した。このうち、TR-IIは市販されているが、測定操作が煩雑なためあまり普及していない。

現在も我が国の水陸稲品種における脱粒性の評価は、主に稲種苗特性分類調査報告書（農林水産技術情報協会，1980a）に準拠して行われている。具体的な方法については、成熟期に達した穂を手で強く握り、その脱粒割合に基づく脱粒性を既知の標準品種と比較し、極難、難、やや難、中、やや易、易及び極易の7段階に分級する旨が福田・福井（1995）によって紹介されている。しかし、握る穂の部位、一度に握る穂の数、調査する穂数や株数についての記述はなく、調査穂数や穂の握り方は、調査者が適宜設ける基準に委ねられている。なお、この方法は、雑種集団や多数の系統の脱粒性の判定を大まかに行う場合に迅速で有効な方法である反面、脱粒性極難と難、極易と易の判別が難しく、調査者の握力の差などによって判断が主観的になり、個人差を生じるおそれがあるとされている（福田ら，1994a；福田・福井，1995）。このことから、穂の握り締めによる方法は、主に個体単位で脱粒性を検定する方法として位置づけられていると推察される。また、著者の経験上、個体単位で穂を握り締めると、その個体が定性的に脱粒し易いか、し難いかの判断は容易だが、定量的に脱粒性程度を判断するのは難しい。

本章では、脱粒性の選抜を容易にするため、最も簡便に脱粒性を評価する方法として、穂の握り締めによる方法に着目し、脱粒性を正確に評価するための評価指標、調査に際して一度に握る穂数並びに調査株数を検討すると共に、個体検定法としての実用性について

検討した。さらに、岡山県の主要水稲品種の脱粒性を評価した。

材料及び方法

試験は岡山県農林水産総合センター農業研究所（赤磐市 以下、岡山農研）の幅9.5 m、長さ49 mの水田で行い、岡山県の水稲奨励品種の中でも主要な品種である‘コシヒカリ’、‘日本晴’、‘ヒノヒカリ’、‘吉備の華’、‘雄町’、‘アケボノ’及び‘朝日’の7品種を供試した。供試品種の脱粒性について、温暖地西部（近畿・中国・四国地方）における脱粒性の標準品種としての評価（農林水産技術情報協会，1980b）、及び温暖地西部の各府県における1995年時点での奨励品種採用状況と採用府県における脱粒性評価（農林水産省農蚕園芸局，1995）を表2-1に示した。また、本章における供試品種ではないが、脱粒性の標準品種である‘中生新千本’も参考に記載した。脱粒性標準品種としては‘日本晴’が難、‘中生新千本’と‘アケボノ’が中、‘朝日’が易として選定されている。これに対して、採用府県における脱粒性の評価は、‘日本晴’が難、‘中生新千本’が概ね中と一致しているが、‘アケボノ’は易、‘朝日’では極易であり、脱粒性標準品種としての評価と一致していない。本章では各府県における評価に従い、供試品種の脱粒性について、‘コシヒカリ’、‘日本晴’及び‘ヒノヒカリ’を難、‘吉備の華’及び‘雄町’を中、‘アケボノ’を易、‘朝日’を極易と表記する（表2-1）。なお、温暖地西部における脱粒性が極難、やや難及びやや易の標準品種は選定されていない（農林水産技術情報協会，1980b）ため、供試しなかった。

2010年5月8日に各品種を育苗箱に播種し、5月28日に稚苗を4条田植機で機械移植した。栽培様式は条間30 cm、株間23 cmであり、平均植え付け本数は1株当たり4.3本であった。各品種を4条ずつ47 mの長さに移植し、7品種を連続して配置したので、1品種当たりの栽培面積は56.4 m²であった。ただし、圃場長辺両端に配置した2品種の試験区外縁には、同じ条間と株間で同一品種を手植えして5条とし、手植えした1条を区外とした。調査の便宜上、倒伏防止のため施肥は基肥のみを施用し、窒素、リン酸及びカリを成分量でそれぞれm²当たり4.0、4.9及び3.7 g施用した。

各品種の成熟期以降、午前10時に圃場立毛中で籾の水分を穀粒水分計ライスタm2（ケツト科学研究所社）で毎日測定し、籾の含水率が20%となった日の午後に脱粒性の調査を行った。調査は4人（男性3人、女性1人）で行い、それぞれの調査者が1条の連続する株の穂を握

り、脱粒数を調査した。穂の握り方と脱粒数の数え方は、以下のようにした。穂を利き手掌に沿って伸ばし、穂先側に詰めて握り締めた(図2-1)。穂を握り締めた後、掌を開き、もう一方の手に持った容器で穂からの脱離物を受け、脱離した稔実粉を数えてその株の脱粒数とした。



図2-1 穂の握り方

穂を利き手の掌に沿って伸ばし、複数の穂を握る場合は穂先を揃え、穂先側に詰めて握り締める

一度に握る穂数は株内の稈の長い順に1穂、3穂及び5穂の3通りとし、複数の穂を握る場合、穂先を揃えて握った。調査株数は一度に握る穂数別に、それぞれ50株とした。

また、あらかじめ調査者の利き手握り拳の人差し指から小指までの第1関節位の長さ(以下、握り幅)を測定し、各品種の中庸な10株の最長稈穂から第5長稈穂について、穂の先端から各調査者の握り幅の範囲に着生する粉数を数え、一度に握る穂数別に調査者が握った粉数を推定した。このようにして求めた一度に握る粉数の推定値で脱粒数を除し、脱粒割合を求めた。なお、脱粒割合(百分率)の統計処理に当たっては角度変換値を用いた。

結果及び考察

1. 脱粒性の評価指標

表2-2に調査者別、品種別、握った穂数別の脱粒数、その変動係数、握った粉数及び脱粒割合を1穂当たりの数値に換算して示した。表2-3には、品種、調査者、一度に握った穂数を要因とする1穂当たり脱粒数と脱粒割合の分散分析の結果を示し、表2-4には表2-3の結果に基づいた1穂当たり脱粒数と脱粒割合の平均値の多重比較検定の結果を示した。

4人の調査者A、B、C及びDの握り幅は、それぞれ6.0、5.9、6.7及び6.7 cmであり、調査者A及びB、調査者C及びDの握り幅はほぼ同じであったため、調査時に一度に握った粉数の推定値は調査者A、B間とC、D間でそれぞれ同じ値となった(表2-2)。なお、一度に握った穂数が多いほど相対的に小さい穂が含まれるので、一

表2-1 供試品種の脱粒性についての温暖地西部の脱粒性標準品種における評価、奨励品種採用府県における評価及び本研究における表記

品 種	温暖地西部の脱粒性 ^z 標準品種としての評価	温暖地西部における ^y 採用府県	採用府県 ^y における 脱粒性 の評価	本研究 での 脱粒性 表記
コシヒカリ	—	滋賀、京都、兵庫、和歌山、鳥取、島根、岡山、広島、山口、徳島、香川、愛媛、高知	全て難	難
日本晴	難	滋賀、京都、大阪、兵庫、和歌山、鳥取、島根、岡山、山口、徳島、愛媛、高知	全て難	難
ヒノヒカリ	—	大阪、奈良、和歌山、広島、香川	全て難	難
吉備の華	—	岡山	中	中
中生新千本 ^x	中	京都、兵庫、岡山、広島、山口	中、中、中、中、易	—
雄 町	—	岡山	中	中
アケボノ	中	京都、大阪、岡山	全て易	易
朝 日	易	岡山	極易	極易

^z 稲種苗特性分類調査報告書(農林水産技術情報協会, 1980b)から一部改写。温暖地西部の地域区分は近畿・中国・四国地方

^y 水陸稲・麦類奨励品種特性表(農林水産省農蚕園芸局, 1995)から一部改写

^x 供試品種ではないが参考のため示す

度に握った1穂当たりの粒数は漸減する傾向にあった。

分散分析の結果、1穂当たり脱粒数では、品種、調査者及び握った穂数の全ての要因において0.1%水準で有意であったのに対し、脱粒割合では、調査者による有意な差異が認められず、女性（調査者B）でも男性（調査者A、C及びD）とほぼ同じ結果が得られた（表2-3、表2-4）。1穂当たり脱粒数と脱粒割合における平均値は、脱粒し易い品種ほど高い値を示し、一度に握った穂数が多いほど値が低下する傾向にあったが、3穂と5穂の間の差は有意ではなかった（表2-4）。調査者の違いによる脱粒数平均値において、統計的に有意な差異がみられたのは調査者Cのみであったが、握り幅が大きく

一度に握った粒数が多い調査者C及びDは、握り幅が小さく一度に握った粒数が少ない調査者A及びBに比べて脱粒数の平均値が大きかった（表2-4）。

4人の調査者が握り締める1穂当たりの粒数は、調査者の握り幅の大きさに応じて増減し（表2-2）、その結果、1穂当たりの脱粒数が調査者の違いによって増減した（表2-4）。しかし、調査者が一度に握る粒数は、調査者の手の大きさだけでなく、イネの穂の着粒密度によっても影響を受ける。本章で用いた7品種の着粒密度の変異は1.1～1.2倍の変異しかなかったが、本邦品種の着粒密度には3倍程度のかかなり大きな品種間差異があり（永井、1929）、着粒密度は施肥方法によっても影響を

表2-2 種の握り締めによる調査者別、品種別、握った穂数別の1穂当たりの脱粒数と変動係数、握った粒数及び脱粒割合

調査者	握り幅 (cm)	品 種	1穂 ^y				3穂				5穂			
			脱粒数 ^x		一度 ^w に握った粒数	脱粒 ^v 割合	脱粒数		一度に握った粒数	脱粒割合	脱粒数		一度に握った粒数	脱粒割合
			平均値	変動係数			平均値	変動係数			平均値	変動係数		
(粒数)	(%)	(%)	(%)	(粒数)	(%)	(%)	(%)	(粒数)	(%)	(%)	(%)			
A	6.0	コシヒカリ	1.8	98	38.1	4.7	0.6	95	37.4	1.5	0.3	116	36.0	0.9
		日本晴	0.8	126	34.3	2.3	0.3	111	32.9	1.0	0.4	70	32.3	1.1
		ヒノヒカリ	0.1	250	37.6	0.4	0.2	128	35.9	0.6	0.2	95	35.0	0.6
		吉備の華	6.3	51	32.1	19.8	3.8	47	32.8	11.7	3.2	33	32.4	10.0
		雄 町	6.9	43	33.5	20.5	5.6	38	32.1	17.5	4.3	37	31.5	13.8
		アケボノ	8.6	38	31.1	27.5	7.6	25	31.6	24.1	6.9	27	30.8	22.2
		朝 日	17.3	29	34.7	49.9	13.0	23	34.5	37.5	12.7	25	34.0	37.4
B	5.9	コシヒカリ	0.8	133	38.1	2.2	0.6	97	37.4	1.6	0.4	70	36.0	1.0
		日本晴	0.8	130	34.3	2.4	0.4	123	32.9	1.1	0.2	101	32.3	0.7
		ヒノヒカリ	1.1	89	37.6	2.9	0.5	92	35.9	1.4	0.2	131	35.0	0.5
		吉備の華	7.8	38	32.1	24.4	4.6	33	32.8	14.0	3.2	29	32.4	9.8
		雄 町	7.7	49	33.5	23.1	6.0	36	32.1	18.6	4.8	33	31.5	15.1
		アケボノ	9.9	32	31.1	31.7	7.8	25	31.6	24.6	6.6	29	30.8	21.4
		朝 日	15.0	25	34.7	43.1	12.0	25	34.5	34.7	10.0	27	34.0	29.4
C	6.7	コシヒカリ	1.2	98	43.1	2.7	0.5	78	42.2	1.3	0.4	87	40.7	0.9
		日本晴	0.7	130	39.7	1.9	0.5	103	38.1	1.3	0.4	79	37.7	0.9
		ヒノヒカリ	0.4	167	43.6	0.9	0.5	88	41.8	1.2	0.4	76	40.7	1.0
		吉備の華	6.9	45	36.8	18.7	4.6	41	37.7	12.2	3.9	42	37.3	10.5
		雄 町	10.5	44	38.6	27.3	8.0	35	37.4	21.4	9.4	29	37.1	25.4
		アケボノ	10.4	37	37.1	28.0	10.2	29	37.3	27.4	11.1	29	36.4	30.4
		朝 日	14.0	32	40.1	34.8	16.1	21	39.9	40.4	15.5	15	39.4	39.3
D	6.7	コシヒカリ	2.0	77	43.1	4.6	0.9	80	42.2	2.2	0.7	65	40.7	1.8
		日本晴	1.0	78	39.7	2.6	0.8	75	38.1	2.0	0.8	69	37.7	2.1
		ヒノヒカリ	0.6	108	43.6	1.5	0.4	79	41.8	1.0	0.5	96	40.7	1.1
		吉備の華	7.2	33	36.8	19.6	4.7	39	37.7	12.4	4.4	36	37.3	11.9
		雄 町	9.7	34	38.6	25.2	7.1	34	37.4	19.1	6.2	23	37.1	16.8
		アケボノ	9.3	33	37.1	25.1	7.8	30	37.3	20.8	7.6	27	36.4	20.9
		朝 日	17.8	29	40.1	44.4	13.9	21	39.9	34.8	13.5	20	39.4	34.2

^z 調査者利き手握り拳の人差し指から小指までの第1関節位の両端の長さ

^y 1株当たり握った穂数の別

^x 50株を調査したデータに基づく

^w 各品種の中庸な10株の最長稈穂から第5長稈穂の、穂の先端から各調査者の握り幅^zの範囲に着生する粒数を数え、一度に握る穂数別に調査者が握った粒数を推定

^v 調査者が握った粒数の推定値に対する脱粒数平均値の百分率

供試品種の従来の脱粒性評価は表2-1参照

供試品種の出穂日：コシヒカリ8月4日、日本晴8月13日、ヒノヒカリ8月21日、吉備の華8月22日、雄町8月29日、アケボノ8月27日、朝日8月28日

表2-3 1穂当たりの脱粒数と脱粒割合の分散分析

要因	自由度	1穂当たりの脱粒数			脱粒割合 ^y		
		平方和	平均平方	F値	平方和	平均平方	F値
全体	83	2076.3			12524.2		
品種	6	1921.5	320.4	268.63 ***	11895.8	1982.6	404.20 ***
調査者	3	22.1	7.4	6.17 ***	8.8	2.9	0.60
調査穂数 ^z	2	46.4	23.3	19.50 ***	266.4	133.2	27.15 ***
誤差	72	86.2	1.2		353.2	4.9	

^z 一度に握った穂数の別

^y 角度変換値で計算

***:0.1%水準で有意

受ける（真中・松島，1971）．このため，脱粒性の評価指標としては，調査者の手の大きさや着粒密度の影響を受ける脱粒数は不適切であり，これらの影響が小さい脱粒割合が妥当と考えられる．

2. 一度に握る穂数

調査方法の違いによる実験の再現性を確かめるため，脱粒割合について，品種と調査者を要因とする二元配置の分散分析を行い，調査者を反復とみなして，分散成分から遺伝率を算出した（表2-5）．なお，遺伝率は子が親に似る度合いを示す尺度であり，育種における選抜の効果を示す指標として用いられるが，遺伝子型の固定した品種試験の結果から推定された遺伝率は選抜効果を示す指標ではなく，品種試験の精度を示

す指標と考える方が妥当である（武田，1993）ことから，遺伝率を実験精度（再現性）の指標として用いた．

4人の調査者が一度に握った穂数別に，供試7品種についてそれぞれ50株分の1穂当たり脱粒数のデータが存在する．この中から1, 3, 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40及び45株分のデータを重複のない無作為抽出により抽出し，これを模擬的な調査株数として，それぞれの1穂当たり脱粒数の平均値に基づいて脱粒割合を求め，一度に握った穂数と抽出データ数別に遺伝率を計算した．なお，データ抽出と遺伝率の計算は各条件においてそれぞれ20回ずつ試行した．図2-2に，50株分のデータから無作為抽出によるデータ抽出を行い，遺伝率の計算を1回行うための工程を示した．抽出データ数が1から45の11段階について，この工程，すなわち無作為抽出によるデータ抽出から遺伝率の計算までをそれぞれ20回行い，一度に握る穂数が1穂，3穂，5穂の3通りについて，合計660回無作為抽出によるデータ抽出と遺伝率の計算を行った．一度に握った穂数と抽出データ数別に遺伝率の平均値と最大値，最小値を求め，50株のデータに基づいて計算した遺伝率と共に，図2-3に示した．

抽出データ数別にみた遺伝率は，抽出株数が少ないほど低い傾向にあった．一度に握る穂数が3穂では，1穂と5穂の場合よりも遺伝率が高く，抽出データ数を25株まで減らしても0.99の高い遺伝率を示した．一度に握る穂数が1穂の場合，抽出データ数の減少に伴う遺伝率の低下が最も顕著であった．

この解析結果から，一度に握る穂数と調査株数の違いによって調査者間で脱粒性の評価結果の再現性が異なることが分かる．すなわち，一度に3穂を握り締める方法は，実験精度が最も高かったことから，調査方法として最もよいと考えられた．

表2-4 1穂当たりの脱粒数と脱粒割合における平均値の多重比較

品種	1穂当たりの脱粒数	脱粒割合(%) ^y
コシヒカリ	0.8 a	2.1 a
日本晴	0.6 a	1.6 a
ヒノヒカリ	0.4 a	1.1 a
吉備の華	5.1 b	14.6 b
雄町	7.2 c	20.3 c
アケボノ	8.6 d	25.4 d
朝日	14.2 e	38.3 e
調査者	1穂当たりの脱粒数	脱粒割合(%)
A	4.8 a	14.5 a
B	4.8 a	14.5 a
C	6.0 b	15.6 a
D	5.6 a	14.5 a
調査穂数 ^z	1穂当たりの脱粒数	脱粒割合(%)
1穂	6.3 b	17.6 b
3穂	5.0 a	13.8 a
5穂	4.6 a	12.9 a

^z 1株当たり握った穂数の別

^y 有意差は角度変換値で検定

表中数字の異なるアルファベット間は5%水準で有意(Tukey法)

供試品種の従来の脱粒性評価は表2-1参照

表2-5 二元配置の分散分析における分散成分の分割

要因	自由度	分散成分
調査者 (R)	n-1	$\sigma^2_E + m\sigma^2_R$
品種 (G)	m-1	$\sigma^2_E + n\sigma^2_G$
誤差 (E)	(n-1)(m-1)	σ^2_E

武田(1993)より改写

遺伝率は計算式 $h^2 = \sigma^2_G \div (\sigma^2_G + \sigma^2_E)$ により推定した

3. 調査株数

前述のように一度に3穂を握り締める方法は、遺伝率が最も高く、抽出データ数を25まで減らしても0.99以上の遺伝率を示し、評価結果の再現性に低下が認められなかった(図2-3)。

なお、遺伝率の計算のために20回ずつ行った分散分析において、3穂を握り締める方法は、抽出データ数が45株から20株の範囲では調査者による有意性が全く認められなかった。したがって、一度に3穂を握り締め、25株を調査すれば、調査者間の評価結果の再現性に関しては、実用上問題がないと思われる。しかし、一度に3穂を握り締め、25株の調査によって求めた脱粒割合

による評価結果が、供試品種の脱粒性を明確に識別できるか否かを確認する必要がある。

まず、脱粒性が難の‘日本晴’における脱粒数の頻度分布を図2-4に示し、脱粒し難い品種における脱粒の様相と特徴について検討する。脱粒し難い品種において、穂の握り締めによる脱粒は減多に起こらない事象であり、脱粒性が難の品種の穂の握り締めによる脱粒数の頻度はポアソン分布の理論値に適合する(図2-4)。ポアソンの定理から、 $\lambda = np$ (λ は分布の平均値、すなわち脱粒数の平均値、 n は調査株数、 p は品種固有の脱粒する確率)であり、 p が十分に小さければ、 n と p をパラメータとする二項分布は、 λ をパラメータとするポアソン分布に近似する。つまり、脱粒し難い品種の脱粒数の平均値は調査株数に比例するため、調査株数が少ないと、脱粒し難い品種の脱粒性は、より脱粒し難い方向に過大評価される。

つぎに、比較的脱粒し易い階級である脱粒性中、やや易、易及び極易の品種の評価について検討する。大久保・赤澤(2011)によれば、‘雄町’は‘吉備の華’よりも脱粒し易いことが指摘されている。表2-4に示したように、本章の結果でも、従来の評価では脱粒性が中の‘吉備の華’と‘雄町’の間で脱粒性に有意な差異が

