

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 7 日現在

機関番号：17701

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2012～2015

課題番号：24580009

研究課題名(和文) イネにおける全3雑種弱勢現象の多様性と普遍性の遺伝育種学

研究課題名(英文) The genetics and breeding science of diversity and universality in the three hybrid weakness phenomena in rice

研究代表者

一谷 勝之 (ICHTANI, KATSUYUKI)

鹿児島大学・学術研究院農水産獣医学域農学系・准教授

研究者番号：10305162

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,300,000円

研究成果の概要(和文)：イネにおける既知の3種類の雑種弱勢現象はそれぞれ1組の遺伝子の組合せ、すなわち、Hwa1-1とHwa2-1、Hwc1-1とHwc2-1、W-1とW-2によって引き起こされる。W-1、W-2による弱勢現象は再現できなかったため、残りの4遺伝子を分析した。連鎖分析によって染色体上の座乗位置を絞り込み、その領域における遺伝的多型性を調べることで、4弱勢原因遺伝子がそれぞれ単一起源であることを明らかにした。2種類の弱勢現象は病害抵抗性関連や光合成関連の遺伝子発現や細胞レベルでの生理学的現象が類似であることを明らかにした。また、新たな雑種弱勢様現象を野生イネ間の雑種第一代で発見した。

研究成果の概要(英文)：Three hybrid weakness phenomena have been reported for rice. Each phenomenon is caused by a different gene pair: Hwa1-1 and Hwa2-1, Hwc1-1 and Hwc2-1, and W-1 and W-2. Because the hybrid between the reported carriers of W-1 and W-2 showed normal growth, the other four genes were surveyed. The chromosomal locations of these genes were narrowed by linkage analysis. The haplotype analysis around the gene loci based on the DNA polymorphism, combined with the distribution survey, showed that each gene has a monophyletic origin. The two hybrid weakness phenomena are phenotypically different from each other. However, they showed similar expression of disease resistance-related genes and photosynthesis-related genes, and similar cell physiology. A new weakness-like phenomenon was identified in the hybrid between wild rice accessions.

研究分野：植物育種学

キーワード：生殖隔離 品種分化

1. 研究開始当初の背景

(1) 雑種弱勢現象は、生殖隔離の1つであり、正常な系統間の雑種第一代における弱々しい生育と定義される。病徴や弱々しさの程度によっては、雑種致死や雑種ネクロシスと呼ばれることもある。雑種弱勢は交雑育種の障害となる一方で、Bateson-Dobzhansky-Muller モデルに示されるように種分化の原動力の一つであるため、昔から育種学者、遺伝学者、進化学者の関心を引いてきた。報告者らは、雨宮・明峰(1963)が報告したイネ(*Oryza sativa*)雑種弱勢遺伝子 *HWC1*, *HWC2* (表1)の本体を明らかにし、それを交雑による遺伝子汚染防止に応用した特許出願をした。*HWC1*はシロイヌナズナ *LEUNIG* やキンギョソウ *STYLOSA* など発生上重要な機能を持つ遺伝子と相同であり、1アミノ酸の置換をもたらす突然変異によって野生型対立遺伝子 *hwc1-2* から弱勢を起こす対立遺伝子 *Hwc1-1* が生まれたことを明らかにしている。*HWC2*はNB-LRR 遺伝子をコードしており、その染色体上の位置から白葉枯病抵抗性遺伝子 *Xa1* の対立遺伝子の1つであることが明らかとなった。*HWC2* の対立遺伝子 *Hwc2-1* は *HWC1* の対立遺伝子 *Hwc1-1* の持つ1塩基置換による1アミノ酸置換を認識して過敏細胞死を生じ、雑種弱勢を引き起こす。シロイヌナズナの雑種ネクロシスで原因遺伝子の1つがNB-LRR 遺伝子であり、抵抗性反応と同様の過敏細胞死を引き起こしていることが示された(Bombliès *et al.* 2007)。シロイヌナズナとイネの例が一つずつであるが、弱勢を引き起こす遺伝子のうちの一方が同じ種類のタンパク質をコードしていることは極めて興味深い。

イネでは、上記の弱勢以外に2種類の雑種弱勢が知られている(表1)。1つは世界で初めて発見されたイネの雑種弱勢現象で *HWA1*, *HWA2* の2遺伝子の補足作用によって引き起こされる(Oka 1957)。また、*Oryza* 属の *O. glaberrima*, *O. barthii* 間における雑種弱勢現象は2個の遺伝子 *W-1*, *W-2* の補足作用によって引き起こさ

