

研究論文

## イネ白葉枯病抵抗性遺伝子 (*Xa4*) と品種分化関連形質との関係

井手一夫<sup>1),2)</sup>・小川紹文<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup>宮崎大学農学部植物生産科学講座, <sup>2)</sup>タキイ種苗株式会社

(2009年11月26日 受理)

### Relationship between the resistance gene, *Xa4*, to bacterial blight and the characters related with the variety differentiation of rice

Kazuo IDE<sup>1),2)</sup> and Tsugufumi OGAWA<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Division of Plant Production Science, Faculty of Agriculture, University of Miyazaki

<sup>2)</sup> Takii Seed Corporation

**Summary :** In order to study the relationship between variety differentiation in rice and resistance gene, *Xa4*, to bacterial blight (BB), the F<sub>2</sub> plants and F<sub>3</sub> lines from the cross between IR36 harboring *Xa4* and Koshihikari were analyzed the characters related with variety differentiation of rice. Based on the inoculation tests with Japanese race II (T7147), the F<sub>3</sub> lines (Koshihikari × IR36) were grouped into 44 RR(homozygous resistant), 129 RS (heterozygote) and 46 SS (homozygous susceptible) lines, respectively. The result of Chi-square test for the segregation ratio confirmed that the resistance of IR36 to BB was controlled by the one gene (*Xa4*). Based on the segregation of the inoculation tests for the F<sub>3</sub> lines, the F<sub>2</sub> plants were classified into the RR plants, or the RS plants or the SS plants, respectively. The RR plants group tended toward long grain and fine grain as compared with the SS plants group, although grain width and thickness of RR plants group were similar to that of SS plants group. Phenol color reaction and apiculus hair length of RR plants group were similar to that of SS plants group, although RR plants group tended toward a higher potassium chlorate (KClO<sub>3</sub>) resistance as compared with SS plants group. Regarding the Z scores, almost of the F<sub>2</sub> plants tended toward the positive score. The SS plants group tended toward the positive score further as compared with RR plants group. The Z scores of F<sub>2</sub> populations showed a normal distribution. The RR plants group tended toward later heading date as compared with the SS plants group. From these results, it was concluded that the plants harboring *Xa4* tended to have long and fine grains and later heading date.

**Key words :** *Oryza sativa* L., resistance gene, bacterial blight, variety group.

#### 緒言

イネ白葉枯病菌 (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*) の感染によって起こるイネ白葉枯病は稲作国における主要な病害の一つである。本病害の防除には薬剤による効果が少ないことや環境保

全の面からも抵抗性品種の利用が望ましい。

Ogawa *et al.* (1991; 1998) は、国際イネ研究所 (International Rice Research Institute, IRRI, フィリピン国) に保存されている世界各地の在来イネ品種についてフィリピン産白葉枯病菌レース

1 ~ 4 を用いた接種検定を行い、その反応型から抵抗性遺伝子 *Xa3* を所有する Java14 品種群、*Xa4* を所有する TKM6 品種群、*xa5* を所有する DZ192 群および *Xa10* を所有する Cas209 品種群に抵抗性品種を分類した。その後、さらに品種群として *Xa14* を所有する TN1 品種群および *Xa11* を所有する IR8 品種群を見出している。これら主要抵抗性品種群を Glaszmann (1987) のアイソザイム変異による分類と比較すると、Java14 品種群は主にアイソザイム・タイプ VI (温帯・熱帯日本型)、TKM6、Cas209、TN1 および IR8 品種群の多くはタイプ I (典型的なインド型)、DZ192 品種群はタイプ II (aus) に分類された (Endo & Ogawa 1997)。このことは、白葉枯病抵抗性遺伝子 (品種群) がイネ栽培品種の分化と密接に関連していることを示唆するものである。

インド型栽培イネ品種の品種改良を行っている IRRI で育成された品種のほとんどは *Xa4* 遺伝子を保有している。そこで本研究では、IRRI で育成され *Xa4* を持っている「IR36」と日本型感受性品種「コシヒカリ」との交配から得られた  $F_2$  および  $F_3$  雑種について、Oka (1958) が指摘した品種分化と関係が深いとされている特性 (粒形質、フェノール反応、塩素酸カリウム抵抗性等) を調査し、白葉枯病抵抗性遺伝子 *Xa4* と品種分化と関係が深いとされている特性間に連鎖関係があるかどうかを解析した。

## 材料および方法

### 1. 供試材料

連鎖分析には「IR36」(インド型品種) と「コシヒカリ」(日本型品種) との交配から得られた雑種 ( $F_2$ ,  $F_3$ ) を供試した。「IR36」は IRRI で育成され、*Xa4* 遺伝子を所有しているのに対し、「コシヒカリ」は抵抗性遺伝子を所有していない。 $F_2$  雑種約 300 個体は、1994 年に福岡県筑後市の九州農業試験場 (現、九州沖縄農業研究センター) の試験圃場で栽培し、個体別に採取し、低温貯蔵した。その後、無作為に選んだ  $F_2$  226 個体からの  $F_3$  系統を 2004 年に附属自然共生フィールド科学教育研究センター・木花フィールド内東水田に栽植して、分析に供した。また、比較品種として、「IR36」および「コシヒカリ」を同時に栽植した。

