HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	遠縁稲間における遺伝的差異に関する研究
Author(s)	前川, 雅彦
Citation	北海道大学農学部邦文紀要, 13(2), 146-177
Issue Date	1982-03-30
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/11972
Type	bulletin (article)
File Information	13(2)_p146-177.pdf

Instructions for use

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

遠縁稲間における遺伝的差異に関する研究

前川雅彦
(北海道大学農学部附属農場)
(昭和56年10月30日受理)

Studies on Genetical Differences Between Distantly Related Rice Varieties

Masahiko MAEKAWA
(Experimental Farm, Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo, Japan)

目　次

第1章　緒　論 ……146
第2章　黒色穎に関与する遺伝子の地理的分布 ……147
　第1節　緒　言 ……147
　第2節　材料および方法 ……147
　第3節　実験結果 ……147
　第4節　考　察 ……153
第3章　*boro* 型細胞質の花粉稔性回復に関与する補足遺伝子 ……154
　第1節　緒　言 ……154
　第2節　材料および方法 ……154
　第3節　実験結果 ……155
　第4節　考　察 ……162
第4章　日本型イネに見出された配偶体遺伝子 ……162
　第1節　緒　言 ……162
　第2節　材料および方法 ……162
　第3節　実験結果 ……163
　第4節　考　察 ……169
第5章　綜合論議 ……169
摘　要 ……171
引用文献 ……172
Summary ……174

第1章　緒　論

世界各国に広く栽培されている稲品種の多くは *Oryza sativa* L. に属し，A ゲノム1種からなる。これらの栽培稲は形態的，生理的特徴，血清反応あるいは交雑親和性等に基づいて日本型イネとインド型イネに大別される[18]。しかし，これらの群別は必ずしも不連続な形質変異によるものではなく，研究者により種々の異なる基準を設けると分類の異なる場合も報告されている[61,28,26,38]。例えば，岡[44]は数種の形質を組合せた分類基準を設け，さらに雑種 F_1 において生ずる不稔性の類似性によってインド型と日本型の間に種々の中間型の存在を認めたものの，大局的には日本型とインド型の分類に相当するような島型と大陸型に2分されることを指摘した。

日本型とインド型間には，明確な染色体の構造的差異を認め難い[44]。たとえ，これらの間に 'Cryptic' な構造的差異があったとしても，それは遺伝子と同様に行動する筈である[56]。従って，イネの日本型とインド型の分化は遺伝子あるいはその系の分化に帰せられるので，日本型とインド型における遺伝子レベルでの差異は重要な意義を有することになる。

日印間に介在する遺伝子レベルの差異については以下にあげる2点が考えられる。

1) 生殖的隔離機構に関与する遺伝子の分化
2) 生殖的隔離機構と関連しない遺伝子の分化

1)については，日印間交雑により生ずる雑種不稔性が知られており，岡[45,46]は雑種不稔性に関して重複遺伝子あるいは補足遺伝子が日印間でそれぞれ分化のみられることを明らかにした。また，日印間交雑において遺伝子頻度を変化させる配偶体遺伝子の分化は NAKAGAHRA[35]，森ら[30]により明らかにされた。他に，雑種不稔性に細胞質と核遺伝子の相互作用が関係することも見出され[19,23,15,62,49,7,2,21]，核遺伝子ばかりでなく，細胞質レベルで分化を生じていることが明らかとなった。

2)については以下の事例が報告されている。a) 複対

立遺伝子の分化；稃先色に関与する *C*, *A*, *P* 各遺伝子座[29]，葉身着色分布遺伝子である *Pl* 座[58]，あるいは種皮着色遺伝子，*Rc* 座[59]，さらにエステラーゼ同位酵素に関する Est_2 座および Est_3 座[36]などにそれぞれ複対立遺伝子の分化が認められ，インド型において複雑な分化を生じていた。b) 遺伝子の地理的偏在性；日印間交雑 F_1 にしばしば生ずる成熟穎黒色に関する3種の優性遺伝子，Bh_1 Bh_2 Bh_3 (=*Ph*) のうち Bh_1 と Bh_3 (=*Ph*) はインド型に多く，Bh_2 は日本型にもっぱら含まれていた[32,20,22]。また，葉身着色抑制遺伝子 I-Pl_1 は日本型に存在し，インド型にはこの他に I-Pl_2 および I-Pl_3 も存在していた[34]。かくの如く，少なくとも花青素着色についてはインド型において形質表現が多様でかつ複雑な遺伝子の分化を生じていることは明らかで[5]，これに反して日本型ではより単純な遺伝子分化様式によって説明できる。

本研究では，まず対象形質として黒色穎を採り上げ，それに関する遺伝子分析を行った。また交雑実験により遺伝子型を明らかにした特定の系統を検定系統に用いて，それらとの交雑によって作った F_1 の形質表現からインド型および日本型に属する各系統における黒色穎遺伝子型を調べた。かくして黒色穎に係わる遺伝子の地理的分布を明らかにした。次いで，「Chinsurah Boro II」由来の *boro* 型細胞質に対する弱稔性回復遺伝子について遺伝子分析を行い，最後に，生殖的隔離機構の1つにあげられる配偶体遺伝子について日本型の中においてもインド型と同様に配偶体遺伝子の分化を生じていることを指摘した。

これらの一連の研究から得られた知見は，日本型あるいはインド型といった栽培稲の分化ばかりでなく，日本型内の品種分化についても重要な手掛りを与えると考えられる。また育種の実際面において新遺伝子の導入を計る基礎としても役立つところが大きい。

本論文に入るに先立ち，研究全般に亘り御指導と御校閲の労をとられた北海道大学名誉教授高橋万右衛門博士，論文の御校閲を賜った同教授後藤寛治博士，論文の御校閲と実験の遂行にあたり多大の便宜や有益な助言を戴いた同教授木下俊郎博士の各位に謹んで感謝の意を表する。また，実験圃場の提供と材料の育苗，管理に御高配を賜った弘前大学農学部農場長森敏夫教授，農水省北陸農業試験場森宏一博士ならびに岡山大学農業生物研究所福山利範氏にも深謝する。さらに，多大の助言を戴いた北海道大学農学部三上哲夫博士，同作物育種学教室大学院諸兄および教室員諸氏に対して深謝する。

第2章 黒色穎に関与する遺伝子の地理的分布

第1節 緒 言

イネの内外穎色が黒変する遺伝形質[4]には1対[24,16]，2対[4,27,25]あるいは3対[32,47]の優性補足遺伝子の関与するという報告がある。栗山ら[25]は *Ph*（フェノール反応遺伝子）が黒色穎補足遺伝子の1つであることを見出した。一方，木下ら[22]は，3対の黒色穎関与遺伝子の中，Bh_1 と Bh_2 はそれぞれ日本型とインド型に分れて存在しているため，多数の日印間交雑 F_1 を作ると両親が無着色でも F_1 に黒色穎を生ずるとした。また，黒色穎補足遺伝子の1つである *Ph* では既に地理的分布が詳しく調べられている[38,25,13,12]が，Bh_1 と Bh_2 については遺伝子分析により遺伝子型を決定せねばならないのでほとんどの品種の遺伝子型について明らかでない。

