

## 作物の育種・その理論と応用(197)

誌名	農業技術
ISSN	03888479
著者	藤巻, 宏
巻/号	33巻1号
掲載ページ	p. 5-10
発行年月	1978年1月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター  
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council  
Secretariat



# 戻し交雑法によるイネ育種の新しい技術 (2)

— 講座 作物の育種・その理論と応用 7 —

藤 巻 宏

## 4. 遺伝的組換え促進技術

1) 戻し交雑法における目標遺伝子座周辺の遺伝的組換え促進技術 戻し交雑法による育種では、目標遺伝子座の周辺の不利な連鎖が大きな問題となる。このような場合、目標遺伝子座の周辺に多くの有効な遺伝的組換えを起させなければならない。有効な遺伝的組換えは、2つ以上のヘテロな遺伝子座を含む連鎖ブロックにしか起らない。たとえば、 $Ab/aB$  という遺伝子型を考えた場合、 $A$  と  $b$  の間で生ずる組換えは有効な組換えであって、新しい遺伝子型  $AB/aB$  や  $Ab/AB$  などを生ずる。しかし、 $Ab/Ab$ 、 $Ab/ab$ 、 $aB/AB$  などのように1つもヘテロ接合遺伝子座を含まないか、あるいは1つしかヘテロ接合性遺伝子座がないような連鎖ブロックで組換えが起っても新しい遺伝子型は生じないため、有効な組換えは起り得ないことになる。

このような観点に立って、目標遺伝子座の周辺に有効な遺伝的組換えを高率で起すには、この遺伝子座をヘテロ接合性としておくことが大きな前提条件となる。ある遺伝子座を高い確率でヘテロ接合性に保持するには、次の3つの方法が考えられる。

戻し交雑法 (B法)：目標遺伝子座に関するヘテロ接合体を選んで、反復親に繰り返し交雑する。2重ヘテロ接合体を  $aB/Ab$  とし、反復親を  $Ab/Ab$  とする。 $t$  回の戻し交雑によって、組換え型 ( $AB/Ab$ ) を得る確率は  $1-(1-c)^t$  である。これを完全固定すると、希望遺伝子型 ( $AB/AB$ ) の頻度は次式となる。

$$P_B = \frac{1}{2} [1 - (1-c)^t]$$

相互交雑法 (R法)：2重ヘテロ接合体 ( $aB/Ab$ ) を出発点として、雑種集団個体間で相互交雑を繰り返す。 $t$  回の相互交雑によって得られる雑種集団では、連鎖不平衡値 (2重ヘテロ接合体  $Ab/aB$  と  $AB/ab$  との頻度差) は  $D = \frac{1}{4}(1-2c)(1-c)^{t-2}$  となる。これを使って、希望遺伝子型の頻度を表わすと次のようになる。

$$P_R = \left( \frac{1}{4} - D \right) \left( \frac{3}{4} + D \right) + \frac{1}{(1+2c)} \left[ 2c \left( \frac{1}{4} + D \right)^2 + \left( \frac{1}{4} - D \right)^2 \right]$$

ヘテロ接合体選抜法 (S法)：2重ヘテロ接合体 ( $aB/$

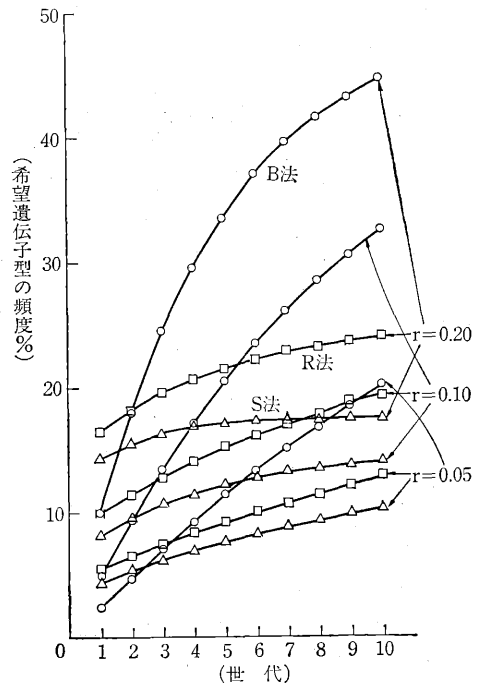
$Ab$ ) を自殖して、目標遺伝子に関するヘテロ接合体 ( $B/b$ ) を選び再び自殖する。この操作を  $t$  回繰り返して得られる雑種集団では、目標遺伝子に関してヘテロの接合性の4種類の遺伝子型 ( $aB/Ab$ 、 $AB/ab$ 、 $AB/Ab$  および  $aB/ab$ ) が出現する。これらの頻度をそれぞれ  $f_1^t$ 、 $f_2^t$ 、 $f_3^t$  および  $f_4^t$  とすれば、次の関係が成り立つ。

