

大豆 - 自給率向上に向けた技術開発 - 第7章 バイオ技術・ゲノム研究 遺伝・連鎖

| | |
|-------|------------------|
| 誌名 | 大豆：自給率向上に向けた技術開発 |
| ISSN | |
| 著者名 | 農林水産省農林水産技術会議事務局 |
| 発行元 | 農林統計協会 |
| 巻/号 | 27号 |
| 掲載ページ | p. 626-639 |
| 発行年月 | 2002年2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



1. 遺伝・連鎖

1987年の Palmer and Kilen の総説⁶⁰⁾には161個の主働遺伝子座と35個の遺伝子座からなる13の連鎖群が記載されている。その6年後の Palmer and Hedge⁵⁹⁾には66個の主働遺伝子座からなる19の連鎖群が要約されている。現在これら19の連鎖群は RFLP や SSR などの DNA 標識により構築された20の分子連鎖群に統合されている^{4, 31, 76)}。さらに最近のダイズデータベース ‘Soybase’ (<http://129.186.26.94/default.html>: 管理者 R. Shoemaker, USDA-ARS, アイオワ州立大学)には231個の主働遺伝子座が登録されており、それらのうち80個について座乗する分子連鎖群が同定されている。特に、最近の主働遺伝子座の連鎖地図への張り付けは DNA 標識の利用によるところが大きい。登録されている231個の主働遺伝子座の内訳は、SMV 抵抗性やシスト線虫抵抗性など病害抵抗性遺伝子座が44個（それらのうち連鎖関係が明らかにされているのは12個）、除草剤抵抗性遺伝子座が5個（同1個）、根粒形成に関与する遺伝子座が8個（同2個）、早晩性や伸育性など生長や形態的特性に関与する遺伝子座が46個（同17個）、不稔性遺伝子座が13個（同4個）、生理・生化学的特性に関与する遺伝子座が13個（同5個）、葉緑素形成遺伝子座が28個（同8個）、種皮色や花色などの着色遺伝子座が15個（同9個）、アイソザイムおよびタンパク質遺伝子座が55個（同21個）、種子の脂肪酸生合成遺伝子座が4個（同1個）である。本稿では、品種の一次特性として評価される生理形態的形質や着色形質を中心に、関与する主働遺伝子と遺伝子座間の連鎖関係に関する文献を整理する。なお1900年代初期の文献については、それらが要約されている Palmer and Kilen⁶⁰⁾を引用した。

伸育性と草型：ダイズの伸育性には、開花後まもなく茎葉の伸長が止まる有限伸育性、開花後も茎葉の伸長を続ける無限伸育性、両者の中間型である半無限伸育性がある。有限伸育性には *Dt1/dt1*（無限/有限）が、半無限伸育性には *Dt2/dt2*（半無限/無限）が関与する⁹⁾。両遺伝子座は伸育性に加えて、草丈や早晩性にも影響を及ぼすが、その効果は遺伝的背景により異なる^{9, 23, 36, 65, 75, 87)}。特に *dt1* は主茎節数を減らし、草丈を著しく制限する^{8, 35, 65)}。草丈に影響を及ぼすもう一つの要因である節間長には、*S* 座の複対立遺伝子 (*S/s/s-t*)⁹⁾ ならびに *Sb1/sb1* と *Sb2/sb2*^{15, 47, 48)} が関与する。*S* は短い節間を、*s-t* は長い節間を、*s* は野生型 (*S* と *s-t* の中間) の節間長をもたらす。いずれの遺伝子対においてもより短い節間を

支配する対立遺伝子が優性であるが、その程度は完全ではなく、ヘテロ型では優性ホモ型に比べて節間がいくらか伸長する⁹⁾。一方後者の2遺伝子座では二重劣性ホモ型が‘Brachytic stem’と呼ばれる短い節間がジグザグ状にくびれながら伸長する茎をもたらす^{15, 47, 48)}。‘Brachytic stem’の形質発現は光環境の影響を受けやすく、密植下で生じる近赤外光の豊富な光環境下では節間がくびれずに伸長して正常型に近づく⁴⁴⁾。草丈を抑制する *dt1*、*Dt2* および *S* は密植下における耐倒伏性育種の遺伝子源として利用される^{3, 8, 35, 65)}。特に *S* や *Dt2* は優性遺伝子であるため、F₁品種育成の際のヘテロシスに由来する旺盛な生長による倒伏を防ぐ手段として利用される⁵⁰⁾。分枝数に影響する主働遺伝子座として *Br1/br1* と *Br2/br2* が同定されており、*Br1* - *Br2* - が多分枝型を支配する⁵⁴⁾。品種「錫杖」や「鶏頭豆」などにみられる帯化茎には *F/f* (正常/帯化) が関与する⁵⁾。