本章では，まず黒色穎に関する遺伝子分析を行い，その結果，遺伝子型の明らかとなった特定の系統を検定親に用いて国内外の多数の品種と交雑を行い，F_1 における表現型から遺伝子型を効率よく推定する方法を確立した。これにより，約333種の日・印型の品種・系統について黒色穎に関する遺伝子型を推定した。

第2節 材料および方法

供試材料は Table 1 に示す13系統である。この中，H-478 は黒色穎系統である。A-58, I-32, I-100 および I-102 はそれぞれフェノールによる着色反応を示すので *Ph* を有していると考えられる。

籾と玄米のフェノール反応の調査は2%のフェノール水溶液に24時間浸積した後，乾燥させた籾または玄米が黒変するか否かによって判定した。

農業形質としては，出穂期，種子稔性，脱粒性，芒長，粒長，粒幅および粒形指数（長/幅比）を調査した。種子稔性は1個体あたり3穂を採り，稔実粒数/総粒数×100により%で表示した。脱粒性は0（難）から5（易）の6段階を設け，触感によって分けた。芒長については3穂の全粒について測定し，粒形調査は1個体あたり10粒宛を用いた。

第3節 実験結果

最初に交雑 F_1 が黒色穎となる組合せを用いて，F_2 と B_1F_1 世代における黒色穎の分離を調査した (Table 2)。その結果，F_2 における黒色：非黒色の分離は H-21×I-102 を除きすべて3因子分離比 (27:37) に適合した。H-21×I-102 F_2 では 27:37 に対する適合度は不良であったものの，黒色穎個体数が非黒色穎個体数より少なく，3因子分離型に近かった。また，H-479 を A-58 あるい

Table 1. List of the strains used in the experiment

Strain	Name	Hull color	Phenol reaction	Origin
A- 1	Akage	Non-black	−	Hokkaido
A- 32	Furenbozu	do	−	do
A- 58	Kokushoku-to 2	do	+	do
A-133	Nohrin-9-go	do	−	do
A-133 MS	Cytoplasmic male sterile line of A-133	do	−	
A-136 MS	Cytoplasmic male sterile line of A-136, 'Shiokari'	do	−	
H- 21	Linkage marker	do	−	
H-406	do	do	−	
H-478	do	Black	+	
H-479	do	Non-black	+	
I- 32	Karalath	do	+	India
I-100	Chinmen-Tuomen-hongmi	do	+	China
I-102	Fully purple	do	+	India

Table 2. Segregation of black hull coloration in B_1F_1 and F_2 populations

Cross combination	Hull color / Phenol react.	Black	Non-black		Total	Goodness of fit		
		+	+	−				
	Genotype	$Bh_1Bh_2Bh_3$[1)]	Bh_1+Bh_3 $+Bh_2Bh_3$ $++Bh_3$	Bh_1++ $+Bh_2+$ $+++$		Ratio	χ^2	P
A-133 MS×'70-277 F_1* $(+Bh_2+)(Bh_1Bh_2Bh_3/+++)$	Obs.	11	9	27** 18	38	1: 1: 2 1: 3	0.32 0.32	0.50-0.75 0.50-0.75
A-136 MS×'70-277 F_1 $(Bh_1++)(Bh_1Bh_2Bh_3/+++)$	Obs.	23	47	131** 84	154	1: 1: 2 1: 3	8.75 8.32	0.01-0.025 0.001-0.005
H-478×H-406 $(Bh_1Bh_2Bh_3)$ $(+++)$	Obs.	154		187**	341	27:37	1.24	0.10-0.25
I-32×A-133 (Bh_1+Bh_3) $(+Bh_2+)$	Obs.	134	76	148** 72	282	27:21:16 27:37	4.88 3.29	0.05-0.10 0.05-0.10
H-479×A-133 (Bh_1+Bh_3) $(+Bh_2+)$	Obs.	111	114	184** 70	295	27:21:16 27:37	4.70 2.52	0.05-0.10 0.10-0.25
I-100×A-1 (Bh_1+Bh_3) $(+Bh_2+)$	Obs.	97	65	141** 76	238	27:21:16 27:37	6.89 0.20	0.025-0.05 0.50-0.75
I-102×A-32 $(Bh_1+Bh_3)(+Bh_2+)$	Obs.	71		103**	174	27:37	0.14	0.75-0.90
H-21×I-102 $(+Bh_2+)$ (Bh_1+Bh_3)	Obs.	70		145**	215	27:37	8.17	0.001-0.025
H-479×A-58 (Bh_1+Bh_3) $(+Bh_2Bh_3)$	Obs.	90	65		155	9: 7	0.21	0.50-0.75

*; '70-277 F_1 (H-478×H-406).

**; Total number of non-black plants. 1) Bh_3 (=Ph).

は A-133 と交雑したところ，H-479×A-133 F_2 では 27：37 の 3 因子型分離を生じたのに対して，H-479×A-58 F_2 では 9：7 の 2 因子型分離を示した。これは H-479, A-58 が Bh_3 を有しているのに対して，A-133 は Bh_3 を有していないためであった。また F_2 で 3 因子型分離を生じた交雑組合せ H-478（黒色穎）×H-406（非黒色穎）の F_1 を A-133 MS と A-136 MS にそれぞれ交雑したところ，2 因子型分離（黒色穎：非黒色穎＝1：3）を生じた。従って，A-133 MS は黒色穎に関する遺伝子の 1 つである Bh_2 を有しており，A-136 MS は他の 1 つ，すなわち Bh_1 を有することが明らかとなった。H-21×I-102 や A-136 MS×(H-478×H-406) F_1 における分離においては理論比からの歪みを生じたが，それは環境条件によるためか，あるいは遠縁交雑に付随する他の遺伝的要因によるものと考えられる。

本実験において黒色穎を分離した交雑組合せでは，すべて親系統の一方あるいは両方に *Ph* を有し，F_2 や B_1F_1 では *Ph* に関する分離を生じた。黒色穎と *Ph* の分離を組合せるならば，F_2 において黒色穎，フェノール＋：非黒色穎，フェノール＋：非黒色穎，フェノール－の分離比が 3 因子型では 27：21：16，また 2 因子型では 9：3：4 の比によく適合した。また，B_1F_1 では 1：1：2 なる分離比に適合した。なお，2 因子分離型を示した交雑組合せ H-479×A-58 においては両親は共にフェノール反応が＋であり，*Ph* に関する分離を生じなかった。以上の如き遺伝子分析によって黒色穎に関与する 3 種の優性補足遺伝子（$Bh_1Bh_2Bh_3$）の中の 1 種は *Ph* と考えてよい。もし，Bh_3 と *Ph* は同一遺伝子であるならば，全く組換型を生じないが，完全に近い連鎖であれば組換型を生じることもあり得る。ここでは後者は未だ検出されていないので Bh_3（＝*Ph*）という表記法をとることとする。