### 2. 実験方法

#### 1) 白葉枯病抵抗性検定 (苗検定)

$F_3$  系統は、種子消毒を行った後に 1 ~ 2 日室温で催芽させ、1 系統 21 粒ずつシードリングケース (15 × 5.5 × 10 cm, 1 箱当たり 7 粒播種 × 3 箱) に播種し、育苗した。播種後 60 ~ 70 日目に日本産白葉枯病菌 レース II (T7147) を接種した。接種方法は、Kauffmann *et al.* (1973) によって考案された剪葉接種法を用いた。調査は接種後 18 日に行い、両親の病斑伸長程度により、個体の抵抗性を判定し、個体間の分離程度から抵抗性ホモ (RR) 系統、感受性ホモ (SS) 系統ないしヘテロ (RS) 系統に判別した。

#### 2) 特性調査

特性調査には 1994 年に採種した  $F_2$  個体種子を用いた。各  $F_2$  個体 20 粒ずつについて、まず、籾の長さ、幅、厚さおよびふ毛長を測定した。籾長および籾幅は写真引き伸ばし機によって 10 倍に拡大し測定した。籾厚は Dial Thickness Gauge を用いて測定した。ふ毛長は各種子から最も長いふ毛を 2 つ選び、籾長および籾幅と同様に写真引き伸ばし機によって測定した。得られた測定値の平均をその  $F_2$  個体の値 (mm) とした。フェノール反応は 1.5% のフェノール溶液に籾が着色した個体を +、しなかった個体を - とした。塩素酸カリウム抵抗性は 1.5% の塩素酸カリウム溶液処理後の幼芽 (2 ~ 3 葉期) の障害の程度を判定した。このとき、全ての個体が枯死した系統をスコア 2.0、障害を受けなかった系統を 0 とし、障害の程度によってさらに 3 段階 (スコア 1.5, 1.0, 0.5) に分類した。

Z 値は得られた特性の値から佐藤 (1991) の Z スコア判別式 ( $Z = Ph + 1.313K - 0.82H - 1.251$ ) によって算出した。Ph にはフェノール反応 (+ ならば 1, - ならば 0) を、K には塩素酸カリウム抵抗性のスコア (0 ~ 2) を、H にはふ毛長 (mm) をそれぞれ代入し、系統ごとに Z 値を求めた。Z 値がプラスならばインド型、マイナスならば日本型とされている。出穂到達日数は  $F_3$  系統ごとに調査した。系統ごとに苗箱に播種・育苗し、播種後 34 日に 1 株 1 本植えて移植した (1 系統: 1 列 25 株, 株間 30 × 15 cm)。移植後 37 日目から 5 日おきに出穂調査を行った。

## 結 果

### 1. 白葉枯病抵抗性検定 (苗検定)

日本産イネ白葉枯病菌レースII (T7147) の剪葉接種検定では、「IR36」は接種後18日目の調査で病斑長がすべて4 cm以下を示した。一方、「コシヒカリ」は全て10 cm以上であった。これら両親の病斑伸長程度と比較して、F<sub>3</sub> 219系統 (個体数が少なかったため判別できなかった6系統を除く) を接種後18日目に同様に観察し、系統内全ての個体が「IR36」と同程度の抵抗性を示した系統を抵抗性ホモ (RR) 系統、系統内全ての個体が「コシヒカリ」と同程度の病斑伸長を示した系統を感受性ホモ (SS) 系統と判定した。そして、感受性個体が1個体でも出現した系統をヘテロ (RS) 系統とした。その結果、供試したF<sub>3</sub>系統は44RR系統、46SS系統および129RS系統に分離した。

抵抗性が1遺伝子支配と仮定した場合、期待値はRR:RS:SS = 1:2:1であり、 $\chi^2$ は6.98 ( $0.025 < p < 0.05$ )となる。優性2遺伝子支配と仮定した場合、期待値はRR:RS:SS = 7:8:1であり、 $\chi^2$ は107.77 ( $p < 0.005$ )となる。優性1遺伝子と劣性1遺伝子支配と仮定した場合、RR:RS:SS = 5:10:1であり、 $\chi^2$ は85.46 ( $p < 0.005$ )となる。このことから抵抗性は1遺伝子支配であることを確認した。また、分離系統において抵抗性個体が多く出現したことから優性遺伝子支配であると判断された。

### 2. F<sub>2</sub>個体における各形質の変異

F<sub>3</sub>系統の白葉枯病抵抗性検定における抵抗性の分離からF<sub>2</sub>個体をそれぞれRR, RSおよびSS個体に分類し、各形質を調査、解析した。

初形質において各個体群間の平均値の有意差検定 (Tukeyの多重検定法) を行ったところ、初長および初長/幅比で有意な差が認められた。一方、初幅、初厚およびふ毛に関して各個体群間で有意な差は認められなかった。