毛じ、小葉および種皮の形態：毛じの形態や着生様式には9個の主働遺伝子座が報告されている⁶⁰⁾。上位葉表面の毛じの着生様式には直立型から匍匐型の変異が認められ、*Pa1/pa1* と *Pa2/pa2* が関与する¹²⁾。*Pa1/Pa1* は *Pa2* 座の遺伝子型に関わりなく直立型をもたらし、両遺伝子座の二重劣性ホモ型が匍匐型を、*pa1/pa1 Pa2/Pa2* が両者の中間である半匍匐型をもたらす¹²⁾。毛じ密度には *Pd1/pd1*¹³⁾、*Pd2/pd2*⁶⁰⁾ および *Ps/ps*¹³⁾ が関与する。*Pd1* と *Ps* は毛じ密度に関して異なる方向に作用する優性遺伝子であり、前者は密生型を後者は疎生型を支配する¹³⁾。両遺伝子座の作用は相加的であり、それらの遺伝子型組み合わせにより疎から密まで様々な表現型がもたらされる¹³⁾。また *Ps* 座には、*Ps* (疎) と *ps* (正常) に加えて、*ps* に対して部分優性である *Ps-s* (半疎) が存在する¹¹⁾。このほか、無毛である裸には *P1/p1* (裸/有毛)⁶⁰⁾ が、当初裸と表現されたが現在‘Puberulent’と呼ばれる短毛には *P2/p2* (有毛/短毛)¹³⁾ が、また縮毛には *Pc/pc* (正常/縮毛)¹³⁾ が関与する。

小葉の形には円葉、長葉および楕円葉が認められる。長葉には *Ln/ln* (円葉/長葉)¹⁴⁾ が、楕円葉には *Lo/lo* (円葉/楕円葉)³³⁾ が関与する。小葉が五葉または七葉からなる小葉数の変異体には *Lf1/lf1* (5葉/3葉) と *Lf2/lf2* (3葉/7葉) が関与する³⁰⁾。このほか、小葉周縁部にうねりを生じる‘Wavy leaf’には *Lw1/lw1* と *Lw2/lw2*⁶⁸⁾ が、また小葉表面が皺状またはこぶ状を呈する‘Bullate leaf’には *Lb1/lb1* と *Lb2/lb2*⁶⁹⁾ が関与する。いずれの形質においても変異体が二重劣性ホ

モデルにより支配される。

種皮の形態には、種皮表面のろう質 (Bloom) の有無や皺があり、前者には3個の主働遺伝子座 ($B1/b1$, $B2/b2$, $B3/b3$)⁶⁰⁾が、後者には Shr/shr (正常/皺)⁴³⁾が関与する。

早晩性：早晩性には6個の主働遺伝子座、 $E1/e1$ ⁷⁾、 $E2/e2$ ⁷⁾、 $E3/e3$ ¹⁷⁾、 $E4/e4$ ¹⁹⁾、 $E5/e5$ ⁵¹⁾ および J/j ⁶⁶⁾ が報告されている。 J 座を除きいずれの遺伝子座も優性遺伝子が晩生を支配する。 J 座を除く5遺伝子座については、早晩性に及ぼす各遺伝子座の効果が準同質遺伝子系統 (NIL) を用いて比較されている^{7, 18, 26, 52, 71)}。これら5遺伝子座のうち、 $E1$ 座の作用が最も大きく、品種‘クラーク’のNILを用いた解析では、 $E1$ は $e1$ に比べて開花および登熟が2週間ほど遅延する^{7, 52)}。 $E2$ 座と $E5$ 座の効果は同程度であり、品種‘クラーク’のNILを用いた解析では、 $E2$ 座の熟期に及ぼす効果は $E1$ 座にほぼ等しいが、開花に及ぼす効果は $E1$ 座に比べて小さい^{7, 52)}。 $E3$ 座の効果は $E1$ 座や $E2$ 座の効果に比べて小さい^{18, 52)}。 $E4$ 座と $E3$ 座の効果はほぼ等しく、品種‘ハロソイ’のNILを用いた解析では、 $E3$ および $E4$ は $e3$ および $e4$ に比べてそれぞれ開花日で5日、登熟日で15日ほど晩生となる²⁶⁾。これら5遺伝子座のうち、 $E1$ 座、 $E2$ 座および $E3$ 座の効果はほぼ相加的である⁵²⁾。

ダイズは短日植物として知られているが、長日条件下でも開花の抑制されない品種が存在する^{32, 55, 64)}。 $E3$ 座と $E4$ 座は人為的な長日下での開花反応に関与する遺伝子座として特徴づけられた^{17, 19, 70)}。 $E3$ 座は蛍光灯を光源として自然日長を20時間に延長した長日 (Fluorescent long daylength: FLD) 下で同定された¹⁷⁾。 $E3$ 座は FLD 下で開花が抑制されるが、 $e3e3$ は抑制されない。一方、 $E4$ 座は白熱灯を光源として自然日長を20時間に延長した長日 (Incandescent long daylength: ILD) 下で同定された^{19, 70)}。この遺伝子座のILD下での開花に及ぼす効果は $E3$ 座の遺伝子型に依存する。 $E3$ 座/ $e4/e4$ および $e3/e3E4$ 座はILD下で開花が抑制されるが、 $e3/e3e4/e4$ は抑制されない。 $E3$ 座と $E4$ 座の作用は遺伝的背景によっても異なり、それらの作用に影響する異なる遺伝子の存在が示唆されている^{17, 70)}。人為的長日を作成するために用いられる蛍光灯と白熱灯は、赤色光 (R) と近赤外光 (FR) の相対比 (R/FR 比) で異なり、前者は赤色光が豊富で R/FR 比が高く、後者は近赤外光が豊富で R/FR 比が低い。前述のように、 $E1$ 座は開花や登熟の早晩性に