$$\begin{pmatrix} f_1^t \\ f_2^t \\ f_3^t \\ f_4^t \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} (1-c)^2 & c^2 & 0 & 0 \\ c^2 & (1-c)^2 & 0 & 0 \\ c(1-c) & c(1-c) & 1 & 0 \\ c(1-c) & c(1-c) & 0 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} f_1^{t-1} \\ f_2^{t-1} \\ f_3^{t-1} \\ f_4^{t-1} \end{pmatrix}$$

この関係から、それぞれの頻度を計算することができる。これら4種類の遺伝子型の中で、完全固定によって希望遺伝子型 ( $AB/AB$ ) を生ずる可能性のあるのは前の三者である。これらから得られる希望遺伝子型頻度は次のようになる。

$$P_S = \frac{c}{(1+2c)} f_1^t + \frac{1}{2(1+2c)} f_2^t + \frac{1}{2} f_3^t$$

これらの3種類の育種方式で雑種集団を維持した場合の希望遺伝子型の出現頻度 ( $P_B$ 、 $P_R$  および  $P_S$ ) を3



第1図 目標遺伝子座の周辺での遺伝的組換え促進効果

水準の組換え価 ( $c=0.05, 0.10, 0.20$ ) で比較したのが第1図である。B法は選抜と交雑を毎世代行う最も手間のかかる育種方式であるが、組換え効率は最も高い。これに対し、S法はヘテロ接合体選抜を行うだけで最も省力的育種方式であるが、組換え効率が低い。R法は組換え効率はかなり高いが、雑種集団内の相互交雑に相当の手間を必要とする。B法とS法では、目標遺伝子の周辺にとくに多くの組換えが生ずるが、R法ではヘテロ接合性の連鎖ブロックには万遍なく有効な組換えが促される。

## 2) 各種育種方式の下での連鎖ブロックの長さに関する Hanson の理論

各種の育種方式で雑種集団を維持する場合、親と同じ遺伝子構成をもつ連鎖ブロックの長さが、どのように変化するかを Hanson (1959) が理論的に明らかにした。

この理論では、染色体 (または連鎖ブロック) の長さを特別な方法で定義している。ある染色体に1回の減数分裂によって生ずる組換え数 ( $x$ ) の期待値  $E(x)$  を、その染色体の長さ  $s$  としている。

$$s = E(x) = \sum_{x=0}^{\infty} xP$$

$P$  は1回の減数分裂で、その染色体に丁度  $x$  個の組換えの生ずる確率で、平均および分散が  $s$  のポアソン確率である。

Hanson の理論の中で使われているもう1つの重要な概念は、等価染色体長 (equivalent chromosome length の仮訳) の考えである。一定の育種方式で雑種集団を維持した場合、ある染色体上に生ずる有効な遺伝的組換えの積算数がただ1回の減数分裂によって生ずると仮定して、定義される染色体の長さを等価染色体長  $s'$  とする。

たとえば、純系品種間交雑による  $F_2$  集団では  $s'=s$ 、 $t$  回相互交雑を繰り返した集団では  $s'=ts$ 、さらに  $t$  回自殖を行って得た集団では  $s'=2s(1-1/2^{t-1})$  となる。

これらの概念を使うと、ある育種方式の下での親の連鎖ブロックの長さの期待値は次式で求めることができる。

$$E(c) = \frac{s}{s'} [1 - e^{-s'}]$$

自殖で集団を維持する場合、 $F_2$  世代では  $E(c)=1-e^{-s}$  であり、 $F_{\infty}$  世代では  $E(c)=\frac{1}{2}(1-e^{-2s})$  となる。この関係から、 $F_1 \rightarrow F_2$  に生ずる組換えの効果は、 $F_2 \rightarrow F_{\infty}$  の間に生ずる全部の組換えの効果に匹敵することがわかる。相互交雑を  $t$  回行うと  $E(c)=\frac{1}{t}(1-e^{-ts})$  となり、遺伝的組換えが著しく促進される。