初長に関してみると、「IR36」は7.9 ± 0.30 mm、「コシヒカリ」は6.1 ± 0.29 mmであった。F<sub>2</sub>個体においてはRRとSS個体群間およびRSとSS個体群間で有意な差が認められた。また、初長6.6 mm以下の頻度はRR個体群で35% (16個体)、SS個体群で65% (30個体) と明らかな違いが見られた (図1)。

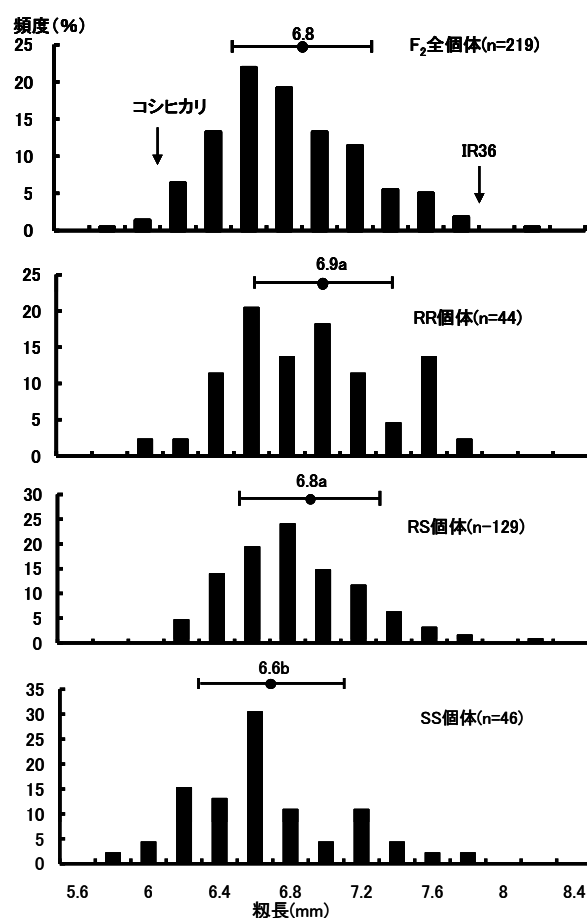


図1. 初長頻度分布

- 1) 図中の および横線は各個体群の平均値および標準偏差をそれぞれ表す。
- 2) Tukeyの多重検定法により異なるアルファベットは5%水準で有意差あり。

初長/幅比に関してみると、「IR36」は3.4、「コシヒカリ」は1.8であった。F<sub>2</sub>個体においてはRRとSS個体群間に有意な差が認められた。RR個体群は初長/幅比2.1~2.2の個体が25.0%と最も多く、2.7以上の個体が29.5%あり、RSおよびSS個体群に比べ高い頻度を示した。SS個体群は初長/幅比1.9~2.0の個体が20.4%と最も多く、初長/幅比が高くなるほど頻度は低くなった (図2)。

1.5%のフェノール溶液に対して「IR36」は初が着色し、「コシヒカリ」は着色しなかった。1.5%の塩素酸カリウム溶液に対する各F<sub>2</sub>個体の抵抗性は発芽しなかったRS1個体を除く218個体で調査した。まったく障害を受けなかった個体が観察されなかったため、障害をほとんど受けなかった0.5から1.0、1.5および全て枯死した2.0の4段階のスコアで判別した。「IR36」は1.5、「コシヒカ