大きな効果を有するが、その程度は R/FR 比の高い FLD 下に比べて R/FR 比の低い ILD 下で大きい²⁷⁾。光波長に対する反応は早晩性遺伝子の組合せによっても異なる²⁷⁾。特に、*e3*と*e4*を併せ持つ有限伸育性品種 (*dt1*) は、*e1*の存在下では極早生・矮小化する⁷²⁾。そのため、これらの品種が高緯度地域に適応するには充分な栄養生長を確保する *E1*の利用が必要である⁷²⁾。また北海道の褐毛品種は *E1*を有しており⁹¹⁾、晩生を支配する *E1*は生育期間の限られた環境下でのダイズの適応においても重要な役割を果たす。

ダイズ品種には基本栄養生長性の長さに変異が存在する^{30, 57, 89)}。温帯地域のダイズ品種の多くは短日により開花が促進されるが、低緯度地域のダイズ品種の中には短日下でも開花が促進されず、開花まで日数の長い品種がある^{30, 41, 56, 57)}。これらの品種は幼苗期での短日に対する反応が鈍い^{30, 57)}。このような短日下での晩生性は 'long juvenile (LJ)' と呼ばれ^{66, 78)}、短日下で十分な栄養生長を確保する形質として欠かせない。LJ には *J*座が関与し、*j/j* が LJ をもたらす⁶⁶⁾。LJ の形質発現は他の早晩性遺伝子座の遺伝子型や評価される環境の日長条件に影響される^{66, 78)}。LJ は基本栄養生長性のみならず、登熟期間ならびに分枝数や種子収量にも影響を及ぼすが、それらの効果は早生品種の遺伝的背景下で大きく、晩生品種の遺伝的背景下で小さい⁸³⁾。LJ は、低緯度地域におけるダイズ品種や短作期作物として利用されるダイズ品種の育成に利用される。

遺伝子記号の与えられた上記の 6 遺伝子座に加えて、ILD 不感受性に関与する新たな遺伝子座¹⁾ や、*E1*座の新たな対立遺伝子あるいは *E1*座と強く連鎖する新たな遺伝子座の存在²⁸⁾ が指摘されている。

着色：ダイズ種子の種皮色や臍色に影響する遺伝子座には、*R/r-m/r* (黒/褐に黒の斑/褐)、*O/o* (褐/赤茶)、*G/g* (緑/黄)、*I/i-i-i-k* (抑制/着色/臍着色/鞍掛) がある^{14, 60)}。これらの遺伝子座と毛じ色に関与する *T/t* (褐毛/白毛) および花色に関与する *W1/w1* (紫/白) の遺伝子型組合せにより、黒、茶、赤茶、黄白色など幅広い種皮色の変異が生じる^{14, 60)}。*G* は、登熟後葉緑素が分解されずに残存することにより、種皮を緑に呈色する⁶⁰⁾。*o* は *T/-*と *r/r* または *r-m/r-m* との組合わせで赤茶または赤茶に黒の斑模様の種皮をもたらし⁶⁰⁾。また薄い赤茶 (Red-buff) の種皮色には *J*座の異なる対立遺伝子 (*t-r*) と *R/-* および *w1/w1* が関与する⁷⁴⁾。*t-r* は *t* に対して優性であるが、毛じ色には可視的な効果をもたない⁷⁴⁾。

これらの遺伝子座の効果は抑制遺伝子 *I* の影響を受ける。*I* 座は *R* 座や *O* 座に対して上位に作用し、着色を抑制して黄色の種皮色と臍色をもたらす^{14,60}。鞍掛には *i-k* が関与するが、それとは独立に遺伝する3個の遺伝子座 (*K1/k1*, *K2/k2* および *K3/k3*) が存在する³⁰。いずれの遺伝子座も劣性遺伝子が鞍掛をもたらす。*I* 座は *K1* 座に対して上位に作用し、*I* / - の下では鞍掛状の着色は生じないが、*k2* は *I* 座の遺伝子型に関わりなく淡褐色の鞍掛 (Tan-saddle) をもたらす⁶⁷。*i-i* は *I* 同様に種皮の着色を抑制するが、臍は着色される。*I* や *i-i* の臍色は *T* 座や *R* 座の遺伝子型により影響される^{29,60,80}。特に *I* / - *T* / *r/r* の個体では、穏やかな環境下で登熟した種子の臍色は黄色から淡褐を示すが、低温環境下で登熟した種子の臍色は褐から暗褐になる^{29,80}。このような *I* / - *T* / *r/r* の可変的な臍色は 'Imperfect yellow' と呼ばれている²⁹。また、*I* / - *T* / - 品種の中には低温下で登熟すると種皮にくすみの生じる品種がある^{53,73}。低温により生じるくすみの程度は白毛 (*t/t*) より褐毛 (*T* / -) で強い⁵³。花色には、*W1* 座に加えて、*W3/w3* と *W4/w4*⁴⁰、*Wm/wm* (紫/マゼンタ)²⁰ および *Wp/wp* (紫/ピンク)⁷⁹ が関与する。*W1* 座は他の遺伝子座に対して上位に作用し、*w1/w1* の花色は他の遺伝子型に関わりなく白となる⁴⁰。*W1* は紫の花色をもたらすが、その濃淡は *W3* 座と *W4* 座の遺伝子型で決まる⁴⁰。*W1* / - *W3* / - *W4* / - は濃い紫、*W1* / - *w3/w3* *W4* / - は紫、*W1* / - *W3* / - *w4/w4* は薄い紫の花色をもたらす。*wm* と *wp* は *W1* の存在下でそれぞれマゼンタ色とピンク色の花色をもたらす^{20,79}。また花色に関与する遺伝子座は胚軸色にも影響し、*W1* は紫色の胚軸を、*w1* は緑色の胚軸をもたらす。