戻し交雑法によりヘテロ接合性に保持する目標遺伝子座の片側のヘテロ接合性の連鎖ブロックの長さの期待値は次式となる。

$$E(c) = \frac{1}{t} (1 - e^{-\frac{1}{2}ts})$$

この式を用いて、戻し交雑の進展にともなうヘテロ接

第6表 戻し交雑集団における目標遺伝子座の片側のヘテロ接合性の連鎖ブロックの長さ (期待値) (Hanson, 1959)

染色体の長さ	B <sub>1</sub>	B <sub>2</sub>	B <sub>3</sub>	B <sub>4</sub>	B <sub>5</sub>	B <sub>6</sub>	B <sub>8</sub>	B <sub>10</sub>	B <sub>12</sub>	B <sub>20</sub>
0.5	0.221	0.197	0.176	0.158	0.143	0.129	0.108	0.092	0.079	0.050
1.0	0.393	0.316	0.259	0.216	0.184	0.158	0.123	0.099	0.083	0.050
2.0	0.623	0.432	0.317	0.245	0.199	0.166	0.125	0.100	0.083	0.050

合性の連鎖ブロックの長さを求めると、第6表のとおりになる。

以上のような連鎖ブロックの長さに関する理論的研究の結果から、自殖性作物の雑種集団では、個体間で任意に相互交雑を行うことによって遺伝的組換えが著しく促進されること、また、戻し交雑法でヘテロ接合性に保持される目標遺伝子座の周辺では、きわめて効率よく遺伝的組換えが促されることがわかる。

3) 相互交雑法による自殖性作物雑種集団の遺伝的組換え促進例  
ワタの品種改良では、近縁種の有用遺伝子を栽培種に導入する際に、農業形質の間の不利な遺伝的相関が育種の進展を阻む大きな要因となっている。そこで、ワタの雑種集団内個体間で相互交雑を行い遺伝的組換えを促すことにより、重要な農業形質間の不利な遺伝的相関を打破した実験例を紹介しよう。

栽培種の高収広域適応性と近縁種の強繊維性との間には強い負の遺伝的相関があって、系統育種法や集団育種法のような通常の育種法では、これらの不利な遺伝的相関を解消することができなかった。Miller と Rawlings (1967) は Empire 10 (栽培種 *Gossypium hirsutum* L.) と TH 131-5 {近縁種 *G. thurberi* × *G. arboreum* × 栽培種 *G. hirsutum* L. の三性雑種} に由来する系統} との交雑によって養成した雑種集団内で個体間相互を行い、Empire 10 の高収安定性と TH 131-5 の強繊維性との間の不利な遺伝的相関を打破することに成功した。

米国ノースカロライナ州の自然条件下では、ワタの集団内で50%程度のお互殖が起ることを利用して、6世代にわたって雑種集団を自殖と他殖とがほぼ半々に起る状態で隔離栽培した。この方法で養成した雑種集団から抽出した96系統ともとの  $F_2$  集団から直接養成した96系統を材料として実験を行った。第1年目は3回反復、第2年目は2回反復の乱塊法で試験を行った。リント収量、リ

ント割合、球果重、繊維長、繊維強度、繊維伸長性、繊維細度などの形質を調査した。

Empire 10 はリント収量 827kg/ha で繊維強度  $1.77T_1$  であったが、TH131-5 は収量 558kg/ha で強度は  $2.60T_1$  であった。相互交雑集団と  $F_2$  集団に由来する系統平均値（相互交雑集団の系統は自殖の効果を加味して補正した値）を比較した。その結果、収量平均値は  $F_2$  集団由来系統で 720kg/ha であったのに対し、相互交雑集団由来系統では 711kg/ha であった。一方繊維強度に関しては、 $F_2$  集団由来系統で  $2.25T_1$  であり、相互交雑集団由来系統では  $2.23T_1$  であった。調査を行った 7 形質の中 5 形質で、両集団平均値間に有意な差異があり、相互交雑過程での選抜の影響が残ったと見られる。