H-479×A-133 と H-479×A-58 では黒色穎の分離様式が異なり，A-58 と A-133 はそれぞれ前述の如く遺伝子型を異にしていた。A-133×A-58 F_1 は非黒色穎となることが確かめられたので，A-58, A-133 はそれぞれ $+Bh_2Bh_3$, $+Bh_2+$ なる遺伝子型を有し，H-479 は Bh_1+Bh_3 と判定できた。また，I-32×A-133 の F_2 分離から I-32 は Bh_1+Bh_3 なる遺伝子型であった。

黒色穎に関する遺伝子型を調べるにあたっては，Bh_3 についてはフェノール反応により簡単に検定できるが，Bh_1 と Bh_2 については交雑実験を行って F_1 および F_2 を用いて判定せねばならない。そこで，Table 3 では両親の一方に遺伝子型既知の適当な検定系統を用いることによって F_1 のみを用いても遺伝子型を検定できる方法を案出した。すなわち，$+Bh_2Bh_3$ なる遺伝子型を有する A 系統と Bh_1+Bh_3 なる遺伝子型を有する B 系統をそれぞれ遺伝子型未知の供試系統と交雑して，その F_1 をそれぞれ F_{1A} と F_{1B} とする。これらの F_1 における成熟穎の表現型の組合せによって供試品種の遺伝子型は容易に推定できる。前述の遺伝子分析によって遺伝子型の知られている A-58（黒色稲の 2）を A 系統に，また B 系統には I-32 (Karalath) を用いたが，さらに遺伝子型の分析がすすめば，これらの A, B 系統には他の系統を用いてもよい。

Table 3. Test crossings for estimation of the genotypes on black hull coloration of the strains possessing unknown genotypes

Test crosses;
A; Strain possessing unknown genotype× Tester-A (+Bh_2Bh_3)→F_{1A}
B; Strain possessing unknown genotype× Tester-B (Bh_1+Bh_3)→F_{1B}

Genotypes estimated from the hull coloration in F_1 plants

Hull color		Estimated genotype
F_{1A}	F_{1B}	
+	+	$Bh_1Bh_2Bh_3$ or Bh_3^+
+	−	Bh_1 + Bh_3 or Bh_3^+
−	+	+ Bh_2Bh_3 or Bh_3^+
−	−	+ + Bh_3 or Bh_3^+

+; Black.
−; Non-black.

かかる検定法により，日本型 96 品種，それ以外の外国稲 198 系統および標識遺伝子型系統 39 系統について黒色穎に関する遺伝子型を推定した。栽培地域を便宜的に 9 地域に分け，東から，日本，中国・韓国・台湾，インドシナ・フィリッピン，インドネシア，インド・セイロン・パキスタン・ビルマ，ネパール・ブータン，ソ連・ルーマニア・ユーゴスラビア・ブルガリア，アメリカおよびその他（イラン等）とした。さらに，日本型は，北海道，東北，関東・東海，北陸，近畿・中国の 6 地域に分け，九州の陸稲および標識遺伝子型系統も含めて計 8 群に分割した。これらの各地域における各遺伝子型の頻度を Table 4 に示した。この表によると黒色穎型（$Bh_1Bh_2Bh_3$）系統は数が少ないがインドにみられ，ネパールとアメリカにもそれぞれ 1 系統ずつ存在していた。Bh_1Bh_2+ は各地域にみられたもののその頻度は低かった。Bh_1+

Table 4. Geographical distribution of the genotypes on black hull coloration

District in the world	Genotype								Total
	Bh_1 Bh_2 Bh_3	Bh_1 Bh_2 +	Bh_1 + Bh_3	Bh_1 + +	+ Bh_2 Bh_3	+ Bh_2 +	+ + Bh_3	+ + +	
Japan		4	2	48	1	48		32	135
China, Korea & Taiwan		3	27	11		1		1	43
Indochina & Philippines			1	12				1	14
Indonesia			5	16				2	23
India, Ceylon, Pakistan & Burma	8	4	25	25					62
Nepal & Bhutan	1	1	5	9					16
U.S.S.R., Roumania, Yugoslavia & Bulgaria		3		5		1			9
U.S.A.	1	2		13				9	25
Others		1		5					6
Total	10	18	65	146	1	50		45	333

Locality in Japan	Genotype						Total
	Bh_1 Bh_2 +	Bh_1 + Bh_3	Bh_1 + +	+ Bh_2 Bh_3	+ Bh_2 +	+ + +	
Hokkaido	3		2	1	13	3	22
Tohoku			13			2	15
Kanto & Tokai	1		9		2	7	19
Hokuriku			12			8	20
Kinki & Chugoku			2			5	7
Kyushu			8			4	12
Upland rice in Kyushu		1					1
Tester		1	2		33	3	39
Total	4	2	48	1	48	32	135

Bh_3 はインド地域と中国地域に多く，ネパール，インドネシアおよびインドシナ地域にもそれぞれ存在した。日本では2系統認められたが，それらは陸稲の「凱旋糯」と標識系統 H-479 であった。Bh_1 を単独に有する系統は，インドからアメリカにわたる8地域のすべてで見出され，さらに日本でも従来ほとんど存在しないと考えられていたが，全系統の 35.6% は明らかに Bh_1++ であった。+Bh_2Bh_3 なる遺伝子型は A-58 (黒色稲の2) だけで，Bh_2 を単独に有する系統は，日本の外，韓国とユーゴスラビアにも1系統ずつ見出された。++Bh_3 なる遺伝子型を有する系統は未発見に終わり，+++ なる遺伝子型は日本とアメリカに比較的多く認められた。

Bh_1 は日本の稲品種中にも存在することが判明したので，日本の地域別に遺伝子型の分布を調べたところ，Bh_1Bh_2+ および+Bh_2+ なる遺伝子型が北海道品種あるいは系統と関東・東海，特に愛知からの3品種に限られ，北海道だけに多い点が特異的であった。逆に東北から九州にかけては Bh_1++ と +++ がほぼ同頻度で含まれていた。すなわち，日本の中で Bh_1 と Bh_2 に関して地理的偏在性が認められるようで Bh_2 は北海道に多かった。

Table 5. Combined segregations between the genes for black hull coloration and the marker genes in F_2 populations

Segregation of single character		Phase of linkage	R.C.V.*	Hull color	F_2 segregation				Total	Goodness of fit		
					Black		Non-black					
Black hull	Marker (A)		(%)	Marker	A	a	A	a		Ratio	χ^2	P
27:37	*Ur* (Undulate rachis)** (3:1)			Obs.	55	16	72	31	174	81:27:111:37	1.82	0.50–0.75
		Coup.	38.7±0.81	Cal.	58.13	15.27	72.37	28.23			0.48	0.90<
do	*bc* (brittle culm) (3:1)			Obs.	85	26	130	54	295	do	4.65	0.10–0.25
		Rep.	59.0±0.85	Cal.	97.41	27.04	123.84	46.71			3.07	0.25–0.50
do	*g* (long empty glume) (3:1)			Obs.	79	32	145	39	295	do	4.82	0.10–0.25
		Rep.	34.0±1.52	Cal.	87.76	36.69	133.49	37.06			2.57	0.25–0.50
9: 7	do			Obs.	76	13	35	12	136	27: 9: 21: 7	10.64	0.01–0.025
		Coup.	35.1±0.60	Cal.	61.74	14.76	40.26	19.24			6.91	0.05–0.10
do	d_1 (daikoku dwarf) (3:1)			Obs.	94	35	75	31	235	do	1.53	0.50–0.75
		Rep.	52.5±0.73	Cal.	100.27	31.92	75.98	26.83			1.35	0.50–0.75
27:37	An_1 or An_2 (Awned) (15:1)			Obs.	93	4	130	11	238	405:27:555:37	1.52	0.50–0.75
		Coup.	28.9±0.87	Cal.	96.27	4.14	126.86	10.74			0.20	0.90<

*; Recombination value.
**: Name of character.