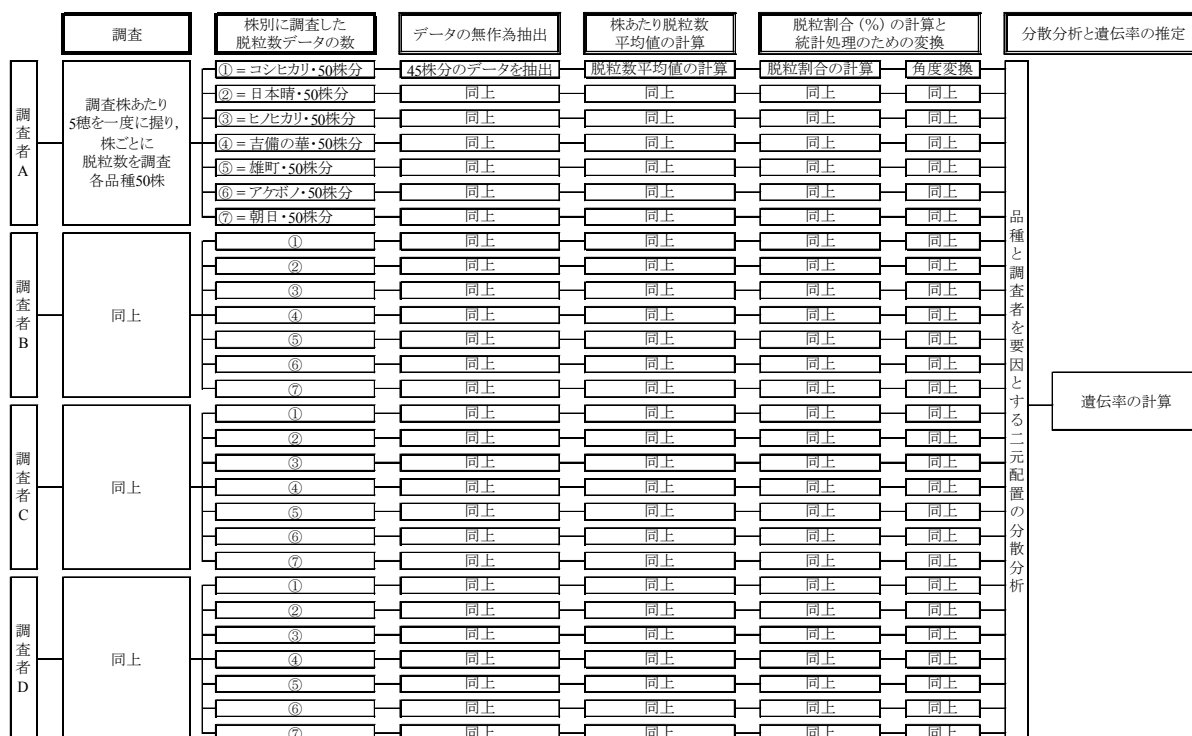


図2-2 調査、データ抽出、分散分析及び遺伝率の計算までの模式図

図は、4人の調査者が一度に5穂を握り締めて調査した50株のデータから45株分のデータ抽出を行う場合を示し、この工程で遺伝率の計算が1回できる上段の二重枠線で囲んだ工程、すなわちデータ抽出から遺伝率の計算までを20回行い、データ抽出が45の場合の遺伝率を20得る次に、抽出データ数を40としてデータ抽出を行い、同様の工程によって20の遺伝率を得る抽出データ数1, 3, 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35についても同様に行い、それぞれの抽出データ数における遺伝率を20ずつ得る上記の工程を一度に3穂を握り締めて調査したデータと、一度に1穂を握り締めて調査したデータでも行う。以上の全工程を行い、合計660の遺伝率を得た

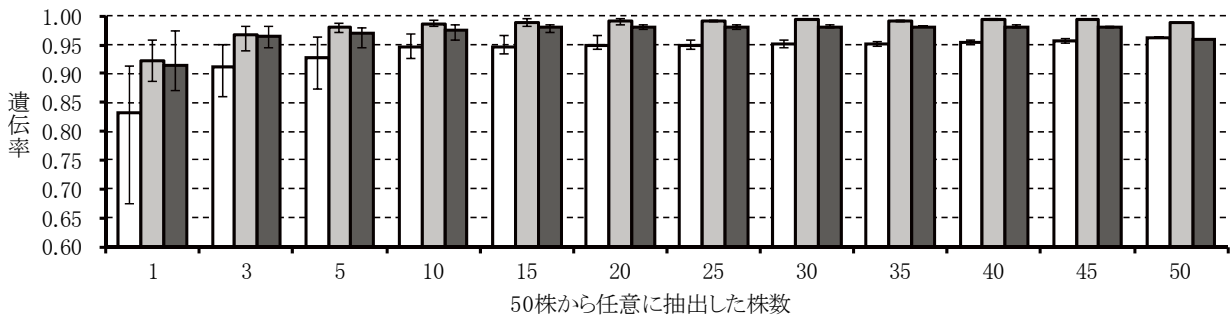


図2-3 抽出株数を異にした脱粒割合の遺伝率

棒グラフ:4人の調査者を反復とみなし,脱粒性「難」の3品種,「中」の2品種,「易」の1品種,「極易」の1品種の計7品種について50株分のデータから該当する株数のデータを無作為抽出して求めた平均値に基づいて脱粒割合(百分率)の角度変換値を用いて遺伝率を算出し,これを20回試行した平均値(n=20)

□:1穂, ■:3穂, ●:5穂(一度に握った穂数の別)

エラーバーの上限と下限は20回試行して算出した遺伝率の最大値と最小値をそれぞれ示し,エラーバーの長さはレンジ(n=20)を示す

あり,「雄町」の脱粒割合が脱粒性中の「吉備の華」と易の「アケボノ」の中間の値をとることから,「雄町」の脱粒性がやや易に相当すると考えられる。したがって,ここでは「雄町」の脱粒性をやや易とみなして議論を進める。図2-5に,4人の調査者が供試7品種において,1株当たり3穂を一度に握った場合の50株分のデータから,25株分のデータを20回重複のない無作為抽出して求めた脱粒割合を,50株のデータに基づく脱粒割合と共に示した。図2-5において,脱粒性が中から極易の品種,すなわち「吉備の華」,「雄町」,「アケボノ」及び「朝日」では,脱粒性が難の品種と比較して20回のデータ抽出から得た脱粒割合の評価結果に大きなばらつきがみられた。いずれの調査者の結果においても,脱粒性中の「吉備の華」と易の「アケボノ」は区別できる。しかし,「雄町」と「アケボノ」の20回のデータ抽出で得た脱粒割合のレンジに,調査者Dでは重なりが認められ,調査者A,B及びCでは「雄町」の最大値と「アケボノ」の最小値が極めて近い値を示した。このため,調査株数を25とした場合には,「雄町」並みの脱粒性を示すやや易の品種は,脱粒性が易の品種と明確に区別することが困難と考えられる。

なお,図2-5によれば,調査者Aの「吉備の華」,「雄町」及び「朝日」,調査者Bの「雄町」と「朝日」,調査者C及びDの「アケボノ」と「朝日」では,20回のデータ抽出で得た脱粒割合の評価結果は,50株のデータに基づく脱粒割合に比べて高い方向に偏っていた。すなわち,25株の調査で脱粒性を評価すると,脱粒し易い品種では脱粒し難い品種とは逆に,より脱粒し易い方向に評価される傾向にあった。つまり,25株で脱粒性を評価す

ると,50株で評価するよりも脱粒割合の品種間差(脱粒性難と極易の差)が拡大する傾向にあるといえ,このことが抽出データ数を減らしても遺伝率を高く維持した(図2-3)理由の一つと考えられる。

図2-5と同様の解析を全ての抽出データ数で行ったところ,抽出データ数15以下では,抽出データを減らすほど,脱粒性が中よりも脱粒し易い品種の区別がより難しくなった。この解析において,20回のデータ抽出で得た脱粒割合のレンジを,評価結果のみかけ上の精度の目安として各抽出データ数別に表2-6に示した。比較的脱粒し易い「雄町」,「アケボノ」及び「朝日」の3品種において,抽出データ数が10以下では脱粒割合のレンジが5%よりも大きく,最大で30%近くまで大きくな

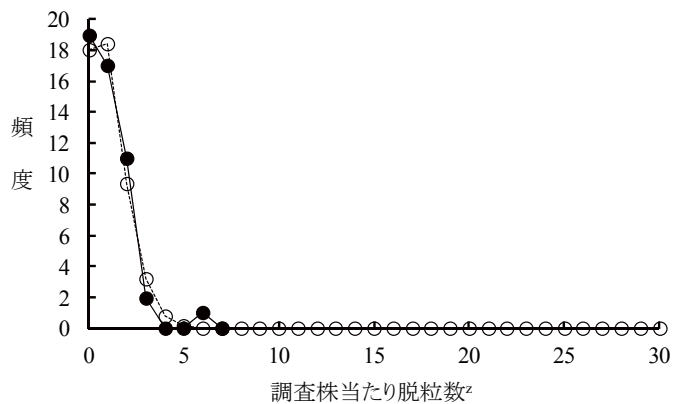


図2-4 日本晴における脱粒数の頻度分布

調査者Aが1株当たり3穂を一度に握ったときの脱粒数, n=50

●:実測値の頻度

○:実測値の平均値1.02をλとして求めたポアソン分布の理論値
調査株当たり脱粒数が0, 1, 2, 3および4以上の頻度におけるカイ二乗検定の結果,カイ二乗値=0.881,自由度=4, p=0.927

ることからも、少数株での脱粒性の評価が難しいことが理解できる。これらのことから、個体単位や比較的少数の株の調査で脱粒性の検定を正確に行うことは困難と考えられる。

一方、表2-6において脱粒割合のレンジが2%の幅に収まるのは抽出データ数が40以上の場合であった。したがって、脱粒性が中、やや易、易及び極易の品種を相互に判別するには、40株以上の調査株数が必要になると考えられた。

4. 個体検定における実用性

育種において選抜対象となる形質の選抜効率は、目的形質の遺伝様式に依存するが、個体選抜においては雑種個体の表現型を正確に評価することが前提となる。

そこで、穂の握り締めによる脱粒性評価の個体検定における実用性を検討するため、4人の調査者が供試7品種において1株当たり3穂を一度に握った場合の1株ごとに求めた脱粒割合の頻度分布を図2-6に示した。なお、ここでは品種試験である便宜から、「株」を「個体」として扱い議論する。

いずれの調査者においても、脱粒性が難の‘コシヒカリ’、‘日本晴’及び‘ヒノヒカリ’では、脱粒割合の頻度分布は正規分布ではなく、二項分布するとみられた。一方、脱粒性が中から極易の‘吉備の華’、‘雄町’、‘アケボノ’及び‘朝日’では、脱粒割合の平均値が大きい（脱粒し易い）品種ほど頻度分布の範囲が広くなり、これら4品種間で頻度分布に重なりがみられた。しかし、これら脱粒性が中から極易の4品種の頻度分布は、脱粒性が難の品種（‘コシヒカリ’、‘日本晴’及び‘ヒノヒカリ’）の頻度分布との重なりがほとんどみられず、脱粒性が中の‘吉備の華’と難の3品種の間でわずかに頻度分布に重なりがみられた。

図2-6の頻度分布の様相から、比較的脱粒し易い階級（中～極易）をそれぞれ個体検定によって明確に区別することは困難だが、脱粒し難い品種と比較的脱粒し易い品種の識別は可能とみられる。

ある脱粒性を持つ個体の脱粒性を穂の握り締めによる脱粒割合で個体検定することは、該当する脱粒性の品種の脱粒割合の頻度分布から1個体を任意に抽出することに相当する。そこで、頻度分布にわずかながら重なりがみられた難の3品種と‘吉備の華’において、

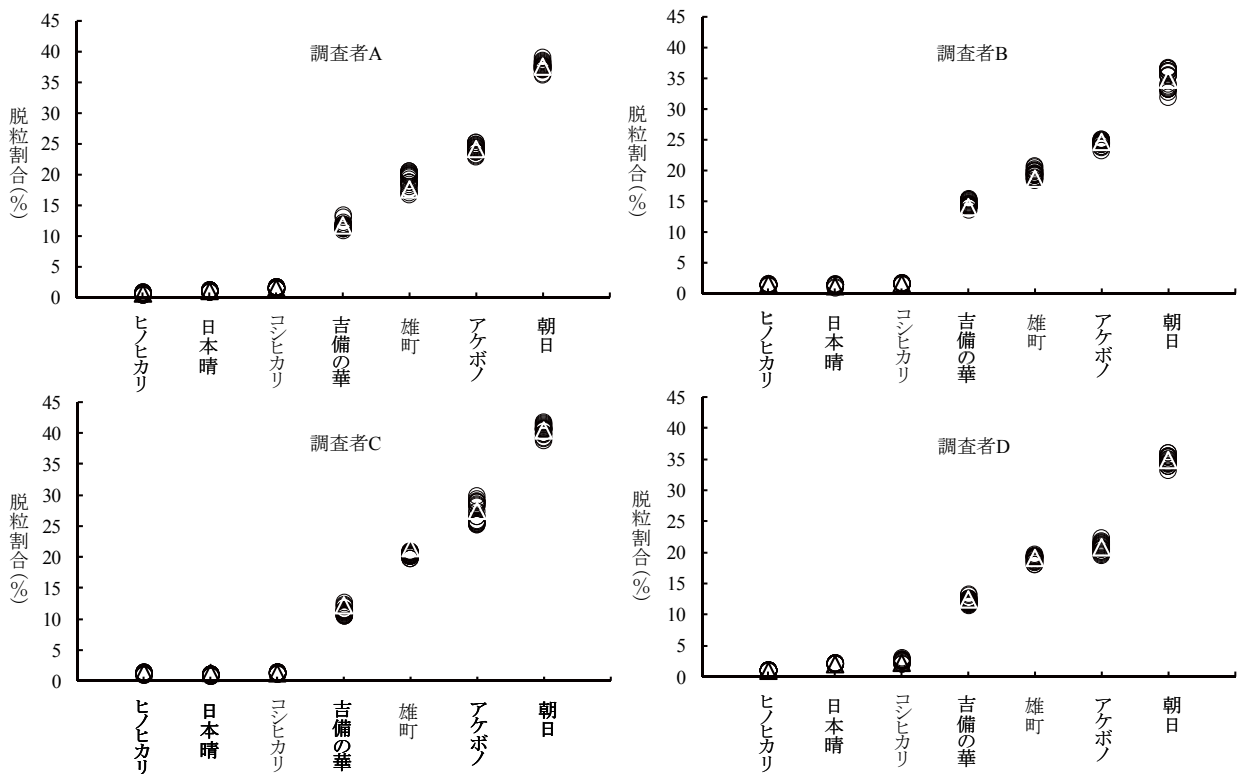


図2-5 抽出データ数を25とした場合の1株当たり3穂を一度に握ったときの脱粒割合

4人の調査者が7品種を調査した結果を示した

○: 50株分のデータから25株分のデータを20回無作為抽出して求めた脱粒割合 (20のデータを全て示した)

△: 50株のデータに基づいた脱粒割合

穂の握り締めによる脱粒割合で個体検定を行う場合に、脱粒性難と中を区別できる確率がどの程度かを明らかにするため、1株当たりの脱粒数平均値と1株当たりの握った粉数の推定値から、Clopper-Pearson法によって、個体検定で評価する場合の脱粒割合の母平均の信頼区間を計算した。なお、信頼区間の計算過程における変数は、必要に応じて四捨五入し、整数とした。まず、‘コシヒカリ’、‘日本晴’、‘ヒノヒカリ’及び‘吉備の華’の脱粒割合の母平均の信頼区間を信頼度95%で計算したが、脱粒性難の3品種と中の‘吉備の華’の信頼区間に重なりがみられたため、難の3品種と‘吉備の華’の信頼区間に重なりがなくなるまで信頼度を1%ずつ減じて信頼区間の計算を繰り返した。その結果、4人の調査者において、‘コシヒカリ’、‘日本晴’及び‘ヒノヒカリ’の信頼区間が、‘吉備の華’の信頼区間と重ならなくなったのは、表2-7に示した信頼度92%の信頼区間であった。このことは、個体検定で難と中の脱粒性を識別することが92%の信頼度で可能であることを示す。しかし、Clopper-Pearson法は上限と下限の両側を計算して母平均の信頼区間を求める方法である。本事例では、脱粒性難の品種は上限のみ、中の品種は下限のみの、それぞれ片側の計算でよい。したがって、両側で92%ならば片側では96%の信頼度で個体検定によ

り難と中の脱粒性を識別することが可能であると考えられた。

表2-8には、比較的脱粒し易い‘吉備の華’（脱粒性中）、‘雄町’（やや易）、‘アケボノ’（易）及び‘朝日’（極易）における、1株当たりの脱粒数平均値と1株当たりの握った粉数の推定値から、Clopper-Pearson法によって計算した脱粒割合の母平均の95%信頼区間を調査者別に示した。調査者A及び調査者Cでは、‘吉備の華’、‘雄町’及び‘アケボノ’の3品種間で95%信頼区間に互いに重なりが認められ、‘アケボノ’及び‘朝日’の2品種間でも95%信頼区間に互いに重なりが認められた。調査者B及び調査者Dでは、‘吉備の華’、‘雄町’及び‘アケボノ’の3品種間で95%信頼区間に互いに重なりが認められ、‘雄町’、‘アケボノ’及び‘朝日’の3品種間でも95%信頼区間に互いに重なりが認められた。

表2-9には、品種間で頻度分布の重なる範囲が広がった（図2-6）‘吉備の華’、‘雄町’、‘アケボノ’及び‘朝日’の4品種間において、重なった階級に属する度数の合計を調査株数（n=50）で除して、品種間の頻度分布に重なりが生じる確率を品種間総数で計算し、これを誤判定が生じる目安として示した。全体として、脱粒性が中の個体を穂の握り締めによる脱粒割合を用いて検定すると、やや易および易の個体と頻度分布が重なる

表2-6 一度に3穂を握ったデータから20回無作為抽出して得た脱粒割合(%)のレンジと平均値

調査者	品種	抽出データ数										
		1	3	5	10	15	20	25	30	35	40	45
A	ヒノヒカリ	2.8(0.8)	1.2(0.5)	0.9(0.5)	0.8(0.6)	0.7(0.7)	0.6(0.8)	0.4(0.7)	0.4(0.6)	0.3(0.6)	0.2(0.6)	0.2(0.6)
	日本晴	3.0(1.1)	2.7(1.0)	2.4(1.0)	1.4(1.0)	0.6(1.1)	0.5(1.1)	0.4(1.0)	0.3(1.1)	0.3(1.1)	0.2(1.1)	0.1(1.1)
	コシヒカリ	5.3(1.9)	2.7(1.5)	1.6(1.5)	1.1(1.5)	0.7(1.5)	0.7(1.5)	0.4(1.5)	0.4(1.5)	0.3(1.5)	0.2(1.5)	0.2(1.5)
	吉備の華	19.3(11.6)	11.2(11.5)	8.9(11.1)	4.4(12.3)	3.1(11.9)	2.6(11.8)	2.5(11.7)	1.5(11.5)	1.6(11.5)	1.4(11.5)	0.8(11.6)
	雄町	24.9(19.5)	15.9(19.4)	8.7(17.3)	7.1(17.0)	5.1(17.4)	2.9(18.4)	3.8(19.2)	2.9(19.1)	1.5(18.7)	1.1(18.3)	1.0(17.8)
	アケボノ	26.4(22.6)	12.0(24.2)	10.1(24.2)	5.1(24.1)	5.1(24.0)	2.8(23.7)	2.4(24.1)	2.2(23.6)	1.5(23.6)	0.9(23.8)	0.8(24.0)
	朝日	28.0(35.5)	19.9(36.7)	13.9(37.2)	8.9(37.7)	5.2(37.4)	2.4(37.4)	2.9(37.6)	2.7(37.5)	1.2(37.3)	1.3(37.4)	1.4(37.4)
	ヒノヒカリ	2.8(1.2)	2.8(1.4)	2.8(1.4)	1.6(1.4)	0.6(1.4)	0.4(1.4)	0.4(1.4)	0.2(1.4)	0.2(1.4)	0.1(1.4)	0.1(1.4)
	日本晴	3.0(0.8)	3.0(1.1)	2.4(1.1)	1.5(1.1)	1.2(1.2)	0.9(1.3)	0.6(1.3)	0.4(1.3)	0.3(1.2)	0.3(1.1)	0.2(1.1)
	コシヒカリ	5.3(1.6)	3.3(1.5)	2.3(1.6)	1.5(1.6)	0.8(1.6)	0.7(1.6)	0.2(1.6)	0.3(1.6)	0.4(1.6)	0.3(1.6)	0.2(1.6)
B	吉備の華	17.3(14.8)	9.5(14.4)	7.3(14.2)	4.0(14.0)	3.6(14.2)	2.2(14.5)	1.8(14.5)	1.2(14.5)	0.9(14.4)	0.5(14.3)	0.9(14.1)
	雄町	18.7(20.0)	14.9(19.8)	8.7(18.7)	8.3(18.5)	6.5(18.7)	3.1(18.8)	2.3(19.4)	1.5(19.2)	1.2(19.1)	1.4(18.8)	1.3(18.7)
	アケボノ	20.0(20.9)	12.3(25.1)	5.9(24.6)	5.1(24.4)	3.9(24.4)	4.7(23.9)	2.0(24.4)	4.6(23.9)	3.8(23.7)	2.0(23.8)	0.9(24.2)
	朝日	27.0(30.3)	14.8(32.8)	8.5(33.3)	11.7(35.4)	8.1(34.0)	5.9(34.0)	4.7(34.6)	3.4(34.5)	2.9(33.8)	1.9(34.0)	0.9(34.3)
	ヒノヒカリ	3.2(1.2)	2.1(1.4)	1.4(1.3)	0.9(1.2)	1.3(1.2)	0.6(1.2)	0.5(1.2)	0.3(1.3)	0.3(1.3)	0.2(1.2)	0.2(1.2)
C	日本晴	2.6(1.0)	2.6(1.2)	3.0(1.3)	1.7(1.3)	1.3(1.2)	1.3(1.1)	0.3(1.0)	0.4(1.1)	0.4(1.2)	0.3(1.3)	0.3(1.3)
	コシヒカリ	4.0(1.1)	1.8(1.3)	1.7(1.2)	1.2(1.3)	0.8(1.3)	0.5(1.2)	0.3(1.3)	0.2(1.3)	0.2(1.3)	0.2(1.3)	0.1(1.3)
	吉備の華	13.3(11.5)	9.7(12.3)	8.7(12.9)	3.4(11.1)	1.2(10.9)	1.5(11.1)	2.1(11.3)	1.9(11.5)	2.0(11.9)	1.5(12.1)	1.1(12.3)
	雄町	25.8(20.7)	15.1(20.6)	9.6(21.5)	6.1(21.6)	6.6(21.4)	3.2(21.0)	1.1(20.4)	1.7(20.7)	1.7(21.0)	1.3(21.2)	0.9(21.4)
	アケボノ	28.6(26.4)	13.4(26.7)	11.4(27.4)	9.0(27.6)	5.4(27.5)	6.3(27.4)	4.6(27.2)	1.8(27.1)	2.2(27.3)	2.0(27.5)	1.7(27.5)
D	朝日	32.6(41.6)	20.1(40.6)	15.7(40.5)	9.7(40.5)	5.3(40.5)	3.2(40.5)	3.0(40.5)	3.9(40.5)	1.7(40.5)	1.3(40.5)	1.2(40.5)
	ヒノヒカリ	3.2(1.0)	1.6(0.9)	0.8(1.0)	0.7(1.0)	0.6(1.0)	0.2(1.0)	0.1(1.0)	0.2(1.0)	0.1(1.0)	0.1(1.0)	0.1(1.0)
	日本晴	5.2(2.1)	2.6(2.0)	1.7(2.0)	1.0(2.0)	0.6(2.1)	0.6(2.1)	0.3(2.1)	0.3(2.1)	0.2(2.1)	0.3(2.0)	0.2(2.0)
	コシヒカリ	7.9(2.6)	4.0(2.2)	3.0(2.3)	3.0(2.2)	2.0(2.3)	1.6(2.3)	0.9(2.6)	1.0(2.4)	0.7(2.3)	0.5(2.2)	0.3(2.2)
	吉備の華	20.4(12.9)	9.4(12.2)	7.1(13.0)	4.1(11.7)	2.7(11.8)	2.4(12.0)	1.7(12.2)	1.3(12.5)	0.7(12.5)	1.0(12.5)	0.8(12.5)
	雄町	29.4(18.3)	17.5(19.4)	6.6(19.4)	7.0(19.4)	5.8(19.3)	3.6(18.8)	1.6(18.9)	2.2(19.0)	2.0(19.0)	1.8(19.1)	1.1(19.2)
	アケボノ	19.7(19.8)	16.1(20.5)	12.0(20.9)	7.8(20.9)	4.4(20.9)	3.1(20.9)	2.8(20.8)	2.1(21.1)	2.0(20.9)	1.1(20.8)	1.2(20.7)
	朝日	25.9(37.2)	15.6(35.1)	12.9(35.1)	9.9(34.7)	4.3(34.8)	3.3(34.8)	2.8(34.8)	2.5(35.1)	2.0(34.6)	1.8(34.8)	1.2(34.9)