相互交雑によって、遺伝分散が増加する形質では相反連鎖、減少する形質では相引連鎖が優越していると推定することができよう。この実験では、相互交雑によって遺伝分散が増加する傾向が見られた。このことから判断して、この雑種集団内では相反連鎖が優勢であると推定された。

遺伝相関に関しては、 $F_2$  集団で正または負の大きい絶対値をもつ形質において、相互交雑による相関係数絶対値の減少が著しかった。とくに、リント収量と繊維強度との間の遺伝相関は  $F_2$  集団で  $-0.69$  であったのが、相互交雑集団では  $-0.35$  となった。これは、相互交雑による遺伝的組換え促進の効果によるものと考えられた。各種農業形質の間の不利な遺伝相関が顕著な遠縁交雑では、 $F_2$  集団よりも、数回相互交雑を行って得られる集団の方が、すぐれた選抜素材となると考えられる。

Meredith と Bridge (1971) はワタの栽培品種 Stoneville と Pee Dee 165 (TH131-5 と同じ三系交雑系統に *G. hirsutum* をさらに交雑して得た強繊維系統) との交雑による  $F_3$  系統と 2 回の系統間相互交雑により養成した系統とをそれぞれ 96 系統ずつ無作為に選んで実験材料とし、2 回反復乱塊法で試験を行った。

2 つの雑種集団の平均値の比較では、9 形質中 5 形質で有意差が認められ、エピスタシスや選抜の効果が幾分働いたと見られた。遺伝分散については、リント収量や種子の百粒重で相互交雑による減少が著しく、これらの形質では相引連鎖が優越していると推定された。そのほかの形質では、相互交雑による遺伝分散の変化はあまり認められなかった。

遺伝相関の変化を見ると、 $F_2$  集団で大きい絶対値をもつ形質で、相互交雑による減少が顕著であった。とくに、リント収量と繊維強度との間の遺伝相関は、 $F_2$  集団で  $-0.54$  であったのが、2 回の系統間相互交雑によ

て、 $-0.38$  となった。

以上の 2 つの実験結果から、ワタのように通常自殖性の強い作物の育種では、重要な農業形質の間の不利な遺伝相関を打破するのに相互交雑がきわめて有効であると考えられる。

## 5. 雄性不稔遺伝子利用による循環選抜技術

循環選抜の技術と理論は 1 代雑種利用によるトウモロコシの育種で大きな発展をとげた。1 代雑種利用育種の初期段階では、在来品種のようなヘテロ性の高い集団から直接選抜した植物を自殖して系統を養成し、それらの中から組合せ能力の高い系統を捜した。しかし改良がある程度進むと、選抜の対象となる基本集団の中に低い頻度で含まれるすぐれた遺伝子型の植物を捜しあてることが次第に困難となってきた。そこで、基本集団に遺伝的改良を加えて、望ましい遺伝子型の頻度を高めながら、自殖系統を作ってそれらの組合せ能力を検定し、組合せ能力のすぐれた系統を選んで行くのが得策であると考えられるようになった。これが循環選抜技術の基本理念である。

他殖性作物の改良に用いられている循環選抜法の基本操作はおよそ次のように要約することができる。

- (i) ヘテロ性の高い基本集団から選んだ植物を自殖または特定品種に交雑して系統を作る。
- (ii) 系統の特性を評価して、すぐれた系統を選ぶ。
- (iii) 選ばれた系統の種子あるいはその系統の親植物の残余種子を混合して集団を構成する。
- (iv) 集団内で任意に相互交雑を行う。
- (v) 相互交雑により得られた集団を次のサイクルの基本集団とする。
- (vi) 以後同様の操作を繰り返す。

循環選抜法の特質は、基本集団内の交雑によって遺伝的組換えを促進し、系統選抜によって集団内の望ましい遺伝子型の頻度を高め、雑種集団の遺伝的構成を育種目標に合う方向に次第に近づけていく点にある。こうした観点からすると、戻し交雑法も一種の循環選抜技術と見ることができる。

循環選抜による品種改良では、受粉様式を簡単に制御することができる必要がある。トウモロコシのような雌雄同株作物では、受粉様式を制御することが容易である。しかし、イネやオオムギのような両全花の自殖性作物では、人工交配や受粉様式の制御がむずかしい。そこで、雄性不稔遺伝子を利用して、雑種集団内の他家受粉を促す方法が考えられた (Suneson 1945, Fujimaki ら 1977)。