表1. 実験計画段階で研究対象としたイネ雑種弱勢遺伝子

弱勢を起こす遺		
遺伝子座	伝子の組合せ	弱勢を起こす遺伝子をもつ品種
<i>HWA1</i>	<i>Hwa1-1</i>	P.T.B.7, T0418(いずれもインド原産)
×	×	P.T. B. 10, P.T.B. 8, A. D. T. 14, A. D. T.4, M. T. U. 9(いずれもインド原産)
<i>HWA2</i>	<i>Hwa2-1</i>	
×	×	Jamaica(ペルー原産の熱帯日本型品種)
<i>HWC1</i>	<i>Hwc1-1</i>	
×	×	温帯日本型品種の多くがもち、熱帯日本型、インド型では稀
<i>HWC2</i>	<i>Hwc2-1</i>	
<i>W-1</i>	<i>W-1</i>	多くの <i>O. barthii</i> 系統
×	×	
<i>W-2</i>	<i>W-2</i>	一部の <i>O. glaberrima</i> 品種

れる(Chu and Oka 1972)。*W-1*, *W-2*の遺伝子の染色体上の座乗位置は明らかにされていない。

近年、弱勢とは別の生殖隔離現象である雑種花粉不稔、雑種崩壊を引き起こすイネ遺伝子が特定されている(Yamagata *et al.* 2010, Yamamoto *et al.* 2010)。今や、イネゲノムが解読され、また、OMAP プロジェクトで野生イネのゲノムのBACライブラリーも構築されており、かつては分析不可能であった遺伝現象を分析する基盤が揃っている。これら2種類の雑種弱勢現象を解明することで、雑種弱勢に共通の遺伝基盤があるかどうかが明らかになることが期待される。雑種弱勢は他品種の交雑によって生じる遺伝子汚染を回避する対策に用いるが、複数の弱勢現象を理解することで、回避の精度をより高める効果も期待される。

2. 研究の目的

(1) イネの3つの雑種弱勢現象のうちの2つの雑種弱勢現象を支配する4原因遺伝子の染色体上の座乗位置を決定し、*HWC1*, *HWC2* については遺伝子を特定した。これら3雑種弱勢をすべて対象とし、遺伝学的、生理学的、形態学的手法を用いて、3種類の現象の共通点、相違点を探る。他の植物種で見いだされた雑種弱勢の情報に加え、弱勢遺伝子が誕生する条件、弱勢遺伝子が系統分化、種分化に果たした役割について考察する。

3. 研究の方法

(1) *HWA1*, *HWA2* 遺伝子の特定 温帯日本型品種台中65号(T65)は *HWA1*, *HWA2* の弱勢遺伝子をもたず、また、同遺伝子座の弱勢遺伝子をもつインド品種との間で高い頻度のDNA多型を示す。この品種を用いて *HWA1*, *HWA2* が分離する集団を栽培し、DNAマーカーを用いた高密度連鎖解析を行った。研究に際し、生物研ジーンバンクから *Hwa1-1* をもつP.T.B.10, A.D.T.14, *Hwa2-1* 遺伝子をもつP.T.B.10の分譲を受けた。これらの間の雑種第一代で雑種弱勢が生じることを確認してから(Ichitani *et al.* 2011)、研究を進めた。まず、弱勢の表現型が対応する三系交雑集団によって遺伝子の場所をある程度絞り込んだのち、弱勢遺伝子をもつ品種にT65の戻し交雑を進めながら分離系統を育成し、DNAマーカーを用いた高密度連鎖解析を行った。F₂ 集団から選ばれた組換え型個体は別の弱勢遺伝子をホモでもつ系統と交配して後代の弱勢個体の出現頻度から弱勢遺伝子の遺伝子型を明らかにした。

(2) 雑種弱勢遺伝子の分布 これまでの知見では、*Hwc1-1* 遺伝子はペルー原産の熱帯日本型品種Jamaicaだけがもち、*Hwc2-1* 遺伝子は温帯日本型品種に偏って分布している。また *Hwa1-1*, *Hwa2-1* 遺伝子はインドのインド型の一部の品種に分布している。これら弱勢遺伝子の分布を効率よく調査するため、生物研ジーンバンクから分譲を受けた世界イネコアコレクション