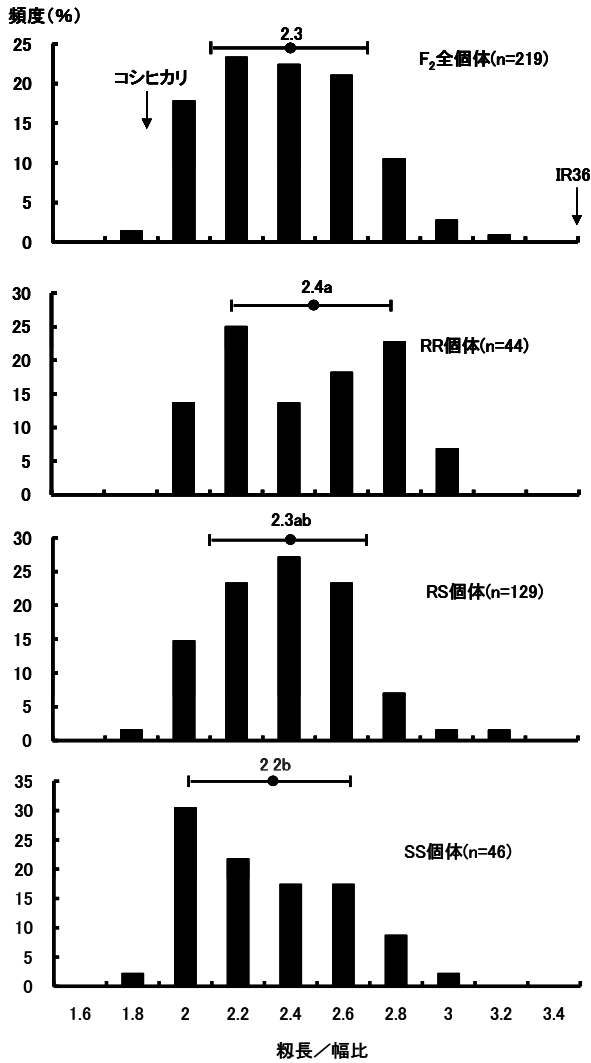


図2. 初長/幅比頻度分布

- 1) 図中の および横線は各個体群の平均値および標準偏差をそれぞれ表す。
- 2) Tukeyの多重検定法により異なるアルファベットは5%水準で有意差あり。

り」は0.5のスコアに判定された。RR個体群およびRS個体群はフェノール反応でプラス、塩素酸カリウム抵抗性で0～1.0を示した個体が多かった。RR個体群では43個体のうち17個体(40%)、RS個体群では126個体のうち52個体(41%)であった。また、フェノール反応がいずれの場合でも塩素酸カリウム抵抗性が0～1.0を示した個体の頻度が高かった。SS個体はフェノール反応でプラス、塩素酸カリウム抵抗性で1.1～2.0を示した個体が最も多く、46個体のうち22個体(48%)であった。フェノール反応がいずれの場合でも塩素酸カリウム抵抗性が1.1～2.0を示した

表1. F<sub>2</sub>個体ごとのフェノール反応および塩素酸カリウム抵抗性の頻度分布

フェノール反応	KClO <sub>3</sub> 抵抗性 <sup>1)</sup>	RR	RS	SS	全体
-	0-1.0	33	19	15	21
	1.1-2.0	12	6	20	10
+	0-1.0	40	41	17	36
	1.1-2.0	16	34	48	33
計%		100	100	100	100
全個体数		43	126	46	215

1) 0 - 1.0は塩素酸カリウム溶液に対して比較的障害の少なかった個体, 1.1-2.0は比較的強く障害を受けた個体である。

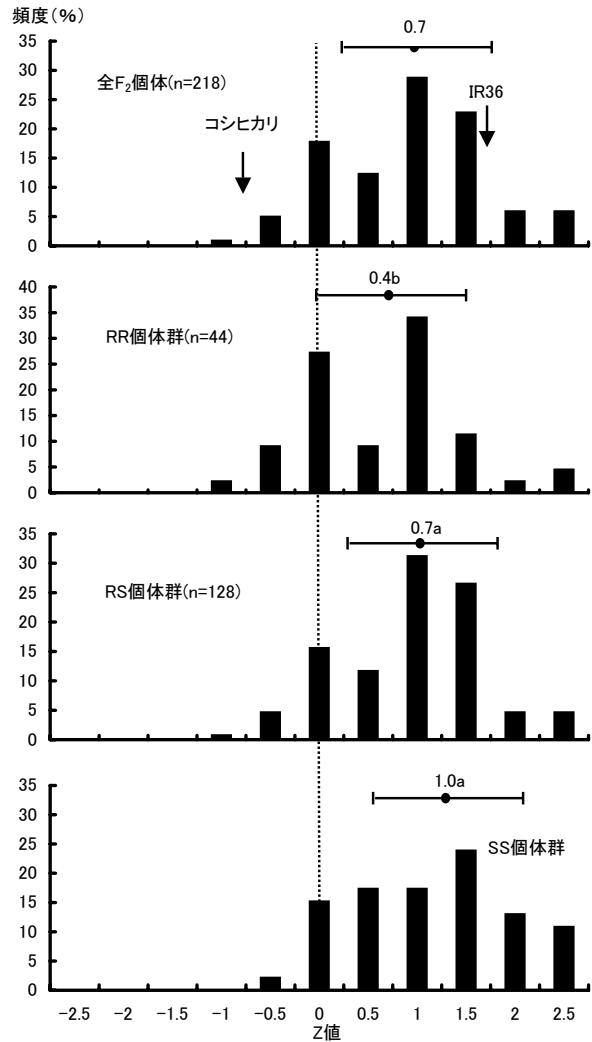


図3. Z値頻度分布

- 1)  $Z = Ph + 1.313K - 0.82H - 1.251$ で算出した。
- 2) 図中の および横線は各個体群の平均値および標準偏差をそれぞれ表す。
- 3) Tukeyの多重検定法により異なるアルファベットは5%水準で有意差あり。

個体の頻度が高かった (表 1)。

フェノール反応で分離した 2 個体および塩素酸カリウム抵抗性で発芽しなかった 1 個体を除く 216 個体の特性値に基づいて佐藤 (1991) のインド型 - 日本型判別値 (Z 値) を算出した。その結果, 「IR36」は 1.5, 「コシヒカリ」は - 1.0 であった。F<sub>2</sub> 個体においては RR と SS 個体群間および RR と RS 群間で有意な差が認められた。RR 個体群においては Z 値 0.5 ~ 1.0 の個体が 43 個体のうち 15 個体 (34.9%) で最も多く, Z 値が 0 以下の個体も 17 (39.5%) で他の個体群と比較して高い頻度であった。SS 個体群においては Z 値が 1.0 ~ 1.5 の個体が 46 個体のうち 11 個体で最も多く, Z 値が 0 以下の個体は 8 個体 (17.4%) であった (図 3)。

