

## Studies on the genetic complexity of quantitative traits in rice

(イネの量的形質における遺伝的複雑性に関する研究)

### 学位論文内容の要旨

農業上の重要な形質の多くは量的形質である。ゲノム解析法の飛躍的發展により、自然界に存在する遺伝的多様性を理解して、育種的利用を計ることは急務とされる。本研究は、分子情報が整備されたモデル作物であるイネを用いて量的遺伝の複雑性を解析したものである。本研究では、適応的量的遺伝を示す形質として、収量構成要素である種子サイズおよび地域環境適応性に関わる出穂性を取り上げた。得られた結果は以下のように要約される。

- 1) 動植物における量的形質の適応的意義については、ポリジーン・バランス説 (Polygene-balance theory) が提唱されている。ポリジーン・バランス説は、量的形質において平均値に近い個体は、両極端値を示す個体よりも高い適応度をもつと言う、生物界での一般的現象から推察されてきた。連鎖した2遺伝子座を考慮すると、相加的効果をもつ遺伝子では、両極端値を示す個体は両劣性または両優性となり、これらの個体の適応が低い場合、集団中には相反 (Repulsion) 頻度が増加することが期待される。こうした連鎖は、集団中での遺伝的多様性の保持機構として働き、交雑によって超越分離が出現する1要因ともなる。この検証は、従来の統計的変量からの推定では不可能とされてきた。本実験では、まず、インド型イネ品種 (Patpaku) から第6染色体の短腕のみを日本型イネ系統 (T65wx) に連続戻し交雑により導入した同質遺伝子系統 (NIL) を作出した。その後、T65wx との交雑から組換え自殖系統 (RIL) を作出し、種子の長さ、幅、重量に関して QTL 解析を行った。186RIL 系統は、種子長および種子幅に関して超越分離を示し、両者共に3個の有意な QTL が検出された。この領域には種子サイズの QTL は過去に報告されておらず、本実験結果では遺伝的背景を均一にすることにより微少な QTL の検出を可能にしたと考えられた。さらに、これら QTL は相反連鎖を示し、組換えにより超越分離が出現することを実証した。この事実は、ポリジーン・バランス説を強く支持すると考えられる。
- 2) イネの出穂性は、地域環境に適応して収量を決定する最重要形質の一つである。既に、多数の出穂性に関わる遺伝子が従来の遺伝解析や QTL 解析によって報告されている。しかしながら、これらの遺伝子座がどのように実際に地域適応に関わり微細な出穂の調節に関わるかは不明である。本実験では、インド型イネ品種 (Patpaku) が保持する *se-pat* 遺伝子について解析した。*se-pat* 遺伝子は、第6染色体短腕に座乗し、熱帯産栽培および野生系統に広く分布する可能性があるだけでなく、時期特異的な日長反応を制御する点で注目される。栽培品種3系統、野生

系統4系統の合計7系系統から *se-pat* 遺伝子を含む領域を T65wx に導入した NIL を作出した。これら NIL は総べて、単純劣性の感光性遺伝子を持っていた。したがって、同座性検定と地理的分布が可能であると考えられた。*se-pat* 遺伝子をもつ NIL との間で交配を行い、F1 と F2 世代の表現型分離様式から相補性を検討した。その結果、全ての系統が *se-pat* 遺伝子をもつと結論した。また、各系統が保持する *se-pat* 遺伝子の効果には差異が存在するので複対立遺伝子が分化していると推察された。