種皮色や花色を支配する遺伝子座の中には、転移因子によると考えられる易変遺伝子が存在する^{22,38,39,45,61}。*R* 座の *r-m* は茶の種皮に斑状に黒を呈色するが、呈色のパターンは個体内においてさえ不規則に変異する²²。また *r-m* からの復帰突然変異体とみなされる黒い種皮色の個体 (*R*/R**) や茶の種皮色の個体 (*r*/r**) の後代においても *r-m* が分離する²²。このような不安定な形質発現と遺伝様式を示す例に *W4* 座の *w4-m*^{38,39,61} や *Wp* 座の *wp-m*⁴⁵ がある。

莢色には *L1/l1* および *L2/l2* が関与する⁶¹。*L1* 座は *L2* 座に対して上位に作用し、*L1* / - は *L2* 座の遺伝子型に関わりなく黒い莢を、一方 *l1/l1* は *L2* / - との組合せで褐色の莢を、*l2/l2* との組合せで淡褐色の莢をもたらす。

毛じ色には *T* 座に加えて *Td/d* (褐/淡褐) が関与する¹⁰。*T* 座は *Td* 座に対し

て上位に作用する。 t/t は*Td*座の遺伝子型に関わりなく白毛となるが、 $T/-$ では*Td*座の遺伝子型により濃い褐毛 ($T/-Td/-$) や褐毛 ($T/-td/td$) が生じる。

子葉の色には黄色と緑がある。緑色は、種皮色に関する *G* 座と同様に、葉緑素が分解されずに胚 (子葉) に残存することにより生じる⁶⁰⁾。この形質には核遺伝子 ($D1/d1$ および $D2/d2$) が関与する場合と細胞質因子 (cyt-G1) が関与する場合がある。 $D1/d1$ および $D2/d2$ が関与する子葉色では、二重劣性ホモ型が緑色をもたらす。この形質は種子単位で発現することから、ダイズ品種の他家受精率の推定に利用される⁴⁶⁾。

着色に関与する遺伝子座のうち、*I* 座はカルコンシンターゼ (CHS) の発現を支配する⁸²⁾。CHS はフラボノイド生合成経路への分岐点にあたる酵素で、 $I/-$ では CHS の合成が抑制され、アントシアニンの前駆体であるフラバノンやジヒドロフラボノールが合成されず、種皮にアントシアニンが蓄積されない^{81,82)}。一方 i/i の種皮にはアントシアニンが蓄積されるが、その種類は *R* 座、*T* 座および *WI* 座の遺伝子型で異なる^{21,81)}。 $R/-T/-WI/-$ の種皮にはシアニジンとデルフィニジンが蓄積するが、 $R/-T/-wi/wi$ の種皮にはシアニジンだけが、 $R/-t/WI/-$ の種皮にはデルフィニジンだけが、それぞれ蓄積する²¹⁾。シアニジンとデルフィニジンはフラバノンやジヒドロフラボノールから B 環の 3' 位または 3' 位と 5' 位の加水分解を経て合成されるが、*T* 座と *WI*座は、それらの作用を触媒するフラボノイド 3' 加水分解酵素 (F3' H) とフラボノイド 3' 5' 加水分解酵素 (F3' 5' H) であると考えられている^{21,81)}。 $T/-$ は毛じに F3' H の基質であるケンフェロールとその生成物であるケルセチンを有するが、 t/t の毛じにはケンフェロールは存在するが、ケルセチンは存在しない¹⁰⁾。このことも *T* 座が F3' H を支配するとした先の仮説と矛盾しない。また、 r/r では *R* の存在下で生成されるアントシアニン類が検出されず、*R* 座もアントシアニンの生合成に関与している。