Bh_1 が外国品種中や日本の本州品種に多く存在し，Bh_2 が北海道品種のみに多いというような地理的偏在性を如何なる機構によって説明できるかは非常にむずかしい問題である。黒色穎は Bh_1, Bh_2 および Bh_3 (=Ph) の3遺伝子の補足作用によって発現するものであるが，Bh_3 (=Ph) 以外の2種，すなわち Bh_1 と Bh_2 がそれぞれ単独あるいは2種の存在だけでは形質発現を生じないため，これらについて自然淘汰あるいは人為選抜の直接の対象とはならなかったと考えてよい。しかし，Bh_1 や Bh_2 と連鎖するか何らかの相関関係を有する遺伝子に伴って淘沙を受けたのではないかと推察される。そこで，まず F_2 集団を用いて黒色穎と標識遺伝子との連鎖関係を調べた (Table 5)。用いた標識遺伝子は，Ur: 枝梗わん曲 (第I群), bc: 鎌不要 (第XI群), g: 長護穎 (第IV群), d_1: 大黒矮性 (第VI群) と An_1 または An_2: 芒性 (第XIまたは第XII群) の5種である。明らかな連鎖関係の認められた場合は，黒色穎遺伝子の1つと Ur, g, An_1 または An_2 であり，黒色穎についてはいずれも2因子あるいは3因子型の分離を示したため，算出された組換価の誤差も大きい上に，3個の Bh の内のいずれに当るかを定めることもむずかしかった。しかし，2因子分離 (15:1) を生じた芒性との間に認められた連鎖関係については KUANG *et al.*[24] も先に認めており，かつ組換価も相似していることから，Bh_1, Bh_2 のいずれか一方が芒性と連鎖している可能性は高い。

つぎに，黒色穎と各種の農業形質との間の相関関係を I-32×A-133 の F_2 集団を用いて調査した。農業形質としては種子稔性，芒性，脱粒性，粒長，粒幅，粒形指数 (長/幅比) および出穂性の7種を採りあげたが，いずれの形質に関しても黒色穎型と非黒色穎型間でそれぞれの平均値間に統計的な有意差を認めなかった。出穂性に関しては両型の平均値間に顕著な差異を認め難かったが，F_2 から早生と晩生個体についてそれぞれ選抜を行った後に，それらをまとめて F_3 集団を作り，F_3 集団でも同様に早生群についてはより早生個体を，晩生群についてはより晩生の個体を選抜して F_4 集団を作って早生群と晩生群における黒色穎個体の頻度を調査した (Table 6)。もし，出穂性に係わる遺伝子と黒色穎遺伝子とが全く独立の関係を有していれば，選抜によって黒色穎に関する遺伝子頻度が変らないはずである。3対の補足遺伝子によって発現する黒色穎型の分離頻度は $(1/2+1/2^g)^3$ なる式で表わされることが期待されるから，F_4 世代における黒色穎型の理論頻度は $(9/16)^3=0.178$ となるはずである。Table 6 に示される如く早生選抜集団における黒色穎型個体の頻度は16.3% で理論値によく適合した。しかし，晩生選抜集団では黒色穎型の頻度は28.2% となり，理論頻度よりもかなり多く残存した。かかる事実から黒色穎遺伝子と出穂性との間には何らかの遺伝的関連性のあることが示唆される。

さらに，黒色穎に関する遺伝子型の明らかとなった内外品種について農業形質を調べて，遺伝子型と農業形質との関係を検討した。調査形質は，出穂日 (7月1日からの出穂日数)，粒長，粒幅，長/幅比，穂長および穂数の7種であった。なお，遺伝子型については Bh_3 (=Ph) と Bh_3^+ (=Ph^+) の区別をせずに，Bh_1 群と Bh_2 群についてのみ日本稲と外国稲に分けて検討した。Table 7 に示す如く，外国稲では出穂性に関して群間に明瞭な差異を認め，Bh_2 を有する品種が Bh_1 を有する品種より10日程度早生であった。しかし，日本稲間ではむしろ逆の結果となり，Bh_2 を有する品種は Bh_1 を有する品種よりも

Table 6. Segregation of black hull coloration in earliness and lateness population (F_4) which were produced from F_2 population of the cross, I-32×A-133 by successive selections

Group		Hull color		Total	Goodness of fit	
		Black	Non-black		χ^2	P
Earliness	Obs. No.	113 (16.3)	581 (83.7)	694 (100.0)		
	Exp. No.	123.53	570.47		1.09	0.25-0.50
Lateness	Obs. No.	77 (28.2)	196 (71.8)	273 (100.0)		
	Exp. No.	48.59	224.41		20.20	<0.001
Theor. Freq. (%)		17.8	82.2	100.0		

Parenthesis means percentage.

Table 7. Relationship between the genotypes of black hull coloration and seven agronomic characters in Japanese and foreign varieties

Locality	Genotype	(No. of varieties)	Heading date (0/VII+ days)	Grain length (mm)	Grain width (mm)	Grain shape index***	Culm length (cm)	Panicle length (cm)	No. of panicles
Japan	Bh_1	(35)	38.97 ±11.93*	5.24 ±0.17	2.92 ±0.08	1.79 ±0.07	81.54 ±7.74	19.71 ±1.34	17.29 ±2.40
	Bh_2	(3)	52.67 ±5.13	5.40 ±0.10	2.93 ±0.06	1.84 ±0.02	80.67 ±7.57	18.00 ±1.00	18.67 ±1.53
Foreign	Bh_1	(98)	38.06 ±13.43	8.03 ±0.78	3.03 ±0.36	2.70 ±0.46	111.18 ±24.89	23.94 ±4.29	11.22 ±4.20
	Bh_2	(13)	28.31 ±12.22**	7.58 ±0.69**	3.18 ±0.32	2.41 ±0.33**	102.31 ±10.55	20.54 ±1.71**	12.92 ±5.81

*; Mean±Standard deviation. **; Significant at 5% level. ***; length/width.