50株分のデータから当該抽出データ数分のデータ数を20回無作為抽出して求めた脱粒割合(n=20)

表中数値はレンジ、()内は平均値

確率は54～96%であり、50%以上と高く、極易と頻度分布が重なる確率は2～28%と比較的低い傾向がみられた。一方、やや易の個体を検定する場合、中及び易と頻度分布が重なる確率がそれぞれ72～90%及び70～100%と高かった。また、易の個体を検定する場合、やや易及び極易と頻度分布が重なる確率がそれぞれ88～98%及び52～86%と高かった。そして、極易の個体を検定する場合、易の個体と頻度分布が重なる確率は54～84%と高く、やや易の個体と頻度分布が重なる確率は36～66%と比較的高く、中と誤判定する確率は4～36%と比較的低い傾向であった。しかし、調査者によっては、中の個体を検定して極易の個体と頻度分

布が重なる確率（表2-9、調査者B）及び極易の個体を検定して中の個体と頻度分布が重なる確率（表2-9、調査者A）が、それぞれ28%及び36%と、著しく低い場合もみられた。

表2-8及び表2-9の結果から、個体検定では中、やや易、易の識別及びやや易、易、極易の識別が困難と考えられ、調査者によっては中、やや易、易、極易の識別も難しい場合もあると考えられる。

以上から、穂の握り締めによる個体検定では、脱粒し難い個体か脱粒し易い個体かの判断しかできず、中～極易の表現型を持つ個体は脱粒し易い個体として判断される。したがって、系統育種法による一般的な水

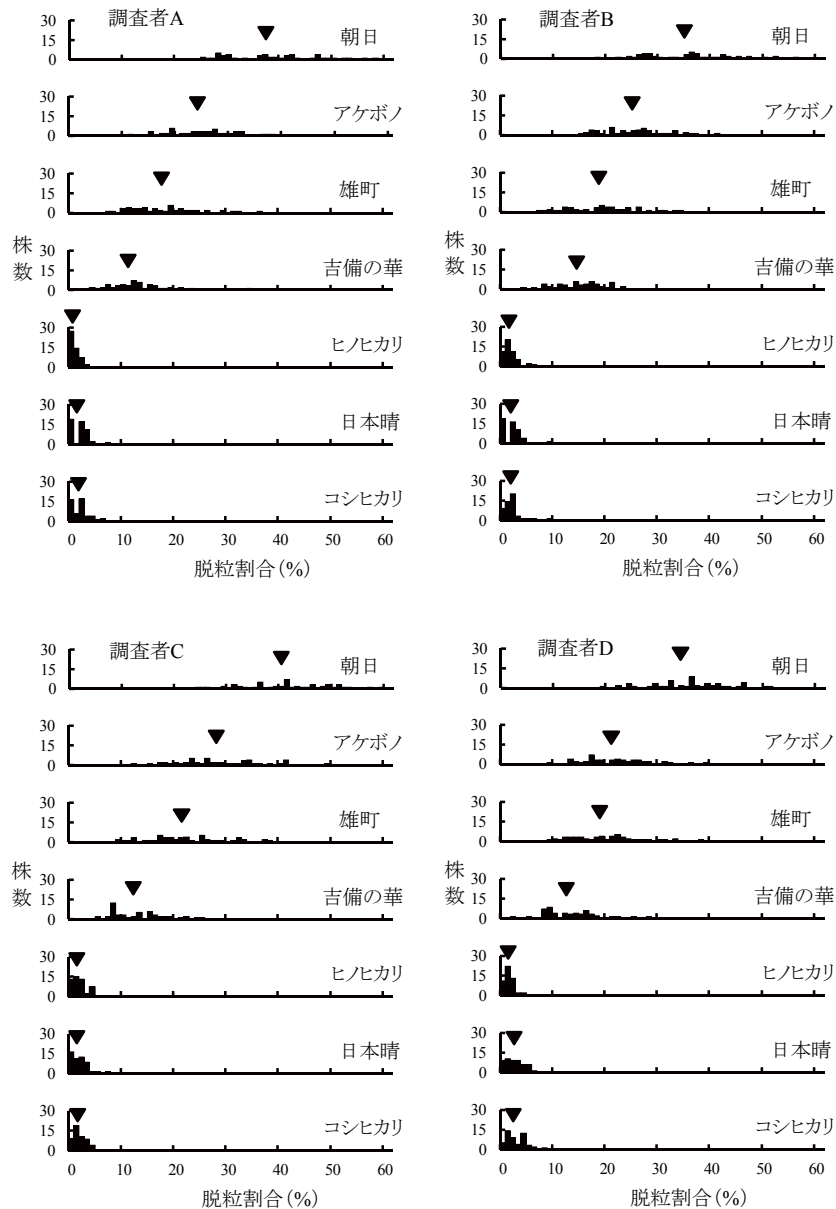


図2-6 1株当たり3穂を一度に握り1株ごとに算出した脱粒割合の頻度分布
4人の調査者が7品種(n=50)を調査
▼:脱粒割合の平均値(n=50)

表2-7 穂の握り締めによる脱粒割合を用いた個体検定における92%信頼区間^z

品 種	調査者A	調査者B	調査者C	調査者D
コシヒカリ	0～5%	0～5%	0～5%	0～6%
日本晴	0～5%	0～5%	0～5%	0～6%
ヒノヒカリ	0～4%	0～5%	0～5%	0～4%
吉備の華	6～19%	9～22%	7～19%	7～19%

表中数値は脱粒割合

^z 1株当たり脱粒数平均値と1株当たりの握った籾数の推定値を用いてClopper-Pearson法で求めた母平均の信頼区間

稲育種において雑種初期世代の集団から穂の握り締めによって脱粒性を個体選抜する場合には、脱粒し難い個体群と脱粒し易い個体群（中～極易）の二つの個体群への分別に留め、その後世代を進めて固定を図り、固定系統の脱粒性程度を多数株の調査によって検定し、系統選抜を行うべきであると考えられる。

5. 穂の握り締めによる脱粒性の検定方法のまとめ

これまでの結果から、穂の握り締めにより品種の脱粒性を正確に評価するためには、評価指標は脱粒割合を用い、1株当り3穂を一度に握り締め、1品種当たり40株以上を調査して脱粒割合の平均値により評価するのがよいと考えられた。

穂の握り方と調査時期について、本章では検討していない。しかし、緒言で述べたように、イネの同一穂内では穂の基部よりも先端部に着生した籾の方が脱粒し易い（伊藤ら、1969；Lee and Huh, 1984；Alizadeh and Allameh, 2011）。したがって、穂の先端側を握り締める方が品種間差を識別しやすいため、図2-1に示すように穂先を揃えて穂の先端側を握り締めるべきである。

伊藤ら（1969）は、イネ品種の穂揃期以降における脱粒性程度の経時変化を調査しており、脱粒し易い品種の籾の抗張強度（BTS）は登熟が進むにつれて低下するのに対し、脱粒し難い品種のBTSはほとんど低下しないことを示している。このため、穂揃期以降登

熟が進むにつれて脱粒性の品種間差は大きくなり、成熟期前後に品種間差が最大となる。さらに成熟が進むとBTSは大きく、すなわち脱粒し難くなる（伊藤ら、1969）。成熟期以降は穂の乾燥が進み、脱水による組織の物理的硬化などによって脱粒し難くなる（江幡・田代、1990）が、伊藤ら（1969）のデータは成熟期以降（穂揃後60日まで）も品種間差が明確に維持されることを示し、江幡・田代（1990）のデータは成熟後の穂の乾燥によるBTSの増大程度が脱粒し難い品種では脱粒し易い品種よりも大きいため、品種間差が拡大することを示している。したがって、調査時期は成熟期（伊藤ら、1969；福田・福井、1990）から収穫期を含む成熟期以降（穂揃後60日まで）とするのがよいと考えられるが、熟期の異なる品種（系統）や分離集団における個体の脱粒性を評価する場合、登熟程度や生育ステージを統一して調査を行う工夫が必要である。また、本章では品種試験である便宜から、脱粒割合を算出するに当たって、一度に握る籾数の推定値で脱粒数を除し、個体ごとに脱粒割合を算出したが、雑種集団内の個体間では穂の着粒密度にも分離が生じる場合があるので、実際の個体選抜に当たっては、個体ごとに握った籾数と脱粒数を調査し、脱粒割合を算出する必要がある。

穂の握り締めによる脱粒性評価の個体検定では、脱粒し難い個体か脱粒し易い個体かの判断しかできず、中から極易の階級は一括りに脱粒し易い個体と判断さ

表2-8 穂の握り締めによる脱粒割合を用いた個体検定における95%信頼区間^z

品 種	調査者A	調査者B	調査者C	調査者D
吉備の華	6～20%	8～22%	7～20%	7～20%
雄町	10～26%	11～28%	14～30%	12～27%
アケボノ	16～34%	16～35%	19～37%	14～30%
朝日	28～48%	26～45%	31～50%	26～44%

表中数値は脱粒割合

^z 1株当たり脱粒数平均値と1株当たりの握った籾数の推定値を用いてClopper-Pearson法で求めた母平均の信頼区間

表2-9 穂の握り締めによる脱粒割合を用いて50回試行した個体検定の頻度分布において品種間に重なりが生じる確率 (%)

品種	脱粒性	調査者A				調査者B				調査者C				調査者D			
		中	やや易	易	極易	中	やや易	易	極易	中	やや易	易	極易	中	やや易	易	極易
吉備の華	中	—	88	62	2	—	96	54	28	—	68	54	4	—	82	82	8
雄町	やや易	82	—	90	14	76	—	70	64	72	—	92	38	90	—	100	56
アケボノ	易	42	96	—	52	42	90	—	86	40	88	—	66	90	98	—	60
朝日	極易	36	42	54	—	4	42	74	—	4	36	84	—	16	66	72	—

図2-6に示した脱粒性が中、やや易、易および極易の品種の脱粒割合の頻度分布において、重なる部分の度数の合計を調査株数 (n=50) で除して算出した

れると考えられた。

育種での選抜における活用では、脱粒性難と中以上に脱粒し易い階級を識別するには個体検定で十分であり、脱粒性中、やや易、易及び極易の4つの階級を相互に識別するには40個体以上の調査、すなわち固定系統検定が必要である。

温暖地西部では、脱粒性極難及びやや難の標準品種が選定されていない（農林水産技術情報協会，1980b）ため、本章では、脱粒性極難及びやや難の品種は供試していない。したがって、穂の握り締めにより、1株当たり3穂を一度に握り締め、1品種当たり40株以上を調査して脱粒割合の平均値により評価する方法を用いたとしても、実際に脱粒性極難とやや難の階級を適切に評価できるかについては不明である。極難、難及びやや難の階級を識別する必要がある場合には、これらの階

級が識別可能とされるBTSを測定する方法（福田・福井，1990）を併用し、多角的な評価によって検定すべきであると考えられる。

6. 岡山県の主要水稲品種における脱粒性

一度に3穂を握り締める方法で、4人の調査者が50株を測定して求めたデータを用い、岡山県の主要7品種の脱粒割合を求めた。

統計処理は、脱粒割合（百分率）の角度変換値を用い、品種と調査者を要因とする二元配置の分散分析を行い、反復は設けなかったため、交互作用を誤差として主効果を検定した。

表2-10に一度に3穂を握り締める方法で、4人の調査者が7品種について50株を測定した脱粒割合の品種別の平均値、さらに品種と調査者を要因とした分散分析

表2-10 1株当たり3穂を一度に握る場合における脱粒割合の平均値と分散分析

品 種	脱粒割合 (%) の平均値 ^z			
コシヒカリ	1.6 a			
日本晴	1.4 a			
ヒノヒカリ	1.0 a			
吉備の華	12.6 b			
雄 町	19.2 c			
アケボノ	24.2 d			
朝 日	36.9 e			

脱粒割合の分散分析 ^y				
要 因	平方和	自由度	平均平方	F値
全 体	3874.9	27		
品 種	3842.8	6	640.47	442.67 ***
調査者	6.1	3	2.04	1.41
誤 差	26.0	18	1.45	

^z 4人の調査者が50株を測定して求めた脱粒割合の平均値

^y 角度変換値で計算

***: 0.1%水準で有意

表中数字の異なるアルファベット間は5%水準で有意 (Tukey法)

供試品種の従来の脱粒性評価は表2-1参照

の結果を示した。分散分析の結果、要因のうち品種による差異は0.1%水準で有意であり、調査者による差異は認められなかった。多重比較検定の結果、‘コシヒカリ’、‘日本晴’及び‘ヒノヒカリ’の間で脱粒割合に有意差は認められず、これら3品種と‘吉備の華’、‘雄町’、‘アケボノ’及び‘朝日’の間でそれぞれ脱粒割合に有意な差が認められた。

大久保・赤澤(2011)は、イネ品種の脱粒性を評価するに当たり最も簡便な方法として、Oba et al. (1990)に倣い、1株当たり1穂を握り締めた時の脱粒数の平均値を評価指標とし、1品種当たり45株を調査して、本試験と同じ‘コシヒカリ’、‘日本晴’、‘ヒノヒカリ’、‘吉備の華’、‘雄町’、‘アケボノ’及び‘朝日’の脱粒性を評価した。この方法で評価した脱粒数の平均値は、‘コシヒカリ’、‘日本晴’及び‘ヒノヒカリ’の間で有意差は認められず、これら3品種と‘吉備の華’の間では有意差が認められた。一方、‘吉備の華’と‘雄町’の間に有意差が認められたが、‘雄町’、‘アケボノ’及び‘朝

日’の間に有意差は認められていない(大久保・赤澤, 2011)。

従来の脱粒性評価(表2-1)では、‘コシヒカリ’、‘日本晴’及び‘ヒノヒカリ’が難、‘吉備の華’及び‘雄町’が中、‘アケボノ’が易、‘朝日’が極易である。一度に3穂を握り締め、50株を測定して求めた脱粒割合(表2-10)は、従来の脱粒性評価と概ね一致しており、本手法による脱粒性評価の妥当性が示された。さらに、‘雄町’については、‘吉備の華’と‘アケボノ’の両品種と有意差が認められ、かつ両品種の中間の値であり、識別が可能であった。‘雄町’は従来の評価では脱粒性中とされているが、本研究では以降‘雄町’の脱粒性を‘やや易’とみなす。

本章で供試した‘コシヒカリ’、‘日本晴’、‘ヒノヒカリ’、‘吉備の華’、‘雄町’、‘アケボノ’、‘朝日’は脱粒性の品種間差が明確なので、脱粒性が未知の系統や品種の脱粒性を検定する際の標準品種として活用できる。

第3章 脱粒性の間接選抜のための形態的標識形質の探索

脱粒しやすいイネ品種では、コンバイン収穫時の刈り取り及び脱穀装置までの搬送における機械的衝撃によって頭部損失が生じる (Lee and Huh, 1984)。一方、脱粒し難い品種ではコンバイン機体内部における脱穀損失や選別損失が生じる (Ichikawa et al., 1990; 小林, 1990)。それゆえに、近井・西谷 (1976)、小林 (1990) はコンバイン収穫には中脱粒性を持つ品種が適すとされている。

脱粒性が極易の‘朝日’の遺伝的背景に中脱粒性を導入するためには、中脱粒性を示す個体を確実に選抜する必要がある。しかし、第2章で明らかになったように、穂の握り締めによる方法では少数株や個体単位での脱粒性の評価が難しく、個体検定で脱粒性が中から極易の差異を正確に検定することは困難であった。すなわち、穂の握り締めによる方法では、中脱粒性を個体選抜することが困難であるため、手間のかかる系統選抜によって選抜せざるを得ない。この場合、分離世代ではなく、固定世代で選抜する必要があるため、栽培面積の拡大により育種操作が煩雑になるだけでなく、育種に要する年数も長くなる。

脱粒性の評価には穂の握り締め以外にも、籾が小枝梗から脱離するときのBTSを測定する方法がある (伊藤ら, 1969; Lee and Huh, 1984; Ichikawa et al. 1990; 福田・福井, 1990; Alizadeh and Allameh, 2011; Matsushita et al., 2012)。福田ら (1994c) は、インド型イネ品種‘南京11号’より誘発された難脱粒性突然変異系統を用い、雑種個体当たり10粒のBTSに基づいて脱粒性を遺伝分析している。しかし、BTSは、測定する穂の乾燥状態によって大きく影響を受ける。同一品種における採取直後の穂と乾燥後の穂のBTSの差異は、同一の水分条件における穂のBTSの品種間差異よりもしばしば大きい (江幡・田代, 1990)。したがって、BTSの測定に当たっては、採取条件の調整や測定までの管理によって穂の水分条件を揃える必要があり、操作はより煩雑となる。

このような理由から、従来の脱粒性評価方法によらず中脱粒性の個体選抜を可能にする標識形質が必要と考えた。

江幡・田代 (1990) はイネの籾の脱離部が小枝梗側で脱離円蓋を形成し、その形状が品種の脱粒性と関係しており、脱粒しやすい品種 (インド型品種‘Dular’及びアフリカ稲*Oryza glaberrima* Steud.) では脱離円蓋が半球状を呈し、脱粒し難い品種‘こがねもち’では偏

平な形状を呈すると報告している。一方、陳・井之上 (1982a) は護穎の基部に離層組織を形成しない難脱粒性の品種は成熟期に護穎基部で脱離する籾の割合が約60%、小枝梗湾曲部の折損によって脱離する籾の割合が約40%であり、脱粒しやすい品種ほど護穎基部で脱離する籾の割合が増加することを報告している。しかし、江幡・田代 (1990)、陳・井之上 (1982a) らの報告では、脱粒し難い品種として日本型品種が、脱粒しやすい品種としてインド型品種、日印交雑品種及び野生イネなどが用いられており、脱粒性の遺伝変異が大きい。一方、日本型品種は脱粒しやすい品種でもインド型品種や日印交雑品種と比較すると脱粒し難いため (陳・井之上, 1982a; Lee and Huh, 1984; 福田・福井, 1995; 福田, 1995)、日本型品種における脱粒性の遺伝変異は江幡・田代 (1990)、陳・井之上 (1982a) らの用いた材料よりも小さい。

日本型品種の脱粒性の評価は我が国独自の評価基準によって行われている (福田・福井, 1995)。したがって、近井・西谷 (1976)、小林 (1990) らが指摘するコンバイン収穫に適する中脱粒性とは、言うまでもなく我が国における日本型品種の評価基準による脱粒性である。しかし、江幡・田代 (1990)、陳・井之上 (1982a) の報告では、日本の評価基準における中脱粒性の品種は材料として用いられていないため、我が国の評価基準による中脱粒性品種の籾脱離部の形態については不明である。

本章では、中脱粒性の個体選抜を可能にする標識形質の探索を目的とし、調査が比較的簡単な小枝梗における脱離部の形態に着目し、岡山県の主要水稲品種を用いて小枝梗における脱離部の形態と脱粒性との関係について検討した。

1. 籾の脱離様式と脱粒性の関係

前章で示したように、岡山県の主要水稲品種の脱粒性は難から極易までの差異がある。そこで、籾の脱離様式 (陳・井之上, 1982a) を調査し、脱粒性との関係を検討した。

材料及び方法

脱粒性について、極易の‘朝日’、易の‘アケボノ’、やや易の‘雄町’、中の‘吉備の華’及び難の‘せとこがね’を供試した。2013年に供試品種を岡山農研の水田で慣行移植栽培し、出穂55日後に各品種の自然脱粒していない最長稈穂を5本採取した。

5穂のうち、3穂を脱離様式の調査に用いた。各穂の

全ての籾を人差し指と親指で摘み、籾の長さ方向に真直ぐに引っ張り脱粒させ、脱粒の仕方を陳・井之上(1982a)と同様にA型：護穎と副護穎の間で脱離，B型：小枝梗湾曲部折損による脱離及びC型：内外穎と護穎の間で脱離の3型(図3-1)に分別し、それぞれの粒数を求めた。