DNA 標識を用いた分子地図の構築が進むにつれて、1.5 cM から 106.4 cM にわたる複数の同祖的断片がダイズのゲノム全般にわたって複雑に重複していることが明らかとなった⁷⁷⁾。このことは、ダイズが過去の複二倍化とその後の染色体再編より生じた複雑なゲノムを有することを指摘する⁷⁷⁾。前述の上位葉表面の毛着生様式を支配する *Pa1*座と *Pa2*座は、それぞれ B1/S 分子連鎖群と F 分子連鎖群に座乗するが、これらの連鎖群は H 分子連鎖群の異なる領域とそれぞれ重

複しており、これら2つの主働遺伝子座が過去の遺伝子重複より起源したと考えられている⁴⁹⁾。このようなゲノムの重複と再編は、個々の形質に関与する遺伝的機構を複雑にする。さらに、毛じの着生様式を量的形質としてとらえた QTL 解析の結果、*Pa1*座と *Pa2*座に対応する効果の大きな QTL に加えて小さな効果を有する複数の QTL がとらえられた⁴⁹⁾。したがって、上位葉表面の毛じ着生様式は、二つの主働遺伝子座に支配されるメンデル遺伝する形質としてではなく、それらの遺伝子座に加えて効果の小さな複数の QTL が関与する量的形質として理解された⁴⁹⁾。

本稿に取り上げた主働遺伝子座の主な連鎖関係には、*E1*座と *T* 座（組換え価4%）⁸⁴⁾、*P1*座と *R* 座（同20%）⁸⁵⁾、*G* 座と *D1*座（同4%）⁸⁵⁾、*Dt1*座と *E3*座（同28%）²⁵⁾ および *Dt1*座と *L1*座（同40%）⁸⁷⁾、*Ln* 座と *P2*座（同26%）⁸⁶⁾ がある。また *Ln* 座は *E4*座と考えられる早晩性遺伝子と26%の組換え価で連鎖する²⁾。主働遺伝子座間の連鎖に関する情報は限られているが、前述のように、主働遺伝子座の中にはすでに分子連鎖群上に統合されているものがあり、近傍の DNA 標識を利用した遺伝育種研究が可能である。

これまでの主働遺伝子座間の連鎖関係に関する研究から、遺伝子間の組換え価が交雑組合せにより異なることがたびたび指摘されてきた^{24, 37, 42, 58, 62, 63, 90)}。Pfeiffer and Vogt⁶³⁾ は多様な遺伝資源から構築された実験集団に由来する40系統と標識系統との検定交雑を用いて、異なる連鎖群の3領域の組換え価を比較解析した。推定された組換え価は、*P1*座と *R* 座で0~34%、*Ln* 座と *P2*座で19~46%、*L1*座と *Dt1*座で26~50%と系統間で大きく変異した。組換え価の分布はほぼ正規分布に従ったことから、これら遺伝子座間の組換えは量的遺伝子の支配下にあると考えられた⁶³⁾。育種は遺伝的変異の獲得とその組換えに基本を置くことから、ここの形質の遺伝的機構の理解に加えて、組換えを制御する遺伝的機構の理解も欠かせない。

（北海道大学大学院農学研究科・農学部 阿部 純）

文 献

- 1) Abe J. *et al.* A new gene for insensitivity of flowering to incandescence long

- daylength (ILD). Soybean Genet. Newsl. 25 : 92 (1998)
- 2) Abe J. *et al.* A gene for insensitivity of flowering to incandescens long daylength (ILD) is located in the linkage group 4. Soybean Genet. Newsl. 25 : 90-91 (1998)
 - 3) Abelett, G. R. *et al.* Performance and stability of indeterminate and determinate soybean in short-season environments. Crop Sci. 29 : 1428-1433 (1989)
 - 4) Akkaya, M. S. *et al.* Integration of simple sequence repeat DNA markers into a soybean linkage group. Crop Sci. 35 : 1439-1445 (1995)
 - 5) Albertsen, M. C. *et al.* Genetics and comparative growth morphology of faciation in soybean (*Glycine max* (L.) Merrill). Bot. Gaz. 144 : 263-275 (1983)
 - 6) Bernard, R. L. The inheritance of pod color in soybeans. J. Hered. 58:165-168 (1967)
 - 7) Bernard, R. L. Two genes for time of flowering and maturity in soybeans. Crop Sci. 11 : 242-244 (1971)
 - 8) Bernard, R. L. Two genes affecting stem termination in soybeans. Crop Sci. 12 : 235-239 (1972)
 - 9) Bernard, R. L. An allelic series affecting stem length. Soybean Genetic. Newsl. 2 : 28-30 (1975)
 - 10) Bernard, R. L. The inheritance of near-gray pubescence color. Soybean Genetic. Newsl. 2 : 31-33 (1975)
 - 11) Bernard, R. L. The inheritance of semi-sparse pubescence. Soybean Genet. Newsl. 2 : 33-34 (1975)
 - 12) Bernard, R. L. The inheritance of appressed pubescence. Soybean Genet. Newsl. 2 : 34-36 (1975)
 - 13) Bernard, R. L. and B. B. Singh. Inheritance of pubescence type in soybean: glabrous, curly, dense, sparse, and puberulent. Crop Sci. 9 : 192-197 (1969)
 - 14) Bernard, R. L. and M. G. Weiss. Qualitative genetics. In B. E. Caldwell (ed.) Soybeans: Improvement, production and uses. Agronomy 16 : 117-154 (1973)
 - 15) Boerma, H. R. and B. G. Jones. Inheritance of a second gene for brachytic stem in soybean. Crop Sci. 18 : 559-560 (1978)
 - 16) Buttery, B. R. and R. L. Buzzell. Varietal differences in leaf flavonoids of