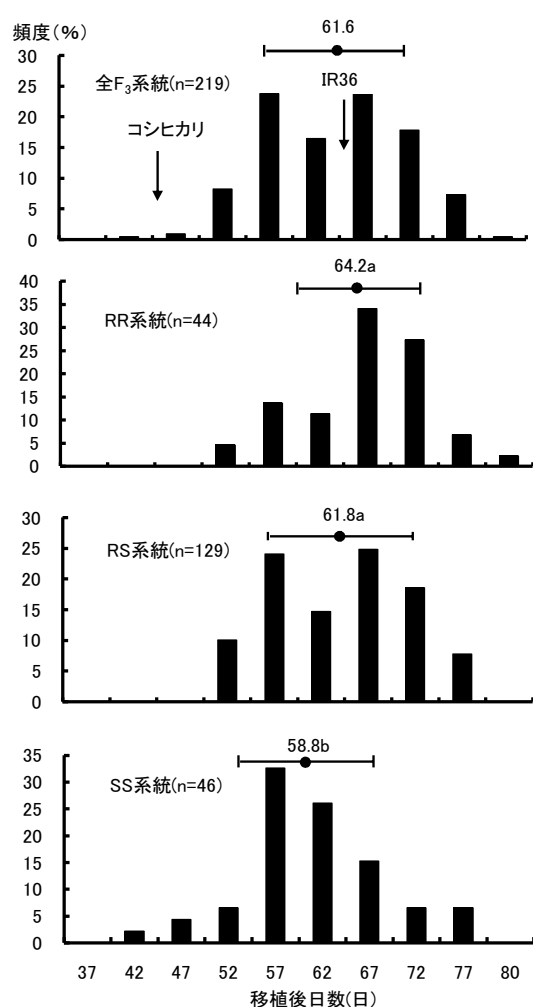


図 4. 各 F<sub>3</sub> 系統における出穂到達日数(平均)の頻度分布

- 1) 図中の および横線は各個体群の平均値および標準偏差をそれぞれ表す。
- 2) Tukeyの多重検定法により異なるアルファベットは 5% 水準で有意差あり。

### 3. F<sub>3</sub> 系統における出穂到達日数の変異

出穂到達日数は, 「IR36」が移植後 63.3 ± 2.2 日, 「コシヒカリ」が 43.8 ± 4.1 日であった。RR と SS 系統群間および RS と SS 系統群間で有意な差が認められ, SS 系統群よりも RR および RS 系統群の方がやや晩生化している傾向が見られた。RR 系統群においては移植後 63 ~ 67 日の系統が最も多く, 44 系統のうち 15 系統 (34.1%) であった。一方, SS 系統群は 46 系統のうち移植後 53 ~ 57 日の系統が 15 系統 (32.6%) で最も多く, 移植後 42.0 日の系統から 72.9 日の系統が見られ, 出穂到達日数の変異の幅も他系統と比較すると多様であった (図 4)。

### 考 察

Ogawa *et al.* (1991; 1998) は, IRRI に保存されている世界各地の広範なイネ遺伝資源に対しフィリピン産白葉枯病菌レース 1 ~ 6 を接種検定し, 主要品種群 Java14 (*Xa3*), TKM6 (*Xa4*), DZ192 (*x<sub>a5</sub>*), CAS209 (*Xa10*), TN1 (*Xa14*) および IR8 品種群 (*Xa11*) を見出し, これら品種群が各生態型の分化と密接に関連していることを示唆した。これら品種群のうち, TKM6 品種群 (*Xa4*) は典型的インド型, Java14 品種群は典型的日本型が属していると報告している。これら類別された品種群が品種分化と関係しているとすれば, イネ白葉枯病抵抗性遺伝子と品種分化に関わるとされている形質とは何らかの連動性があるはずである。

そこで, 典型的なインド型で *Xa4* 遺伝子を持つとされている IRRI の育成品種 「IR36」 (TKM6 を交配母本の 1 つに含む) と典型的な日本型育成品種 「コシヒカリ」 の雑種を用いて, 後代の形質分離の様相から白葉枯病抵抗性遺伝子 *Xa4* と分化に関わるとされている特性との関係を解析し, 双方に連鎖関係があるかどうかを解析した。

イネ白葉枯病抵抗性遺伝子 *Xa4* は Olufowote *et al.* (1977) によって最初に同定された。*Xa4* 遺伝子の日本産白葉枯病菌レースに対する反応については, Ogawa & Yamamoto (1987) が *Xa4* を持つ 「IR20」 および 「TKM6」 に対し日本産白葉枯病菌レース IA, IB, II, IIIa, IIIB, IV および V を用いた接種試験を行い, 接種した全てのレースに対して抵抗性があることを報告している。その後, 小川 (1993) により 「IR20」 および 「TKM6」 の日