ン(WRC)69 品種ならびに日本在来イネコアコレクション(JRC)50 品種を供試した。Hwc2-1の分布では、両コアコレクションの全品種を供試し、Hwc1-1 遺伝子をもつ Jamaica と交配し、Ichitani *et al.* (2001), Saito *et al.* (2007)に従って弱勢・正常の評価を行った。Hwa1-1, Hwa2-1 遺伝子については、T65 を遺伝的背景に持つ準同質遺伝子系統を作成し(BC₃F₂の後代)、それらを WRC の 57 ならびに 56 品種と交配して、それぞれ Hwa2-1 および Hwa1-1 遺伝子の分布を調査した。葉の黄化、少分げつを弱勢の指標とした。また、Oka (1957)が Hwa1-1 または Hwa2-1 遺伝子をもつと判定した系統を国立遺伝学研究所から分譲していただき、同様に調査した。T65 は Hwc2-1 遺伝子をもち、上記準同質遺伝子系統も T65 由来の Hwc2-1 遺伝子をもつことから、これにより Hwc1-1 遺伝子の分布も同時に調査した。また、HWC2, HWA1, HWA2 については遺伝子周辺の DNA 多型に基づきハプロタイプ分析を行った。両コアコレクションのほとんどの品種は、Ebana *et al.* (2010)により、4,357 の SNP に基づく品種分類が行われている。しかし JRC の 7 品種は分析されておらず、また、SNP 情報は公開されていない。そのため、主に Ichitani *et al.* (2011)で用いた 40 の Indel マーカーによって全品種を調査し、再分類を行った。

- (3) W-1, W-2 遺伝子による雑種弱勢現象の再現。遺伝研から分譲を受けた W-1, W-2 遺伝子をもつとされる系統間で交配を行い、Chu and Oka (1972)に報告された雑種弱勢が発現するかどうか調査した。
- (4) 生理学・形態的解析 HWA1, HWA2 による雑種弱勢は、発芽後約 1 ヶ月後から葉の黄化、根の生育不良という形で現れる。これらの現象は細胞死を示唆するが、以下の生理学的解析で明らかにした：クロロフィル含量の測定、細胞からのイオン漏出の測定、エバンスブルーによる染色。また、形態学的解析として弱勢個体とその両親の生育調査を行った。
- (5) 遺伝子発現解析 Hwc1-1, Hwc2-1 による雑種弱勢では病害抵抗性関連遺伝子の発現が増加し、光合成関連遺伝子の発現が現象していた。Hwa1-1, Hwa2-1 による弱勢現象で遺伝子発現レベルで類似性があるかどうか調べた。Hwa2-1 をもつ P.T.B.7 と Hwa1-1 をもつ A.D.T.14 の雑種第一代を 28 度の恒温器内で 14 時間日長条件で栽培した。播種後 70 日目に第 11 葉と第 13 葉から RNA を抽出し、リアルタイム RT-PCR により、12 個の病害抵抗性関連遺伝子および 4 個の光合成関連遺伝子の発現量を調査した。
- (6) 野生イネ間の交配で見出された新たな雑種弱勢様現象 (3)の雑種弱勢現象が再現されなかったため(後述)、偶然見出した別の雑種弱勢様現象について分析する

ことにした。インドの野生イネ *O. rufipogon* 系統 W106 とオーストラリア野生イネ *O. rufipogon* 系統 W2109 の間の雑種第一代は草丈が低く、分げつが減り、葉の先端が黄化するという症状が生じる。なお、W106 は国立遺伝学研究所から、W2109 は国立遺伝学研究所ナショナルバイオリソースプロジェクトから分譲を受けた。オーストラリアには栽培イネ *O. sativa* と同じ AA ゲノムをもつ別の野生イネ *O. meridionalis* も分布する。上述の現象が W106 と *O. meridionalis* の間でも起こるかどうかが明らかにするため、両者の雑種を作成した。T65 は、上記いずれの野生イネ系統との間の雑種第一代も正常に生育する。雑種弱勢様現象の座乗位置を明らかにするため、(W2109 × T65) × W106, W2109 × (T65 × W106) の 2 三系交配集団を育成し、連鎖分析を行った。