- soybeans. *Crop Sci.* 13 : 103-106 (1973)
- 17) Buzzell, R. I. Inheritance of a soybean flowering response to fluorescent-daylength conditions. *Can. J. Genet. Cytol.* 13 : 703-707 (1971)
 - 18) Buzzell, R. I. and R. L. Bernard. *E2* and *E3* maturity gene tests. *Soybean Genet. Newsl.* 2 : 47-49 (1975)
 - 19) Buzzell, R. I., and H. D. Voldeng. Inheritance of insensitivity to long daylength. *Soybean Genet. Newsl.* 7 : 26-29 (1980)
 - 20) Buzzell, R. I. *et al.* Inheritance and linkage of a magenta flower gene in soybeans. *Can. J. Genet. Cytol.* 19 : 749-751 (1977)
 - 21) Buzzell, R. I. *et al.* McTavish. Biochemical genetics of black pigmentation of soybean seed. *J. Hered.* 78 : 53-54 (1987)
 - 22) Chandeleo, J. M. and L. O. Vodkin. Unstable expression of a soybean gene during seed coat development. *Theor. Appl. Genet.* 77 : 587-594 (1989)
 - 23) Chang, J. F. *et al.* Yield and agronomic performance of semi-determinate and indeterminate soybean stem types. *Crop Sci.* 22 : 97-101 (1982)
 - 24) Chen, X. E. and R. G. Palmer. Recombination and linkage estimation between the *K2* and *Mdh1-n y20* loci in soybean. *J. Hered.* 89 : 488-494 (1998)
 - 25) Cober, E. R. and H. D. Voldeng. *E3* and *Dt1* linkage. *Soybean Genetic Newsl.* 23 : 56-57 (1996)
 - 26) Cober, E. R. *et al.* Voldeng. Genetic control of photoperiod response in early-maturing near-isogenic soybean lines. *Crop Sci.* 36 : 601-605 (1996)
 - 27) Cober, E. R. *et al.* Voldeng. Soybean photoperiod-sensitivity loci respond differentially to light quality. *Crop Sci.* 36 : 606-610 (1996)
 - 28) Cober, E. R. *et al.* Maturity and pubescence color are associated in short-season soybean. *Crop Sci.* 37 : 424-427 (1997)
 - 29) Cober, E. R. *et al.* Imperfect yellow hilum color in soybean is conditioned by *IlrrTT*. *Crop Sci.* 38 : 940-941 (1998)
 - 30) Collinson, S.T. *et al.* Durations of the photoperiod-sensitive and photoperiod-insensitive phases of development to flowering in four cultivars of soybean (*Glycine max* (L.) Merrill). *Annals of Botany*, 7 : 389-394 (1993)

- 31) Cregan, P. B. *et al.* Specht. An integrated genetic linkage map of the soybean genome. *Crop Sci.* 39 : 1464-1490(1999)
- 32) Criswell, J. G. and D. J. Hume. Variation in sensitivity to photoperiod among early maturing soybean strains. *Crop Sci.* 12 : 657-660(1972)
- 33) Domingo, W. E. Inheritance of number of seeds per pod and leaflet shape in the soybean. *J. Agr. Res.* 70 : 251-268(1945)
- 33) Fehr, W. R. Genetic control of leaflet number in soybeans. *Crop Sci.* 12 : 221-224 (1972)
- 35) Foley, T. C. *et al.* Performance of related determinate and indeterminate soybean lines. *Crop Sci.* 26 : 5-8(1986)
- 36) Green, D. E. *et al.* Shibbes. Performance of randomly selected soybean lines with semideterminate and indeterminate growth habits. *Crop Sci.* 17 : 335-339(1977)
- 37) Griffin, J. D. and R. G. Palmer. Inheritance and linkage studies with five isozyme loci in soybean. *Crop Sci.* 27 : 885-892(1987)
- 38) Goose, R. W. and R. G. Palmer. Genetic analysis of the *w4*-mutable line. *Soybean Genet. Newsl.* 17 : 84-91(1990)
- 39) Goose, R. W. *et al.* Germinal reversion of an unstable mutation for anthocyanin pigmentation in soybean. *Theor. Appl. Genet.* 79 : 161-167(1990)
- 40) Hartwig, E. E. and K. Hinson. Inheritance of flower color of soybeans. *Crop Sci.* 2 : 152-153(1962)
- 41) Hartwig, E. E. and R. A. S. Kiihl. Identification and utilization of a delayed flowering character in soybeans for short-day conditions. *Field Crops Research.* 2 : 145-151(1979)
- 42) Hildebrand, D. F. *et al.* Hymowitz. Inheritance of an acid phosphatase and its linkage with the Kunitz trypsin inhibitor in seed protein of soybeans. *Crop Sci.* 20 : 83-85(1980)
- 43) Honeycutt, R. J. *et al.* Shoemaker and R. G. Palmer. Expression and inheritance of a shriveled-seed mutant in soybean. *Crop Sci.* 29 : 704-707(1989)
- 44) Huang, S. *et al.* Light intensity, row spacing, and photoperiod effects on expression of brachytic stem in soybean. *Crop Sci.* 33 : 29-37(1993)