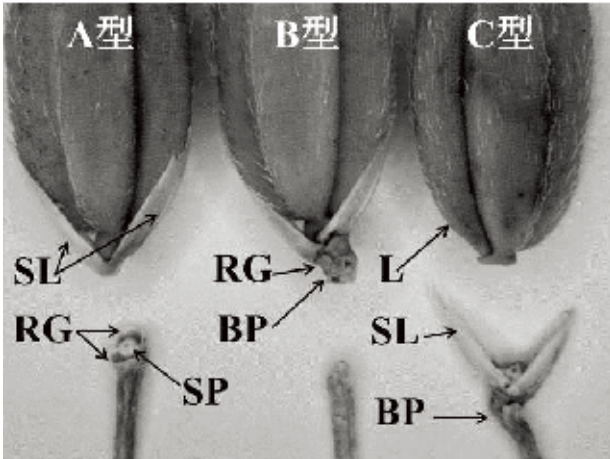


図3-1 籾の脱粒様式

籾を人差し指と親指で摘み、籾の長さ方向に真直ぐに引っ張り脱粒させた

A型：護穎と副護穎の間で脱離，
B型：小枝梗湾曲部折損による脱離，
C型：内外穎と護穎の間で脱離

BP, 小枝梗湾曲部；L, 穎；
RG, 副護穎；SL, 護穎；
SP, 脱離円蓋

結果及び考察

表3-1に供試品種における籾の脱粒様式の結果を示した。比較的脱粒し易い‘朝日’，‘アケボノ’，‘雄町’及び‘吉備の華’では大部分の籾がA型の脱離であった。一方、脱粒し難い‘せとこがね’ではA型とB型がほぼ同数であった。C型の脱離は観察されなかった。

陳・井之上(1982a)は護穎基部に離層を形成する品種では出穂6週間後には大部分の籾がA型の脱離様式を示し、離層を形成しない脱粒し難い品種では約6割の籾がA型の脱離様式を、約4割の籾がB型の脱離様式を示すことを報告している。表3-1の結果から、難脱粒型と易脱粒型(中～極易)を判別する方法として、籾の脱離様式が有効であると考えられた。

2. 小枝梗側脱離部の形態と脱粒性の関係

出穂55日後の小枝梗側の籾脱離部分について、顕微鏡による形態観察を行い、脱離部の形態と脱粒性の関係を検討した。

材料及び方法

上記の各品種から採取した5穂のうち、2穂を用いて顕微鏡観察を2013年に行った。前述の方法で籾を脱粒させた小枝梗側の脱離部のうち、A型の脱離様式(図3-1)を示したものについて、小枝梗の先端に形成された脱離円蓋(江幡・田代, 1990, 図3-1 SP)の形状を実体顕微鏡SteREO Discovery. V8 (Carl Zeiss 社)及びSMZ-2B (ニコン社)で観察し、図3-2に示した評価基準により、隆起型と偏平型に分別した。脱離円蓋は副護穎の先端二方向から観察し、偏平なもの(図3-2A及びB)及び円蓋の縁は偏平だが、中央部分がわずかに隆起している不完全な偏平(図3-2C)を偏平型とし、両方向から観察して隆起してみえるもの(図3-2D, E, F及びG)は、隆起の程度にかかわらず隆起型とした。

さらに、脱離円蓋表面の微細構造を低真空走査型電子顕微鏡Miniscope TM-1000 (日立ハイテクノロジーズ社)により観察した。

結果

表3-2に実体顕微鏡で観察した供試品種における脱離円蓋の形状の調査結果を示した。脱離円蓋の形状の割合は、‘朝日’と‘アケボノ’では、それぞれ19%、32%が偏平型で、隆起型の割合が大きかった。‘雄町’と‘吉備の華’では、それぞれ59%、65%が偏平型であり、偏平型の割合が隆起型よりも大きく、偏平型の脱離円蓋は主に穂の基部側に分布した。‘せとこがね’は全て偏平型であった。

図3-3に低真空走査型電子顕微鏡による供試品種における代表的な脱離円蓋の形状を示した。‘朝日’及び‘アケボノ’で認められた隆起型の脱離円蓋は円錐台の形状であることが観察された(図3-3A及びB)。一方、‘雄町’，‘吉備の華’及び‘せとこがね’で認められた偏平型の脱離円蓋は‘雄町’では不完全な偏平型(図3-3C)，“吉備の華”及び“せとこがね”ではほぼ完全な偏平型(図3-3D及びE)であった。‘せとこがね’の脱離円蓋では、護穎組織が付着するが多かった(図3-3F)。脱離円蓋の直径は350～450 μmであった。

図3-4に低真空走査型電子顕微鏡による脱離円蓋表面の拡大図を示した。脱離円蓋表面の細胞壁の内側に、らせん型の繊維状細胞壁が観察された。‘朝日’と‘ア

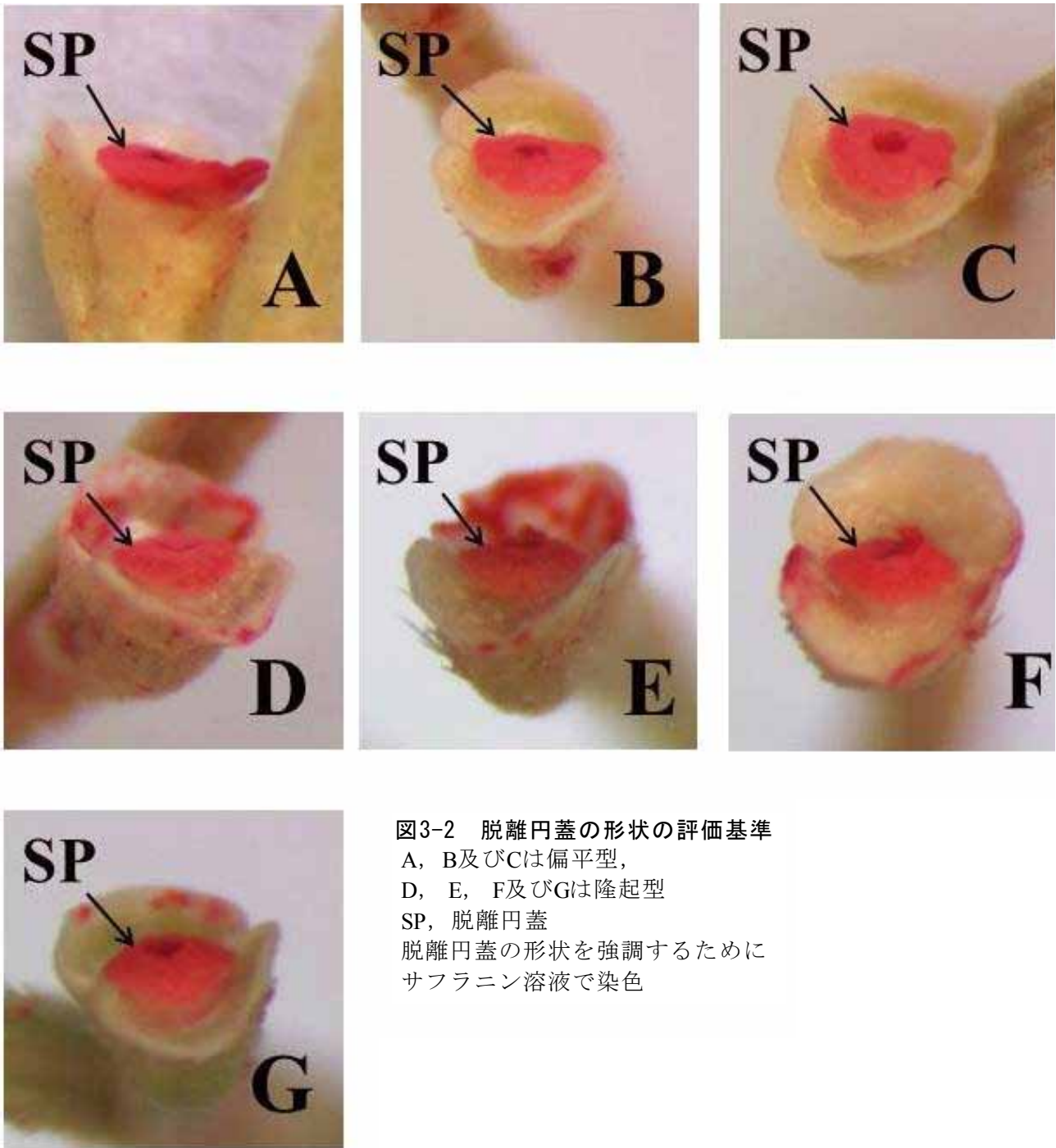


図3-2 脱離円蓋の形状の評価基準

A, B及びCは扁平型,

D, E, F及びGは隆起型

SP, 脱離円蓋

脱離円蓋の形状を強調するために
サフラニン溶液で染色

ケボノ’では繊維状細胞壁は中心維管束の周辺にまばらに分布した(図3-4A及びB)。一方, ‘せとこがね’では全ての細胞に繊維状細胞壁が確認された(図3-4E)。さらに, ‘雄町’と‘吉備の華’では‘朝日’と‘せとこがね’の中間的な発達程度を示した(図3-4C及びD)。また, 人為的な籾の脱離の結果, 中心維管束の抜け落ち(図3-4A, C及びE)と損傷(図3-4B及びD)が観察された。

考 察

Srinivas et al. (1979) 及び江幡・田代 (1990) は, 本章におけるA型の脱離様式(図3-1)では, 籾の脱離部に関して小枝梗側の脱離部は凸面を形成し, 護穎側の脱離部は凹面(くぼみ)を形成するとしている。しかし, Srinivas et al. (1979) は護穎側のくぼみの深さ, すなわ

表3-1 供試品種における籾の脱離様式

品種名	穂の反復	調査籾数	籾の脱離様式 ^z		
			A型	B型	C型
朝日	1	159	159	0	0
	2	143	143	0	0
	3	139	139	0	0
アケボノ	1	170	169	1	0
	2	151	151	0	0
	3	150	148	2	0
雄町	1	170	168	2	0
	2	162	160	2	0
	3	163	158	5	0
吉備の華	1	120	119	1	0
	2	116	115	1	0
	3	112	112	0	0
せとこがね	1	118	60	58	0
	2	115	57	58	0
	3	116	57	59	0

^zA型: 護穎と副護穎の間で脱離, B型: 小枝梗湾曲部折損による脱離, C型: 内外穎と護穎の間で脱離

ち脱離円蓋の隆起の程度は栽培種の脱粒性と関連がないと述べている。一方、江幡・田代（1990）は栽培種において脱離円蓋の隆起の程度は脱粒性と関連し、隆起の程度とBTSに高い負の相関を認めており、Srinivas et al.（1979）とは異なっているが、極めて脱粒し易い野生イネでは脱離円蓋が偏平型を示すという点で両者は一致している。江幡・田代（1990）は脱離円蓋の長さや高さ（隆起の程度）の調査に際して、穂中央部の枝梗の強勢穎果15粒の脱離円蓋を用いて測定し、その平均値を供試品種の代表値としており、品種による脱離円蓋の形態的な差異を測定値の大小で表している。本章では穂に着生した全ての脱離円蓋を観察し、隆起型と偏平型に大別してその割合を調査したところ、脱粒し難い品種ほど偏平型の割合が大きかった（表3-2）。本章では脱離円蓋の高さは測定していないが、偏平型の割合が比較的大きかった‘雄町’と‘吉備の華’で偏平型の脱離円蓋が主に穂の基部側に分布していたことを鑑みると、本章で得た結果は江幡・田代（1990）の栽培種における結果と同様の傾向を示すものと考えられる。

さらに、江幡・田代（1990）は脱離円蓋表面の走査型電子顕微鏡観察から、脱粒し難い品種では中心維管束周辺の繊維状細胞壁の発達程度が顕著であるのに対し、極めて脱粒し易い野生イネでは繊維状細胞壁がほとんど観察されないことを指摘している。本章の結果でも江幡・田代（1990）と同様に、脱粒し難い‘せとこがね’では脱離円蓋表面に繊維状細胞壁の顕著な発達が観察され、脱粒し易い‘朝日’では繊維状細胞壁

がほとんど観察されず、脱粒し易い品種ほど繊維状細胞壁の発達が乏しかった。繊維状細胞壁は二次細胞壁とみられ、これらの観察結果は離層細胞の崩壊に伴って脱離円蓋表面の二次細胞壁が融解したことを示唆する。

以上のことから、脱離円蓋の形状及び脱離円蓋表面にみられる繊維状細胞壁の残存程度は日本型イネ品種の脱粒性、特に比較的脱粒し易い品種（中～極易）における脱粒し易さの度合と関連があると考えられた。

また、供試した5品種は、人為的な籾の脱離によって中心維管束の抜け落ちや損傷が生じていることから（図3-4）、比較的脱粒し易い品種においても、離層の形成は維管束まで達していないと考えられる。Srinivas et al.（1979）、陳・井之上（1982b）は、護穎基部の縦断切片の観察から、籾脱離部の構造に関して、離層形成のない中心維管束とその周辺に存在するリグニン化した細胞をsupporting zoneと呼び、離層と区別すると共にsupporting zoneの長さがイネの脱粒抵抗性と関連すると主張している。図3-4A, B, C及びDにみられるように、中心維管束周辺に観察された繊維状細胞壁をリグニン化した二次細胞壁と考えると、中心維管束と繊維状細胞壁がsupporting zoneであると考えられる。

近年、イネの護穎基部の離層形成に影響を及ぼす二つの遺伝子 $qSH1$ 、 $sh4$ が同定されている。 $qSH1$ は離層形成に大きく影響する量的遺伝子座であり、構造遺伝子の上位に位置する調節遺伝子領域のSNP（一塩基変異）により離層形成が阻害され難脱粒化の原因となっている（Konishi et al., 2006）。一方、機能欠損型 $sh4$ は栽培イネにおいて中心維管束周辺部の離層の欠如に関与することから（Li et al., 2006）、supporting zoneの形成を支配すると考えられる。本章で供試した‘朝日’、‘アケボノ’、‘雄町’及び‘吉備の華’については、Akasaka et al.（2011）によっていずれも $qSH1$ が機能型であり、 $sh4$ が機能欠損型であるとされている。したがって、‘朝日’、‘アケボノ’、‘雄町’、‘吉備の華’の脱粒し易さの度合いの違いは $qSH1$ や $sh4$ 以外の遺伝子によって成立していると考えられる。

表3-2 実体顕微鏡による脱離円蓋の形状の分別

品種名	調査小枝梗数 ^z	脱離円蓋の形状	
		偏平型	隆起型
朝日	293	57 (19%)	236 (81%)
アケボノ	316	102 (32%)	214 (68%)
雄町	326	191 (59%)	135 (41%)
吉備の華	229	149 (65%)	80 (35%)
せとこがね	116	116 (100%)	0 (0%)

^z2穂において護穎と副護穎の間で脱離した小枝梗の合計数

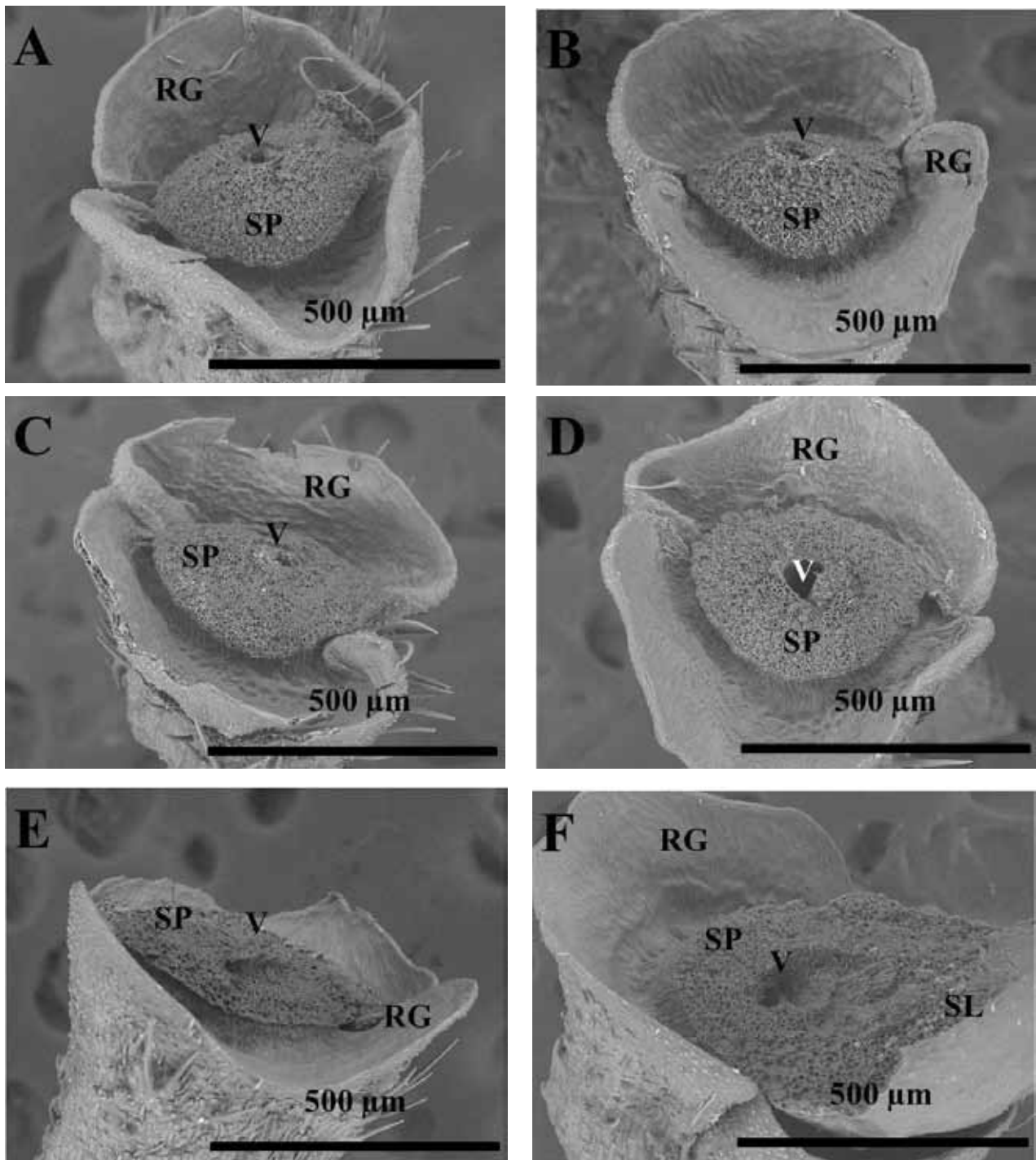
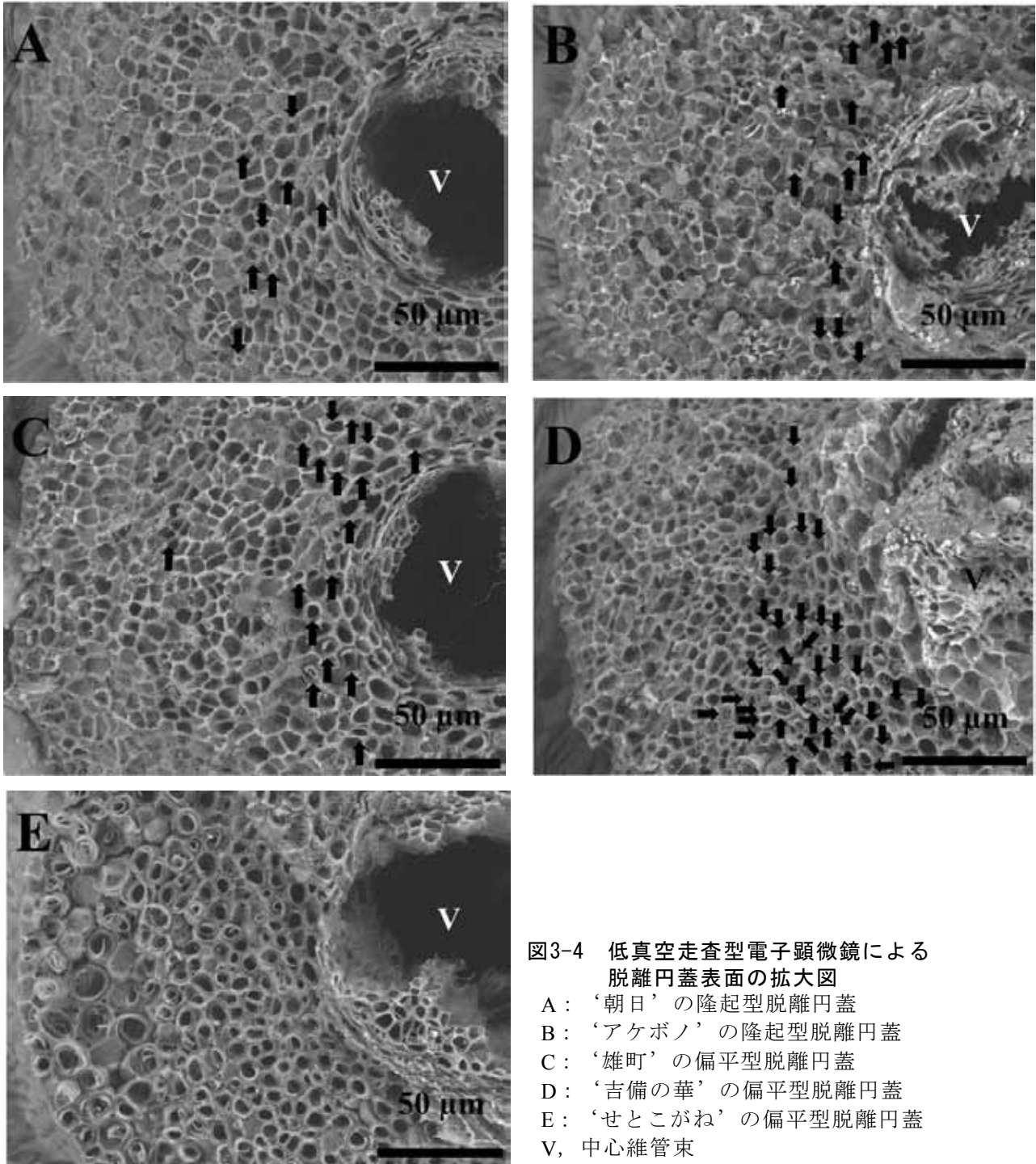