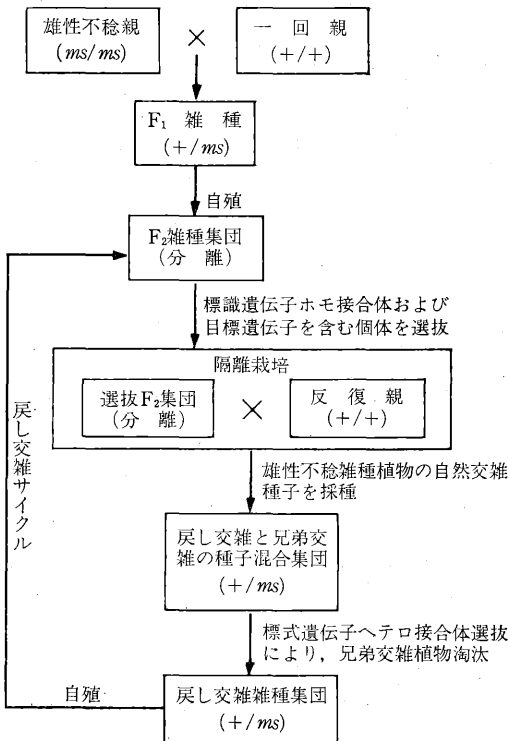
Gilmore (1964) は雄性不稔性を巧みに利用して、自

殖性作物の改良に循環選抜法を用いることができる可能性を指摘した。細胞質雄性不稔を利用すると、育種操作が多少繁雑になるが、雄性不稔遺伝子を使えば、簡単なシステムで循環選抜を行うことができる。Doggett と Eberhart (1968) はソルガムで、また、Brim と Stuber (1973) はダイズの改良に、雄性不稔遺伝子利用循環選抜法が適用できるとした。

雄性不稔遺伝子を利用する自殖性作物の循環選抜法では、雑種集団内個体間で相互交雑を行ったり、雑種植物を特定の品種に交雑(戻し交雑またはトップ交雑)するのに多少の工夫を必要とする。そのほかの育種操作は他殖性作物改良のための循環選抜法と同様である。

そこで、ここではイネを材料として、人為的に誘発した劣性雄性不稔遺伝子(Fujimaki ら 1977)を利用して、戻し交雑や相互交雑を行うための育種方式のモデルを考えて見よう。

1) 雄性不稔遺伝子利用による戻し交雑育種方式 劣性雄性不稔遺伝子を利用する戻し交雑育種方式については、既に2つのモデルが提案されている(藤巻 1975)。ここではこれらのモデルIとモデルIIのほかに、新たに考案した実用性の高いモデルII'を紹介しよう。

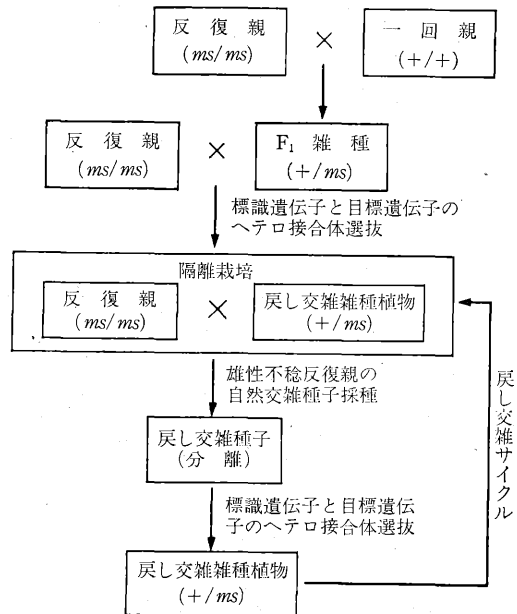


第2図 戻し交雑育種方式モデルI

注) ( ) 内は雄性不稔遺伝子座の遺伝子型(以下同様)

戻し交雑育種方式モデルI(第2図):このモデルでは、劣性雄性不稔遺伝子のほかに、出穂開花以前(できれば幼苗期)に識別できる劣性標識遺伝子が必要とされる。自殖と戻し交雑を交互に行って、2世代に1回戻し交雑を行うことができる。また、両親品種とは異なる第3の品種に含まれる雄性不稔遺伝子や標識遺伝子を使って、随意的品種に目標遺伝子を取り込むことができる。このモデルは次の手順で育種を進める。

