Title	遠縁稲間交雑における胚乳の糯粳性に関する分離の歪みとその原因 : 稲の交雑に関する研究、第 L 報
Author(s)	森, 宏一; 木下, 俊郎; 高橋, 萬右衞門
Citation	北海道大学農学部邦文紀要, 9(1), 74-86
Issue Date	1973-12-15
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/11856
Туре	bulletin (article)
File Information	9(1)_p74-86.pdf



Instructions for use

遠縁稲間交雑における胚乳の糯粳性に関する 分離の歪みとその原因

--- 稲の交雑に関する研究, 第 LVIII 報* ---

森 宏一・木下俊郎・高橋萬右衞門 (北海道大学農学部作物育種学教室) (昭和48年5月14日受理)

Segregation distortion and its causation of an endosperm character in crosses of distantly related rice varieties

-Genetical studies on rice plant, LVIII-

Koh-ichi Mori, Toshiro Kinoshita and Man-emon Takahashi (Plant Breeding Institute, Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo, Japan)

緒 言

稲には、日本型・印度型などの品種群の類別がある。 このような品種群間の交雑を遠縁品種間の交雑という が、その際、しばしば形質分離に関して異常が現われる。 すなわち、そこでは同一形質または遺伝子が取扱われて いるにもかかわらず、近縁品種間の交雑において一般的 に期待される分離比に必ずしも一致せず, それから有意 に偏る分離が生ずるのである。これを本報では異常分離 と名付けるが、この異常分離に関する報告は決して少な くない。そのうち本報に関係のある胚乳の糯粳性の異常 分離を対象とした研究としては、CHAO (1928), RAMIAH et al. (1931), 岡 (1953), 水島・近藤 (1961, 1962), 岩田 ら (1964) などの報告をあげることができる。各研究者 がその原因として述べるところを摘録すれば、CHAOは 糯花粉の花粉管伸長速度が環境条件により異なるためと し、岡は配偶子発育遺伝子と糯遺伝子との連鎖によるこ とを仮定し、水島らは受精を妨げる補足遺伝子の存在を 想定し、また岩田らは花粉の受精率に関与する配偶体遺 伝子と糯遺伝子との連鎖によってそれを説明しようとし ている。

著者らもまた,遠縁の品種間あるいは系統間の多数の 交雑を通じて糯粳性の異常分離の実態と機構を研究し ているが、実験の前段に得られた結果はすでに前報(著 者ら, 1972) に報告した如くである。 そこでは、 すなわ ち異常分離が, i) 同一交雑組合せ内での F1 個体間, 相 互交雑間及び異なる交雑組合せ間により種々の分離比の 異常を示したこと, ii) F2 で異常分離の観察された組合 せにおける F2 花粉では糯: 粳が1:1となり、 胚乳 (F3) では各種の分離比を示したこと,iii) 花粉稔性と胚乳性 の間には何らの関連も認められないこと等である。因 に, 日本稲品種間交雑での糯粳性分離については配偶子 比では粳:糯が1:1に、接合体比では粳:糯が3:1とな り、この糯粳性は劣性単遺伝子 wx により発現されるこ と,加えて wx は第 I 連鎖群 (第6染色体) に座上する ことが知られており、このこと自体は印度稲にも基本的 に認められている。本報告では、以上の諸知見をもとに、 より詳しく追究された特段の実験の結果が記されている が、そこではより多数の交雑組合せが用いられ、どのよ うな由来または遺伝的背景の交雑組合せの場合に異常分 離がみられるのか、またその際異常分離の原因が配偶子 の分離にあるのか、接合体を形成する場合なのか等を詳 しく調査し、それらを綜合して異常分離の実態と異常分 離の機構について一つの考えをとりまとめてみた。

研究の実施にあたり、多くの方々に助力を仰いだが、 そのなかでも材料の育成と管理に御高配を賜わった弘前

^{*} 北海道大学農学部作物育種学教室業績

大学農学部の歴代の農場長中山林三郎,佐々木俊介並びに森敏夫の3教授に対しては,深甚なる感謝の意を表する次第である。なお,森教授には本実験の当初より並々ならぬ御協力をいただいていることを特記したい。

材料及び方法

実験に供試した材料は日本稲では糯26種, 粳59種の 計85種,外国稲では糯17種,粳36種の計53種である が、このうち観察結果及びその後の検定に用いられたも のの名称と由来は Table 1 に示す如くである。 交雑は, i) 日本稲群内, ii) 日本稲と外国稲群間及び iii) 外国稲 群内の3通りに大別される。F1は北海道大学農学部附 属温室並びに岩手県水沢市の実験水田に養成され、F2, F₃ 及び B₁ は北海道大学農学部附属農場及び弘前大学農 学部附属金木農場で育成された。胚乳の糯粳性はキセニ ア現象を現わすから, F1 個体上に着生した種子の胚乳の 形質表現は一般形質のF2分離に相当するものである。 また必要に応じては稃先色との関係に深く注意した。胚 乳での糯粳性の判定は外観や切断面についての観察によ り行ない、判定が困難な場合にはヨードヨードカリ溶液 による染色の方法を採った。花粉における糯粳性はヨー ドヨードカリ溶液の染色と検鏡によった。

糯粳性の分離の調査は、1 交雑組合せごと約1,000 粒 を基準として行なわれたが、なかには F1 採種種子が不 足のため、1,000 粒末満にとどまったものもある。 すで に著者ら (1972) が指摘した如く, このような場合, すな わち観察個体数が少ない場合の分離の正常・異常の判定 には特別の配慮が必要である。すなわち, χ²-検定法はそ の性格上、観察数が少なくなるにつれて適合度の許容範 囲を広げ、それは正常分離としての判定を許容する傾向 を生じ、ために異常分離を見おとす結果を伴うものであ る。従って観察個体数の少ない場合においては X2-検定 法による判定のみならず, 前報 (高橋ら, 1972) において 考案した糯の占める割合 (以後 wx percent と略称) を 分離の様相を示す尺度とするという判定方法をも併用し て分離の正常か異常かを判断しようというのである。こ こにいう wx percent とは 編 個 体 数 × 100 (%) で表わ れさるものであって,たとえば正常分離比である3:1が 期待される場合には wx percent は 25% となる。