4. 研究成果

- (1) HWA1 は最終的に日本晴の Pseudomelecule 4 における 25,635-25,698 kbp の範囲に座乗し、HWA2 は 25,462-255,766 kbp の範囲に座乗した。Hwa1-1 をもつ品種 A.D.T.14 と Hwa2-1 遺伝子をもつ P.T.B.7 の全ゲノム配列を次世代シーケンサー Hiseq で解読し、候補領域を抽出して解析を行った。HWA1 遺伝子の候補遺伝子は、弱勢を起こさない正常遺伝子をもつ日本型品種 日本晴に対して複数の塩基変異が見出された。日本晴で HWA2 の候補領域には病害抵抗性遺伝子ホモログが見出されていたが、Hwa2-1 をもつ P.T.B.7 では対応する塩基配列がほとんど欠失していた。これは、日本晴の塩基配列に基づいて設計したプライマーが P.T.B.7 では増幅しないことと符合した。以上の結果は P.T.B.7 と日本晴との間で大規模な構造変異が起きていることを示唆する。P.T.B.7 のこの領域における塩基配列情報を正確に得るために、ロングリードが特徴である PacBio で 4 セル分 全ゲノム解析を行い、当該領域をカバーすると思われるリードを探索中である。PacBio は精度が劣るため、PacBio のデータと Hiseq のデータを組み合わせることで、精度の高いコンテイングが作成されると考えられた。両遺伝子の候補領域周辺には、いもち病抵抗性遺伝子 *PIK*、白葉枯病抵抗性遺伝子 *XA21*, *XA10*, *XA23*, *XA3*, *XA4* などが座乗している。
- (2) Hwa1-1 は 56 の WRC 中 14 品種に存在した。Hwa2-1 は 57 の品種を調査したが、どの品種にも存在しなかった。また、検定系統のうちのとどちらか一方を交配した 58 品種は HWC1, HWC2 の雑種弱勢に見られる表現型を示さなかったことから、これらはすべて Hwc1-1 遺伝子を持たないと判断された。Hwa1-1 をもつ WRC 品種の原産国はインド、ネパール、ブータン、ミャンマー、中国、フィリピン、インドネシア、アメリカであった。品種群で分けると、熱帯日本型 1, 中間型 2, *indica* 7, *aus4* であった。すなわち、Hwa1-1 遺伝子の

分布は Oka (1957)が報告したような「インドのインディカ品種の一部」よりも明らかに広がった。Oka (1957)が弱勢遺伝子をもつと報告した品種は、いずれも補足的な作用を示す遺伝子との共存で弱勢を示した。*Hwa1-1* を持つ品種は特有のハプロタイプを共有していた。また、HiSeq で A.D.T.14 に検出した Indel を共有した。*Hwa1-1* を持たない品種にはこの Indel が見出されないことから、Indel の近くに *HWA1* 遺伝子があることが示唆された。この Indel は連鎖分析における遺伝子座乗候補領域に存在することから、連鎖分析の妥当性を支持する。このことは、*Hwa1-1* は単一起源であることを示している。また、P.T.B.7 に見出された SNP を検出できるように CAPS マーカーを設計し、両コアコレクションならびに Oka (1957)の材料を分析したところ、*Hwa2-1* 遺伝子をもつ系統だけでこの SNP が検出された。この SNP は *HWA2* 遺伝子の遺伝子座乗候補領域に存在することから、連鎖分析の妥当性を支持する。

Hwa2-1 遺伝子は、両コアコレクションの 119 品種中 37 品種に分布した。それらのうち 30 品種は温帯日本型であり、残りは熱帯日本型が 4 品種、*indica* が 2 品種、*aus* が 1 品種であった。これらはすべて共通のハプロタイプを示し、同一起源であることが示唆された。37 品種中 36 品種が *HWC2* 座に密接に連鎖するフェノール反応性遺伝子(*Ph*)座で、フェノールに反応しない対立遺伝子 *ph* をもった。この遺伝子は日本型の祖先で人為的に選択された可能性があり(Yu *et al.* 2008)、*Hwa2-1* 遺伝子は *ph* 遺伝子に引きずられて温帯日本型に広まった可能性が示唆された。一方、*hwa2-2* 遺伝子をもつ 82 品種では多くのハプロタイプに分かれたが、同一ハプロタイプを複数の品種群で共有する傾向が見出された。あるハプロタイプは 10 の *indica*、9 の熱帯日本型、1 つの中間型で共有されていた。このハプロタイプはイネ白葉枯病抵抗性遺伝子 *Xa1* をもつ Java 14 と同じであり(Kuboyama *et al.* 2009)、ほとんどの品種が *Xa1* と同じ抵抗性反応を示す。このハプロタイプは *Xa1* のイントログレーションによって複数の品種群に分布した可能性が示唆された。