- (i) 劣性雄性不稔遺伝子(*ms*)と標識遺伝子(*rm*)を含む品種を目標遺伝子(*B*)をもつ一回親品種と交雑する。
- (ii)  $F_1$  雑種植物を自殖し  $F_2$  集団を養成する。
- (iii)  $F_2$  集団の中から、目標遺伝子をもち ( $B/B$  または  $B/b$ )、標識遺伝子に関してホモ接合性 ( $rm/rm$ ) の個体を選ぶ。
- (iv) 選抜された  $F_2$  植物を反復親品種と混植し、集団全体を隔離栽培する。
- (v) 隔離栽培された混植集団内の雄性不稔植物に着く自然交雑種子を採種する。
- (vi) 自然交雑による雑種植物の中から、標識遺伝子に関するホモ接合体 ( $rm/rm$ , 兄妹交雑植物)を淘汰する。
- (vii) 標識遺伝子に関するヘテロ接合体 ( $rm/+$ , 戻し交雑植物)を自殖して  $F_2$  集団を作る。
- (viii) この  $F_2$  集団を基本集団として次のサイクルを繰り返す。



第3図 戻し交雑育種方式モデルII

**戻し交雑育種方式モデルII (第3図):** このモデルでは、劣性雄性不稔遺伝子 ( $ms$ ) と密接に連鎖する劣性標識遺伝子 ( $rm$ ) が必要である。毎世代連続して戻し交雑を行うことができるが、 $ms$  と  $rm$  の両遺伝子を含む品種を反復親として、育種を進めるためその品種の遺伝的背景にしか目標遺伝子を導入することができない。育種操作は次のようにして進める。

(i) 目標遺伝子 ( $B$ ) をもつ一回親品種を反復親品種 ( $ms$  と  $rm$  を含む品種) に交雑する。

(ii)  $F_1$  雑種植物を反復親品種と混植して、集団を隔離して栽培する。

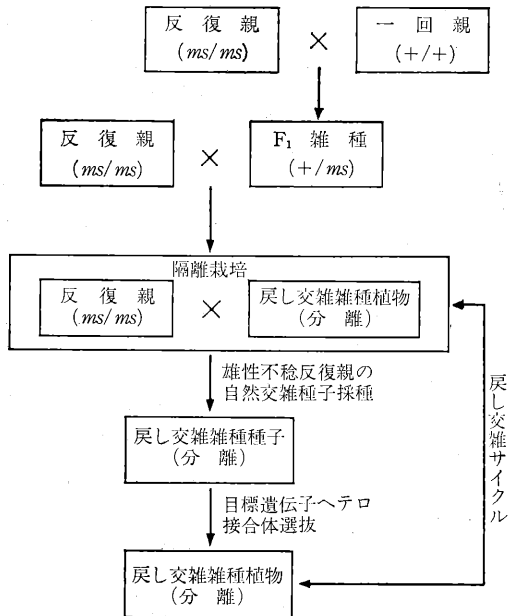
(iii) 反復親の雄性不稔株に着く自然交雑種子を集める。

(iv) 標識遺伝子に関するホモ接合体 ( $rm \cdot ms / rm \cdot ms$ ) である可能性が高い個体を淘汰する。

(v) 選抜された標識遺伝子のヘテロ接合体 ( $rm \cdot ms / + \cdot +$ ) である可能性の大きい植物を再び反復親 ( $rm \cdot ms / rm \cdot ms$ ) と混植して、集団を隔離栽培し、同様の操作を繰り返す。

なお、このモデルでは毎世代反復親の雄性不稔植物が必要である。これらは株分けにより増殖するか、あるいは ( $rm \cdot ms / rm \cdot ms$ ) に ( $rm \cdot ms / + \cdot +$ ) を戻し交雑して ( $rm / rm$ ) を選ぶことによって確保することができる。

**戻し交雑育種方式モデルII' (第4図):** このモデルでは、特別な標識遺伝子は必要としないが、雄性不稔植物を株分けなどの方法で栄養繁殖できることが前提にな



第4図 戻し交雑育種方式モデルII'

る。雑種集団の中に雄性不稔株を植え込み、その株に自然交雑によって着く種子をとる。雄性不稔遺伝子をもつ品種を反復親とするため、その品種にしか目標遺伝子を導入することができない。毎世代連続して戻し交雑を行うことができる。育種操作は次の手順で行う。