- 45) Johnson, E. O. C. *et al.* Instability of a novel multicolored flower trait in inbred and outcrossed soybean lines. *J. Hered.* 89 : 508-515 (1998)
- 46) 菊池彰夫 ほか. 大豆の子葉色緑の遺伝様式と自然交雑率. 育雑43別冊. 2 : 112 (1993)
- 47) Kilen, T. C. Inheritance of a brachytic character in soybean. *Crop Sci.* 17 : 853-854 (1977)
- 48) Kilen, T. C. and E. E. Hartwig. Short internode character in soybean and its inheritance. *Crop Sci.* 15 : 878 (1975)
- 49) Lee, J. M. *et al.* Mapping of duplicate genes in soybean. *Genome* 42 : 829-836 (1999)
- 50) Lewers, K. S. *et al.* Effects of the *Dt2* and *S* alleles on agronomic traits of F1 hybrid soybean. *Crop Sci.* 38 : 1137-1142 (1998)
- 51) McBlain, B. A. and R.L. Bernard. A new gene affecting the time of flowering and maturity in soybean. *J. Hered.* 78 : 160-162 (1987)
- 52) McBlain, B. A. *et al.* Genetic effects on reproductive phenology in soybean isolines differing in maturity genes. *Can. J. Plant Sci.* 67 : 105-116 (1987)
- 53) Morrison, M, J. *et al.* Soybean seed coat discoloration in cool-season climates. *Agronomy Journal* 90 : 471-474 (1998)
- 54) Nelson, R. The inheritance of a branching type in soybean. *Crop Sci.* 36 : 1150-1152 (1996)
- 55) Nissly, C. R. *et al.* Variation in photoperiod sensitivity for time of flowering and maturity among soybean strains of maturity group III. *Crop Sci.* 21 : 833-836 (1981)
- 56) Niwa, M. Photoperiod response of soybean varieties of low latitude regions as compared with Japanese varieties. *Jpn. J. Breed.* 35 : 421-428 (1985)
- 57) 丹羽 勝. ダイズの開花に及ぼす短日処理の効果の植物齢による変化とその品種間差異. 育雑. 40 : 521-529 (1990)
- 58) Palmer, R. G. and X. F. Chen. Assignment of the *Fr3* locus to soybean linkage group 9. *J. Hered.* 89 : 181-184 (1998)
- 59) Palmer, R.G. and B. R. Hedges. Linkage map of soybean (*Glycine max* (L.) Merr). *In* S.J. O'Brien (ed.) Genetic maps: Locus maps of complex genomes. p.6.

- 139-6. 148. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York. (1993)
- 60) Palmer, R. G. and T. C. Kilen. Qualitative genetics and cytogenetics. In J. R. Wilcox (ed.) Soybeans: Improvement, production and uses, 2nd ed. Agronomy 16 : 135-209(1987)
- 61) Palmer, R. G. *et al.* Registration of a genetic stock (*w4-m w4-m*) for unstable anthocyanin pigmentation in soybean. *Crop Sci.* 30 : 1376(1990)
- 62) Pfeiffer, T. W. Recombination rates of soybean varieties from different periods of introduction and release. *Theor. Appl. Genet.* 86 : 557-561(1993)
- 63) Pfeiffer, T. W. and S. D. Vogt. Variability for recombination frequencies in the AP 12 soybean population. *Crop Sci.* 30 : 545-549(1990)
- 64) Polson, D. E. Day-neutrality in soybeans. *Crop Sci.* 12 : 773-776(1972)
- 65) Raymer, P. L. and R. L. Bernard. Effects of some qualitative genes on soybean performance in late-planted environments. *Crop Sci.* 28 : 765-769(1988)
- 66) Ray J. D. *et al.* Genetic control of a long-juvenile trait in soybean. *Crop Sci.* 35 : 1001-1006(1995)
- 67) Rode, M. W. and R. L. Bernard. Inheritance of a tan saddle mutant. *Soybean Genet. Newsl.* 2 : 39-42(1975)
- 68) Rode, M. W. and R. L. Bernard. Inheritance of wavy leaf. *Soybean Genet. Newsl.* 2 : 42-44(1975)
- 69) Rode, M. W. and R. L. Bernard. Inheritance of bullate leaf. *Soybean Genet. Newsl.* 2 : 44-46(1975)
- 70) Saindon, G. *et al.* Genetic control of long daylength response in soybean. *Crop Sci.* 29 : 1436-1439(1989)
- 71) Saindon, G. *et al.* Adjusting the soybean phenology using the *E4* locus. *Crop Sci.* 29 : 1361-1365(1989)
- 72) Saindon, G. *et al.* Adjusting the phenology of determinate soybean segregants grown at high latitude. *Crop Sci.* 30 : 516-521(1990)
- 73) 三分一敬. ダイズ. 三分一敬監修 北海道における作物育種. 100-138(1998)
- 74) Seo, Y. W. *et al.* Graybosch. Inheritance of red-buff seed coat in soybean. *Crop Sci.* 33 : 754-758(1993)