検定交雑を行っていない品種を含め、2 コアコレクション全系統で *HWA1*、*HWA2* 座乗領域の DNA マーカーのハプロタイプで分類したところ、*Hwa1-1* 遺伝子をもつ系統群は他から明らかにかけ離れた 1 群を成した。残りの系統は、温帯日本型の約半分、*aus* の一部、*indica* の一部から成る 1 群、*indica* の大半と温帯日本型の約半分からなる 1 群、熱帯日本型から成る 1 群の 3 群に大別された。*HWA1* でも *HWC2* と同様にゲノム全体の分類とハプロタイプで分

けたときの分類で不一致が見られた。

- (3) 弱勢が起こるはずのいずれの組合せでも、報告されたような *W-1*、*W-2* 遺伝子による弱勢現象が観察されなかったため、原因遺伝子の連鎖分析を行うことができなかった。
- (4) *Hwa1-1*、*Hwa2-1* による弱勢の顕著な症状は葉の黄化であり、第 7~8 葉が展開したところに下位葉から黄化し、黄化した葉ではクロロフィル含量と SPAD 値が減少していた。トリパンプルー染色およびイオン漏出の測定により、黄化した葉では細胞死が起きていることを明らかにした。また、細胞死に先立って活性酸素の一種である過酸化水素が発生することも明らかにした。P.T.B.7 と A.D.T.14 の雑種を両親とともに 28 または 34 で栽培した。28 では雑種は葉の黄化、葉の SPAD 値の低下、分げつ数の減少が見られたが、草丈と葉齢は両親と変わらなかった。また、最大根長、総根長、根の乾物重を測定したが、播種後 60 日目の総根長は両親よりも短い傾向があった。雑種を 34 で栽培すると、葉の黄化のタイミングは 28 と同じで SPAD 値の低下も抑えることができないが、分げつ数は 28 よりも多くなった。また、28 と比べて、34 での根の乾物重は変わらないが、総根長は長くなった。
- (5) 28 で栽培した雑種第一代と両親の葉齢は同じように進行し、差は見られなかった。雑種第一代では下位葉から黄化が始まり、播種後 70 日目では、第 11 葉は黄化していたが、第 13 葉は黄化せずに緑色をしていた。一方、両親ではこれらの葉位の葉は正常であり、緑色をしていた。これらの葉を用いて遺伝子発現を調査した結果、両親と比べて雑種第一代の黄化した葉では、10 個の病害抵抗性関連遺伝子 (PR1A, PR1B, キチナーゼ遺伝子等) の発現が増加し、3 個の光合成関連遺伝子の

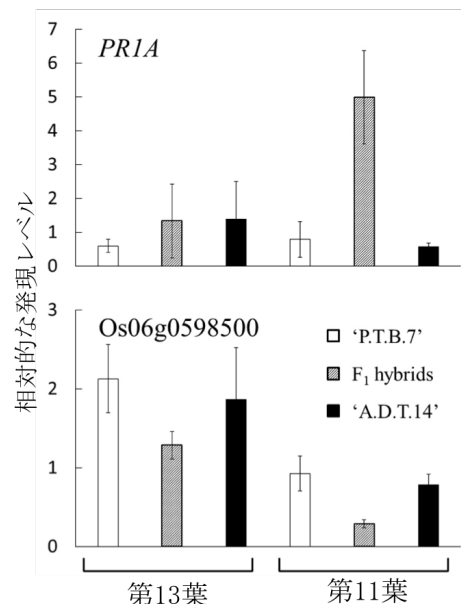


図. P. T. B. 7 と A. D. T. 14 の間の雑種の葉における相対的な遺伝子発現レベル

発現が減少していた(図1).したがって,*Hwa1-1*と*Hwa2-1*による雑種弱勢においても過敏感反応が生じていることが示唆された.