晩生の傾向にあった。ただし，Bh_2 群はわずか3品種でしかもいずれも愛知の中生または晩生品種（愛知旭；8.26，中生新千本；8.23，峰光；8.16）であったため，日本稲についてはさらに多数の品種について比較する必要があった。その外，外国稲間では，粒長，粒形指数および穂長に関して Bh_1 と Bh_2 群間で有意差が認められ，Bh_2 群がいずれも Bh_1 群より小となった。穂長および粒形と出穂性との間には相関関係のみられるという報告もあり[1]，Bh_2 が粒形および出穂性と遺伝的相関関係を有する可能性も考えられる。

第4節 考 察

黒色穎の発現について，栗山ら[25]はフェノール反応に関する遺伝子 *Ph* が必要であると報告した。本実験でも遺伝子分析から，2因子型と3因子型の分離を生じ，しかも F_2 では *Ph* の分離を同時に伴っていた。しかし，黒色穎の発現に *Ph* が直接的に作用するか否か，また Bh_3 と *Ph* の座位がきわめて近接していて組換型が生じにくいのかは未だ明らかでない。オオムギにおける黒色穎色素はメラニン様物質と考えられており[63]，イネも同様な色素による可能性が高い。黒色穎発現に関与する色素や酵素の関係について化学的根拠を明らかにした上で遺伝子記号の決定や Bh_3 と *Ph* の両遺伝子の同定を検討する必要があろう。そこで，ここでは仮に黒色穎の遺伝子型を $Bh_1Bh_2Bh_3$ (=*Ph*) と表記することとする。

Ph (=Bh_3) の地理的偏在性については古くからかなり詳しく調べられている[38,13,12]が，Bh_1 と Bh_2 については長尾・高橋[32]および木下・高橋[22]によりそれぞれが日本型とインド型の各々に分れて存在することを報告しているに過ぎず，遺伝子型別に地理的分布を検討した成績はない。これは両遺伝子の判定が *Ph* と異なりもっぱら交雑実験によらねばならないためであった。そこで，$+Bh_2Bh_3$ と Bh_1+Bh_3 なる遺伝子型を有する系統を検定親 A および B に用いて遺伝子型未知の系統と交雑し，2種の F_1，すなわち F_{1A} および F_{1B} を作成し，それらの F_1 の穎色により4種の遺伝子型を推定した。$+Bh_2Bh_3$ なる遺伝子型を有する A 系統としては A-58 を，Bh_1+Bh_3 なる遺伝子型を有する B 系統としては I-32 や他のインド型系統を主用した。

かかる F_1 利用の検定法により，333系統について遺伝子型を推定した結果，Bh_1+Bh_3 と Bh_1++ なる遺伝子型はインド，東南アジアや中国に多く，$+Bh_2+$ は日本(北海道) に多く存在していた。また，+++ なる遺伝子型は日本とアメリカに存在した。しかし，日本の品種中でも，$+Bh_2+$ は北海道品種に多く，愛知に3系統認められたに過ぎなかった。これに反して，北海道には Bh_1++ が少なく，本州には Bh_1++ と +++ が多かった。Bh_1 が日本品種にも見出されたのはこれまで不明であった事実であり，Bh_2 はむしろ北海道に限られていて，Bh_1++ や +++ なる遺伝子型が本州に多いという地理的偏在性が新たに明らかとなった。

Bh_2 を有していることが判明した品種は北海道の在来種や古い育成品種で道内の比較的新しい品種には，Bh_1++ や +++ なる遺伝子型も含まれていた。本実験に用いられた本州品種はいずれも交雑育種によって育成されたものであり，在来種については遺伝子型をあまり調べていない。北海道の在来種や古い品種がいずれも Bh_2 を有することは明らかとなり，Bh_2 が何か北海道の特殊な環境条件に適応する可能性があるのではないかと考えられる。

交雑 F_2 集団を用いて黒色穎と他の標識遺伝子との連鎖関係を調べたところ，信頼性のやや低いデータであったが芒性に関する遺伝子 (An_1 または An_2) と Bh_1 また

は Bh_2 との間に28.5%なる組換価が得られ，KUANG *et al.*[24] による両形質間の連鎖関係（20.8%）と一致していた。他に黒色穎形質は長護穎（*g*）や枝梗わん曲性（*Ur*）との間にもそれぞれ連鎖関係が見出された。

次に，I-32×A-133 の F_2 集団を用いて7種の量的形質と黒色穎型との関係を調べたところ，明らかな相関関係は得られなかった。しかし，出穂性に関して F_2 集団から早生と晩生型への選抜を行い，F_3 代でも繰り返して F_4 代で早・晩の2群に分けて集団栽培したところ，早生群では黒色穎の頻度が理論頻度に適合したものの，晩生群では黒色穎の頻度が理論頻度よりかなり高くなった。これは Bh_1 あるいは Bh_2 が出穂晩生に偏ることと関連がある可能性を示唆している。一方，黒色穎遺伝子型を異にする日本稲および外国稲品種を用いて，Bh_1 や Bh_2 と量的形質との関係を検討したところ，外国稲では出穂性に関して Bh_2 群が Bh_1 群より早生となり，粒長や粒形指数（長/幅比）も有意に短縮していた。従って，Bh_2 は出穂性と相関関係がみられるようであった。このことは標識遺伝子型系統に Bh_2 が圧倒的に多いことからもうかがえる。すなわち，標識遺伝子型系統は元来，国内および国外から遺伝子源を蒐集し，北海道の早生系統との交雑により標識遺伝子を採り入れたものである。従って，早生化を計る途次に Bh_2 が伴って入った可能性は高いと考えられる。

本実験で明らかにされた黒色穎に関与する遺伝子 Bh_1 および Bh_2 の分化において，Bh_2 が北海道品種に多く存在していることは特記すべきことであろう。日本稲内にも遺伝子分化が生じたことは新たな発見で，その機構は北海道の稲作における特殊な環境条件への適応とも関係を有すると推察される。本研究では，出穂性と Bh_2 の間に遺伝的関係がみられ，Bh_2 の局在性の一因とも関係があるのではないかと考えられた。

第3章　*boro* 型細胞質の花粉稔性回復に関与する補足遺伝子

第1節　緒　　言

イネの細胞質雄性不稔性は，異種の細胞質の置換によって生ずることが明らかとなった。かかる異質細胞質的（alloplasmic）[8] な例として以下の報告がある。インド型イネの細胞質を日本品種の核と組合せたり[62,49,21,60]，アメリカ品種の核と組合せることによって生起させうる[7]。また，「台中在来1号」の細胞質を同じインド型の「Pankhari 203」の核と組合せた場合にも雄性不稔となった[2]。さらに，野生稲である *Oryza spontanea* や *O. perennis* の細胞質とインド型あるいは日本型の核との組合せや[19,53]，日本型イネの細胞質と *O. glaberrima* の核との組合せによっても雄性不稔性を生ずることが認められた[64]。一方，これらの不稔細胞質に稔性回復効果を有する花粉稔性回復遺伝子としては，*boro* 型細胞質（cms-*boro*）に対する Rf_1[52] や Rf_2[54] があり，日本品種「アケボノ」の細胞質に対しては Rf_j がある[64]。これらの稔性回復遺伝子は主働遺伝子であり，その作用性は Rf_1 および Rf_2 においては配偶体的であり，Rf_j では胞子体的である。しかし，*boro* 型細胞質に稔性回復効果を有する系統の中には，Rf_1 や Rf_2 より作用力の弱い稔性回復遺伝子を有する日本品種やインド型品種のあることが報告されている[50,51]。KINOSHITA *et al.*[21] も標識遺伝子系統中に花粉稔性回復遺伝子を含む2系統を見出し，それらの稔性回復様式は Rf_1 による場合より稔性回復効果の劣ることを明らかにした。