実 験 結 果

1. 各種交雑組合せにおける分離の不規則性

日本稲内の糯梗性を異にする品種ないしは系統の間, 並びに外国稲での糯梗性を異にする品種ないしは系統の

Table 1. List of varieties and strains

12	Table 1. List of varieties and strains											
Stock No.	Name of stock	Origin	Character of endosperm									
<u> </u>	T21 : 1 :	т.										
A-28	Ebisumochi	Japan	waxy									
A-43	Hokkaimochi No.1	"	,,									
A-58	Kokushokuto-2	"	"									
A-64	Kuromochi	**	"									
E-39	Gaisenmochi	"	"									
N-44		")									
H-59		"	"									
H-138		"	"									
Fl-83		"	"									
Fl-86		"	"									
Upland rice	Norinmochi 26	"	"									
Upland rice	Kantomochi 70	"	"									
	Bohzumochi	"	,,									
H-9		"	non-waxy									
H-52		"	"									
H-69		"	"									
H-85		"										
H-97		"	"									
H-126		,,	"									
I -24	Hu Nan Zao	Taiwan	waxy									
I -30	Thai glutinous rice	Thailand	,,									
I -84	Ketan Gadjih	Indonesia	"									
HO-830	Nan Jin Xiang Dao	China	"									
HO- 1009	Sinaba	Philip- pines	"									
I -11	Jin Xian Dao No. 1	China	non-waxy									
I -32	Karalath	India	"									
I -33	Surjamukhi	,,	"									
I -35	Modan	,,	"									
I -44	Bhutmuri-36	"	"									
I -45	Charnock'	"	"									
I -47	Dalashaita	"	"									
I -55	Ampar bau	Iran	"									
I -60	Riso Vialone	Italy	"									
I -67	Dular	Pakistan	"									
I -88	Assam III	India	"									
I -89	Tepa I	,,	"									
I -102	r	,,	"									

間, 更には糯粳性を異にする日本稲と外国稲との間で総計 428に及ぶ交雑組合せを作り, その F₂ 後における胚乳の糯粳性の分離を調査した結果を一括表示するとTable 2 の如くである。因に,本報で取扱った日本稲は全てが日本型に属するものであるが, 以降の記述で外国稲

Table 2. F₂ segregations from waxy character in the crosses between the varieties or strains derived from various countries

			<u> </u>		-						Sourc		vx								
	wx^+		Ja	pan	Ko	orea	Cł	nina	Taiv			ava	Thailand	Phi	lip- pines	Indonesia	u U	S.A.	Т	`otal	Į
	Japan	۹ 3	32* <u>1</u> * 44	* 5*** 5	5		22 8	$\frac{1}{2}$	12 <u>1</u> 5	_ 2	5 1	2 1	7	1 3	$\frac{2}{1}$	1	2		87 61	5	$\frac{\overline{14}}{9}$
	Korea	Р 8					1												1		
	China	۹ څ	1	2					1	1			1			1	2		2 2	1	4
	Taiwan	۶ 3	6 2	$\frac{\overline{3}}{2}$	1	1	2	1			1		1			1		1	10 4		$\frac{7}{2}$
Source	Java	۹ 3						1		1											2
	India	φ δ	5 <u>1</u>	57 37	1	$\frac{\overline{1}}{4}$	4 2	$\overline{\overline{19}}$ $\overline{12}$	1	4 1	2	2	6	2 _ 3	1 2	3	2		23 9	2	$\frac{\overline{86}}{\overline{56}}$
	Pakistan	Р 8	3	$\frac{\overline{4}}{\overline{5}}$			2	1 3	1		2		2			2			10	1	9 5
	U.S.A.	Р 8	2					ī	1				1						3		1
	Others	Р 8	4 <u>1</u> 5				1	, 1 - 1										·	5 5	1	
	Total		107 4	120	7	6	43 _	2 44	21 _1	9	11 .	<u>2</u> 3	18	9 _	1 5	1 7	6	1	223	<u>10</u>	195

Note. *: Number of crosses with normal segregation mode.

**: Number of crosses with anomalous segregation mode (excess of waxy character).

***: Number of crosses with anomalous segregation mode (deficiency of waxy character).

というのは日本型以外の型に属するものの総称で、そこには印度型のほかにジャワ型や日印交雑による新しい品種群なども含まれているが、主体は印度型と考えてよいものである。また遠縁稲間交雑にしばしばみられる交雑不稔性との関係については、予備実験によりそれが認められなかったことが知れている交雑組合せのみが採り上げられている。この表で、まず指摘すべきことは日本稲の糯と外国稲(特にインド原産)の粳との特定の交雑組合せでは、そのほとんどで異常分離が見い出されたこと、そしてその際、組合せの多くで糯が過少となったことである。これとは対照的に外国稲の糯と日本稲の粳との交雑では、そのほとんどが正常分離を示し、また日本稲群内の糯と梗の交雑組合せでも正常分離が大勢を占めている。ただし後者の組合せでは約1割の異常分離が観察