(6) *O. meridionalis* 系統 W1297, W1299 も W106 との雑種第一代が前述の雑種弱勢様の表現型を示した. W106 × (T65 × W2109) では正常: 弱勢=23: 10, (W106 × T65) × W2109 では正常: 弱勢=20: 31 に分離した. W106 × (T65 × W2109) の分析の結果, 雑種弱勢に関わる W2109 側の遺伝子は第7染色体の DNA マーカー RM500 と C30372 の間に座乗すると推定された. W106 の側の遺伝子については, 座乗染色体を明らかにすることができなかった. その原因として, 遺伝的背景がばらつくことが考えられる. T65 × (T65 × W106), T65 × (T65 × W2109) の BC₁F₁ 世代から互いに無作為に選んだ個体間の雑種からも葉の先端が黄化することが分離することを確認しているため, 引き続き T65 背景への戻し交雑を進めることで, 原因遺伝子の連鎖分析が容易になることが期待される. また, 一般に遺伝的に遠縁と考えられる *O. rufipogon* と *O. meridionalis* の間で雑種弱勢様遺伝子の一つを共有しているならば, オーストラリアにおける AA ゲノム野生イネの起源を探る上で有益な情報となる.

(7) 以上のように2つの雑種弱勢現象を支配する2組の遺伝子 *HWC1* と *HWC2*, *HWA1* と *HWA2* について, これまでの分析結果と合わせ, 染色体の座乗位置, 弱勢原因遺伝子の分布, 生理学的解析を進めることができた. Chu and Oka (1972) が見出した雑種弱勢現象は再現することが出来なかったが, 野生イネ間で新たな雑種弱勢様現象を見出した. この現象については, 深く追究できなかったため上記2つの現象について, 他の研究者から得られた知見も合わせ普遍性と多様性について考察する.

普遍性 1 弱勢を引き起こす一方の遺伝子 (*Hwa1-1*, *Hwc2-1*) は(比較的)多くの品種がもち, もう一方の遺伝子 (*Hwa2-1*, *Hwc1-1*) はごく一部の品種がもち. これと同じ傾向は, Yamamoto *et al.* (2010), Fukuoka *et al.* (1988) の雑種崩壊現象, Sato and Morishima (1988) の雑種クロロシス現象でも見出される.

普遍性 2 弱勢原因遺伝子座が病害抵抗性遺伝子が密な領域の近傍に座乗する. 特に, 本研究の対象とした *HWA1* (*HWA2*), *HWC2* の場合, とともに白葉枯病抵抗性遺伝子が密に座乗する領域(染色体 11 長腕, 染色体 4 長腕)に座乗する. シロイヌナズナでは雑種弱勢遺伝子原因遺伝子の一つが耐病性遺伝子ホモログであること (Bombliès *et al.* 2007), レタスの雑種崩壊遺伝子原因遺伝子の一つが耐病性遺伝子であること (Jeuken *et al.* 2009) が知られていることから, *HWC1*, *HWC2* 以外の本研究対象遺伝

子が病害抵抗性遺伝子と同座である可能性がある.

普遍性 3 弱勢遺伝子は単一起源である. *Hwa1* 遺伝子, *Hwc2* 遺伝子をもつ品種はそれぞれ同一ハプロタイプを共有していたことから, それぞれ単一起源と考えられた. (6) で分析した遺伝子については, 単一起源であれば, 遺伝的に遠いと思われるオーストラリア AA ゲノム野生イネ 2 種間での遺伝子交流, または一方の種がもう一方の種から分化したことを示唆する. Tsunewaki らのコムギ近縁種の雑種ネクロシス, 雑種クロロシスの一連の研究 (Tsunewaki 1971, Tsunewaki and Nakai 1973 など) からコムギの起源に関する有力な情報が得られていることから, (6) で分析した遺伝子がオーストラリアの野生イネの分化に有力な情報をもたらすことが期待される.

普遍性 4. 病害抵抗性関連遺伝子, 光合成関連遺伝子が雑種弱勢に関わる. 遺伝子の発現レベルが雑種弱勢の原因なのか, 結果なのかは不明であるが, 同じような傾向を示す.

普遍性 5 根の生育が抑制される. これは *Hwc1-1*, *Hwc2-1* による弱勢で顕著であるが, *Hwa1-1*, *Hwa2-1* による弱勢でも観察される. 多様性 多様であることは表現型などから自明であるが, 重要な点を列挙する.