著者もこれらの材料を用い稔性回復の機構を検討し，特に花粉稔性の示す連続変異があたかも雑種不稔性における場合に類似していることから両者の関係を説明できるような遺伝子仮説を案出することを試みた。遺伝子分析にあたっては環境条件に恵まれた1978年において F_1 から F_5 世代までを同時に供試し，それらについて一貫した分析を行うことにより稔性回復に関する新しい稔性回復機構を提示した。

第2節　材料および方法

供試材料は Table 8 に示した5系統である。H-103 と H-406 はそれぞれ外国稲の「Garumbalay」，「Pirurutong」から標識遺伝子を導入して育成した検定系統であり，KINOSHITA *et al.*[21] によって *boro* 型細胞質に対する稔性回復効果を有することが明らかとなった。I-127 MS と I-130 はいずれも新城が育成した雄性不稔稲とその花粉稔性回復遺伝子（Rf_1）をホモに有する系統であり，細胞質はいずれもインド型品種「Chinsurah Boro II」由来の（cms-*boro*）であり核ゲノムは「台中65号」（I-128）により置換されている。花粉稔性の調査にあたっては，翌日開花する穎花を採取し，葯を1% IKI 溶液で染色した。花粉稔性については，300-500粒の花粉を検鏡して大きさと濃染度により稔実と不稔花粉とにわけ，健全花粉粒数/全花粉粒数の百分率で表示した。F_3 以降の選抜実験については，1975年より開始したが，毎世代の種子を保存しておき，1978年に F_1 から F_5 までを同時に栽植して，同一環境条件下で各世代の花粉稔性を比較した。

Table 8. List of the strains used in this experiment

Strain	Name	Type of cytoplasm and genotype	Source
H-103			Progeny selected from the cross, H-69×Garumbalay
H-406			Progeny selected from the cross, A-5×H-121 (linkage marker bred true from the cross, A-13×Pirurutong)
I-127 MS	Taichung-65-go (male sterile line)	(cms-*boro*) rf_1rf_1	(Chinsurah Boro II×Taichung-65-go)×Taichung-65-go $B_{11}F_1$
I-128	Taichug-65-go(maintainer)	rf_1rf_1	
I-130	Taichung-65-go (pollen fertility restorer)	(cms-*boro*) Rf_1Rf_1	(Chinsurah Boro II×Taichung-65-go)×Taichung-65-go B_9F_3

Table 9. Pollen fertility of F_1 plants of the crosses between I-127 MS and the tester strains and between I-130 and the tester strains

Cross combination	Pollen fertility (%)		
	1977	1978	1979
I-127 MS×H-103	0.53±1.77	36.60± 9.49	23.06±7.77
I-127 MS×H-406	9.06±9.02	43.43±11.00	37.87±7.58
I-127 MS× I-130		56.10± 5.49	47.34±4.70
I-130 ×H-103			58.68±7.39
I-130 ×H-406			67.70±2.07

第3節 実験結果

1977年から1979年の3年間にわたり供試系統の花粉稔性を調べたところ，I-127 MS は年次によっては若干の健全花粉を生ずることがあったが，葯は常に不裂開であった。一方，他の正常型系統は1978年には良好な天候条件に恵まれ97%以上の稔性を示した。次に，I-127 MS と各検定系統間で交雑を行った3種の F_1 の花粉稔性を互いに比較したところ，花粉稔性回復能力は I-130>H-406>H-103 の順となり，この順位は天候の不順な年においても変化しなかった (Table 9)。また，I-130 は配偶体的に作用する Rf_1 を有し，I-127 MS×I-130 の F_1 は (cms-*boro*) Rf_1rf_1 となるため理論的には花粉稔性が50%[52] の筈で，1978年には環境条件が良好なため50%に近い値を示した。いま仮りに，I-130 の有する Rf_1 と H-103 および H-406 の有する花粉稔性回復遺伝子が対立関係にあるものとすれば，I-130×H-103 あるいは I-130×H-406 の各交雑 F_1 では，rf を有する雄性配偶子を生じないであろうから，100%に近い花粉稔性が得られてもよい。しかし，実際には Table 9 の如く58.7%乃至67.7%にとどまり，H-103 と H-406 にはそれぞれ Rf_1 と対立関係を有さない新たな花粉稔性回復遺伝子の含まれている可能性が考えられた。そこで，H-103 と H-406 は Rf_1 と独立関係にある花粉稔性回復遺伝子を有すると考え，あわせて Rf_1 による稔性回復能力と H-103 や H-406 に含まれる遺伝子の稔性回復能力とが互いに相加性を有するものとすれば，交雑 I-130×H-103 の F_1 や交雑 I-130×H-406 の F_1 における花粉稔性は，Rf_1 単独による花粉稔性と H-103 や H-406 における花粉稔性の作用力の半分を加算して次式により理論値を求めることができる。これらは実測値によく一致した。

$$\overline{F_1(\text{I-130}\times\text{H-103})}\ (58.68) = \overline{F_1(\text{I-127MS}\times\text{I-130})} + \frac{\overline{F_1(\text{I-127 MS}\times\text{H-103})}}{2} = 47.34 + \frac{23.06}{2} = 58.87$$

$$\overline{F_1(\text{I-130}\times\text{H-406})}\ (67.70) = \overline{F_1(\text{I-127 MS}\times\text{I-130})} + \frac{\overline{F_1(\text{I-127 MS}\times\text{H-406})}}{2} = 47.34 + \frac{37.87}{2} = 66.28$$

Table 10. Frequency distributions of pollen fertility in F_2 populations of the crosses, I-127 MS×H-103, I-127 MS×H-406 and I-127 MS×I-130

Cross combination	Pollen fertility (%)										Total	Mean±S.D
	−10	−20	−30	−40	−50	−60	−70	−80	−90	−100		
I-127 MS×H-103	8	6	14	36	72	32	7	6	16	120	317	65.27±28.69
I-127 MS×H-406			5	7	26	46	34	27	21	178	344	80.15±21.52
I-127 MS×I-130				4	56	52	9	1	1	140	263	76.73±24.81

因みに，F_1 の示す花粉稔性回復能力に相加性が認められたことは，H-103 や H-406 の有する花粉稔性回復遺伝子も Rf_1 と同様に配偶体的作用を有していることを示唆する。

環境条件の良好な1978年に I-127 MS×H-103 および I-127 MS×H-406 の F_2 における花粉稔性変異を調べたところ，Table 10 の成績を得た。I-127 MS×I-130 F_2 では Rf_1 による分離が考えられ，稔：部分稔＝1：1 の比が期待された。。いま81％以上を稔性型，それ未満を部分稔型として分け，稔性型 (81-100％)：部分稔 (30-80％)＝141：122 (χ^2=1.37, d.f.=1, 0.10<P<0.25) なる分離を示し，ほぼ理論値に一致した。しかし，他の2交雑における花粉稔性変異はいずれも連続変異を示し，3交雑間での分離型にも不均一性が認められた (Homogeneity χ^2=185.65, d.f.=18, P<0.005)。3種の交雑の F_2 を通して完全不稔個体は見出されなかったので，H-103 と H-406 の有する稔性回復遺伝子は，Rf_1 と同様に配偶体的作用を示すと推定された。F_1 の花粉稔性が50％以下で，かつ F_2 における花粉稔性が連続変異を示したことから，H-103 と H-406 にはそれぞれ複数の稔性回復遺伝子の含まれることが推定された。そこで F_1 と F_2 の花粉稔性変異を説明できる新たな遺伝子仮定を設定した。すなわち，稔性回復遺伝子の作用が配偶体的であれば，F_1 の花粉稔性は雄性配偶子の遺伝子型に規定されるから，I-127 MS×H-103 と I-127 MS×H-406 の各 F_1 の花粉稔性を説明するためには以下の3種の場合を想定することが可能である。