Table 3. Typical crosses of F2 segregations for waxy character

			wx	
wx	Japanese var			Foreign varieties
	Normal	Anoma- lous	Normal	Anomalous
A-28	<u> </u>		I-33 (22)	I-44 (20), I-45 (17)
A-43	H-126 (23)*			I-32 (14), I-33 (18), I-44 (18), I-45 (15) I-47 (21), I-67 (19), I-102 (15), I-88 (15)
A-58	H-126 (25)		I-55(22), I-60(25	I-32(16), I-33(15), I-35(17), I-44(17) I-45(13), I-47(17), I-67(18), I-88(16), I-102(21)
A-64				I-32 (17), I-33 (19)
E-39	H-9 (24), H-69 (23)		I-55(23), I-60(25)	I-11 (39), I-44 (13), I-33 (20), I-47 (18) I-45 (15)
N-44	}			I-32 (13), I-33 (17), I-88 (17)
H-59				I-33 (18), I-44 (19)
H-138			I-55 (23)	I-32 (18), I-33 (17), I-45 (13), I-88 (14)
Fl-83	H-126 (24), H-9 (25)	H-85 (19)		
F1-86	H-126 (24), H-85 (24) H-9 (24)	H-69 (21)		
URNM 26			I-33 (24)	
URKM 70		H-9(16)		I-33 (21)
Bohzumochi			I-33 (23)	
I-24				I-33 (16), I-35 (18), I-45 (19), I-89 (18)
I-30	H-69 (24), H-97 (26)		I-24(22), I-89(25)	
I-84	H-97 (25)	H-126 (32)	I-44(24), I-33 (25)	
HO-830	H-9 (24), H-126 (27)	H-52 (43)	I-45(26), I-88(22)	I-32 (12), I-33 (18), I-44 (20), I-67 (18)
HO-1009	H-52 (23), H-97 (26) H-126 (27)	H-9 (15)	I-33 (22), I-44 (23)	I-88 (30), I-32 (21)

Note. *: () $\cdots wx$ percent

Ccross combinations involve $wx^+ \times wx$ and $wx \times wx^+$.

I-33 及び I-88 を交雑した場合には, I-33 との組合せは 異常分離を示したが、I-88とでは正常分離であった。ま た, フィリピン原産の糯品種 HO-1009 に粳の I-33 と I-88 を交配した場合には、相反する傾向が現われ、I-33 との組合せは正常分離, I-88とでは異常分離(この場合, 糯過多)となった。このように交雑に用いた片親が異な ることにより、分離の様相が異なる場合が極めて多いの である。日本稲の糯・粳品種間あるいは系統間交雑にお いても異常分離がみられる場合があることはすでに述べ たところであるが、特に交雑親の一方を異にすると、そ こに分離の差異が生じている。すなわち日本稲糯のH-9 は日本稲糯の Fl-83, Fl-86 及び 南中国産の日本型糯品 種 HO-830 等と交雑した場合には正常分離となり、日本 稲糯の陸稲農林糯70号との交雑では異常分離となって いる。一方, 日本稲粳の H-85 を用いた場合には Fl-86 Fl-86との交雑においては正常分離であったが, Fl-83と の交雑では異常分離である。 更にまた日本稲粳の H-69 を用いて FI-86 に交雑した場合には異常分離となり、日 本稲糯の凱旋糯との交雑においては正常分離となった。 すなわち従来の観察とは異なって、日本稲の糯・粳間交 雑でも,詳細な調査と厳しい検定基準によって分離比の 適合性を検討するならば、特定の交雑親間では異常分離 を起す場合があることが知られたのである。これらの結果から、異常分離を生ずる原因として考えられることは少なくとも複数個の遺伝子がこの現象に関与しているのではないかということである。しかしながら、これら複数個の遺伝子が、補足関係にあるのか、あるいは互いに独立して異常分離を結果するのかは、以上の結果のみからは判定できない。

2. 花粉における糯粳性の分離

糯花粉と粳花粉では、そこに含まれる amylose と amylopectin の含有率がそれぞれ異なっており、従って F_1 の小花内に生ずる花粉は、これをョード反応により 糯花粉と粳花粉とに区分することが可能である。胚乳 (接合体) での分離を調べるのと併行して、花粉 (雄性配偶子) での分離を調べることにより、異常分離の原因が配偶子での分離に起因するか否かを検討することができる。 F_2 で異常分離・正常分離のみられた各種の交雑組合せの F_1 個体の花粉について、糯粳の分離を調査した結果は Table 4 に示す如く, F_2 における wx percent の大小に係わりなく、常に正常比の粳:糯=1:1 に適合した。すなわちこの時点での雄性配偶子の糯粳性の分離には異常のないことが示されたのである。

Table 4. Segregations for waxy character examined in pollens of F_1 hybrids

		n of pollen		Goodnes	ss of fit_	wx perc	ent (%)	F ₁ spikelet
Cross combination	wx+	wx	Total	χ2 (1:1)	P	F ₁ pollen	F ₂ endo- sperm	fertility (%)
I –84 \times H –97	151	158	309	0.16	.7∼.5	51.1	25.8	83
I -60 \times E -39	199	210	409	0.30	.7 ~ .5	51.3	25.1	55
I -89× I -30	213	222	435	0.19	.7 ~ .5	51.0	24.5	47
Total	563	590	1153	0.63	.5~.3	51.2	25.1	
I - 35× I -24	226	232	458	0.08	.8~.7	50.7	19.8	16
I – 33× I –24	200	233	433	2.52	.2~.1	53.8	18.5	63
A- 58× I-88	229	222	451	0.11	.8~.7	49.2	18.2	14
$I - 33 \times A - 43$	223	230	45 3	0.11	.8~.7	50.8	18.0	85
H-138 \times I -32	209	215	424	0.08	.8~.7	50.7	17.6	21
I - 33×H-59	228	230	458	0.01	.95~.90	50.2	17.5	91
I – 89× I –24	203	213	416	0.24	.7~.5	51.2	17.5	10
A- 43× I -44	116	122	238	0.15	.7∼.5	51.3	17.5	28
A- 43× I -88	199	206	405	0.12	.8~.7	50.9	14.9	17
Total	1833	1903	3736	1.31	.3~.2	50.9	17.7	
H-52×HO-830	182	202	384	1.04	.5~.3	52.6	43.3	56

3. 戻し交雑第1代における糯粳性の分離

 F_1 個体への戻し交雑を行なうならば、雄性配偶子ばかりでなく、雌性配偶子における糯粳性の分離を推測することが可能である。 F_2 の wx percent から異常分離と判定された 10組合せと正常分離の 1組合せとを用いて戻し交雑第 1代を検討した結果が、Table 5 である。まず糯×粳の F_1 個体を雌性親として日本稲糯品種 A-43, A-58 及び H-59 をもって戻し交雑した次代 (B_1) では、胚乳における糯粳の分離は期待比である粳:糯=1:1によく適合した。しかし F_1 を花粉親として用いて、A-58 あるいは H-59 へ戻し交雑した場合には糯:粳=1:1に分離する場合と異常分離を生ずる場合がみられた。異常分離のみられた組合せでは、いずれもその F_2 が糯過少であり、 B_1 でも糯が過少となった。なお、 F_2 で正常分離を示した組合せでは、 B_1 でも正常分離であった。 F_2 と B_1 の異常分離の平行関係を調べるために、まず異常