- 3) インド型イネ品種 (Pâtpaku) が保持する *se-pat* 遺伝子について、微細マッピングを行った。その結果、T65wx に対して出穂を遅延させる効果を持つ遺伝子が少なくとも2個存在し、*se-pat-a*、*se-pat-b* と命名した。複合遺伝子であるにも関わらず相補性検定が可能であった理由は、*se-pat-a* の効果が *se-pat-b* と比較して著しかったために、実際には *se-pat-a* に関して同座性検定をしたものと考えられた。自然に存在する適応的遺伝子については、「メンデル因子とは何か？」が改めて問われることになる。*se-pat-a* と *se-pat-b* 両遺伝子は各々約 46kb およびその隣接領域に分離できることが明かとなった。これらの候補領域には、既知の *Hd3a* があり、その領域には *se-pat-b* 遺伝子が含まれるものの、これまで報告された遺伝的効果とは大きく異なっていた。また、*se-pat-a* 候補領域には、*RFTT1* 遺伝子が報告されており、イネにおける *RFTT1* 遺伝子の最初の変異遺伝子である可能性が示された。
- 4) マレーシア産野生系統 (W593) は第6染色体の短腕上に *En-Sel* をもち、*Sel* と共存して強い感光性を示すことが知られている。本実験で始めて *En-Sel* のみを導入した NIL を作成したところ、この遺伝子は劣性で著しく出穂を遅延させることが判明し、遺伝子を *en-Sel* に変更した。*se-pat* 遺伝子をもつ NIL との間で交配を行い、F1 と F2 世代の表現型分離様式から相補性を検討した。その結果、表現型が著しく異なるにも関わらず、*en-Sel* 遺伝子は *se-pat* 遺伝子と同座と判断された。さらに、微細マッピングから *en-Sel* は *en-Sel-a* と *en-Sel-b* の領域に分割された。*en-Sel-a* は *se-pat-a* と同座であると考えられ、一方、*en-Sel-b* は隣接する 242kb の領域に座乗し、候補遺伝子として *Hd3a* を含んでいた。*en-Sel* 遺伝子と *se-pat* 遺伝子が同座となった理由は、*en-Sel-a* が *se-pat-a* と同座であり共に遅延効果をもつためと考えられた。しかしながら、*en-Sel-b* は *se-pat-b* と比較して強い遅延効果を示すために両複合遺伝子間には著しい遅延効果の差異が見られるものと推察された。
- 5) *se-pat* 遺伝子を含む領域の遺伝解析から、この領域は地域適応性に関わる多様な遺伝変異をもたらしていると考えられた。候補遺伝子と推察された *RT1* と *Hd3a* 遺伝子の塩基配列比較から、表現型の変化に対応する変異を調査したが、対応は認められず候補遺伝子を特定することは出来なかった。この領域の系統進化過程は、密接に連鎖した2候補遺伝子の遺伝的系譜に反映されるので、本実験に用いた系統において両候補遺伝子の分子進化的解析を行った。両遺伝子は共に、アラビドプシスの *FT* 遺伝子と相同で、重複により栽培イネの起源以前に出現したと考えられた。日本晴やカサラスの *se-pat* 遺伝子は複合遺伝子座である *se-pat* 遺伝子から、異なる遺伝的系譜上で生じたことが明かとなった。さらに、W593 がもつ複合遺伝子 *en-Sel* も異なる遺伝的系譜上で *se-pat* 遺伝子から生じたものと結論された。これらの結果は、自然界で機能する適応的メンデル因子が異なる構成要因の多様化により生じることを示す最初の事例と考えられる。

# 学位論文審査の要旨

主 査 教 授 佐 野 芳 雄  
副 査 教 授 喜 多 村 啓 介  
副 査 教 授 中 嶋 博

## 学 位 論 文 題 名

### Studies on the genetic complexity of quantitative traits in rice

#### (イネの量的形質における遺伝的複雑性に関する研究)

本論文は、93 ページからなる英文で7章から構成されている。

農業上の重要な形質の多くは量的形質である。ゲノム解析法の飛躍的發展により、自然界に存在する遺伝的多様性を理解して、育種的利用を計ることは急務とされる。本研究は、モデル作物であるイネを用いて量的遺伝の複雑性を解析したもので、適応的量的形質として、収量構成要素である種子サイズおよび地域環境適応性に関わる出穂性を取り上げている。得られた結果は以下のように要約される。