1) 配偶体的作用を有する複数組の重複遺伝子による場合（重複遺伝子 *A*, *B* を考えると *ab* なる遺伝子型を有する配偶子が退化する)。F_1 花粉稔性は3組の遺伝子では $(3/4)^3$=0.4219 (42.2％)，また4組で $(3/4)^4$=0.3164 (31.6％) となる。

2) 配偶体的作用を有する2種の遺伝子の補足作用による場合（遺伝子 *A*, *B* の如き2種の優性遺伝子の補足作用により正常花粉となる)。

a) 3種の遺伝子 *A*, *B*, *C* が関与し，*AB*, *AC* の各遺伝子型を有する雄性配偶子が正常花粉となる場合には F_1 の花粉稔性は 3/8=0.375 (37.5％) となる。

b) 4種の遺伝子 *A*, *B*, *C*, *D* が関与し，*AB*, *AC*, *AD* の各遺伝子型を有する雄性配偶子が正常花粉となる場合には F_1 の花粉稔性は 7/16=0.4375 (43.8％) となる。

c) 4種の遺伝子 *A*, *B*, *C*, *D* が関与し，*AB*, *CD* なる各遺伝子型の雄性配偶子のみが正常花粉となる場合には F_1 の花粉稔性は 7/16=0.4375 (43.8％) となる。

1) の仮定は，岡[42] が雑種不稔性に関して提示した重複配偶子発育遺伝子と同様な考え方に基づいている。配偶体的作用を有する重複遺伝子 (s_1, s_2) が k 組ある場合には，F_1 の花粉稔性は $(3/4)^k$ で表わされる。これを不稔細胞質と稔性回復遺伝子との相互作用に適用するならば，I-127 MS×H-103 の場合にはほぼ4組 (8遺伝子) を，I-127 MS×H-406 の場合にはほぼ3組 (6遺伝子) の重複遺伝子を必要とする。しかし，この仮定では中間程度の花粉稔性を示す個体の頻度が高くて実際の F_2 頻度分布を説明することが不可能であった。

2-b) の仮定では，I-127MS×H-406 F_1 の場合，F_1 の花粉稔性にはよく適合したが，この仮説でも F_2 においては理論的に中間程度の花粉稔性を示す個体の頻度が高くなり，実際の頻度分布を説明するには不十分であった。従って，I-127 MS×H-103 の場合には 2-a) の仮説を採り，I-127 MS×H-406 の場合には 2-c) の仮説を採ることにより F_2 以降の花粉稔性変異を説明した。すなわち，H-103 との交雑では $Rf_aRf_bRf_c$ (仮称) なる3遺伝子を仮定し，Rf_aRf_b あるいは Rf_aRf_c の遺伝子型を有する配偶子が稔性花粉に発育すること，また H-406 との交雑の場合には，$Rf'_aRf'_bRf'_cRf'_d$ (仮称) なる4遺伝子を仮定して，$Rf'_aRf'_b$ あるいは $Rf'_cRf'_d$ の補足作用で稔性花粉が得られることとした (Table 11)。次に，配偶子発

育遺伝子[40]の場合に仮定される如く，遺伝子型の相違により受精力に差を生ずるとして，F_2の頻度分布から受精能力(s)を算出した。I-127 MS×H-103 では s=0.774, I-127 MS×H-406 では s=24.529 となり，いずれも優性遺伝子がすべて揃う場合に高い受精能力を有するものとして F_2 分離が高稔性に偏ることを説明した。このような仮定の下に，両交雑の F_2 における各種の遺伝子型について期待される理論的花粉稔性ならびにそれらの理論頻度を求めた (Table 12)。もし環境変異により花粉稔性が正規分布型を示すものと仮定すれば，SOKAL and ROHLF[55]の方法により F_2 における花粉稔性の理論的頻度分布を求めることができる (Table 13)。花粉稔性を高・中・低の3段階に分類して理論値と実測値の適合度を検定したところ，I-127 MS×H-103 F_2 では適合度が低く実測値が理論値より高稔性に偏ったものの，I-127 MS×H-406 F_2 においてはほぼ適合するとしてよい結

Table 11. Genic hypothesis of the pollen fertility restoration; genotype of fertile pollens, theoretical estimates of pollen fertilities and relative fertilizing capacities in F_1s

Cross combination	Genotype of fertile pollen	Theoretical pollen fertility in F_1	Relative fertilizing capacity (s)
I -127 MS×H-103			
	$Rf_aRf_bRf_c$		1
	$Rf_aRf_brf_c$	(1+p)×100/4=36.60	0.774
	$Rf_arf_bRf_c$	p=0.464*	0.774
I -127 MS×H-406			
	$Rf'_aRf'_bRf'_cRf'_d$		24.529
	$Rf'_aRf'_bRf'_crf'_d$		1
	$Rf'_aRf'_brf'_cRf'_d$		1
	$Rf'_aRf'_brf'_crf'_d$	7×100/16=43.75	1
	$Rf'_arf'_bRf'_cRf'_d$		1
	$rf'_aRf'_bRf'_cRf'_d$		1
	$rf'_arf'_bRf'_cRf'_d$		1

*; Recombination value between Rf_b and Rf_c.

Table 12. Theoretical frequency of different genotypes on pollen fertility restoration in F_2s of the crosses, I-127 MS×H-103 and I-127 MS×H-406

I-127 MS×H-103

Theoretical pollen fertility (%)	Genotype			Frequency	
	Rf_a	Rf_b	Rf_c	p=0.464	s=0.774
(1) 100	++	$\begin{pmatrix}++ & **\\ ** & ++\end{pmatrix}$		$1-p^2+2sp$	0.2994
(2) 76.8	++	+−	+−	$2sp^2$	0.0669
(3) 73.2	++	+−	+−	$(1-p)^2$	0.0573
(4) 50	++	$\begin{pmatrix}+- & --\\ -- & +-\end{pmatrix}$		$1-p^2+4sp-2sp^2$	0.3758
	+−	$\begin{pmatrix}++ & **\\ ** & ++\end{pmatrix}$			
(5) 38.4	+−	+−	+−	$2sp^2$	0.0669
(6) 36.6	+−	+−	+−	$(1-p)^2$	0.0573
(7) 25	+−	$\begin{pmatrix}+- & --\\ -- & +-\end{pmatrix}$		$2sp(1-p)$	0.0764

Table 12. (continued)

I-127 MS×H-406

Theoretical pollen fertility (%)	Genotype				Frequency	
	Rf'_a	Rf'_b	Rf'_c	Rf'_d	s=24.529	
(1) 100	(++ / **)	(++ / **)	(** / ++)	(** / ++)	24+7 s	0.4007
(2) 75	(+− / ++)	(++ / +−)	(+− / ++)	(++ / +−)	8+4 s	0.2172
(3) 62.5	(+− / ++)	(++ / +−)	+−	+−	16+4 s	0.2336
	+−	+−	(++ / +−)	(+− / ++)		
(4) 50	(+− / ++)	(++ / +−)	(−− / **)	(** / −−)	28	0.0573
	(−− / **)	(** / −−)	(++ / +−)	(+− / ++)		
(5) 43.75	+−	+−	+−	+−	6+s	0.0625
(6) 25	+−	+−	(−− / **)	(** / −−)	14	0.0287
	(−− / **)	(** / −−)	+−	+−		

*; Dominant or recessive gene.
+; Dominant gene.
−; Recessive gene.