本産白葉枯病菌レースに対する抵抗性は主働遺伝子 *Xa1* および *Xa4* によることが明らかにされている。また、*Xa4* のみを持つ準同質遺伝子系統の日本産白葉枯病菌レースに対する反応は、日本産レース I (T7174) に対して抵抗性を発揮するとともに、日本産レース II (T7147) および IIIA (T7133) に対しても抵抗性を示すことを明らかにした。本研究において、 $F_3$  系統 (「コシヒカリ」/「IR36」) の白葉枯病抵抗性検定の結果、 $F_3$  系統は 44 抵抗性ホモ (RR)、129 ヘテロ (RS) および 46 感受性ホモ (SS) に分離した ( $1:2:1$ ,  $\chi^2 = 6.98$ ,  $0.025 < p < 0.05$ )。また、分離系統において抵抗性個体が多く出現してことから、抵抗性は優性 1 遺伝子支配であると確認される。従って、小川 (1993) の報告からこの抵抗性遺伝子が *Xa4* であると結論できる。ヘテロ系統 (RS) が増えた理由として日印交雑によって得られた雑種のため、雑種不稔性が高く、分離比に歪みが生じた可能性が推測される。

アジア栽培イネは、加藤ら (1928) によりインド型と日本型の 2 亜種に分類されて以来、品種分化に関する様々な基準が提案されてきた (Glaszmann 1987, 松尾 1952, Nakagahra 1978)。Oka (1958) は雑種不稔性、籾形質、アルカリ崩壊性、フェノール反応および塩素酸カリウム抵抗性などを挙げている。また、佐藤 (1991) はフェノール反応、塩素酸カリウム抵抗性およびふ毛長がインド型と日本型を分類する主要な形質であると判断するとともに、これらの形質の値から、インド型と日本型の判別関数 ( $Z = Ph + 1.313 - 0.82H - 1.251$ ) を提案した。本研究では  $F_3$  系統の抵抗性から、 $F_2$  個体を RR, RS, SS 個体に識別し、個体群ごとに籾形質、フェノール反応、塩素酸カリウム抵抗性、ふ毛長および出穂到達日数を解析した。

籾長に関しては、RR 個体群および RS 個体群は SS 個体群に比べ有意に長くなったが、RR と RS 個体群間では有意な差は認められなかった。これは、RR 個体群が SS 個体群より長粒の個体に偏る傾向があることを示している。松尾 (1952) の分類 (a: ジャポニカ, b: ジャバニカ, c: インディカ) に当てはめると、本研究の籾形質の散布図は RR 個体群と籾長には連動性があり、*Xa4* と籾長が連鎖関係にある可能性が高い。*Xa4* 遺伝子は第 11 染色体上にあるとされている (Ogawa *et al.*

1986; Yoshimura *et al.* 1992)。また、籾長を支配するいくつかの QTL (量的遺伝子座) が第 11 染色体上にあると報告 (Xu *et al.* 2000; Yoshida *et al.* 2002) されており、第 11 染色体上に籾長に関する遺伝子が存在する可能性がある。

フェノール着色反応は、フェノール酸化酵素による Ph 遺伝子が関与しているとされている (栗山・工藤 1967)。本研究においては RS 個体群で着色した個体が最も多く (75.8%)、RR 個体群および SS 個体群は着色した個体がそれぞれ 55.8% および 65.2% であった。フェノール着色遺伝子が優性の 1 遺伝子と仮定して  $\chi^2$  検定を行った結果、 $0.025 < p < 0.05$  ( $3:1$ ,  $\chi^2 = 3.39$ ) であり、1 遺伝子支配であることが確認された。このフェノール着色反応の分布は、RR と SS 個体群間に有意差がなかったことから、*Xa4* 遺伝子と関連なく分離していると言える。ふ毛長は各個体群間に有意な差は認められなかった。塩素酸カリウム抵抗性に関して RR と SS 個体群間および RS と SS 個体群間では有意な差が認められたが、RR と RS 個体群間では有意な差は認められなかった。これは RR 個体群が SS 個体群より塩素酸カリウムにより高い抵抗性を示す傾向があることを示している。塩素酸カリウム抵抗性に関する遺伝子は多くの QTL に支配されているとされており、第 11 染色体上にもいくつかの関連する QTL があるとされている (Cai & Morishima 2002)。しかし、「IR36」は塩素酸カリウム溶液に対し「コシヒカリ」より感受性を示したが、RR 個体群は SS 個体群より塩素酸カリウム溶液に対して有意により高い数値を示す傾向があり、RR 個体群と塩素酸カリウム抵抗性には逆の連動性があった。これらのことから、*Xa4* とフェノール反応およびふ毛長には連鎖関係はなく、*Xa4* と塩素酸カリウム抵抗性の数値とは逆の相関があると推定される。

佐藤 (1991) はインド型と日本型の判別関数 ( $Z = Ph + 1.313K - 0.82H - 1.251$ ) を提案し、Z 値がプラスならばインド型、マイナスならば日本型に大別できるとしている。また、インド型 × 日本型の交雑  $F_2$  では品種集団内に見られる形質組合せの多くは消失すると報告されている (Sato *et al.* 1990)。本研究で得られた  $F_2$  個体のフェノール反応、塩素酸カリウム抵抗性およびふ毛長を判別式に当てはめ Z 値を求めた結果、RR 個体群と SS 個体群間お