分離を示した3組合せ, I-33×H-59, I-35×A-58及び I-55×A-58 について F₂ 分離比に基づいて, 授精にあず かった雄性配偶子における糯粳の分離を逆算してみた。 なお、この場合、雌性配偶子では糯: 粳が1:1に生じて いるものと仮定する。Table 6 に示す如く、H-59×(I-33 \times H-59) においては F_2 より逆算した 粳: 糯 = 1.86:1 の 比に、また A-58×(I-35×A-58) では粳:糯=2.01:1の 比に、A-58×(I-55×A-58) では粳:糯=1.38:1の比に それぞれよく適合する値となった。以上の成積と前節の 結果を綜合するならば、糯粳性の異常分離について、雌 性・雄性配偶子の分離そのものには異常はみられぬか ら,異常分離の原因は雄性配偶子と雌性配偶子とにおけ る分離の異常にあるのではなく, 雄性配偶子, すなわち 花粉が受精し, 雌性配偶子と合体するまでの間に起るも のであり、それが糯・粳花粉の受精にあずかる頻度に差 を生ぜしめるものとみなすべきである。

Table 5. B₁ segregations for waxy character

	B ₁ segr	egation		Goodn	ess of fit	wx per	cent (%)	F ₁ spikelet
Cross combination	wx^+wx	wx wx	Total	χ ₂ (1:1)	P	B ₁	$\mathbf{F_2}$	fertility (%)
(I – 45 × A – 43)× A –43	7	7	14	0.00	1	50.0	14.5	24
(I –102 × A – 58)× A –58	16	20	36	0.44	.7∼.5	55.6	20.7	61
(I – 44 × A – 43)× A – 43	14	14	28	0.00	1	50.0	15.1	7
$(A-43 \times I-44) \times A-43$	33	27	60	0.60	.5~.3	45.0	17.5	28
(I – 88 \times A– 43) \times A–43	16	22	38	0.95	.5~.3	57.9	22.2	8
(I – 33 \times H–59) \times H–59	31	27	58	0.28	.7~.5	46.6	17.5	91
H- 59 ×(I - 33 × H-59)	41	28	69	2.45	.2~.1	40.6		
$(H-138 \times I - 55) \times A-58$	7	10	17	0.53	.5~.3	58.8	23.0	60
A- $58 \times (H-138 \times I-55)$	222	235	457	0.37	.7~.5	51.4		
$(I - 55 \times A - 58) \times A - 58$	82	81	163	0.01	.95~.90	49.7	21.0	84
$A - 58 \times (I - 55 \times A - 58)$	408	328	736	8.70	.01~.001	44.6		
A- 58 \times (I - 35 \times A-58)	149	66	215	32.04	<.001	30.7	16.6	84

Table 6. Observed B_1 segregations of waxy character in comparison with the theoretical number calculated from the actual wx percent in F_2

		B ₁ segr	egation		Goodness of fit		$F_2 wx$
Cross combin	nation 	$ wx^+wx wx u$		Total	χ2	P	percent (%)
H-59×(I -33×H-59)	Obs. Cal. (1.86:1)	41 44.9	28 24.1	69	0.97	.5 ~ .3	17.5
A-58×(I -35× A-58)	Obs. Cal. (2.01:1)	149 143.6	$66 \\ 71.4$	215	0.61	.5~.3	16.6
A-58×(I -55× A-58)	Obs. Cal. (1.38:1)	408 426.8	328 309.2	736	1.97	.2~.1	21.0

花青素色原素遺伝子(C)と糯性遺伝子(wx)の 連鎖関係

稲の稈先花青素基本着色に関与する色原素遺伝子で は糯性遺伝子 wx と連鎖し、共に第 I 連鎖群を構成して いる。C 遺伝子は第 III 連鎖群所属の A 遺伝子と共存 して花青素を生成する作用をもつものである。糯粳性に ついて異常分離を示した5種の交雑組合せのF2につい C, それが C と wx の連鎖関係に如何なる 異常 を結 果させるかが検討されなければならない。その成績が Table 7である。ここでは、いずれの交雑組合せにおい ても wx の F_2 分離に関して粳: 糯=5:1 となったが, C については着色型: 非着色型=15:1 となる場合 (I-33 ×N-44, I-33×A-43) 及び着色型:非着色型=3:1とな る場合 (A-43×I-32, N-44×I-32, A-43×I-67) が見ら れた。Cとwxの間の組換価は多くの実験を通じて 22.8% であるとみてよいから、この値を基礎にこれらの 組合せにおける C と wx の間に得られる関係について 検討を加えた結果、いずれの組合せにおいても組換型の

一つである Cwx 型及び非組換型の一つである C+wx型が理論値より過少となり,逆に非組換型の一つCwx+ 型が増加する傾向がみられた。また I-33×N-44, I-33× A-43 においては C+wx+ 型が減少し,一方 $A-43\times I-$ 32, N-44×I-32, A-43×I-67においてはむしろ C+wx+型が増加した。このように全組合せにおいて観察値と理 論値は明らかに適合せず、しかも増減のみられる表現型 の種類は交雑組合せの種類を異にすることにより大きく 異なるという事実が指摘されたのである。各組合せにつ き4種の表現型について観察値が期待値より増減する割 合, すなわち <u>観察値 - 期待値</u> ×100(%) を調べたところ, 期待値 I-33×N-44 と I-33×A-43 の 2 組合せにおいてはほぼ 同様な増減傾向が示されたが、A-43×I-32、N-44×I-32、 A-43×I-67 の 3 組合せでは 各表現型毎に 増減傾向が異 なっていた。Cと wx の連鎖関係がこのように大きく 乱れることの原因として、最も可能性の高いのはwx単 独の異常分離のほかに、C 自体にも何か原因が内在して いたことがうかがわれる。