図3-3 低真空走査型電子顕微鏡による代表的な脱離円蓋の形状
 A：‘朝日’の隆起型脱離円蓋，B：‘アケボノ’の隆起型脱離円蓋，
 C：‘雄町’の偏平型脱離円蓋，D：‘吉備の華’の偏平型脱離円蓋，
 E：‘せとこがね’の偏平型脱離円蓋，
 F：護穎組織が付着した‘せとこがね’の偏平型脱離円蓋
 RG，副護穎；SL，護穎；SP，脱離円蓋；V，中心維管束



A, B, C及びDにおける矢印は繊維状細胞壁を示す
Eにおいては、ほとんど全ての細胞に繊維状細胞壁を認めた

第4章 準同質遺伝子系統群を利用した脱粒性の遺伝解析

‘朝日’の脱粒性のみを改良した同質遺伝子系統の育成方法の一つとして、戻し交雑育種法が考えられる。戻し交雑育種法では、導入形質が確実に選抜可能なことが前提条件であるため、近井・西谷（1976）や小林（1990）によってコンバイン収穫に適すると指摘されている中脱粒性の導入は、第2章及び第3章で得られた知見からは困難と考えられた。そこで、穂の握り締めによる個体検定（第2章）や籾の脱離様式の調査（第3章）によって‘朝日’の極易脱粒性との区別が可能で、難脱粒性を導入形質とした育種に先行して取り組むべきであると考えた。

第1章で論じた通り、‘朝日’は在来品種‘日ノ出’の純系選抜によって育成されており、吉田・今林（1998）、松江・尾形（1998）及びYamasaki and Ideta（2013）が指摘するように、‘朝日’は近年交雑育種法によって育成された品種との遺伝的背景の差異が大きいと考えられる。したがって、戻し交雑によって雑種の遺伝的背景を効率的に‘朝日’に還元するには、供与親の選定に留意すべきである。第3章において難脱粒性品種の実験材料として用いた‘せとこがね’は、‘朝日’を種子親とし、強稈・難脱粒性の‘中部35号’を花粉親とした交雑組合せから、‘朝日’の食味特性の維持と脱粒性や耐倒伏性などの栽培特性の改良を育種目標として育成されており（日原ら，1991）、難脱粒性の供与親の候補として有望である。

導入形質の遺伝様式を把握することは、育種計画を立案する上で重要である。イネの脱粒性の遺伝様式に関しては多数の報告があり、小林（1973）、陳ら（1982）、福田ら（1994c）及びLi et al.（2006）は難脱粒性が劣性形質であると報告しているが、Hu et al.（1964）、Kumar and Sharma（1982）、菊池ら（1985）、大場ら（1988）、Oba et al.（1990）及びNakamura et al.（1995）は難脱粒性を優性形質としており、難脱粒性を支配する遺伝子には優性と劣性があると考えられる。‘せとこがね’の難脱粒性が‘中部35号’に由来することは明白であるが、‘せとこがね’は世代促進育種法によって育成されており、雑種初期世代を脱粒性に関して無選抜で集団栽培したため（日原ら，1991）、脱粒性の選抜経過は不明である。

そこで本章では、‘朝日’を種子親、‘せとこがね’を花粉親とした雑種初期世代を用いて、‘せとこがね’の難脱粒性の遺伝様式を明らかにする。また、雑種後代からヘテロ型反復自殖法（高橋，1975）によって脱粒

性準同質遺伝子系統群を育成し、育成した準同質遺伝子系統の各種農業形質の評価を行うと共に、主働遺伝子と遺伝的背景が脱粒性程度に及ぼす影響を解析した。

材料及び方法

1. ヘテロ型反復自殖法による脱粒性準同質遺伝子系統の育成経過

2006年に岡山県農業総合センター農業試験場北部支場（津山市）で‘朝日’を種子親、‘せとこがね’を花粉親とした人工交雑を行った。F₁世代以降は、岡山県農業総合センター農業試験場（赤磐市 現、岡山農研）で毎年一つずつ世代を進めた。F₁世代は2000分の1ワグネルポットで個体栽培し、F₂世代以降は圃場で個体栽培した。

F₂集団は300個体を養成し、F₃とF₄世代は集団サイズを維持した無選抜の単粒系統とした。F₄世代の成熟期に無作為に90個体を選抜し、各個体から1穂ずつ収穫した。選抜した90穂の脱粒型の内訳は、難型が50穂、易型が40穂であった。F₅世代を穂別系統として系統栽培し、F₅系統内で脱粒性に分離が認められたヘテロ型11系統について各個体から1穂を収穫した。F₅系統において、難型に固定していた39系統とヘテロ型11系統は、難型のF₄個体由来、易型に固定した40系統は易型のF₄個体由来した。

F₆世代では親系統別に穂別系統を系統栽培し、同一のF₅系統由来の脱粒性が易型と難型にそれぞれ固定したF₆系統を脱粒性準同質遺伝子系統対とみなして選抜し、系統採種した。

F₄世代以降における脱粒性の判定は成熟期に各個体の3穂を一度に握り締め、第2章で論じた個体検定により、脱粒の難易型、すなわち脱粒し難い個体か、し易い個体かを判定した。

なお、F₁、F₂及びF₃世代では、本交雑組合せにおける脱粒性の遺伝様式を確かめるために、各個体の成熟期に個体当たり1穂を握り締めたときの脱粒数を調査するOba et al.（1990）の方法で脱粒性を評価した。F₂世代では両親も供試した。F₁、F₂、F₃世代及び両親の穂の握り方は、穂の先端から10 cmの部分を右手の親指と人差し指の付け根ではさみ、掌に沿って穂を伸ばし、掌の小指側からはみ出た穂の先端部分を折り返して掌に収め、強く1回握りしめた。握りしめた後、掌を開き、左手に持った容器で脱離した稃実籾を受けて、その数を脱粒数とした。

育成した準同質遺伝子系統対は11対（22系統）であり、系統名は便宜上、AS-1からAS-11の系統対（遺伝的背景）

番号を与え、末尾に脱粒型の別としてE（易型）またはH（難型）を付けて呼称する。

2. 脱粒性準同質遺伝子系統群の農業形質調査

AS-1からAS-11の11系統対22系統（F₇世代）並びに両親の‘朝日’と‘せとこがね’を、2013年5月17日に育苗箱に播種し、中苗を養成した。6月13日に岡山農研の幅9.5 m、長さ49 mの水田に1株当たり3本、条間26 cm、株間21 cmで中苗を手植えた。1区面積は3.4 m²（3条、各条21株）とし、1試験区に1系統を栽植した。試験区の配置は細分区法とし、水平要因として11の系統対（遺伝的背景）に両親の1対を加えた12試験区を乱塊法3反復で配置し、垂直要因として脱粒型を無作為に配置した。施肥は基肥として、窒素、リン酸及びカリを成分量でそれぞれm²当たり5.0、6.2及び4.7 g耕起前に施用し、穂肥として幼穂形成期に窒素及びカリを成分量でそれぞれm²当たり3.0及び3.8 g施用した。

出穂期と成熟期は観察により調査した。出穂30日後に試験区中央の連続する10株について、最長稈の稈長と穂長を測定してその平均値をそれぞれ稈長、穂長とした。穂数は、試験区中央の連続する10株を調査し、株当たり穂数から面積当たり穂数を推定した。収量調査に供するため、10月11日及び14日に試験区中央から21株を収穫した。脱粒し易いE型の系統については、籾の散逸防止のために手刈り時には脱粒に留意すると共に、刈り取り後速やかに穂にメッシュ袋を被せた。収穫物は未乾燥のまま脱穀し、乾燥機で籾を乾燥させた後籾摺りし、粗玄米を1.8 mmの篩で調製し精玄米とし、重量を測定した。精玄米は均分し、千粒重を測定すると共に、穀粒水分計ライスタm2（ケツト科学研究所社）で水分を測定した。また、穀粒判別器RN-310（ケツト科学研究所社）を用いて精玄米の外観品質を調査した。

各系統及び両親の脱粒性程度は、収穫後試験区に残った42株を用いて、各系統の成熟期に第2章に示した方法によって株の最長稈穂から第3長稈穂までの3穂を一度に握った時の脱粒割合で評価した。なお、脱粒割合を計算するために、あらかじめ各試験区の糊熟期に立毛中の平均的な10株について最長稈穂から第3長稈穂までの3穂を一度に握ったときの、握った籾数の推定値を調査したが、この値は穂5 cm当たりの籾数に換算し、穂の着粒密度として調査形質に加えた。

準同質遺伝子系統対における統計処理は、脱粒性程度以外の調査項目に関して3反復の平均値をTukey法により多重比較検定した。脱粒性程度は遺伝的背景と脱粒型を要因とする3反復細分区法の分散分析を行い、後

に3反復の平均値をTukey法により多重比較検定した。統計処理に当たって、整粒歩合と脱粒性程度（脱粒割合）は百分率の角度変換値を用いた。

結果及び考察

1. ‘朝日’と‘せとこがね’の交雑組合せにおける脱粒性の遺伝様式

F₂集団は300個体を栽植したが、2個体を生育不良のため調査から除外した。図4-1に交雑F₁世代、F₂集団及び両親における穂の握り締めによる1穂当たり脱粒数の結果を示した。第2章において、穂の握り締めによる脱粒数はポアソン分布するとみられたことから、1穂当たり脱粒数は平方根変換値で表示した。F₁の表現型は‘せとこがね’と同等であった。‘朝日’の脱粒数の平方根変換値のレンジは3から7であった。F₂世代の度数分布は平方根変換値0から7の間で連続分布を示したが、3.5付近を境にして脱粒数の少ない‘せとこがね’型と脱粒数の多い‘朝日’型に分離するとみられた。‘せとこがね’型個体と‘朝日’型個体の分離比は3：1に適合した。

図4-2に単粒系統F₃集団における穂の握り締めによる脱粒数（平方根変換値）の結果を示した。不発芽のため、調査個体数は291であった。単粒系統F₃における度数分布は平方根変換値0から8.5の間で連続分布を示したが、3.5付近を境にして‘せとこがね’型と‘朝日’型に分離するとみられた。‘せとこがね’型個体と‘朝日’型個体の分離比は5：3に適合した。5：3の分離比は、‘せとこがね’の難脱粒性が単一の優性遺伝子に支配される場合の、単粒系統F₃における理論値である。

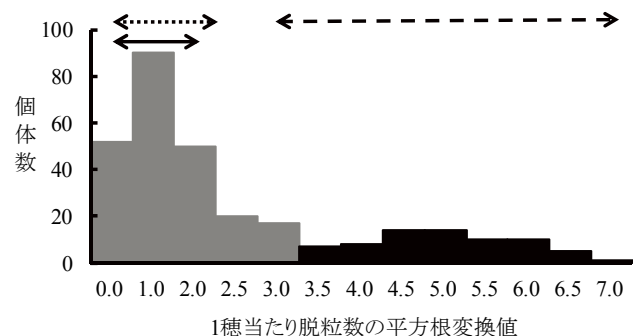


図4-1 F₂集団における1穂当たり脱粒数の度数分布とF₁における1穂当たり脱粒数のレンジ

←→ : F₁のレンジ (n=8)

⋯←→ : ‘せとこがね’のレンジ (n=192)

←- -> : ‘朝日’のレンジ (n=51)

■ : F₂における‘せとこがね’型個体 (n=229)

■ : F₂における‘朝日’型個体 (n=69)

F₂集団の度数における理論値が3:1のカイ二乗値は0.541 ($p = 0.462$)

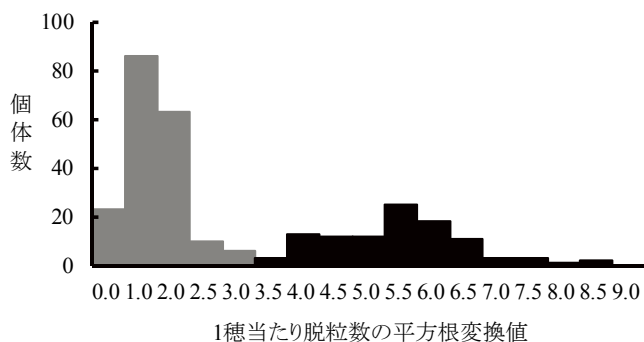


図4-2 単粒系統F₃集団における1穂当たり脱粒数の度数分布

■: 単粒系統F₃における‘せとこがね’型個体 (n=188)

■: 単粒系統F₃における‘朝日’型個体 (n=103)

単粒系統F₃集団の度数における理論値が5:3のカイ二乗値は 0.550 (p = 0.458)

以上の結果から、本交雑組合せにおける脱粒性の‘せとこがね’（難）型と‘朝日’（易）型の表現型は一因子支配であり、難脱粒性を支配する完全優性の主働遺伝子の関与が考えられた。

2. 脱粒性準同質遺伝子系統群の農業形質

準同質遺伝子系統11対と両親の農業形質の概要を、多重比較検定の結果と共に表4-1に示した。同一の遺伝

的背景内の脱粒型の異なる系統間において、脱粒性程度以外の調査形質、すなわち出穂期、成熟期、稈長、穂長、着粒密度、穂数、精玄米収量、整粒歩合及び千粒重のいずれかに有意差が認められたのは、AS-3（稈長、千粒重）、AS-5（出穂期、千粒重）、AS-6（稈長、精玄米収量）及びAS-8（千粒重）であった。しかし、有意差が認められた形質の系統対内の差異は僅少であり、準同質遺伝子系統対とみなして問題ないと考えられた。

3. 主働遺伝子と遺伝的背景が脱粒性程度に及ぼす影響

準同質遺伝子系統11対の脱粒性程度、すなわち穂の握り締めによる脱粒割合の分散分析の結果を表4-2に示した。本試験の実験精度の目安として22系統3反復の分散分析から求めた脱粒割合の遺伝率は0.98であり、E型系統のみの計算でも0.81と高かった。

脱粒性程度に対する遺伝的背景と脱粒型の二つの主効果及び両者の交互作用はいずれも有意であった（表4-2）。図4-3は、表4-1の脱粒性データから脱粒性準同質遺伝子系統対における脱粒型、遺伝的背景及び脱粒性程度との関係を図示したものである。全ての準同質遺伝子系統対で、E型（易型）の系統はH型（難型）の系統よりも脱粒性程度が有意に高かった。一方、H型（難型）

表4-1 ヘテロ型反復自殖法で育成した準同質遺伝子系統における農業形質

系統名	出穂期 (月・日)	成熟期 (月・日)	稈長 (cm)	穂長 (cm)	着粒密度 (粒数/5cm)	穂数 (本/m ²)	精玄米 収量 (g/m ²)	整粒 ^z 歩合 (%)	千粒重 (g)	脱粒性 ^y 程度 (%)
AS - 1 E	8.29 cde	10.17 bc	106 ghij	23.6 k	30.0 hi	313 abc	582 bc	61.4 bcd	23.9 ghi	45.8 cd
AS - 1 H	8.29 cde	10.17 bc	105 ghij	23.4 jk	30.1 i	323 abc	623 c	66.6 d	23.5 efg	0.2 a
AS - 2 E	8.26 a	10.14 a	109 ij	22.3 defgh	24.5 a	343 abcd	573 bc	60.4 bcd	22.7 bcd	29.7 b
AS - 2 H	8.26 a	10.13 a	108 ij	22.3 defghi	24.4 a	343 abcd	559 abc	65.6 cd	23.0 cdef	0.2 a
AS - 3 E	8.27 b	10.14 a	101 efg	23.5 jk	27.5 cdefgh	315 abc	523 abc	60.3 bcd	23.4 efg	43.6 cd
AS - 3 H	8.27 b	10.14 a	96 cde	22.6 efghijk	27.5 cdefgh	304 abc	583 bc	58.5 abcd	24.3 hi	0.2 a
AS - 4 E	8.29 ef	10.18 cd	105 fghi	22.5 efghijk	30.0 hi	326 abcd	535 abc	57.1 abcd	22.6 bc	67.2 f
AS - 4 H	8.29 ef	10.18 cd	103 fgh	21.5 cde	30.0 hi	340 abcd	565 abc	50.5 ab	22.3 bc	0.2 a
AS - 5 E	8.29 ef	10.18 cd	90 ab	21.2 bcd	27.3 bcdefg	350 abcd	513 abc	61.9 bcd	21.4 a	50.1 de
AS - 5 H	8.28 cd	10.17 bc	94 bc	20.8 abc	26.7 abcde	358 bcd	532 abc	65.2 cd	22.3 bc	0.2 a
AS - 6 E	8.27 ab	10.14 a	98 cde	22.7 fghijk	25.2 abc	291 a	452 a	65.4 cd	23.5 fg	68.9 f
AS - 6 H	8.26 ab	10.13 a	103 fgh	22.8 ghijk	24.8 ab	290 a	570 bc	55.5 abcd	25.4 j	0.2 a
AS - 7 E	8.28 c	10.16 b	98 de	21.5 cde	29.5 fghi	323 abc	577 bc	56.9 abcd	22.2 b	43.5 cd
AS - 7 H	8.28 c	10.16 b	97 cde	21.0 abc	29.2 efghi	363 cd	585 bc	57.3 abcd	22.6 bc	0.2 a
AS - 8 E	8.26 a	10.13 a	111 j	23.4 hijk	25.6 abc	336 abcd	530 abc	54.6 abcd	24.6 i	62.4 ef
AS - 8 H	8.26 a	10.13 a	109 ij	22.4 efghij	27.0 abcdef	333 abcd	484 ab	46.3 ab	23.7 gh	0.2 a
AS - 9 E	8.27 b	10.14 a	103 fgh	21.8 cdefg	29.6 ghi	301 ab	553 abc	54.0 abc	23.4 defg	45.8 cd
AS - 9 H	8.27 b	10.14 a	107 hij	22.2 defg	28.4 defghi	330 abcd	576 bc	52.4 ab	23.7 fgh	0.2 a
AS - 10 E	8.29 def	10.18 cd	88 a	20.9 abc	25.5 abc	338 abcd	504 ab	60.5 bcd	21.0 a	36.2 bc
AS - 10 H	8.29 def	10.18 cd	89 a	20.9 abc	25.7 abc	322 abc	515 abc	60.9 bcd	21.3 a	0.2 a
AS - 11 E	8.30 f	10.19 d	90 ab	20.0 a	26.5 abcd	384 d	536 abc	56.9 abcd	21.0 a	48.9 cd
AS - 11 H	8.29 ef	10.18 cd	89 a	20.2 ab	26.4 abcd	363 cd	555 abc	59.3 bcd	21.3 a	0.2 a
朝日	8.27	10.15	106	21.4	28.7	370	591	52.9	23.2	49.9
せとこがね	8.27	10.15	94	21.6	27.1	367	596	64.5	22.8	0.2

表中数値は3反復の平均値、異なるアルファベット間は5%水準で有意(Tukey法)

表中数字の**太字**は同一の遺伝的背景内の異なる脱粒型間で脱粒性以外に有意差が認められたもの

^z ケツト科学研究所社製RN-310で測定

^y 42株の最長稈3穂を握り締めたときの脱粒割合

系統の脱粒割合は全て‘せとこがね’と同程度の0.2%で差異がなかったが、E型(易型)系統の脱粒割合は遺伝的背景によって有意に異なった。図4-3から、脱粒し難いか、脱粒し易いかを大別するのは主働遺伝子の働きであり、E型系統の脱粒し易さの度合いは、異なる遺伝的背景において分離した作用力の弱い複数の遺伝子座における遺伝子型の組合せに起因すると考えられた。さらに、‘せとこがね’に由来する難脱粒型を支配する主働遺伝子の作用は他の遺伝子の作用に対して遺伝的に上位であることが理解できる。

2013年のF₇世代において脱粒性に互いに有意な差異が認められたE型系統のうち、AS-2E、AS-4E及びAS-11Eの3系統を選抜し、2014年にF₈世代を乱塊法3反復で中苗移植栽培して、2013年と同じ穂の握り締めによる方法で脱粒性程度の評価を行った。調査株数は1試験区当たり50株とし、供試3系統における脱粒性程度の統計処理は、脱粒割合(百分率)の角度変換値を用い、分散分析を行った。その後、3群間までの比較に適用できるFisherの制限付きLSD法(伊勢, 1999)により3反復の平均値を多重比較検定した。

分散分析の結果、系統の主効果が有意であった(表4-3)。AS-2E、AS-4E及びAS-11Eの穂の握り締めによる脱粒割合は、それぞれ26.3、84.2及び39.6%であり、多重比較検定の結果、互いに有意差が認められ(表4-4)、表4-1に示した前年の傾向と一致した。すなわち、同一の交雑組合せに由来し、ヘテロ型反復自殖法で育成し

た脱粒性準同質遺伝子系統の遺伝的背景の異なる易脱粒型系統間において、脱粒性に差異があることを確認できた。したがって、‘朝日’と‘せとこがね’の交雑組合せには、脱粒し易いか、脱粒し難いかを大別する主働遺伝子以外にも、脱粒性に影響を及ぼす微働遺伝子が複数存在することが強く示唆された。

福田(1994)は日本型品種‘日本晴’とインド型品種‘Kasalath’の交雑F₂集団を用いた脱粒性のQTL(量的形質遺伝子座)解析により、第1染色体に座乗し、後にKonishi et al.(2006)によってqSHIとして同定される作用力の強いQTLの他に、作用力が比較的弱い4つのQTLを検出している。