(i) 目標遺伝子 ( $B$ ) をもつ一回親品種と雄性不稔遺伝子 ( $ms$ ) をもつ反復親品種を交雑する。

(ii) 栄養繁殖により得られる反復親の雄性不稔株に  $F_1$  雑種植物を戻し交雑する。

(iii) 戻し交雑植物の中から、目標遺伝子に関するヘテロ接合体 ( $B/b$ ) を選んで、雄性不稔の反復親と混植して隔離栽培する。

(iv) 反復親の雄性不稔株に着く自然交雑種子を集め、次のサイクルの基本集団とする。

(v) 同様の操作を繰り返す。

これらの雄性不稔遺伝子利用による戻し交雑育種方式の3つのモデルには、それぞれ一長一短があるので、状況に応じて最も適当なモデルを選定して利用することが必要である。

**2) 雄性不稔遺伝子を利用する新しい育種方式** 戻し交雑法による育種では、一回親から導入する目標遺伝子の周辺の連鎖が重要な問題となる。そこで、目標遺伝子の回りにできるだけ多くの遺伝的組換えを促すような育種方式が望まれる。イネのような自殖性作物では、ある特定の遺伝子座の周囲に有効な遺伝的組換えを促進するには、その遺伝子座をヘテロ接合性に保持して、戻し交雑を繰り返すのが最も効果的である。しかし、戻し交雑法では、反復親との交雑や目標遺伝子に関する選抜を毎世代行わなければならない、きわめて多くの労力を必要とする。そこで、人為的に誘発した劣性雄性不稔遺伝子を利用して、戻し交雑を省力的に行ったり、雑種集団内個体間で相互交雑を行い目標遺伝子の周囲に有効な遺伝的組換えを促進して、育種の効率を高めることを考えよう。

雄性不稔遺伝子を利用する戻し交雑育種方式では、雑種植物の出穂期が反復親の出穂期に十分に近きことが育種を効率的に進める上できわめて重要である。また、雑種集団の個体間で相互交雑を行うには、集団の出穂期が揃っていることが前提となる。

戻し交雑の初期世代では、雑種植物の出穂期が反復親の出穂期とかけ離れている場合が多い。このような場合、短日処理などによって雑種植物の出穂期を調節して交雑を行ったり、戻し交雑集団の規模を大きくして、その中から反復親に近い出穂期をもつ雑種植物を選んで反復親に交雑する必要がある。とくに、後者のような選抜

を行えば、出穂期ばかりでなく、それと遺伝的に連鎖したほかの形質に関しても反復親の方向への変異の収束をはかることができる。

このような観点で、新しい育種方式を組み立てると次のようになる。

交雑：目標遺伝子をもつ一回親とすぐれた実用特性を備えた反復親を交雑する。同時に劣性雄性不稔遺伝子を雑種集団に導入する。

F<sub>1</sub> 世代：開花調節によって雑種植物と反復親の出穂期を合わせ戻し交雑を行う。次の世代の集団規模を大きくするため、できるだけ多くの交雑種子を得る。

B<sub>1</sub>F<sub>1</sub> 世代：目標遺伝子に関する選抜を行った後、できる限り大きな規模の雑種集団を養成する。雑種集団の中から、反復親に近い出穂期の個体を厳密に選んで、反復親に戻し交雑を行う。

B<sub>2</sub>F<sub>1</sub>~B<sub>3</sub>F<sub>1</sub> 世代：雄性不稔遺伝子を利用する戻し交雑育種方式によって、戻し交雑を進める。この間に、F<sub>2</sub> 系統の遺伝分散分析により、目標遺伝子と結びついた遺伝変異の大きさを評価する。

(任意交雑)：目標遺伝子と結びついた遺伝変異が大きく、目標遺伝子の回りの不利な連鎖が育種の障害となると判断される場合、雑種集団に取り込んである劣性雄性不稔遺伝子を利用して、雑種個体間で相互交雑を数回繰り返す。雑種集団内の雄性不稔株から自然交雑種子を集め次の世代の集団を構成すれば、相互交雑集団を維持することができる。