Table 7. Linkage relations between wx and C genes, when anomolous segregations of respective genes are involved

		F ₂ seg	regation			: Go	odness o	ffit
Cross combination	Cwx^+	Cwx	C^+wx^+	C^+wx	Total	χ_2	d.f.	P
I-33× N-44 Obs.	418	66	5	9	498			
$(Cwx^+ \times C^+wx)$ Cal.	360.9	106.0	12.6	18.5		33.59	3	<.001
Obs.—Cal. Cal. ×100 (%)	+15.8	-37.7	-60.3	-51.4				
I-33×A-43 Obs.	226	37	2	5	270			
$(Cwx^+ \times C^+wx)$ Cal.	195.7	57.5	6.8	10.0		17.72	2	<.001
$\frac{\text{Obs.}-\text{Cal.}}{\text{Cal.}}\times 100(\%)$	+15.5	-35.7	-70.6	-50.0				
$A-43\times I-32$ Obs.	94	5	48	13	160			
$(C+wx\times Cwx^+)$ Cal.	77.9	12.1	42.1	27.9		9.68	2	.01~.001
Obs Cal. ×100 (%)	+20.7	-58.7	+14.0	-53.4				
N-44×I-32 Obs.	168	7	45	6	226			
$(C+wx\times Cwx^+)$ Cal.	146.7	22.8	22.8	33.7		58.43	3	<.001
Obs.—Cal. ×100 (%)	+14.5	-69.3	+97.4	-82.2				
A-43×I-67 Obs.	149	11	25	13	198			
$(C^+wx\times Cwx^+)$ Cal.	128.5	20.0	20.0	29.5		17.80	3	<.001
Obs.—Cal. Cal.	+16.0	-45.0	+25.0	55.9				

Note. 1) $I-33\times N-44$ and $I-33\times A-43\cdots$ colored (C): colorless (C+)=15:1

5. 糯花粉の受精率に関与する遺伝子について

第 I 連鎖群 (別名 C-wx 連鎖群) について、岩田ら

(1964) はそのなかに配偶体遺伝子 (ga) が存在し、ga により wx 並びに C の分離 が 異常となるのではないかと

²⁾ A-43×I-32, N-44×I-32 and A-43×I-67····· $C: C^+ = 3:1$

Cross		gation of F ₃ ormal-wx %		Total	F ₂ wx percent	$\mathrm{q/p^{1)}}$	R.C.V.
combination	below 22%	22-28%	above 28%		(%)		(%)
I -33× N-44	40	38	19	97	16.2	1/22.47	33.9
A-43× I -32	49	21	5	75	14.2	1/10.37	32.1
N-44× I -32	89	16	2	107	13.0	1/ 9.89	20.6
A-43× I −67	65	27	11	103	18.5	1/ 4.02	28.3
$A-28 \times I-33$	14	31	7	52	21.8	1/ 1.13	49.6
A-58× I-67	57	29	8	94	18.2	1/10.38	33.5
I $-47 \times A -58$	162	67	3	232	15.9	1/ 6.58	36.5
I –11 \times E –39	19	58	81	158	39.0	1/69.00	22.8

Table 8. Recombination values between ga and wx calculated from the segregation of F3 lines

Note. 1) p and q are fertilization rate of ga^+ and ga-pollen, respectively.

の見解を表明しているが、著者らも糯粳の異常分離につ いて、このような遺伝子がその起因となりうるか否かに ついて多くの検討を加えてきた。このような研究にふさ わしい8組合せを選び出し、それを用いて F3 ヘテロ個 体の wx percent について, まず, 正常分離を 22~28%, 28% 以上を糯過多, 22% 以下を糯過少と定める。 すな わち Table 8 の如くである。いま、両親の遺伝子型を ga^+wx^+/ga^+wx^+ 及び gawx/gawx (相引), あるいは

> 表珥刑 $wx^{+}wx^{+}: qr^{2}+(p+q)rs+ps^{2}$ $wx^+wx: (p+q)r^2+2(p+q)rs+(p+q)s^2$ $wxwx: pr^2+(p+q)rs+qs^2$

F₂ で糯過多になる場合は両親の遺伝子型が相反であり, 糯過少は相引の場合と考えられるから, ここでヘテロ個 体での遺伝子型による頻度及び次代(F₃)における糯粳性 分離の型は次の如く表わされる。

連にて刑	頻		F3での精粳性
遺伝子型	相反	相引	分離の型
$ga^+v\!\!\cdot\!\! x/ga^+v\!\!\cdot\!\! x$	2prs	$\left. egin{array}{c} 2qrs \ 2prs \end{array} ight\}$	正常分離
$gawx^+/gawx$	2qrs	2prs \	ユ. m カ pit
$gawx^+/ga^+wx$	$(p+q) r^2$	$(p+q) s^2$	異常分離 (糯過多)
$ga^+wx^+/gawx$	$(p+q) s^2$	$(p+q) r^2$	異常分離 (糯過少)

これにより、F3 ヘテロ個体の系統分離比については糯過 少型:正常分離型:糯過多型が, s²:2rs:r²(相反), ある いは $r^2: 2rs: s^2$ (相引) で表わされるが、これはp あるい

はqの値とは無関係で、組換価は2sとなる。p及びqの q/p = r - wx rate/wx rate-s なる関係式で導き出され る。ここに算出された q/p 及び ga と wx の組換価は Table 8 に示す如くである。 すなわち、供試 8 交雑組合 せのうち7組合せにおいて gaと wx 間の連鎖が観察さ れ, 組換価は 20.6 から 36.5% の変異を示した。 因に 1 組合せにおいては独立とみられる組換価が得られている が, この組合せは F2 で正常分離比を示した組合せであ る。ga と wx の連鎖が確認された 7組合せのうち C 座