- 75) Shanon, J. G. *et al.* Response of soybean genotypes to spacing in hill plots. *Crop Sci.* 11 : 38-40(1971)
- 76) Shoemaker, R.C. and J.E. Specht. Integration of the soybean molecular and classical genetic linkage groups. *Crop Sci.* 35 : 436-446(1995)
- 77) Shoemaker, R. C. *et al.* Genome duplication in soybean (*Glycine* subgenus *Soja*). *Genetics* 144 : 329-338(1996)
- 78) Sinclair, T. R. and K. Hinson. Soybean flowering in response to the long-juvenile trait. *Crop Sci.* 32 : 1242-1248(1992)
- 79) Stephens, P. A. and C. D. Nickell. Inheritance of pink flower in soybean. *Crop Sci.* 32 : 1131-1132(1992)
- 80) Takahashi, R. and S. Asanuma. Association of *T* gene with chilling tolerance in soybean. *Crop Sci.* 36 : 559-562(1996)
- 81) Todd, J. J. and L. O. Vodkin. Pigmented soybean (*Glycine max*) seed coat accumulate proanthocyanidins during development. *Plant Physiol.* 102 : 663-670 (1993)
- 82) Todd, J. J. and L. O. Vodkin. Duplications that suppress and deletions that restore expression from a chalcone synthase multigene family. *The Plant Cell.* 8 : 687-699 (1996)
- 83) Tomkins, J. P. and E. R. Shipe. Soybean growth and agronomic performance in response to the long-juvenile trait. *Crop Sci.* 36 : 1144-1149(1996)
- 84) Weiss, M. G. Genetic linkage in soybeans. Linkage groups I. *Crop Sci.* 10 : 69-72 (1970)
- 85) Weiss, M. G. Genetic linkage in soybeans. Linkage groups II and III. *Crop Sci.* 10 : 300-303(1970)
- 86) Weiss, M. G. Genetic linkage in soybeans. Linkage groups IV. *Crop Sci.* 10 : 368-370(1970)
- 87) Weiss, M. G. Genetic linkage in soybeans. Linkage groups V and VI. *Crop Sci.* 10 : 469-470(1970)
- 88) Wilcox, J. R. Comparative performance of semideterminate and indeterminate soybean lines. *Crop Sci.* 20 : 277-280(1980)

- 89) Wilkerson, C. G. *et al.* Photoperiodically sensitive interval in time to flower of soybean. *Crop Sci.* 29 : 721-726 (1989)
- 90) Yu, H. and Y. T. Kiang. Reexamination of the recombination frequency between acid phosphatase and the Kunitz trypsin inhibitor loci in soybean. *Soybean Genet. Newsl.* 17 : 106-108 (1990)
- 91) 湯本節三・松川勲. ダイズの F₂集団における開花日の遺伝的分離. 育種・作物学会北海道談話会会報. 34 : 46-47 (1993)

2. 分子マーカー

(1) DNAマーカーの開発と分子連鎖地図の作製

植物の DNA 塩基配列の多型を解析するために、RFLP (restriction fragment length polymorphism), RAPD (random amplified polymorphic DNA), SSRP (simple sequence repeat polymorphism), AFLP (amplified fragment length polymorphism) に基づく方法がよく用いられる。その他 DAF (DNA amplification fingerprinting), ISA (inter SSR amplification), CAPS (cleaved amplified polymorphic sequence), dCAPS (derived CAPS), SSCP (single strand conformation polymorphism), heteroduplex に基づく方法も用いられることがある。RFLP, SSRP, CAPS, dCAPS, SSCP, heteroduplex に基づくマーカーは主に共優性マーカーであり、RAPD, AFLP, DAF, ISA に基づくマーカーは主に優性マーカーである。

大豆で用いられるマーカーは主に RFLP マーカー^{10, 31, 67, 68, 70}、SSR マーカー^{2, 8, 10, 40, 54, 64, 72}、AFLP マーカー^{26, 45} であるが、RAPD マーカー^{5, 10}、DAF マーカー⁵⁸ も一部用いられている。

大豆のゲノムサイズは比較的大きく ($1.11-1.81 \times 10^9$)、4 倍体由来と思われるゲノム領域が散在していて、複雑なゲノム構造をしている⁷¹ ために、分子連鎖地図の作製が遅れていた。ゲノム DNA クローンや cDNA クローンをプローブとしてサザンハイブリダイゼーションを行うと複雑なバンドパターンを示し、ひとつのクローンに対して複数の遺伝子座が対応することがある。そのため、RFLP マーカーを異なる分離集団で用いる際には注意が必要である。それに対して SSR マーカーは特定のプライマーセットでゲノム上の特定の領域を指定できる。大豆