本章の結果は、‘朝日’と‘せとこがね’の交雑組合せにおいても、脱粒性が主働遺伝子だけでなく、作用力が比較的弱い複数の遺伝子座の影響を受けていることを示した。

表4-2 11系統対における脱粒性程度^zの分散分析

要因	平方和	自由度	平均平方	F値
反復	98.1	2	49.07	
遺伝的背景(A)	796.7	10	79.67	13.8089 ***
誤差(a)	115.4	20	5.77	
脱粒型(B)	29350.1	1	29350.11	578.481 **
誤差(b)	101.5	2	50.74	
交互作用(A×B)	802.6	10	80.26	15.8186 ***
誤差(c)	114.3	20	5.72	
総計	31378.7	65	482.75	

^z一度に3穂を握り締め、42株を調査した脱粒割合の角度変換値で計算
, *: 1%水準, 0.1%水準でそれぞれ有意

表4-3 E型準同質遺伝子系統3系統における脱粒性程度^zの分散分析

要因	平方和	自由度	平均平方	F値
全体	2161.7	8	270.21	
反復	18.4	2	9.19	1.750
系統	2122.3	2	1061.14	201.938 ***
誤差	21.0	4	5.25	

^z一度に3穂を握り締め、50株を調査した脱粒割合の角度変換値で計算
***: 0.1%水準で有意

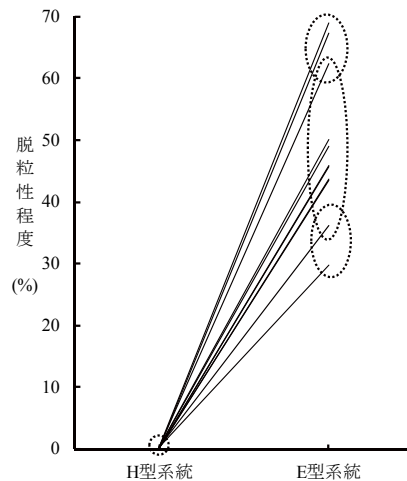


図4-3 脱粒性準同質遺伝子系統11対における脱粒型、遺伝的背景及び脱粒性程度の関係(表4-1のデータから作図)

各直線は各系統対(11の遺伝的背景)を示す
図中の点線は表4-1に示した脱粒性程度の多重比較の結果に基づいた分類

表4-4 穂の握り締めによる脱粒性程度の評価結果

準同質遺伝子系統	脱粒性(%)
AS-2E	26.3 a
AS-4E	84.2 c
AS-11E	39.6 b

表中数値は3反復の平均値、異なるアルファベット間
は5%水準で有意(Fisherの制限付きLSD法)

第5章 総合考察

野生イネは自然脱粒によってほとんど全ての種子が穂から脱離する。イネを含む穀物の脱粒性は、栽培化の過程で大きく変化した形質であり、野生祖先種の脱粒性の喪失は、種子の大粒化や休眠性の喪失あるいは低減、地上部の重力屈性の増大による匍匐性から直立性への変化などと同様に、栽培化の初期に強い人為選抜を受けた重要な事象（変異）の一つと考えられている（Fuller, 2007; 佐藤, 2009; Huang et al., 2012）。アジアの栽培イネとその野生祖先種 *Oryza rufipogon* の脱粒性は同一の遺伝的機構により制御されると考えられており、両者の脱粒性程度を段階的に調節する遺伝子の同定が進められている（Ishikawa et al., 2010; Htun et al., 2011, 2014; Inoue et al., 2015）。一方で、栽培イネにおける脱粒性には大きな遺伝（品種）変異が存在しており（福田, 1995）、手刈り後の叩き付け脱穀、千歯扱き（17世紀後半に日本で発明され、用いられ始めたといわれる）による脱穀、バインダ刈り－架干し－脱穀機体系、バインダ刈り－ハーベスタ脱穀体系及びコンバイン体系などの様々な収穫作業体系への適応に利用されてきた（農林省改良局技術研究部, 1949a; 近井・西谷, 1976; 河瀬, 2009）。

岡山県の水稲品種‘朝日’は‘旭’系の良食味品種だが、日本型栽培イネ品種の中では極めて脱粒し易い（大久保・赤澤, 2011）ため、コンバイン収穫時の頭部損失が多く、脱粒が減収要因の一つとされている。本研究は、コンバイン収穫時の頭部損失低減を目的とし、脱粒性のみを改良した‘朝日’の同質遺伝子系統の育成を実現するために実施した。本研究では、まず、現在岡山県で栽培されている‘朝日’の来歴を論じると共に、これまでまとまった形では公表されていなかった岡山県で実施した純系選抜試験における‘朝日’の育成経過を、現存する資料を整理して示した。つぎに、脱粒性の評価方法を検討した。最も一般的に行われているにもかかわらず、これまで具体的な調査方法が示されていなかった穂の握り締めによる評価方法において、脱粒性を正確に評価するための評価指標と調査方法を明らかにした。また、日本型イネにおける脱粒性の間接選抜のための標識形質の探索を試み、その結果、籾の脱離様式並びに小枝梗における脱離部の形態と脱粒性の関係を明らかにした。さらに、ヘテロ型反復自殖法で準同質遺伝子系統群を育成し、主働遺伝子と遺伝的背景が脱粒性程度に及ぼす影響を検討した。ここでは、本研究で得られた結果を総合的に考察すると共

に、‘朝日’の脱粒性同質遺伝子系統の育成に関する考察を加えた。

1. ‘朝日’の来歴と岡山県における純系選抜

岡山農試に京都府から‘旭’が取り寄せられたのは1917年であり、‘日ノ出’から‘旭’が選抜されてから少なくとも8年が経過しているため、取り寄せた個体それぞれが概ね純系であったことは疑うべくもない。岡山農試では1917年から8年間の品種比較試験を経て、‘朝日’を純系選抜試験に供試していることから、‘朝日’は個体間に形質のばらつきが存在する雑ばくな品種であったことが推察される。品種の均一性の確保と岡山県に適応する優れた品種を選抜するために行われた純系選抜試験の結果、‘朝日47号’が選抜され、現在の‘朝日’として受け継がれている。岡山県に導入された‘旭’の個体間における脱粒性の変異については今となっては不明だが、当時の稲作栽培に適応する選抜を行った結果、‘朝日’の脱粒性が極易になったものと推察される。

2. 穂の握り締めによる脱粒性の検定と主要水稲品種の脱粒性

岡山県の主要水稲品種‘コシヒカリ’、‘日本晴’、‘ヒノヒカリ’、‘吉備の華’、‘雄町’、‘アケボノ’及び‘朝日’の7品種を供試し、一度に握る穂数を1穂、3穂及び5穂の3通りとし、4人の調査者がそれぞれ50株を測定したデータに基づき、評価指標、一度に握る穂数及び調査株数を検討した。

1穂当たり脱粒数と脱粒割合を分散分析したところ（表2-3）、1穂当たり脱粒数の場合、品種、調査者及び一度に握った穂数の全ての要因において0.1%水準で有意であったのに対し、脱粒割合では品種及び一度に握った穂数の効果が0.1%水準で有意であったが、調査者による有意な差異は認められなかった。したがって、評価指標としては、調査者の手の大きさや一度に握る穂数の影響を受け難い脱粒割合が妥当と判断された。

一度に握る穂数については、重複のない無作為抽出によって模擬的に調査株数を増減し、各条件におけるデータ抽出と脱粒割合の計算、及びその角度変換値を用いた遺伝率の計算をそれぞれ20回ずつ行い、一度に握る穂数別に遺伝率を用いた評価結果の再現性の変動を比較検討した。その結果、抽出データ数が減少するにつれて遺伝率は低下する傾向にあったが、一度に握る穂数が3穂では、遺伝率が1穂や5穂の場合よりも常にか高かった（図2-3）。一度に3穂を握り締める方法は評価

結果の再現性すなわち実験精度が常に最も高いことから、調査に際して一度に握る穂数は3穂がよいと考えられた。

調査株数については、上記の無作為抽出によって模擬的に調査株数を増減し、各条件におけるデータ抽出をそれぞれ20回行ったときの脱粒割合の評価結果の変動から、少数株の調査では、脱粒性が中、やや易、易及び極易の階級を明確に区別することは困難と考えられ、これらの脱粒性の階級を正確に評価するには少なくとも40株の調査が必要であることが明らかになった(表2-6)。

福田・福井(1995)は、穂の握り締めによる脱粒性の評価を、雑種集団や多数の系統を大まかに行う場合に迅速で有効な方法であるとしており、主に個体単位または少数株の調査によって脱粒性を検定する方法として位置づけ、さらに、調査者の握力の差などによって判断が主観的になり、個人差を生じる可能性があるとして指摘している。しかし、本研究の結果では、調査株数が少ない場合には、比較的脱粒し易い品種において評価結果の精度が著しく低下し、比較的脱粒し難い品種では脱粒し難い方向に過大評価されることがそれぞれ示され、この理由から本手法を用いた少数株の調査では脱粒性の正確な評価が困難であることが明らかになった。

育種において選抜対象となる形質の選抜効率は、育種計画や育種操作に大きく影響する。選抜効率は目的形質の遺伝様式に依存するが、遺伝子型の異なる個体の表現型を正確に評価することが目的形質を選抜するための大前提である。しかし、雑種集団における脱粒性の選抜に際し、穂の握り締めによる脱粒性の評価が個体検定においてどの程度の実用性があるのかは、これまで明らかにされていなかった。個体検定による脱粒割合の頻度分布の様相(図2-6)から、比較的脱粒し易い階級(中、やや易、易及び極易)をそれぞれ個体検定によって明確に区別することは困難だが(表2-8、表2-9)、脱粒し難い個体と比較的脱粒し易い個体(中～極易)の識別は96%の信頼度で可能であった(表2-7)。これらのことから、難脱粒性を目的形質として穂の握り締めによって個体選抜することは比較的容易と考えられるが、汎用コンバイン収穫適性が高いとされる中脱粒性(近井・西谷, 1976; 小林, 1990)を穂の握り締めによって確実に個体選抜することは難しいことが明らかになった。

表2-1に示した従来の脱粒性評価では、参考品種として記載した‘中生新千本’は京都府、兵庫県、岡山県及び広島県では中だが、山口県では易と評価されている。

‘中生新千本’を中脱粒性と評価した府県のうち、京都府、兵庫県及び広島県では、この品種の他に脱粒性が難と易の品種が奨励品種として採用されており、岡山県では同様に難、易及び極易の品種が採用されていた。一方、‘中生新千本’を易と評価した山口県では‘中生新千本’以外に採用されていた品種は全て難脱粒性である(農林水産省農蚕園芸局, 1995)。つまり、‘中生新千本’よりも脱粒し難い品種と、脱粒し易い品種を採用し、奨励品種間の脱粒性の変異が大きい府県では、‘中生新千本’を中脱粒性と評価しているが、山口県では奨励品種のうち最も脱粒し易い‘中生新千本’を易脱粒性と評価している。この原因が福田・福井(1995)の指摘する調査者の握力の差などによって生じる主観的な判断の誤りか、少数株に基づく調査による判断の誤りかは判然としない。しかし、脱粒性の品種変異が小さい範囲で品種の脱粒性を評価する場合に、このような誤った評価を回避するためには、第2章で示した評価方法、すなわち1株当たり一度に3穂を握り、40株以上の多数株を調査し、脱粒割合の平均値を求めて評価する方法を採用すると共に、脱粒性が既知の標準品種(福田・福井, 1995)と比較して供試品種の脱粒性を検定する必要がある。

1株当たり一度に3穂を握り、50株を調査し、脱粒割合の平均値で評価した岡山県の主要水稲品種における脱粒性は従来の評価と概ね一致し、異なる脱粒性の階級間で有意差が認められた(表2-10)ことから、本手法がイネ品種の脱粒性の評価方法として有用であると共に、評価指標として脱粒割合を用いるので、脱粒性を定量的に評価できることが示された。

3. 脱粒性の間接選抜のための形態的標識形質の探索

交雑育種において導入形質を効率的に選抜するためには、個体選抜が可能なが望ましい。しかし、前述のように、穂の握り締めによる個体検定では、難脱粒性と比較的脱粒し易い階級との区別は可能だが、比較的脱粒しやすい階級間、すなわち中から極易の明確な区別は困難であった。

そこで、将来必要と考えられる中脱粒性の個体選抜を可能にする標識形質の探索を試みた。‘朝日’、‘アケボノ’、‘雄町’、‘吉備の華’及び‘せとこがね’の5品種を供試し、籾の脱離様式並びに小枝梗における脱離部の形態と脱粒性の関係を調査した。

比較的脱粒し易い‘朝日’、‘アケボノ’、‘雄町’及び‘吉備の華’はいずれもほぼ全ての籾が護穎と副護穎の間で脱離するA型の脱離様式を示した。一方、難脱粒性の‘せとこがね’における籾の脱離様式は、A型と小

枝梗湾曲部の折損により脱離するB型の脱離様式を示し、A型とB型の割合はほぼ同じであった(表3-1)。

A型の脱離様式を示した小枝梗側の先端には脱離円蓋(江幡・田代, 1990)が形成される。その形状を偏平型と隆起型に分別し(図3-2)、供試品種の脱離円蓋における偏平型と隆起型の割合を調査した。その結果、脱粒し易い品種ほど偏平型の割合が小さく、難脱粒性の‘せとこがね’では全ての脱離円蓋が偏平型であった(表3-2)。脱離円蓋表面の細胞壁内側には、繊維状細胞壁が観察され、繊維状細胞壁の発達程度は脱粒し難い品種ほど旺盛であった(図3-4)。これらの結果から、籾の脱離様式、脱離円蓋の形状及び脱離円蓋表面にみられる繊維状細胞壁の発達という形態的特徴が日本型イネ品種の脱粒性と関連があると考えられた。

比較的脱粒し易い‘朝日’、‘アケボノ’、‘雄町’及び‘吉備の華’は機能型*qSHI*を持つ(Akasaka et al., 2011)ことから、これら4品種は護穎基部に離層を形成する品種である。一方、‘せとこがね’は機能欠損型*qSHI*を持つ(石川, 私信)ことから、護穎基部に離層を形成しない。籾の脱離様式の違いが護穎基部における離層形成の有無と密接に関係することは陳・井之上(1982a)の指摘と一致しており、難脱粒性の個体選抜に有効な指標であるだけでなく、*qSHI*の遺伝子型が機能型ホモか機能欠損型ホモかを表現型から推定するための指標になると考えられる。一方、脱離円蓋形状の割合と脱離円蓋表面の繊維状細胞壁の発達程度は脱粒し易さの度合いと密接に関係しているとみられる。しかし、これら二つの形態的特徴、すなわち脱離円蓋の形状とその表面に観察される細胞壁内側の繊維状細胞壁の発達程度が多面発現なのか、それとも互いに独立した遺伝的形質なのかは現時点では不明であり、今後の遺伝学的解析による解明が期待される。さらに、これら形態的特徴の脱粒性の選抜指標としての実用性の確認が課題として残っている。

4. ‘朝日’と‘せとこがね’の雑種後代における脱粒性の遺伝

難脱粒性の供与親として‘せとこがね’を有望視し、導入形質の遺伝様式を‘朝日’との雑種初期世代で調査すると共に、雑種後代からヘテロ型反復自殖法で脱粒性準同質遺伝子系統群を育成した。雑種初期世代における表現型の分離から、本交雑組合せにおける脱粒性の遺伝様式について考察する。

F₁、F₂及び単粒系統F₃の表現型から、本交雑組合せにおける脱粒性の遺伝は一因子支配であり、完全優性の難脱粒性遺伝子の関与が考えられた(図4-1及び図

4-2)。「せとこがね」は、「朝日」と難脱粒性の「中部35号」の交雑から育成されており、花粉親として用いられた「中部35号」の両親はいずれも難脱粒性の「シュウレイ」と「日本晴」である(日原ら, 1991)。したがって、「せとこがね」の難脱粒性は「日本晴」と「シュウレイ」の二品種に由来する。このうち、「日本晴」ではインド型品種‘Kasalath’との交雑後代を用いた解析により、後にKonishi et al. (2006)によって*qSHI*として同定される第1染色体長腕に座乗する作用力の強いQTLが見出されている(福田, 1994)。*qSHI*が機能型、すなわち護穎基部に離層を形成する易脱粒性の‘Kasalath’型に対し、「日本晴」型の離層を形成しないという機能欠損は*qSHI*構造遺伝子上流の調節遺伝子領域で生じたSNPに起因する(Konishi et al., 2006)ことから、機能欠損型(難脱粒性)が機能型(易脱粒性)に対して劣性であることが理解できる。石川(未発表)によれば、「朝日」と「せとこがね」の既知脱粒性遺伝子の遺伝子型は、「朝日」が機能型*qSHI*、機能欠損型*sh4*であり、「せとこがね」が機能欠損型*qSHI*、機能欠損型*sh4*である。つまり、機能型*qSHI*を持つ‘朝日’と機能欠損型*qSHI*を持つ‘せとこがね’間の雑種では、作用力の大きい*qSHI*座の分離が生じるはずである。ところが、前述の通り、穂の握り締めによる脱粒数に基づいた‘朝日’と‘せとこがね’間の交雑組合せにおける脱粒性の遺伝は一因子支配であり、完全優性の難脱粒性遺伝子の関与が考えられた。

福田(1994)は、「日本晴」と‘Kasalath’の交雑F₂集団を用いた脱粒性のQTL分析において、機能欠損型*qSHI*ホモ個体におけるBTSの平均値が242.84 gf、機能型*qSHI*の相加効果が-96.56 gf、優性効果が-45.99 gfであり、機能型*qSHI*は機能欠損型*qSHI*に対して部分優性であることを示している。機能型*qSHI*ホモ個体におけるBTSの平均値、ヘテロ型*qSHI*個体の平均値及び機能型*qSHI*ホモと機能欠損型*qSHI*ホモの平均値(MP)は示されていないが、福田(1994)のデータから計算すると、それぞれ49.72 gf, 99.69 gf及び146.68 gfであった。また、福田(1994)はインド型イネ品種‘南京11号’から得た極難の脱粒性を示す突然変異系統‘SR-1’をジャワ型イネ品種‘Dinalaga’と交雑し、交雑F₂集団を用いた脱粒性のQTL分析を行っており、‘SR-1’の難脱粒性突然変異は*qSHI*及び優性の難脱粒性遺伝子(菊池ら, 1985; Oba et al., 1990; Nakamura et al., 1995)が座乗する*sh-2*と同一遺伝子座で生じた可能性が高いことを強く示唆している。福田(1994)のデータは‘SR-1’と‘Dinalaga’の交雑組合せにおける脱粒性QTLの優性効果が‘日本晴’と‘Kasalath’の交雑組合せよりも小さいことを示している。さらに、‘SR-1’と原品種‘南

京11号'との交雑 F_1 は護穎基部にわずかな離層が形成され(福田ら, 1994b), F_1 及び F_3 系統群におけるヘテロ型系統の籾のBTSがMPに極めて近い値を示す場合もみられる(福田, 1994; 福田ら, 1994b). つまり, ヘテロ型 $qSHI$ における優性効果は'日本晴'と'Kasalath'間, 'SR-1'と'Dinalaga'間及び'SR-1'と原品種'南京11号'間の交雑の順に大きく, 交雑組合せに影響され, 近縁間の交雑ほど小さくなる可能性があると考えられる.

一方, 石川ら(未発表)が行った実験では, '朝日'及び'せとこがね'のBTSはそれぞれ64.49 gf及び136.13 gfであり, '吉備の華'は91.03 gfであった. '朝日'と'せとこがね'間の雑種におけるヘテロ型 $qSHI$ 個体のBTSがMPに近いとすれば, 101 gfと推定され, 中脱粒性の'吉備の華'よりも脱粒し難く, その脱粒性はやや難に相当する. 第2章で論じたように, 穂の握り締めによる個体検定では, 比較的脱粒し難い品種はより脱粒し難い方向に過大評価される傾向にある. このため, '朝日'と'せとこがね'間の交雑組合せにおいては, ヘテロ型 $qSHI$ 個体の脱粒性が脱粒し難い方向に過大評価され, その結果, 図4-1及び図4-2に示したように, 難脱粒性が完全優性として発現したと推察される. 第4章で述べた先行研究において難脱粒性を優性形質とした事例(Hu et al., 1964; Kumar and Sharma, 1982; 菊池ら, 1985; 大場ら, 1988; Oba et al., 1990; Nakamura et al., 1995)では, 一つの例外(Hu et al., 1964)を除いた全てが穂の握り締めによる個体検定によって脱粒性を評価している. なお, 例外としたHu et al. (1964)では, 5°の傾斜をつけた板上に穂を固定し, 重さ1 kgの円筒をその上に3度転がして脱粒させる方法を取っており, 穂に圧力をかけて脱粒させる点で穂の握り締めと一致している.

以上のように, 穂の握り締めによる方法(穂に一定の圧力をかけたときの脱粒程度)と籾のBTS測定による方法(籾が小枝梗から脱離するための閾値の平均値)という評価方法の違いによって, 脱粒性の遺伝様式を解析する場合に, 同一の遺伝子であっても優性の方向が異なる可能性が示された. この事象は脱粒性遺伝子の優性効果の大きさによって結果が異なると考えられる. 穂の握り締めによる個体検定では, ヘテロな遺伝子座の優性効果を適切に評価するのが困難なため, 脱粒性の遺伝分析を行うには不適切な方法と考えられ, 脱粒性の遺伝分析は厳密にはBTSの測定による方法で行われるべきであろう. しかし, BTSの測定による方法では不完全劣性となる機能欠損型 $qSHI$ の難脱粒性

が, 穂の握り締めによる個体検定で完全優性になるとすれば, 簡便な調査方法で機能欠損型 $qSHI$ を容易に選抜できることを示す. 第4章で論じたヘテロ型反復自殖法による脱粒性準同質遺伝子系統群の育成過程において, 脱粒性についてヘテロ型の F_4 個体は個体単位の穂の握り締めによる方法により難脱粒性の表現型個体として選抜が可能であった. したがって, 戻し交雑育種法において機能欠損型 $qSHI$ を選抜するための検定方法として, 穂の握り締めによる個体検定は有用と考えられる.