につき分離のみられる4組合せについてCとga間の連

鎖価を算出したところ、Table 9の結果を得た。Cにお

ける非組換型と組換型の比を u:v(u+v=0.5) とすると

 $gawx^+/gawx^+$ 及び ga^+wx/ga^+wx (相反) とし、ga

と wx が連鎖し、 F_1 の柱頭上では ga 花粉が ga⁺ 花粉

より受精率が劣るものと仮定する。 ここの ga はいわゆ

る花粉の受精競争の作用にかかわる配偶体遺伝子であ

る。 さて、非組換型、組換型配偶子の比を r:s(r+s=

0.5) とし、ga+ 花粉と ga 花粉の受精率の比をそれぞれ

p, q (p+q=1) とおくと、そこに期待される F_2 の分離

引

比は次の如くなる(岩田ら,1964)。

 $pr^2 + (p+q)rs + qs^2$

 $qr^2+(p+q)rs+ps^2$

 $(p+q) r^2 + 2(p+q) rs + (p+q) s^2$

 $C: (2p+q)u^2+3(p+q)uv+(p+2q)v^2$

F₂の表現型の分離比は次の如くなる。

 $C^+: pv^2 + (p+q)uv + qu^2$

C: $(8p+7q)u^2+15(p+q)uv+(7p+8q)v^2$

 $C^+: pv^2 + (p+q)uv + qu^2$

着色型: 非着色型= 3:1 の場合 (相 引) 着色型:非着色型=15:1の場合

(相 引)

Cross	F ₂ segr	egation			1) Ferti	ity rate		R.C.V.
combination	C	C+	Total	u	v	p	q	(%)
I -33× N-44	484	14	498	0.099	0.401	0.957	0.043	19.8
$A-43 \times I-32$	99	61	160	0.340	0.160	0.917	0.083	68.0
N–44 \times I –32	175	51	226	0.280	0.220	0.908	0.092	56.0
A-43× I -67	160	38	198	0.347	0.153	0.801	0.199	69.4

Table 9. Recombination values between ga and C calculated from F_2 segregation of C-locus

1) u: Frequency of recombinant type.

v: Frequency of parental type.

p: Value calculated from Table 20.

q: Do.

なお、p および q の値は Table 8 の結果を用いている。 C-ga の連鎖がみられたのは I- $33 \times N$ -44 1 組合 せ の み でその組換価 19.8% となったが、残り 3 組合せ、A- $43 \times I$ -32, N- $44 \times I$ -32 及び A- $43 \times I$ -67, においては独立 とみなされる値であった。従って ga, C 及び wx の連鎖群上の座位関係は Table 10 に示す如くになり、ここに少なくとも 2 種類の配偶体遺伝子が存在するとみなさざるを得ない結果を得たのである。すなわち、それを記号化すれば、その配列順序として gaA-C-wx あるい

は $C-wx-ga_B$ が考えられるのである。 C と ga の連鎖価を算出できない組合せ, $A-58 \times I-67$, $I-47 \times A-58$, $I-11 \times E-39$ における wx と ga との間の距離関係としてはそれぞれ 33.5,36.5,22.8% なる組換価が得られているが,実際に得られた ga と wx あるいは C との組換価を代入して算出した期待値と観察値との適合度を調査した結果は Table 11,12 の如くなった。 因に Table 11に示される 4 種の組せにおいては適合度は極めて低い。いまその理由として考えられるのは, $F_3 \sim F_1$ 個体での

Table 10. Diagrammatic illustration of possible sequence of genes, C, wx and ga based on recombination values among them

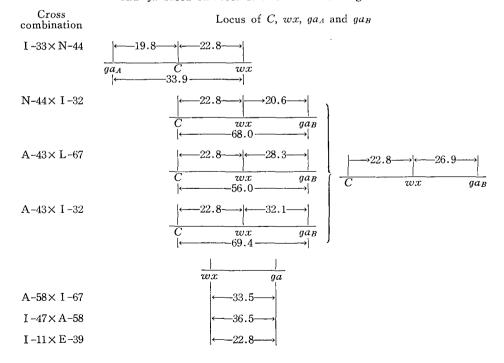


Table 11. Observed segregations of F_3 lines in comparison with the theoretical numbers calculated from the recombination value between ga and wx

		Segre	gation of l				Goo	dness	of fit
Cross combi	nation	low below %	normal 22 28%	high above %	Total	R.C.V.	χ^2	d.f.	P
		Below /e	122 2070	1 450.0 70	<u> </u>	(%)			<u> </u>
$I -33 \times N-44$	Obs.	40	38	19	97	in the second			
	Cal.	42.4	43.5	11.1	Ŀ	33.9	6.45	2	[.05~.02
A-43× I -32	Obs.	49	21	5	75				
	Cal.	34.47	32.76	7.78		26.9	11.35	1	<.001
N-44× I -32	Obs.	89	16	2	107				
	Cal.	67.5	35.0	4.5		26.9	18.55	1	<.001
A-43× I -67	Obs.	65	27	11	103				,
	Cal.	52.8	41.9	8.3		26.9	9.00	2	.02~.01
A-58× I-67	Obs.	57	29	8	94				
	Cal.	43.5	40.9	9.6		33.5	7.92	2	.02~.01
I -47 × A -58	Obs.	162	67	3	232			7 - 4	
	Cal.	93.26	107.65	31.09		36.5	84.72	1	<.001
I −11×E−39	Obs.	19	58	81	158				
	Cal.	8.2	55.6	94.2		22.8	16.18	2	<.001

Table 12. Observed segregations of F_{2} s in comparison with the theoretical numbers calculated from the recombination value among C, wx and ga