多様性 1. 地上部. *Hwa1-1*, *Hwa2-1* による弱勢では葉が黄化するが, *Hwc1-1*, *Hwc2-1* による弱勢では正常型よりも葉色の緑が濃くなる.

多様性 2. 高温に対する反応. *Hwc1-1*, *Hwc2-1* による弱勢では高温(34度)により弱勢が緩和され根が伸長するが, *Hwa1-1*, *Hwa2-1* による弱勢では高温で緩和されなかった.

多様性 3. *HWC1*, *HWC2* は互いに別の染色体に座乗するが, *HWA1*, *HWA2* は極めて密接に連鎖している. そのため, *Hwc1-1* で見られた遺伝子の量効果 (Ichitani *et al.* 2007) を分析するのが困難である.

研究を進める過程で, 偶然にも上述の遺伝子以外が原因と思われる雑種弱勢現象も発見した. 研究期間の後半だったため, 深く追究することができなかったが, 研究を進めれば, さらに多くの雑種弱勢現象が見出されることが予想される. *Nicotiana* 属では種間雑種で致死現象が頻繁に見出されるので, *Oryza* 属でも (6) に挙げたような現象がさらに見つかる可能性が高いと考えられる. もし, 雑種弱勢現象が病害抵抗性と関連する「普遍性」があれば, 弱勢現象を通して未知の病害抵抗性関連遺伝子を見出される可能性もある.

冒頭で述べたように, 雑種弱勢現象は生殖隔離現象の一つであり, 種分化の原動力の一つであるが, *HWA1*, *HWC2* の対立遺伝子のハプロタイプ分析と品種群との関係を見る限り, 一筋縄ではいかないようである. 自殖性の作物であるイネの場合, 連鎖ブロックにおける人為選抜の対象となる遺伝子に引きずられることを考慮に入れる必要がある.

次世代シーケンサー技術の進展に伴うイネゲノム情報の蓄積(例えば The 3,000 rice

genomes project 2014)はめざましい。これを有効利用することで、イネ雑種弱勢現象の分析が益々効率的に行われるはずである。一方で雑種の表現型という古典的な手法で膨大なゲノム情報に育種学的、進化学的な意味を持たせることができるような研究の進展を期待している。

研究材料の分譲を受けた生物研ジーンバンク、国立遺伝学研究所、同ナショナルバイオリソースプロジェクトに御礼申し上げます。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計 0 件)

[学会発表](計 4 件)

- (1) 一谷勝之、古賀功明、坂口瑛進、田浦悟、石川隆二、手塚孝弘、久保山勉。生物研世界イネコアコレクションにおける雑種弱勢遺伝子 *Hwa1-1*, *Hwa2-1* の分布。日本育種学会 127 回講演会。2015 年 3 月 21 日～22 日 玉川大学(東京都・町田市)
- (2) 白柿薫平、一谷勝之、久保山勉、梁瀬雅則、森川利信、手塚孝弘。HWA1 と HWA2 によって生じるイネ雑種弱勢の遺伝子発現解析日本育種学会 127 回講演会。2015 年 3 月 21 日～22 日 玉川大学(東京都・町田市)
- (3) 野副佑樹、一谷勝之、石川隆二、佐藤雅志、佐藤洋一郎、中村郁郎、田浦悟、佐藤宗治。アジアの野生イネとオーストラリアの野生イネの雑種第一代に見出された雑種弱勢様現象。日本育種学会 124 回講演会。2013 年 10 月 12 日～13 日 鹿児島大学 (鹿児島県・鹿児島市)
- (4) 一谷勝之、浦田千恵子、田浦悟、手塚孝弘、沖山友哉、久保山勉。イネ雑種弱勢遺伝子 *HWA1*, *HWA2* の高密度連鎖解析。日本育種学会第 123 回講演会 2013 年 3 月 27 日～28 日 東京農業大学 (東京都・世田谷区)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

一谷 勝之 (ICHITANI KATSUYUKI)
鹿児島大学・学術研究院農水産獣医学域農学系・准教授

研究者番号：10305162

(2) 研究分担者

久保山 勉 (KUBOYAMA TSUTOMU)
茨城大学・農学部・教授

研究者番号：10260506

手塚 孝弘 (TEZUKA TAKAHIRO)
大阪府立大学大学院・生命環境科学研究科・講師