よびRR個体群間とRS個体群間に有意な差が認められ、RS個体群とSS個体群間には有意な差は認められなかった。このことは、SS個体群がRR個体群よりZ値がプラスに偏る傾向にあることを示している。また、本研究でのF<sub>2</sub>雑種集団において、Z値に関わる各形質の組合せはSato *et al.* (1990)の報告より固定的ではないと推察された。さらに、F<sub>2</sub>雑種全体の頻度分布も連続的な変異を示し正規分布であった。

出穂到達日数に関して、RR系統群とSS系統群間およびRR系統群とRS系統群間では有意な差が認められ、RS系統群とSS系統群では有意な差は認められなかった。このことは、RR個体群がSS個体群より晩生化している傾向を示している。これらのことから、*Xa4*と出穂到達日数が連鎖関係にある可能性が高い。また、出穂到達日数は多くのQTLに支配されているが、第11染色体上にも報告があり(Xiao *et al.* 1996; Yu *et al.* 2002; Septiningsih *et al.* 2003; Li *et al.* 2003; Mei *et al.* 2003),これらの遺伝子との関連性も考えられる。

以上のことから、白葉枯病抵抗性遺伝子*Xa4*と分化に関わるとされる形質との間の連鎖関係に関して、籾長および出穂到達日数は*Xa4*遺伝子と連動しているが、籾幅、フェノール、籾厚およびふ毛長は連動していないと推定される。従って、白葉枯病抵抗性遺伝子*Xa4*を持つ品種は長粒で晩生化する可能性が考えられる。また、これら関連性のない形質や塩素酸カリウム抵抗性はインド型と日本型の品種分化に関し、他の環境的、人為的要因(温度感受性、人的選抜)などに関係する形質と連鎖ブロックを形成しているかもしれない。

## 要 約

イネ白葉枯病抵抗性遺伝子*Xa4*とイネ品種分化に関連する特性との連鎖関係を解析することを主目的とした。そのため、イネ白葉枯病抵抗性遺伝子*Xa4*を持つインド型イネ品種「IR36」とイネ白葉枯病感受性日本型品種「コシヒカリ」との交配から得られたF<sub>2</sub>およびF<sub>3</sub>雑種を供試し、個体ないし系統の形質分離を調査した。イネ白葉枯病菌日本産レースII (T7174)の剪葉接種検定において、F<sub>3</sub>系統(「コシヒカリ」/「IR36」)は44RR(抵抗性ホモ)系統、46SS(感受性ホモ)系統および

129RS(ヘテロ)系統に分離し、抵抗性は1遺伝子(*Xa4*)支配であることを確認した。このF<sub>3</sub>系統における白葉枯病抵抗性の分離から、F<sub>2</sub>個体をそれぞれRR個体、RS個体、SS個体に分類し、各個体群ごとに形質を解析した。籾長、籾幅、籾厚および籾長/幅比においては、RR個体群はSS個体群より長粒に偏る傾向にあったが、籾幅および籾厚には違いがなかった。また、RR個体群とSS個体群はフェノール反応およびふ毛長の分布に差異はないが、RR個体群はSS個体群より塩素酸カリウム抵抗性が強いスコアに偏る傾向があった。Z値は、全体がプラスに偏り、SS個体群はRR個体群よりさらにプラス値に偏る傾向があった。また、Z値の頻度は正規分布をしていた。これらのことから、白葉枯病抵抗性遺伝子*Xa4*は長粒および晩生遺伝子と連鎖関係にあることが示唆された。

キーワード: *Oryza sativa* L., 抵抗性遺伝子, 白葉枯病, 品種群.

## 謝 辞

本研究を実施するに当たり、圃場栽培において水田管理の労をとっていただいた農学部附属自然共生フィールド科学教育研究センター・木花フィールド(農場) 蔭東清一技官に深く謝意を表す。また、材料の養成に当たり協力頂いた当講座作物学教育研究分野の教員、院生および専攻生諸氏に謝意を表す。

## 引用文献

- Cai, W., H. Morishima (2002) QTL clusters reflect character associations in wild and cultivated rice. *Theor. Appl. Genet.* **104**, 1217-1228.
- Endo, N., T. Ogawa (1997) Isozyme genotypes of major cultivar groups resistant to bacteria blight in Asian rice. *Breeding Science* **47**, 237-243.
- Glaszmann, J. C. (1987) Isozymes and classification of Asian rice varieties. *Theor. Appl. Genet.* **74**, 21-30.
- 加藤茂苞・小阪 博・原 史六 (1928) 雑種植物の結実度より見たる稲品種の類縁について. 九州帝大農芸雑誌 **3**, 132-147.
- Kauffmann, H. E., A. P. K. Reddy, S. P. Y. Hsieh, S. D. Merca (1973) An improved technique for evaluating resistance of rice varieties to *Xanthomonas oryzae*. *Plant Disease Rep.* **57**, 537-541.