5. 主働遺伝子と遺伝的背景が脱粒性程度に及ぼす影響

'朝日'と'せとこがね'の交雑からヘテロ型反復自殖法により育成した F_7 世代の脱粒性準同質遺伝子系統11対を用いて, 主働遺伝子と遺伝的背景が脱粒性程度に及ぼす影響を検討した. 脱粒性を穂の握り締めにより定量的に評価して分散分析した結果, 遺伝的背景と脱粒型及び両者の交互作用がいずれも有意であった(表4-2). 全ての準同質遺伝子系統対において, 脱粒型がE型(易型)の系統は脱粒型がH型(難型)の系統よりも脱粒性程度が有意に高かったことから(表4-1, 図4-3), 脱粒型の主効果は有意な交互作用に限定されないと考えられた. 一方, 脱粒型別に脱粒性程度をみると, H型(難型)系統はいずれの遺伝的背景でも0.2%と'せとこがね'と同程度であるのに対し, E型(易型)系統は遺伝的背景によって脱粒性程度が有意に異なることから(表4-1, 図4-3), 遺伝的背景の主効果はE型系統のみに限定されると考えられた. これらのことから, 本準同質遺伝子系統群において, 脱粒し難いか脱粒し易いかを大別する要因は主働遺伝子であり, E型系統における脱粒し易さの度合いは遺伝的背景の影響を受けていると考えられた. さらに, 'せとこがね'に由来する難脱粒性主働遺伝子の作用は, 脱粒性に関与する他の遺伝子の作用に対して遺伝的に上位であると考えられた(図4-3). F_7 世代で脱粒性程度に互いに有意差が認められたAS-2E, AS-4E及びAS-11Eを用いて, F_8 世代で脱粒性程度の評価を行ったところ, 3系統間で脱粒性程度に再び有意差が認められたことから, 異なる遺伝的背景において分離した作用力の弱い複数の遺伝子座における遺伝子型の組合せがE型系統間の脱粒性程度の違いに関与すると考えられた.

石川(未発表)によれば, 本研究で育成した脱粒性準同質遺伝子系統のE型系統は機能型 $qSHI$ を持ち, H型系統は機能欠損型 $qSHI$ を持つことが確かめられてい

る。第3章で論じたように、機能型*qSH1*を持つ‘吉備の華’、‘雄町’、‘アケボノ’及び‘朝日’の脱粒し易さの度合は脱離円蓋の形状及び脱離円蓋表面にみられる繊維状細胞壁の残存程度と関連がある。脱粒し易さに差異が認められた機能型*qSH1*を持つE型系統群は、日本型イネにおける脱粒性の変異及び形質発現を解明するための実験材料として有用と考えられ、今後の形態的解析と遺伝学的解析が期待される。また、本研究で育成した脱粒性準同質遺伝子系統は、脱粒性の違いがコンバイン収穫時の各種損失に及ぼす影響を調べるための実験材料として有用であり、各分野において今後の研究の発展に貢献するものと期待される。

6. ‘朝日’の脱粒性同質遺伝子系統の育成

‘朝日’の脱粒性を改良する手段としては、突然変異育種法と戻し交雑育種法が考えられる。突然変異育種法は、品種の特性のうち単一特性の改良を目指す場合に有効な方法である(飯田, 1995)。易脱粒性品種から突然変異によって異なる脱粒性の変異体を得た例としては、福田ら(1994b)がインド型イネ品種‘南京11号’種子への⁶⁰Coガンマ線照射処理及びエチルメタンスルフォネート水溶液への浸漬処理によって、計41,000のM₂個体から5個体の難脱粒性突然変異体を得ている。しかし、突然変異育種法では、突然変異の性質として、希望の変異を思いのままに起こさせることは至難である(高橋, 1975)と共に、突然変異原を処理して変異を誘発するため、希望する変異を得たとしても、生育を劣悪にするような突然変異を併発することがしばしばある(矢頭・長谷, 1995)。つまり、希望する単一遺伝子のみ突然変異を得ることは困難なため、多くの場合、変異体に原品種を反復戻し交雑して同質遺伝子系統を得なければならない。

緒言で述べた多くの同質遺伝子系統による品種は、全て戻し交雑育種法によって育成されている。これらに倣い、‘朝日’の脱粒性改良の手段としては戻し交雑育種法の採用が妥当と考えられる。

第1章で示した‘朝日’の来歴と選抜経過から、岡山県の‘朝日’が在来品種の純系選抜によって育成されたことは明らかである。それゆえに吉田・今林(1998)、松江・尾形(1998)及びYamasaki and Ideta(2013)が示すように‘朝日’は近年育成された品種との遺伝的背景の差異が大きいと考えられ、戻し交雑によって雑種の遺伝的背景を効率的に‘朝日’に還元するには、供与親の選定に留意する必要がある。

第3章において難脱粒性品種の実験材料として用いた‘せとこがね’は、‘朝日’を交雑親として持ち、‘朝日’の食味特性の維持と脱粒性や耐倒伏性などの栽培特性の改良を育種目標として、岡山県で育成された品種である(日原ら, 1991)。第4章において、‘せとこがね’は、穂の握り締めによる個体検定で、みかけ上完全優性として扱える難脱粒性遺伝子を持つことが明らかになった。‘朝日’と‘せとこがね’の交雑から、ヘテロ型反復自殖法によって脱粒性準同質遺伝子系統群の作出が可能であったことから、‘せとこがね’は、戻し交雑育種法によって効率的に同質遺伝子系統を育成するためにふさわしい供与親と考えられる。

著者は、2006年に両品種を交雑し、2008年に草姿が‘朝日’に似たF₂を複数個体選抜し、‘朝日’を戻し交雑した(図5-1)。本交雑組合せにおいて導入形質の難脱粒性は穂の握り締めによる個体検定により易脱粒性に対して完全優性を示すので、戻し交雑後、成熟期に難脱粒性を示す個体から交雑種子を採種することで、毎年戻し交雑が可能であった。2015年の時点でBC₄F₄世代の系統選抜及び個体選抜を行っており、2017年の種

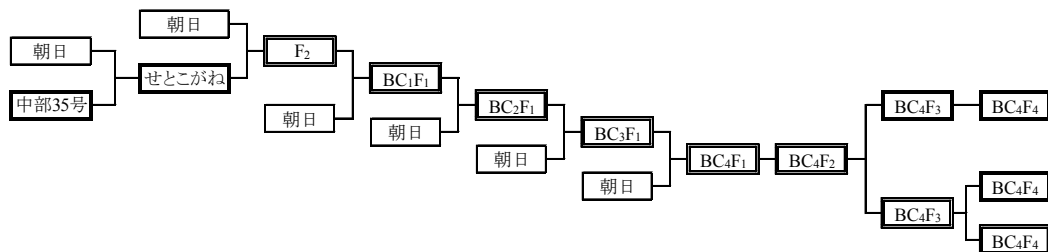


図5-1 ‘朝日’の難脱粒性同質遺伝子系統育成の経過

上が種子親, 下が花粉親

- : 極易脱粒性
- : 難脱粒性
- : 脱粒性分離世代または分離系統

戻し交雑では、F₂世代で朝日に似た個体を複数選抜して朝日を交雑し、成熟後易型個体を廃棄し、難型個体のみから交雑種子を採種。以降、BC_nF₁に朝日を交雑し、成熟後易型個体を廃棄し、難型個体のみから交雑種子を採種。BC₄F₁世代、BC₄F₂世代及びBC₄F₃世代以降の脱粒型分離系統で難型個体を選抜

苗登録申請を目標に選抜固定を図っている(表5-1)。

7. まとめ

本研究の成果は、第一に穂の握り締めによって、イネの脱粒性を定量的に評価することが可能であることを示し、その具体的な調査方法を明らかにしたことである。しかし、本手法では個体検定での正確な脱粒性評価が不可能であり、個体検定では脱粒し難い個体が脱粒し易い個体かの判断しかできず、中～極易の個体は脱粒し易い個体として判断されることも明らかになった。第二の成果として、従来の評価方法によらず脱粒性の個体選抜を可能にする標識形質の探索を試み、籾の脱離様式、脱離円蓋の形状及び脱離円蓋表面にみられる繊維状細胞壁の発達という形態的特徴が日本型イネの脱粒性と関連することを明らかにした。今後検討すべき課題として、これら形態的特徴の標識形質としての実用性を確認する必要がある。第三の成果として、ヘテロ型反復自殖法で育成した脱粒性準同質遺伝子系統群を用いた解析により、脱粒し難いか脱粒し易いかを大別する要因は主働遺伝子であり、その主働遺伝子の作用は穂の握り締めによる個体検定で難脱粒性が完全優性を示すことを明らかにした。また、脱

粒し易さの度合いは作用力の弱い複数の遺伝子座の影響を受けることを示し、これら複数の遺伝子座の作用に対して主働遺伝子が優性上位であることを明らかにした。

これらの成果をもとに、著者は‘朝日’の脱粒性のみを改良した同質遺伝子系統の育成に取り組んでいるが、‘朝日’の中脱粒性同質遺伝子系統の育成は現在の知見からは困難であった。しかし、難脱粒性同質遺伝子系統の育成は可能である。今後、本研究で得られた知見をもとに、中脱粒性の効率的な選抜手法並びに脱粒性に関与する作用力の弱い遺伝子の効率的な集積方法の開発が期待される。

‘朝日’の難脱粒性同質遺伝子系統の育成により、コンバインの普及以後、従来の‘朝日’で長年問題となっていたコンバイン収穫時の頭部損失が軽減され、コンバイン収量の増収と玄米外観品質の向上が期待される。‘朝日’は縞葉枯病、葉いもち、穂いもちなどの病害抵抗性が弱いため、今後の岡山県における水稲育種の方角の一つとして、減農薬栽培を可能にし、低コストと高付加価値が狙える複合抵抗性の付与が考えられる。‘朝日’の難脱粒性同質遺伝子系統はその複合抵抗性育種の核となることが期待される。

表5-1 ‘朝日’の難脱粒性同質遺伝子系統育成の交雑及び選抜経過

年次世代	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015
	交雑	F ₁	F ₂	BC ₁ F ₁	BC ₂ F ₁	BC ₃ F ₁	BC ₄ F ₁	BC ₄ F ₂	BC ₄ F ₃	BC ₄ F ₄
栽植	系統群数							27	25	
	系統数								250	250
選抜	個体数	8	300	40	45	45	53	10,206	5,250	8,232
	系統群数							25		
	系統数								98	169
	個体数	8	2400	22	27	22	23	27	250	
	単独系統 ²								152	81
交雑及び育成系統	朝日 × せとこがね	自殖	F ₂ × 朝日	BC ₁ F ₁ × 朝日	BC ₂ F ₁ × 朝日	BC ₃ F ₁ × 朝日		個体選抜系統群当たり10個体選抜	系統選抜及び個体選抜	同左
備考		各個体300粒採種	交雑種子45粒採種	交雑種子52粒採種	交雑種子49粒採種	交雑種子53粒採種	交雑種子戻し交雑終了	系統群(集団)当たり378個体養成	系統当たり21個体養成	以降系統数を維持しながら固定後に選抜

²系統内で脱粒性が分離した系統において難脱粒性個体を選抜し単独系統とした

摘 要

極易脱粒性は岡山県の水稲奨励品種‘朝日’の減収要因とされている。本研究は、‘朝日’の脱粒性のみを改良した同質遺伝子系統の育成を実現するために実施した。本研究では、まず、現在岡山県で栽培されている‘朝日’の来歴を論じると共に、これまでまとまった形で公表されていなかった岡山県における‘朝日’の育成経過を示した。つぎに、脱粒性の選抜を容易にするため、簡便に脱粒性を評価する方法として穂の握り締めによる方法に着目し、脱粒性を正確に評価するための評価指標と調査に際して一度に握る穂数並びに調査株数を明らかにした。さらに、脱粒性の間接選抜に有効な標識形質の探索を目的に、籾の脱離様式と小枝梗における脱離部の形態に着目し、脱粒性との関係を明らかにした。また、ヘテロ型反復自殖法で育成した脱粒性準同質遺伝子系統群を用いて、主働遺伝子と遺伝的背景が脱粒性程度に及ぼす影響を検討した。そして、本研究で得た知見から、‘朝日’の脱粒性のみを改良した同質遺伝子系統の育成について考察した。

1. ‘朝日’の来歴と岡山県における純系選抜

1908年から1909年の間に京都府において‘日ノ出’から‘旭’が選抜され、1917年に京都府から岡山農試に‘旭’が導入された。岡山農試では8年間の品種比較試験を経て、1925年から‘朝日’を純系選抜試験に供試し、1931年に‘朝日47号’を選抜し、現在の‘朝日’として受け継がれている。1920年代当時の稲作栽培に適応する選抜を行った結果、‘朝日’の脱粒性は極易になったと推察された。

2. 穂の握り締めによる脱粒性の検定と主要水稲品種の脱粒性

難脱粒性の‘コシヒカリ’、‘日本晴’及び‘ヒノヒカリ’、中脱粒性の‘吉備の華’、やや易脱粒性の‘雄町’、易脱粒性の‘アケボノ’、極易脱粒性の‘朝日’を供試して、一度に握る穂数を1株当たり1穂、3穂及び5穂の3通りとし、4人の調査者がそれぞれ50株を測定したデータに基づき、脱粒性を正確に評価するための評価指標、一度に握る穂数及び調査株数を検討した。その結果、評価指標は脱粒割合を用い、1株当り3穂を一度に握り締め、1品種当たり40株以上を調査して脱粒割合の平均値により評価するのがよいと考えられた。なお、個体検定では脱粒し難い個体が脱粒し易い個体かの判断しきれず、中から極易の階級は一括りに脱粒し易い個

体と判断された。したがって、穂の握り締めによる方法で難脱粒性を個体選抜することは可能だが、中脱粒性を確実に個体選抜することは困難であった。一度に3穂を握り、50株を調査し、脱粒割合で評価した主要水稲品種の脱粒性は、従来の評価と概ね一致した。

3. 脱粒性の間接選抜のための形態的標識形質の探索

中脱粒性の個体選抜を可能にする間接選抜のための標識形質を探索するため、‘朝日’、‘アケボノ’、‘雄町’、‘吉備の華’及び難脱粒性の‘せとこがね’の5品種を供試し、籾の脱離様式並びに小枝梗における脱離部の形態と脱粒性の関係を調査した。比較的脱粒し易い‘朝日’、‘アケボノ’、‘雄町’及び‘吉備の華’では、ほぼ全ての籾が護穎と副護穎の間で脱離したのに対し、脱粒し難い‘せとこがね’の脱離様式は、護穎と副護穎の間での脱離と小枝梗湾曲部の折損による脱離がほぼ同数であった。護穎と副護穎の間で籾が脱離する場合、小枝梗側の先端には脱離円蓋が形成される。その形状を偏平型と隆起型に分別した。供試品種における脱離円蓋形状の割合は、脱粒し易い品種ほど偏平型の割合が小さく、難脱粒性の‘せとこがね’では全て偏平型であった。脱離円蓋表面の細胞壁内側に、繊維状細胞壁が観察され、繊維状細胞壁の発達程度は脱粒し難い品種ほど旺盛であった。これらの形態的特徴は日本型イネ品種の脱粒性と関連があると考えられた。中脱粒性の品種は護穎と副護穎の間で籾が脱離する脱粒様式を示すと共に、脱離円蓋の形状（隆起型・偏平型）の比率と脱離円蓋表面における繊維状細胞壁の発達程度がそれぞれ易脱粒性と難脱粒性の品種の中間的な特徴を示すことが明らかになった。

4. 準同質遺伝子系統群を利用した脱粒性の遺伝解析

‘朝日’と‘せとこがね’の交雑後代からヘテロ型反復自殖法で脱粒性準同質遺伝子系統対を育成した。育成過程におけるF₁、F₂及びF₃の表現型から、本交雑組合せにおける脱粒性の遺伝は一因子支配であり、‘せとこがね’の難脱粒性が完全優性と考えられた。育成した準同質遺伝子系統11対を用いて、主働遺伝子と遺伝的背景が脱粒性程度に及ぼす影響を検討した。全系統対で易型系統は難型系統よりも脱粒性程度が有意に高かった。一方、難型系統の脱粒性程度は全て‘せとこがね’と同程度で差異がなかったが、易型系統間では脱粒性程度に有意な差異が認められた。脱粒し難いか脱粒し易いかを大別する要因は主働遺伝子であり、易型系統における脱粒し易さの度合いは、異なる遺伝的

背景において分離した作用力の弱い複数の遺伝子座における遺伝子型の組合せによって成立すると考えられた。また、‘せとこがね’に由来する難脱粒性を支配する主働遺伝子は、脱粒性に関与する他の遺伝子の作用に対して上位性を示すと考えられた。

5. まとめ

以上の結果から、‘朝日’の脱粒性同質遺伝子系統の育成方法について考察した。育種方法については、戻し交雑育種法による難脱粒性の導入が妥当と考えられた。‘朝日’は在来品種の純系選抜によって育成されたため、交雑育種によって近年育成された品種との遺伝的背景の差異が大きいと考えられる。したがって、雑種の遺伝的背景を効率的に‘朝日’に還元するため、供与親は‘朝日’を交雑親として育成された‘せとこがね’が有望とみられた。‘朝日’と‘せとこがね’の交雑からヘテロ型反復自殖法で脱粒性準同質遺伝子系統群の作出が可能であったことから、優性の難脱粒性遺伝子を持つ‘せとこがね’は、戻し交雑育種法によって同質遺伝子系統を育成するためにふさわしい供与親と考えられた。

引用文献

- Akasaka, M., S. Konishi, T. Izawa and J. Ushiki (2011) Histological and genetic characteristics associated with the seed-shattering habit of weedy rice (*Oryza sativa* L.) from Okayama, Japan. *Breed. Sci.*, 61: 168-173.
- Alizadeh, M.R. and A. Allameh (2011) Threshing force of paddy as affected by loading manner and grain position on the panicle. *Res. Agr. Eng.*, 57: 8-12.
- 江幡守衛・田代亨 (1990) イネの脱粒性に関する研究 第1報 脱離部の形態. *日作紀*, 59: 63-71.
- 福田善通 (1994) イネの脱粒性に関する遺伝育種学的分析. 岡山大学博士論文.
- 福田善通・福井清美・太田久稔・小林陽・福井希一 (1994a) イネにおける脱粒性程度の多様性と評価法について. *育雑*, 44 (別1): 270.
- 福田善通・吉田久・福井希一・小林陽 (1994b) インド型稲品種南京11号より誘発された難脱粒性突然変異系統における脱粒性程度および離層形成の有無. *育雑*, 44: 195-200.
- 福田善通・矢野昌裕・小林陽 (1994c) インド型イネ品種南京11号より誘発された難脱粒性突然変異系統の遺伝子分析. *育雑*, 44: 325-331.
- 福田善通・福井希一 (1995) 脱粒性. *農研センター資料*, 30: 114-115.
- 福田善通 (1995) 突然変異系統を用いたイネの脱粒性発現機構に関する遺伝育種学的解析. *北陸農試報*, 37: 67-105.
- Fuller, D.Q. (2007) Contrasting patterns in crop domestication and domestication rates: recent archaeobotanical insights from the Old World. *Ann. Bot.* 100: 903-924.
- 日原誠介・岡武三郎・富久保男・石田喜久男・大森信章・中野幸彦・藤井新太郎・人見進・坪井尚司 (1991) 水稻の新品種「せとこがね」の育成. *岡山農試研報*, 9: 23-31.
- Htun, T.M., T. Ishii and R. Ishikawa (2011) Temporal changes of seed-shattering degree of substitution lines having non-shattering alleles from cultivated rice (*Oryza sativa*) in the genetic background of wild rice (*O. rufipogon*). *J. Crop Res.*, 56: 39-44.
- Htun, T.M., C. Inoue, O. Chhoun, T. Ishii and R. Ishikawa (2014) Effect of quantitative trait loci for seed shattering on abscission layer formation in Asian wild rice *Oryza rufipogon*. *Breed. Sci.*, 64: 199-205.
- Hu, C.H., K.N. Kao and C.C. Chang (1964) Histological and genetic studies on shedding and lodging habits of rice plants. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 5: 170-180.
- Huang, X., N. Kurata, X. Wei, Z.X. Wang, A. Wang, Q. Zhao, Y. Zhao, K. Liu, H. Lu, W. Li, Y. Guo, Y. Lu, C. Zhou, D. Fan, Q. Weng, C. Zhu, T. Huang, L. Zhang, Y. Wang, L. Feng, H. Furuumi, T. Kubo, T. Miyabayashi, X. Yuan, Q. Xu, G. Dong, Q. Zhan, C. Li, A. Fujiyama, A. Toyoda, T. Lu, Q. Feng, Q. Qian, J. Li, and B. Han (2012) A map of rice genome variation reveals the origin of cultivated rice. *Nature*, 490: 497-501.
- Ichikawa, T., T. Sugiyama, H. Takahashi and S. Miyahara (1990) Equipment for quantitative measurement of shattering habit of paddy. *JARQ*, 24: 37-42.
- 飯田修一 (1995) 突然変異誘発法. *農研センター資料*, 30: 180-184.
- 池隆肆 (1974) 稲の銘. *オリエンタル印刷*, 三重県, pp. 116-132.
- Inoue, C., T.M. Htun, K. Inoue, K-I. Ikeda, T. Ishii and R. Ishikawa (2015) Inhibition of abscission layer formation by an interaction of two seed-shattering loci, *sh4* and *qSH3*, in rice. *Genes Genet. Syst.*, 90: 1-9.
- Ishikawa, R., P.T. Thanh, N. Nimura, T.M. Htun, M.