Cross combination		F ₂ segregation					Goodness of fit			
		Cwx^+	Cwx	$wx \mid C^+wx^+ \mid$	C^+wx	Total	χ2	d.f.	P	Linkage relation
I -33× N-44	Obs.	418	66	5	9	498				
	Cal.	405.2	78.9	5.6	8.3		2.51	2	.3~.2	[→19.8→]←22.8→]
I -33× A-43	Obs.	226	37	2	5	270				$ \begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$
	Cal.	219.7	42.8	3.0	4.5		1.00	2	.7 ~ .5	,
A-43× I -32	Obs.	94	5	48	13	160				
	Cal.	87.6	8.5	45.6	18.3		1.75	2	.5 ~ .3	
N-44× I -32	Obs.	168	7	45	6	226				←22.8→ ←26.8→
	Cal.	167.8	13.8	24.0	20.4		31.89	3	<.001	$C = \frac{1}{v \cdot x} = \frac{1}{g a_B}$
A-43× I -67	Obs.	149	11	25	13	198				
	Cal.	147.0	12.1	21.0	17.9		2.23	3	.7 ∼ .5	

wx percent が連続的な変異を示したため、異常分離型と正常分離型の区別点が必ずしも当を得ていなかったた

めと, ga 自体の作用が環境条件の影響を受けやすく,特に ga 花粉の受精率に影響を与えたのではないかという

ことである。すなわち, Table 8 にみられる如く, ga^+ 花粉と ga 花粉の受精率の比には 1.13 から 69.00 に至る 広い変異がみられているのである。なお,C と wx の運 鎖関係についてであるが, ga_A と C , ga_B と wx 両者間 の組換価を考慮して期待値を算出して観察値との比較を 行なった結果を示すと Table 12 の如くなる。 観察 値と 期待値はよく適合する組合せがほとんど占め,適合度のよくなかった組合せは $N-44 \times I-32$ のみである。I-32 を 片方の親に用いた $A-43 \times I-32$ では観察値は期待値によく適合しており, $ga_A-C-wx-ga_B$ なる配列順序をもった 2 種の配偶体遺伝子が第 I 連鎖群に存在することが ここでは明らかとなったわけである。

考 察

遠縁間交雑における糯粳性の異常分離は、日本稲の糯 を外国稲の粳(特にインド原産)に配した場合に、最も多 く現われるが、この外に日本稲のなかでも外国稲の間で も或る特定の交雑組合せにおいてはそれがみられること が明らかとなった。このことは異常分離の原因が各種の 稲品種中に広く含まれていることを意味する。異常分離 が F₁ を雄性親として用いた時にのみ 生 ずるということ は戻し交雑 B1 における実験から、 著者らが 明らかにし たところである。それと同時に、花粉における糯粳の分 離も正常であることを実証することができた。従って授 粉以後、特に柱頭における花粉の発育から花粉管が胚に 到達するまでの間に異常分離の機構が作用するものであ ることは否定し得ぬ事実といってよいであろう。故にこ こに著者らは自らの実験結果に一番矛盾のない説明法と して、花粉の受精能力あるいは受精率に関与する遺伝子 (配偶体遺傾子:ga) を想定し、この ga と wx が連鎖の 形で共存するならば、糯粳性の異常分離が生ずるという 遺伝仮説を設定することとした。 ga 遺伝子は2座に分 かれ、それらは共に第Ⅰ連鎖群に属している。これを gaA、gaBと記号化するなら、それらの連鎖群内の位置 は $ga_A-C-wx-ga_B$ なる配列順序 を有するものとみ る。因に ga+ 花粉, ga 花粉の受精率は交雑組合せを異 にすることにより異なるため,それは1組合せの F₁ 個体 間で胚乳性の分離比に変異を生ぜしめる原因にもなる。

なお、岩田・大村・永松 (1964) は彼らのいう ga が wx と連鎖すると報告しているが、この報告のなかでの ga と wx の組換価は 19.0%、ga と C との組換価は 15.8% であり、第 I 連鎖群内での配列順序は C-ga-wx であった。 従って、岩田らの報告した ga と本実験により見い出された ga 及び ga との異同は今後の研究にまた

ねばならないが、 $I-11\times E-39$ においては ga と wx が 22.8% で連鎖しており、 ga_A 、 ga_B の内の1つが岩田らの ga と同一である可能性は確かに残されている。

因に、F₃迄の実験結果から交雑親5系統の上記遺伝子についての遺伝子型は次の如く推定される。

A—43	ga_Aga_Bwx
N44	ga_Aga_Bwx
I —32	$ga_Aga_B^+wx^+$
I —33	$ga_A^+ga_Bwx^+$
I —67	$ga_Aga_B^+wx^+$

ここに示す如く、日本稲糯品種は $ga_A ga_B wx$ なる遺伝子型を有し、外国稲粳品種には $ga_A^\dagger ga_B wx^+$ あるいは $ga_A ga_B^\dagger wx^+$ の2種の遺伝子型があることになる。 なお、日本稲群内の糯・粳の交雑ではほとんどが正常分離となったことから、日本稲の粳品種の多くは $ga_A ga_B wx^+$ なる遺伝子型を有しているとみてよいであろう。

以上の結果より、糯粳性の異常分離には wx と連鎖し ている 2 種の受精率 を 支配 する配偶体遺伝子 gaA 及び gaB によるものであることが一応明らかとなったわけで あるが、花粉の受精率が如何なる時期、すなわち花粉発 芽, 花粉管伸長あるいは卵細胞との合体等のいずれの時 期に作用するものであるかは、もちろん、今後の実験に またねばならない。 稲では CHAO (1928) が競争受精は **糯粳花粉の花粉管の伸長速度の差によるとしているが**, その実証はなされていない。一方、トウモロコシ、オオ ムギ等 (MANGELSDOLF and JONES 1926, EMERSON 1934, BURNHAM 1936, TABATA 1961) では, 稲の ga に相当する遺伝子の存在が教示されており, ga+ 柱頭上 における ga 花粉の受精率の減少を認めている。 今後, 花粉の人工発芽実験, あるいは混合受粉等により ga の 効果がいつ発揮されるかを明らかにすることが必要で ある。

摘 要

- 1) 遠縁稲品種間交雑においては胚乳の糯粳性の分離に異常がみられることがあり、日本稲群内、外国稲群内及び日本稲群と外国稲群間の交雑の3種のいずれにおいても異常分離のみられる交雑組合せがあった。特に日本稲の糯×外国稲の粳の交雑において異常分離を示す組合せが多かった。
- 2) F_2 での接合体分離に関し、それが正常分離であると異常分離であとを問わず、いずれの交雑組合せにおいても F_1 の配偶子分離としての花粉の粳:糯比は1:1という正常型であった。 また糯系統の戻し交雑による B_1