- 栗山秀雄・工藤政明 (1967) 稲の成熟穎黒色を支配する補足遺伝子PhおよびBhとそれらの地理的分布. 育雑 17, 13-19.
- Li, Z. K., S. B. Yu, H. R. Lafitte, N. Huang, B. Courtois, S. Hittalmani, C. H. Vijayakumar, G. F. Liu, G. C. Wand, H. E. Shashidhar, J. Y. Zhuang, K. L. Zheng, V. P. Singh, J. S. Sidhu, S. Srivantaneeyakul, G. S. Khush (2003) QTL  $\times$  environment interactions in rice. I. Heading date and plant height. *Theor. Appl. Genet.* **108**, 141-153.
- 松尾孝嶺 (1952) 栽培稲に関する種生態学的研究. 農技研報 D 3, 1-11.
- Mei, H. W., L. J. Luo, C. S. Ying, Y. P. Wang, X. Q. Yu, L. B. Guo, A. H. Paterson, Z. K. Li (2003) Gene actions of QTLs affecting several agronomic traits resolved in a recombinant inbred rice population and two testcross populations. *Theor. Appl. Genet.* **107**, 89-101.
- Nakagahra, M. (1978) The differentiation, classification and center of genetic diversity of cultivated rice (*Oryza sativa* L.) by isozyme analysis. *Trop. Agric. Res. Ser.* **11**, 77-82.
- Ogawa, T., T. Yamamoto, G. S. Khush, T. W. Mew (1986) The relationship between genes *Xa-3* and *Xa-6* for resistance to rice bacterial blight. *RGN* **3**, 79-80.
- Ogawa, T., T. Yamamoto (1987) Reaction rice cultivars resistant to Japanese and Philippine races of *Xanthomonas campestris* pv. *oryzae*. *JARQ* **21**, 138-145.
- Ogawa, T., G. A. Busto Jr, R. E. Tabien, G. O. Romero, N. Endo, G. S. Khush (1991) Grouping of rice cultivars based on reaction pattern to Philippine races of bacterial blight pathogen (*Xanthomonas campestris* pv. *oryzae*). *Japan. J. Breed.* **41**, 109-119.
- 小川紹文 (1993) イネ白葉枯病抵抗性遺伝子 (*Xa4*) の日本産レースに対する効果. 育雑 43 (別1), 168.
- Ogawa, T., N. Endo, G. A. Busto Jr., R. E. Tabien, S. Taura, G. S. Khush (1998) Data set on the variety group resistant bacterial leaf blight in rice. *Research Reports on Agricultural Development in the Hokuriku Area* **40**, 1-180.
- Oka, H. I. (1958) Intervarietal variation and classification of cultivated rice. *Indian J. Genet. & Plt. Breed.* **18**, 79-89.
- Olufowote, J. O., G. S. Khush, H. E. Kauffman (1977) Inheritance of bacterial blight resistance in rice. *Phytopathology* **67**, 772-775.
- Sato, Y. I., R. Ishikawa, H. Morishima (1990) Non random association of genes and characters found in *Indica*  $\times$  *Japonica* hybrids of rice. *Heredity* **65**, 75-79.
- 佐藤洋一郎 (1991) アジア栽培イネのインド型日本型品種群における籾形の差異. 育雑 41, 121-134.
- Septingsih, E. M., J. Prasetyano, E. Lubis, T. H. Tai, T. Tjubaryat, S. moeljopawiro, S. R. McCouch (2003) Identification of quantitative trait loci for yield and yield components in an advanced backcross population derived from the *Oryza sativa* variety IR64 and the wild relative *O. rufipogon*. *Theor. Appl. Genet.* **107**, 1419-1433.
- Xiao, J. H., J. M. Li, L. P. Yuan, S. R. Tanksley (1996) Identification of QTLs affecting traits of agronomic importance in a recombinant inbred population derived from a subspecific rice cross. *Theor. Appl. Genet.* **92**, 230-244.
- Xu, C. G., S. B. Yu, Q. Zhang, J. X. Li, Y. Z. Xing, Y. F. Tan (2000) Genetic bases of appearance quality of rice grains in Shanyou 63, and elite rice hybrid. *Theor. Appl. Genet.* **101**, 823-832.
- Yoshida, S., M. Ikegami, J. Kuze, k. Sawada, Z. Hashimoto, T. Ishii, C. Nakamura, O. Kamijima (2002) QTL analysis for plant and grain characters of Sake-brewing rice using a doubled haploid population. *Japan. J. Breed.* **52**, 309-317.
- Yoshimura, S., R. Nelson, A. Yoshimura, T. W. Mew, N. Iwata (1992) RFLP mapping of the bacterial blight resistance gene *Xa-3* and *Xa-4*. *RGN* **9**, 136-138.
- Yu, S. B., J. X. Li, C. G. Xu, Y. F. Tan, X. H. Li, Q. Zhang (2002) Identification of quantitative trait loci and epistatic interactions for plant height and heading date in rice. *Theor. Appl. Genet.* **104**, 619-625.