- Yamasaki and T. Ishii (2010) Allelic interaction at seed-shattering loci in the genetic backgrounds of wild and cultivated rice species. *Genes Genet. Syst.*, 85: 265-271.
- Ishizaki, K., T. Hoshi, S. Abe, Y. Sasaki, K. Kobayashi, H. Kasaneyama, 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.
- 石崎和彦・金田智・松井崇晃 (2006) 水稲品種コシヒカリへの半矮性及びいもち病真性抵抗性の導入. 育種学研究, 8: 49-53.
- 伊勢一男 (1999) 品種比較の分散分析における平均値の多重比較法 [1]. 農及園, 74: 1105-1112.
- 伊藤健次・井之上準・近井謙二 (1969) 作物における種子の脱落に関する研究 水稲の脱粒性の難易の測定法について. 日作紀, 38: 247-252.
- 伊藤博・森宏一 (1977) 日本作物学会50年の歩み. 日本作物学会創立50周年記念事業委員会発行, 共立印刷, 東京, p. 12.
- 井澤敏彦・朱宮昭男・工藤悟・坂紀邦・加藤恭宏・杉浦直樹・藤井潔・遠山孝通・中嶋泰則・辻孝子・小島元・伊藤俊雄・濱田千裕 (2001) イネ縞葉枯病・穂いもち抵抗性を導入した水稲準同質遺伝子系統「あいちのかおりSBL」. 愛知農総試研報, 33: 33-40.
- 陳日斗・井之上準 (1982a) 韓国の日印交雑水稲品種における脱粒性と離層組織の関係. 日作紀, 51: 43-50.
- 陳日斗・井之上準 (1982b) 韓国の日印交雑水稲品種における脱粒性の品種間差異と小枝梗の内部形態の関係について. 日作紀, 51: 271-275.
- 陳日斗・井之上準・大村武 (1982) 日印交雑品種の脱粒性および離層形成の遺伝. 育種, 32: 290-295.
- 加峯実・宇垣猛 (1951) 水稲に於ける品種改良試験. 岡山農試臨時報告, 45(1): 19-24.
- 河瀬眞琴 (2009) 遺伝資源の研究領域から見た作物のドメスティケーション - アジアのアワの遺伝的多様性とモチ性の作物進化 -. 国立民族学博物館調査報告, 84: 373-390.
- 菊池文雄・板倉登・池橋宏・横尾政雄・中根晃・丸山清明 (1985) 短稈・多収水稲品種の半矮性に関する遺伝子分析. 農技研報D, 36: 125-145.
- 小林陽 (1973) 水稲の矮性草型および脱粒性の遺伝様式と両形質間の連鎖関係について. 北陸作報, 8: 29-30.
- 小林陽 (1990) 機械化栽培適性 - 直播適性・脱粒性・無毛性など (新稲育種講座 - 16 -). 農業技術, 45: 186-189.
- 小島洋一朗・蛭谷武志・金田宏・土肥正幸・石橋岳彦・木谷吉則・向野尚幸・山口琢也・表野元保・山本良孝 (2003) 水稲新系統「コシヒカリ富山BL」の育成と有効活用 I. 「コシヒカリ富山BL1号～6号」の育成. 富山県農技セ研報, 20: 13-32.
- Konishi, S., T. Izawa, S.Y. Lin, K. Ebata, Y. Fukuta, T. Sasaki, and M. Yano (2006) An SNP caused loss of seed shattering during rice domestication. *Science*, 312: 1392-1396.
- Kumar, I. and H.L. Sharma (1982) Inheritance of grain threshability in rice. *Euphytica*, 31: 815-816.
- Lee, S. W. and Y.K. Huh (1984) Threshing and cutting force for Korean rice. *Trans. ASAE*, 27: 1654-1657.
- Li, C., A. Zhou and T. Sang (2006) Rice domestication by reducing shattering. *Science*, 311: 1936-1939.
- 真中多喜夫・松島省三 (1971) 水稲収量成立原理とその応用に関する作物学的研究 第100報 穂相による稲作診断 (3). 日作紀, 40: 101-108.
- 松江勇次・尾形武文 (1998) 北部九州産米の食味に関する研究 - 水稲新旧品種の食味特性 -. 日作紀, 67: 312-317.
- Matsushita, K., S. Iida, O. Ideta, Y. Sunohara and T. Ishii (2012) Use of a universal testing machine for quantitative evaluation of the shattering habit of rice (*Oryza sativa* L.) for whole-crop silage use. *Grassl Sci.*, 58: 170-173.
- 村井正之・遠藤雄士 (2006) ‘コシヒカリ’に短稈性と早生性を導入した水稲新品種‘ヒカリッコ’. 育種学研究, 8: 183-189.
- 永井威三郎 (1929) 一穂の粒数と粒着密度. 日本稲作講義 第3版. 養賢堂, 東京, pp. 113-115.
- 永松土巳 (1961) 作物品種の分化に関する種生態学的研究 I: 水稲旭系品種の分化様相に関する実験. 九大農学芸雑誌, 19: 19-42.
- Nakamura, A., S. Komatsu, B.S. Xia and H. Hirano (1995) Linkage analysis of the gene loci for seed glutelin (*Glu-1*), semidwarfism (*sd-1*) and shattering habit (*sh-2*) in rice (*Oryza sativa* L.). *Breed. Sci.*, 45: 185-188.
- 農林省改良局技術研究部 (1949a) 農林省農事試験場資料第1号 稲・麦品種の特性表と分布図, p. 3.
- 農林省改良局技術研究部 (1949b) 農林省農事試験場資料第1号 稲・麦品種の特性表と分布図, pp. 17-52.
- 農林水産技術情報協会 (1980a) 稲種苗特性分類調査報告書. 農林水産技術情報協会, 東京, pp. 10-11.
- 農林水産技術情報協会 (1980b) 稲種苗特性分類調査報告書.

- 告書. 農林水産技術情報協会, 東京, p. 36.
- 農林水産省農蚕園芸局 (1995) 水陸稲・麦類奨励品種特性表. 農業技術協会, 東京, pp. 98-127.
- 大場伸哉・尾島寿仁・菊池文雄 (1988) イネにおける半矮性と脱粒性の連鎖. 育雑, 38 (別1): 282-283.
- Oba, S., F. Kikuchi and K. Maruyama (1990) Genetic analysis of semidwarfness and grain shattering of Chinese rice variety "Ai-Jio-Nan-Te". Japan. J. Breed., 40: 13-20.
- 岡山県農業総合センター農業試験場 (2008) 「ヒノヒカリ」, 「朝日」の穂肥施用時期が収量、品質に及ぼす影響, 平成19年度試験研究主要成果. 岡山県農業総合センター農業試験場, 岡山, pp. 1-2.
- 岡山県農林水産部 (2007a) 朝日, 稲作技術指針. 岡山県農林水産部, 岡山, pp. 30-31.
- 岡山県農林水産部 (2007b) 倒伏と軽減対策, 稲作技術指針. 岡山県農林水産部, 岡山, pp. 101-105.
- 岡山県立農事試験場 (1918) 大正六年度業務功程. 岡山県立農事試験場, 岡山, pp. 8-9.
- 岡山県立農事試験場 (1919) 大正七年度業務功程. 岡山県立農事試験場, 岡山, pp. 17-18.
- 岡山県立農事試験場 (1920) 大正八年度業務功程. 岡山県立農事試験場, 岡山, pp. 11-12.
- 岡山県立農事試験場 (1921) 大正九年度業務功程. 岡山県立農事試験場, 岡山, pp. 20-21.
- 岡山県立農事試験場 (1922) 大正十年度業務功程. 岡山県立農事試験場, 岡山, pp. 4-7.
- 岡山県立農事試験場 (1923) 大正十一年度業務功程. 岡山県立農事試験場, 岡山, pp. 5-9.
- 岡山県立農事試験場 (1924) 大正十二年度業務功程. 岡山県立農事試験場, 岡山, pp. 4-9.
- 岡山県立農事試験場 (1925) 大正十三年度業務功程. 岡山県立農事試験場, 岡山, pp. 4-8.
- 岡山県立農事試験場 (1926) 大正十四年度業務功程. 岡山県立農事試験場, 岡山, pp. 1-3.
- 岡山県立農事試験場 (1927) 大正十五年昭和元年度業務功程. 岡山県立農事試験場, 岡山, pp. 1-3.
- 岡山県立農事試験場 (1928) 昭和二年度業務功程. 岡山県立農事試験場, 岡山, pp. 1-2.
- 岡山県立農事試験場 (1929) 昭和三年度業務功程. 岡山県立農事試験場, 岡山, pp. 9-10.
- 岡山県立農事試験場 (1930) 昭和四年度業務功程. 岡山県立農事試験場, 岡山, pp. 8-9.
- 岡山県立農事試験場 (1931) 昭和五年度業務功程. 岡山県立農事試験場, 岡山, pp. 24-25.
- 岡山県立農事試験場 (1933) 昭和六年度業務功程. 岡山県立農事試験場, 岡山, pp. 20-23.
- 岡山県立農事試験場 (1934) 昭和七年度業務功程. 岡山県立農事試験場, 岡山, pp. 22-25.
- 岡山県立農事試験場 (1935) 昭和八年度業務功程. 岡山県立農事試験場, 岡山, pp. 20-24.
- 岡山県立農事試験場 (1936) 昭和九年度業務功程. 岡山県立農事試験場, 岡山, pp. 25-29.
- 岡山県立農事試験場 (1937) 昭和十年度業務功程. 岡山県立農事試験場, 岡山, pp. 25-28.
- 岡山県立農事試験場 (1938) 昭和十一年度業務功程. 岡山県立農事試験場, 岡山, pp. 23-26.
- 岡山県立農事試験場 (1939) 昭和十二年度業務功程. 岡山県立農事試験場, 岡山, pp. 13-14.
- 岡山県立農事試験場 (1940) 昭和十三年度業務功程. 岡山県立農事試験場, 岡山, pp. 12-14.
- 岡山県立農事試験場 (1941) 昭和十四年度業務功程. 岡山県立農事試験場, 岡山, pp. 9-11.
- 大久保和男・赤澤昌弘・宮武直子 (2010) 水稻品種 '朝日' と 'せとこがね' 間の雑種後代における脱粒性の遺伝様式. 岡山県農業研報, 1: 1-4.
- 大久保和男・赤澤昌弘 (2011) 岡山県の主要水稻品種における脱粒性. 近畿中国四国農研, 18: 27-31.
- 大久保和男・渡邊丈洋・宮武直子・前田周平・井上智博 (2012) 穂の握り締めによるイネ品種の脱粒性評価方法について. 日作紀, 81: 201-206.
- 大久保和男 (2013) 穂の握り締めによるイネ品種の脱粒性評価において調査株数の削減が評価結果に及ぼす影響. 日作紀, 82: 283-288.
- Okubo, K. (2014) Morphological evaluation of the trace of grain detachment in *japonica* rice cultivars with different shattering habits. Plant Prod. Sci., 17: 291-297.
- 大久保和男 (2016) 穂の握り締めによるイネの脱粒性評価の個体検定における実用性. 日作紀, 85: 印刷中.
- 大森信章 (2000) 岡山県における水稻品種の変遷. 岡山県農業共済組合連合会, 岡山, pp. 6-7.
- 尾崎厚一 (1993) 倒伏軽減剤の使用が水稻の脱粒性に及ぼす影響について. 日作紀, 62 (別1): 224-225.
- 尾崎厚一・岡武三郎 (1993) 水稻の栽培要因が脱粒性に及ぼす影響について. 日作中支集録, 34: 42-43.
- 佐々木武彦・阿部眞三・松永和久・岡本栄治・永野邦明・丹野耕一・千葉芳則・狩野篤・植松克彦・滝沢浩幸・早坂浩志・涌井茂・黒田倫子・薄木茂樹・千葉文弥・宮野法近・佐々木都彦・遠藤貴司 (2002) ササニシキの多系品種「ササニシキBL」について. 宮城古川農試報, 3: 1-35.

- 佐藤洋一郎 (2009) イネにおける栽培と栽培化. 国立民族学博物館調査報告, 84: 119-136.
- 澤田徳蔵 (1977) 「旭」と「朝日」. 米麦改良, 1977年12月号: 17-23.
- 柴田和博 (1984) 朝日, 新編農作物品種解説 (川嶋良一 監修). 農業技術協会, 東京, p. 83.
- Srinivas, T., M.K. Bhashyam and H.S.R. Desikachar (1979) Histological peculiarities at the region of attachment of grains stalk associated with the shedding quality of rice. *Indian J. Agric. Sci.*, 49: 78-81.
- 高橋隆平 (1975) 自殖性植物における同質遺伝子系統の利用と育成方法に関する考察. 育種, 25: 369-372.
- 武田和義 (1993) 植物遺伝育種学. 裳華房, 東京, pp. 116-127.
- 田代亨・江幡守衛 (1974) 腹白米に関する研究 第2報 穂上位置と腹白米の発現. 日作紀, 43: 105-110.
- 近井謙二・西谷寛昭 (1976) 水稲品種の脱粒性程度とその分級. 農業技術, 31: 172-173.
- 富田桂・堀内久満・寺田和弘・田野井真・小林麻子・田中勲・見延敏幸・古田秀雄・山本明志・鹿子嶋力・正木伸武・南忠員・杉本明夫 (2005) 水稲新品種「コシヒカリBL1号」. 福井農試研報, 42: 16-28.
- 富田因則 (2009) 半矮性遺伝子sd1を導入した短稈コシヒカリ型の水稲品種‘ヒカリ新世紀’. 農及園, 84: 58-66.
- 山口県農業試験場・兵庫県中央農業秘術センター・岡山県立農業試験場・広島県農業技術センター (1994) 調理米の食味と地域嗜好. 近畿中国地域新技術シリーズNo. 6 平成4年度近畿中国地域「地域重要新技術」成果報告 (近畿中国農業試験研究推進会議事務局 編). 近畿中国農業試験研究推進会議, 福山, pp. 16-20.
- 山本永真・松江勇次・齋藤邦行・黒田俊郎 (2004) 岡山県における主要水稲品種の食味と理化学特性. 岡山大農学報, 93: 51-57.
- Yamasaki, M. and O. Ideta (2013) Population structure in Japanese rice population. *Breed. Sci.*, 63: 49-57.
- 安田健 (1955) 水稲品種の推移とその特性把握の過程. 日本農業発達史第六卷 (農業発達史調査会 編). 中央公論社, 東京, pp. 291-448.
- 矢頭治・長谷健 (1995) 突然変異育種法. 農研センター資料, 30: 273-277.
- 吉田智彦・今林惣一郎 (1998) 水稲良食味育成品種の遺伝的背景. 日作紀, 67: 101-103.

Studies on Breeding for Shattering Habit in Paddy Rice Cultivar ‘Asahi’

Kazuo Okubo

Summary

‘Asahi’ is a recommended paddy rice (*Oryza sativa* L. ssp. *japonica*) cultivar of Okayama Prefecture, Japan. This cultivar was developed by pure-line selection from a landrace in Japan. ‘Asahi’ has very easily-shattering habit. To improve the shattering habit of ‘Asahi’, I examined the evaluation method for shattering habit of *japonica* rice by grasping the panicles. Then I searched the morphological marker trait to evaluate the shattering habit of *japonica* rice. I also developed pairs of near-isogenic lines for shattering habit of *japonica* rice by recurrent selfing method. The effects of major factor which controls shattering habit and different genetic backgrounds on grain-shattering degrees were analyzed using the pairs of near-isogenic lines. Finally, I advocated breeding program of the commercial cultivar of near isogenic line for shattering resistant of ‘Asahi’. Outline of the results is as follows.

1. Origin and history of ‘Asahi’

‘Asahi’ was registered as a recommended paddy rice cultivar in Okayama Prefecture in 1925. However, the detailed breeding procedure of this cultivar has not been published yet. Available materials relating to breeding procedure of ‘Asahi’ were perused and arranged. Firstly, the original ‘Asahi’ was selected from a native landrace ‘Hinode’ in 1909 by Mr. Shinjiro Yamamoto. The original ‘Asahi’ was widely grown in Western Japan in the 1920s. Okayama Prefectural Agricultural

Experiment Station received 'Asahi' from Kyoto Prefecture in 1917. 'Asahi No.47' was developed through a pure-line selection by Okayama Prefectural Agricultural Experiment Station from 1925 to 1931. Thereafter, 'Asahi No.47' has been grown as 'Asahi' in Okayama Prefecture.

2. Evaluation method for shattering habit of rice by panicle grasping

The index for evaluation of shattering habit and the necessary conditions for the method to evaluate the shattering habit by panicle grasping were clarified. Each of the four human evaluators tested 50 plants and grasped 1, 3 or 5 panicles each time on seven cultivars, comprised of three hardly shattering, one moderately, one slightly easily, one easily, and one very easily shattering habits. The data were analyzed as follows.

(1) The index for evaluation of shattering habit

The rate of shedding per panicle and the number of shedding grains per panicle were contrasted. Three-way (cultivars, evaluators and number of grasped panicles each time) analysis of variance (ANOVA) showed three main effects were statistically significant for the number of shedding grains, whereas for the rate of shedding, two main effects of cultivars and number of grasped panicles each time were statistically significant but the effects of evaluators was not significant. The rate of shedding per panicle was not influenced by evaluators, which were different in hand sizes or in grasped numbers of grains. Therefore, I selected the rate of shedding as an index for evaluation of shattering habit.

(2) The number of panicles grasped each time

The reproducibility used for investigation on the heritability of the shedding rate, which was estimated from the variance components of the two-way (cultivars and evaluators) ANOVA, was analyzed. The heritability was higher when the evaluator grasped three panicles than one or five panicles. Therefore, it was decided that the number of panicles grasped each time per plant was three.

(3) The number of plants necessary to evaluate the shattering habit

The effects of reduction in the number of plants used for evaluation of the shattering habit were analyzed by random sampling test. The rate of shedding varied widely with decreasing the number of plants for investigation on moderately shattering, slightly easily shattering, easily shattering and very easily shattering cultivars by 20 times of random sampling test. Therefore, an individual test precludes us from distinguishing the moderately, slightly easily, easily, and very easily shattering cultivars. Use of at least 40 plants was recommended to evaluate shattering habit accurately by the panicle grasping test.

(4) The practicality of the individual test for the shattering habit of rice by the panicle grasping method

The shedding rate was investigated by grasping three panicles in one hand on each plant. Each of the four evaluators tested 50 plants on each cultivar. From the frequency distribution of shedding rate, a confidence interval was decided by the Clopper-Pearson method. These data suggest that an individual test for the shattering habit by the panicle grasping method can classify hybrid individuals at the segregating generation on the rice breeding into hardly-shattering type and easily-shattering type (moderately, slightly easily, easily, and very easily shattering grades) at 96% confidence level, although the grade of shattering habit could not be classified. Thus, this method may be useful only for selecting the plants with a hardly-shattering habit.

3. Search for the morphological marker trait of shattering habit in *japonica* rice

To facilitate the selection of moderately shattering habit in *japonica* rice breeding, the marker trait of shattering habit was searched. The grain-shattering pattern and microscopic morphology of the separation zone on pedicels of five *japonica* rice cultivars with different shattering habits were compared. Almost all grains were separated between the sterile lemma and rudimentary glume in cultivars with moderately shattering, slightly easily shattering, easily shattering and very easily shattering habits. On the other hand, approximately 50% of the grains of the cultivar with hardly shattering habit were torn

off at the bent portion of pedicel. A separation pileus was formed on the terminal of the pedicel when the grain was separated between the sterile lemma and rudimentary glume. The pileuses were most prominent in cultivars with easily shattering and very easily shattering habits, while cultivars with a moderately shattering habit had more flat pileuses than prominent pileuses. Additionally, in the cultivar with a hardly shattering habit all pileuses were flat. Development of fibrous cell walls on the separation pileus varied with degree of shattering habit. The easier the grain shattered, the poorer was the development of fibrous cell walls. These results strongly suggest that the shape of separation pileus and the development of fibrous cell walls are related to the shattering habit in *japonica* rice. Additionally, it is highly probable that the moderately shattering habit is characterized by the grain-shattering pattern that separates between sterile lemma and rudimentary glume with the flat shape of pileus.

4. Effects of major gene and different genetic backgrounds on the degree of shattering habit

Eleven pairs of near-isogenic lines (NILs) for shattering habit were developed by recurrent selfing method from a cross between *japonica* rice cultivars ‘Asahi’ and ‘Setokogane’. ‘Asahi’ has very easily shattering habit, while ‘Setokogane’ has hardly shattering habit. In the developing process of NILs, phenotype of F₁ plants and the segregation ratio of shattering type (‘hard to shatter’ or ‘easy to shatter’) in F₂ and single seed descent F₃ populations were investigated by the individual test of panicle grasping method. These data suggest that one dominant major gene controls hardly shattering phenotype in this cross combination. I investigated the grain-shattering degrees of NILs by panicle grasping method using 42 plants of each NIL with 3 replications. Unexpectedly, grain-shattering degrees in some lines with easily shattering habit of NILs were significantly different. Accordingly, the effect of genetic background on the grain-shattering degree was also analyzed using 11 pairs of NILs. Not only major gene which controls either type of easily shattering or hardly shattering but also genetic background affected the grain-shattering degree in the lines with easily shattering type. These data suggest that additional loci with small effects on grain-shattering degree exist in the cross between ‘Asahi’ and ‘Setokogane’. Additionally, a dominant major gene derived from ‘Setokogane’, which involves hardly shattering habit, may behave epistatic to other loci. These pairs of NILs will be useful in studies of shattering effects on the harvesting losses and genes controlling the trait.

5. Breeding program of the commercial cultivar of NIL of ‘Asahi’ for resistance to shattering

From the results of this study, it is likely that the hardly shattering trait of ‘Setokogane’ can be introduced into ‘Asahi’ by recurrent backcrossing method. This breeding program is currently in progress at Research Institute for Agriculture, Okayama Prefectural Technology Center for Agriculture, Forestry and Fisheries. The developing procedure of the commercial near-isogenic cultivar of ‘Asahi’ for resistance to shattering was shown in this section. The BC₄F₄ lines were bred in 2015.