- 1) 動植物における量的形質の適応的意義については、ポリジーン・バランス説提唱されている。ポリジーン・バランス説は、平均値に近い個体は高い適応度をもつと言う、生物界での一般的現象から推察されてきたが、従来の統計的手法では実証が不可能とされてきた。本実験では、まず、インド型品種 (Patpaku) から第6染色体短腕を導入した同質遺伝子系統 (NIL) を利用し、遺伝背景を均一にした。その後、組換え自殖系統 (RIL) を作出し、種子の長さ、幅、重量に関して QTL 解析を行った。作出された 186RIL 系統は、種子長および種子幅に関して超越分離を示し、両者共に3個の明瞭な QTL が検出された。さらに、これら QTL は相反連鎖を示し、組換えにより超越分離が出現することを実証した。この事実は、ポリジーン・バランス説を強く支持している。
- 2) イネの出穂性は、地域環境に適応して収量を決定する最重要形質の一つである。多数の出穂性に関わる遺伝子が報告されているが、これらの遺伝子座がどのように実際に地域適応に関わるかは不明である。本実験では、インド型品種 (Patpaku) が保持する *se-pat* 遺伝子について解析した。この遺伝子は、第6染色体短腕に座乗し、熱帯産栽培および野生系統に広く分布するだけでなく、時期特異的な日長反応を支配する点で注目される。栽培品種3系統、野生系統4系統から *se-pat* 遺伝子を含む領域を T65 に導入した NIL を作出した。これら NIL は総べて、単純劣性の感光性遺伝子を持っていた。同座性検

定の結果、全ての系統が *se-pat* 遺伝子をもつと結論した。また、各系統が保持する *se-pat* 遺伝子の効果には差異がみられた。

- 3) *se-pat* 遺伝子の微細マッピングを行った。その結果、出穂を遅延させる効果を持つ遺伝子が少なくとも隣接して2個存在し、*se-pat-a*、*se-pat-b*と命名した。複合遺伝子であるにも関わらず相補性検定が可能であった理由は、*se-pat-a* の効果が *se-pat-b* と比較して著しかったために、実際には *se-pat-a* に関して同座性検定を行ったものと考えられた。*se-pat-a* と *se-pat-b* 両遺伝子は各々約 46kb およびその隣接領域に分離された。この隣接候補領域には既知の *Hd3a* があり *se-pat-b* 遺伝子に対応するものの、これまで報告された遺伝的効果とは大きく異なっていた。また、*se-pat-a* 候補領域には、*RFTT1* 遺伝子が報告されており、イネにおける *RFTT1* 遺伝子の最初の変異遺伝子である可能性が示された。
- 4) マレーシア産野生系統 (W593) は第6染色体の短腕上に *En-Se1* をもち、*Se1* と共存して強い感光性を示すことが知られている。*En-Se1* のみを導入した NIL を作成したところ、この遺伝子は劣性で著しく出穂を遅延させることが判明した。*se-pat* 遺伝子との相補性を検討した結果、表現型が著しく異なるにも関わらず、*en-Se1* 遺伝子は *se-pat* 遺伝子と同座と判断された。さらに、微細マッピングから *en-Se1* は *en-Se1-a* と *en-Se1-b* の領域に分割された。*en-Se1-a* は *se-pat-a* と同座であると考えられ、一方、*en-Se1-b* は隣接する 242kb の領域に座乗し、候補遺伝子として *Hd3a* を含んでいた。
- 5) *se-pat* 遺伝子を含む領域は地域適応性に関わる多様な変異をもたらすと考えられ、密接に連鎖した2候補遺伝子の遺伝的系譜は、この領域の進化的経路を反映する。両遺伝子は共に、アラビドプシスの *FT* 遺伝子と相同で、重複により栽培イネの起源以前に出現したと考えられた。日本晴やカサラスの *se-pat<sup>+</sup>* 遺伝子は複合遺伝子座である *se-pat* 遺伝子から、異なる遺伝的系譜上で生じたことが明かとなった。さらに、W593 がもつ複合遺伝子 *en-Se1* も異なる遺伝的系譜上で *se-pat* 遺伝子から生じたものと結論された。

以上のように、本研究で得られた適応的量的遺伝子の解析は、自然界に存在する適応的メンデル遺伝子の複雑性を明らかにした研究として高く評価されると共に、将来の有用遺伝子の育種利用に重要な基礎的知見を与える。よって審査員一同は、ハギワラ ウィルヘルム エイゴが博士 (農学) の学位を受けるのに十分な資格を有するものと認めた。