の結果から推定したところの F_1 雌性親における粳:糯の分離もやはり正常の1:1とみなすべき結果であった。しかし F_1 を花粉親に用いた戻し交雑 B_1 では、 F_2 で正常分離を示した組合せにおいては、 B_1 が粳:糯=1:1であったのに対し、 F_2 の異常分離型の B_1 は異常比を示し、しかもその程度は F_2 の成績から逆算した F_1 の配偶子比のそれによく一致した。

- 3)以上の実験的事実から,糯・粳の異常分離は花粉の受精率を支配する遺伝子(基本記号 ga)によるという仮説が組立てられ,それに基づいて数種の組合せについて F_2 及び F_3 を用いて分析をすすめた結果,第I連鎖群には2種の ga(gaA及びgaB)が存在し,gaA-C-wx-gaBなる配列順序であることが導きだされた。この解釈によれば, F_2 及び F_3 の観察値は理論値と極めてよく適合する。
- 4) 日本稲の糯及び 粳品種の多くは gaAgaB なる遺伝子型であり、外国稲には少なくとも3種の遺伝子型(gaAgaB, gaAgaB, gaAgaB) が存在する。

参考文献

- Burnham, C. R. (1936): Differential fertilization in the *Bt-Pr* linkage group of maize. Jour. Amer. Soc. Agron. 28: 968-975.
- CHAO, L. F. (1928): Linkage studies in rice. Genetics 13: 133-169.
- EMERSON, R. A. (1934): Relation of the differential fertilization gene, Ga ga, to certain other genes of the Su-Tu linkage group of maize. Genetics 19: 137-156.
- 岩田伸夫・永松土己・木村 武 (1964): イネの第1連鎖群 に属する配偶体遺伝子によるモチ性および稃先色の 異常分離. 育種雑 14 (1): 33-39.
- MANGELSDORF, P. C. and D. F. JONES (1926): The expression of Mendelian factors in the gametophyte of maize. Genetics 11: 423-455.
- 水島字三郎・近藤 晃 (1961): 日本稲と外国稲との交雑 による育種の基礎的研究. III. 遠縁品種間雑種で見 られる糯粳性の異常分離, 育種雑 11 (4): 1-8.
- _____・___(1962): 同上. IV. F₂における糕 粳性の異常分離, 育種雑 **12** (1): 1-7.
- 森 宏一・木下俊郎・高橋萬右衞門 (1972): 稲の 交 雑に 関する研究. 第 XLVI 報, 遠縁稲間交雑に見られる 胚乳の糯梗性の異常分離, 予報, 北海道大学農学部 邦文紀要 8(2): 85-90.
- _____・高橋萬右衞門 (1972): 同上. 第 XLVII 報, 胚乳における糯梗性分離のひずみ度の検出に当って

- の $% ^{2}$ 検定法 の 適用について. 北海道大学農学部邦 文紀要 8 (2): 98-101.
- 岡 彦一 (1953): 栽培稲の系統発生的分化. 第6報,栽培稲における品種間雑種不稔性の機構. 育雑種 2 (4): 217-224.
- RAMIAH, K., S. JABITHARA and S. D. MUDALIAR (1931): The inheritance of characters in rice IV. Mem. Dept. Agr. India. Bot. Ser. 18: 159-229.
- TABATA, M. (1961): Studies of a gametophyte facter in barley. Jap. Jour. Genet. 36: 157-167.

Summary

In the rice plant, as well as in the corn, striking segregation distortion mostly characterlized with a deficit of waxy endosperm is frequently observed when crosses are made between distantly related varieties, especially in the crosses of *japonica* and *indica* varieties.

To explain this, various hypothesis have been suggested; however which is the most appropriate explanation is not determined yet, since the data in hand seem insufficient to definitly establish the cause of the deviation herein involved.

In such circumstances the authors have produced numerous crosses from varieties or strains which greatly differ in their phylogenetic relationships, as well as in their endosperm character, to accumulate more data of some use in dealing with this phenomenon.

Through these examinations the following results were obtained.

- 1) The degree of segregation distortion in F_2 embryos, *i.e.* seed in F_1 panicles, varied from cross to cross, but in general it may be said that it is most frequently brought about from the crosses between distantly related varieties, especially in the crossing phase of $japonica(waxy) \times indica$ (non-waxy).
- 2) By using 13 crosses in which F₂ embryos gave a typical segregation distortion, segregation patterns of pollens were examined. The number of waxy pollens was equal to that of non-waxy pollens, suggesting that the deficit of waxy endosperm cannot be directly ascribed to distorted pollen ratio in the heterozygote condition.
- 3) In backcrosses, in which the waxy parents were used as pollinators, the number of waxy gametes on the female side was equal to that of non-waxy gametes. However, in the case when F₁s were

used as the pollinators, the situation was different. In the crosses in which F_2 embryos gave a normal segregation, segregation patterns of the backcross generation (B_1) were normal, but in the crosses in which F_2 embryos gave a anomalous segregation, the B_1 s were anomalous.

4) From the above-mentioned results, the existence of a gametophyte gene basic symbol of (ga) which gives rise to the certation due to the lesser vitality of pollen was assumed. On the basis of this hypothesis, as a result of F_2 and F_3 analysis for the relation between wx and ga in 8 crosses, and for the relation between C and ga, by using 4

out of 8 crosses, two ga genes were found, and it was noted that each ga gene was linked with wx and C of the first linkage groups, as follows:

$$ga_A - C - wx - ga_B$$

In this respect, the genotype of *japonica* varieties for gametophyte genes was $ga_A ga_B$ in most cases, and the genotype of *indica* showed three types, namely $ga_A^+ ga_B$, $ga_A ga_B^+$ and $ga_A ga_B$.

5) From this experiment, it was clarified that one of the causes of segregation distortion in crosses of distantly related varieties was connected with the so-called gametophyte gene or genes.