固定世代：目標遺伝子の周囲の不利な連鎖が打破できたと見られる時点で、戻し交雑あるいは相互交雑を打ち切って、自殖による固定をはかる。

## 6. ま と め

戻し交雑法による育種では、比較的近縁な品種を一回親とすれば成功しやすいが、遠縁品種を一回親として利用すると、目標遺伝子の回りの不利な連鎖が問題となりやすく、育種に成功しにくい。遠縁な品種ほど栽培環境に適応しにくい不利な遺伝子を多くもち、目標遺伝子の周辺の連鎖ブロックにも不利な遺伝子が含まれているものと考えられる。

そこで戻し交雑の初期世代で、目標遺伝子と連鎖する不利な遺伝子の効果を評価し、不利な連鎖のある場合には、それをできるだけ効率的に打破する必要がある。不利な連鎖の評価は、ここで提案したように、戻し交雑集団から作られる自殖系統の遺伝分散を分析することによって行うことができる。

目標遺伝子の周辺の不利な連鎖を打破するには、戻し

交雑や相互交雑を多数回繰り返すのが効果的である。イネのような自殖性作物では、人工交配によって戻し交雑や相互交雑を行うには、きわめて多くの労力を必要とする。この論文では、劣性雄性不稔遺伝子を巧みに利用して、戻し交雑や相互交雑を省力的に行う方法を提案した。

(農林省農事試験場作物部)

## 主要参考文献

- 1) Allard, R. W. (1960): Principles of Plant Breeding. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- 2) Brim, C. A. and C. W. Stuber (1973): Application of genetic male sterility to recurrent selection schemes in soybeans. *Crop Sci.* 13 : 528~530.
- 3) Doggett, H. and S. A. Eberhart (1968): Recurrent selection in sorghum. *Crop Sci.* 8 : 119~121.
- 4) 藤巻 宏 (1974) : 戻し交雑法による有用遺伝子の導入に関する研究 I. イネの *indica* 品種のいもち病抵抗性遺伝子導入上の問題点. *育種雑* 24 : 1~8.
- 5) 藤巻 宏 (1975) : 戻し交雑法による有用遺伝子の導入に関する研究 II. 自殖性作物における雄性不稔遺伝子利用による戻し交雑システムの提案. *育種雑* 25 : 275~282.
- 6) Fujimaki, H., S. Hiraiwa, K. Kushibuchi and S. Tanaka (1977) : Artificially induced male sterile mutants and their usages in rice breeding. *Japan. J. Breed.* 27 : 70~77.
- 7) Fujimaki, H. and R. E. Comstock (1977) : A study of genetic linkage relative to success in backcross breeding programs. *Japan. J. Breed.* 27 : 105~115.
- 8) 藤巻 宏 (1977) : イネの戻し交雑育種法の改善に関する遺伝育種学的研究, *農事試験報* 27 (印刷中)
- 9) Gilmore, Jr. E. C. (1964) : Suggested method of using reciprocal recurrent selection in some naturally self-pollinated species. *Crop Sci.* 4 : 323~325.
- 10) Hanson, W. D. (1959) : Early generation analysis of lengths of heterozygous chromosome segments around a locus held heterozygous with backcrossing or selfing. *Genetics* 44 : 833~837.
- 11) Hanson, W. D. (1959) : The breakup of initial linkage blocks under selected mating systems. *Genetics* 44 : 857~868.
- 12) Jain, S. K. and C. A. Suneson (1963) : Male sterility for increased outbreeding in populations of barley. *Nature* 199 : 407~408.
- 13) 清沢茂久 (1974) : イネのいもち病抵抗性の遺伝・育種学的研究. *農技研資料* D1 : 1~58.
- 14) Meredith, Jr. W. R. and R. R. Bridge (1971) : Breakup of linkage blocks in cotton, *Gossypium hirsutum* L. *Crop Sci.* 11 : 695~698.
- 15) Miller, P. A. and J. O. Rawlings (1967) : Breakup of initial linkage blocks through intermating in a cotton breeding population. *Crop Sci.* 7 : 199~204.
- 16) 鳥山国土・桜井義郎・江塚昭典・鷺尾 養 (1966) : イネ縞葉枯病抵抗性品種の育成. *農業技術* 21 : 16~20.
- 17) Yokoo, M. and H. Fujimaki (1971) : Tight linkage of blast-resistance with late maturity observed in different *indica* varieties of rice. *Japan. J. Breed.* 21 : 35~39.