Table 13. Theoretical and observed distributions of pollen fertility in F_2 populations of the crosses, I-127 MS×H-103 and I-127 MS×H-406

I-127 MS×H-103

Theoretical pollen fertility (%)	Pollen fertility (%)										Total
	−10	−20	−30	−40	−50	−60	−70	−80	−90	−100	
(1) 100								0.41	5.01	89.49	94.91
(2) 76.8					0.01	0.22	2.05	6.73	8.07	4.13	21.21
(3) 73.2					0.03	0.47	3.04	6.91	5.76	1.95	18.16
(4) 50			0.51	6.29	28.71	48.10	28.71	6.29	0.51		119.12
(5) 38.4		0.14	1.54	5.94	8.45	4.28	0.80	0.06			21.21
(6) 36.6	0.01	0.20	1.81	5.84	6.92	2.92	0.45	0.03			18.18
(7) 25	0.42	3.14	8.55	8.55	3.14	0.40	0.02				24.22
Total calculated numbers	0.43	3.48	12.41	26.62	47.26	56.39	35.07	20.43	19.35	95.57	317.01
		16.32			130.27			170.42			
Observed numbers	8	6	14	36	72	32	7	6	16	120	317
		28			140			149			

$\chi^2=11.77$, d.f.=2, $P<0.005$.

Table 13. (continued)

I-127 MS×H-406

Theoretical pollen fertility (%)	Pollen fertility (%)										Total
	−10	−20	−30	−40	−50	−60	−70	−80	−90	−100	
(1) 100							0.10	1.50	10.38	125.86	137.84
(2) 75				0.01	0.23	2.33	10.98	23.80	23.80	13.55	74.70
(3) 62.5			0.02	0.47	3.99	15.46	27.54	22.65	8.59	1.62	80.34
(4) 50		0.01	0.21	1.48	4.72	6.84	4.72	1.48	0.21	0.01	19.68
(5) 43.75		0.10	0.86	3.60	7.14	6.50	2.73	0.53	0.05		21.51
(6) 25	0.34	1.45	3.15	3.15	1.45	0.31	0.03				9.88
Total calculated numbers	0.34	1.56	4.24	8.71	17.53	31.44	46.10	49.96	43.03	141.04	343.95
	14.85				95.07			234.03			
Observed numbers			5	7	26	46	34	27	21	178	344
			12		106			226			

$\chi^2=2.13$, d.f.$=2$, $0.25<P<0.50$.

Table 14. Variation of pollen fertility in F_3 lines of the cross, I-127 MS×H-103

Line	Pollen fertility (%) in F_2	Pollen fertility (%)										Tolal	Mean	C.V.*
		−10	−20	−30	−40	−50	−60	−70	−80	−90	−100			
7	90			1		2	2	1	3	1	9	19	78.95	29.97
9	90										19	19	98.03	3.58
13	90				1	2	4	2			11	20	77.90	31.78
1	80									1	19	20	98.34	2.94
2	80										20	20	99.58	0.85
3	80					1	7	2			9	19	76.31	30.69
4	80					5	5				9	19	73.92	34.26
5	80										19	19	98.66	2.28
6	80									1	17	18	97.52	7.14
10	80	1				1			1	1	15	19	89.81	25.03
11	80										20	20	99.89	0.38
14	80									1	19	20	98.69	3.38
15	80					4	4	2	1		8	19	74.66	30.74
16	80					3	4	4	2		7	20	73.32	28.46
18	80									1	16	17	98.94	2.89
19	80										19	19	99.73	0.81
20	80										19	19	98.45	2.34
8	70										19	19	98.18	2.37
17	70				3	7	4				3	17	55.17	38.22
12	60										19	19	99.08	2.29

*; Coefficient of variation.

Table 15. Variation of pollen fertility in F_3 lines of the cross, I-127 MS×H-406

Line	Pollen fertility (%) in F_2	pollen fertility (%)										Total	Mean	C.V.*
		−10	−20	−30	−40	−50	−60	−70	−80	−90	−100			
2	90								1	3	14	18	94.62	6.25
4	90					1			1	6	12	20	89.23	14.35
7	90	1	2	1	2	2	3	2	2		2	17	51.22	54.19
9	90		1					2	3	3	4	13	77.69	29.68
12	90								1	5	9	15	91.88	6.73
13	90					1	1	1	2	6	5	16	81.08	20.08
14	90	5	2	3		1		1	3	3	2	20	45.65	74.28
16	90									1	16	17	93.41	3.31
17	90	2	1	3	2	3	2		1	1	2	17	46.07	62.87
19	90				1	4	1	1	3	2	8	20	74.13	29.05
8	80			1		6	2	3	1	3	4	20	65.43	34.14
11	80					1	2	1			7	11	80.84	27.61
15	80				1	1	1	3	4	3	7	20	76.50	24.10
18	80				1	1	2	1	3	3	5	16	75.84	25.44
20	80				4	2	1				12	19	75.37	36.07
1	70								1	4	15	20	93.09	7.46
3	70						1	4	2	3	10	20	83.17	16.51
5	70		1				2	2	2	2	1	10	66.73	35.92
6	70			1	1	4	2	2	3	2	5	20	68.29	34.56
10	70				1	3	3	1	2	2	3	15	67.61	30.20

*; Coefficient of variation.

果を得た。環境変異のために必ずしも満足した結果とはならなかったものの，遺伝子仮説の妥当性はほぼ支持されたといってよい。

次に，F_1 および F_2 で設定した遺伝子仮説を検定するため F_2 から F_5 代まで高稔性個体の選抜を繰り返した。F_3 代の稔性変異は Tables 14, 15 に示す如く低稔性個体を分離した系統もあった。岡[42]によれば，不稔性に関与する遺伝子が配偶体的作用を有する場合，集団の不稔性は世代の経過と共に急速に消失し，F_3 系統では少なくともその親である F_2 個体より平均稔性が高くなると考えられる。しかしながら，I-127 MS×H-103 および I-127 MS×H-406 の F_2 と F_3 の親子相関はそれぞれ $r=-0.0348$ と $r=-0.0423$ で有意にならなかった。これは，高稔性個体を選抜した年が1975年であり，F_2 の花粉稔性が不良な環境条件により大きく影響されたためと推定される。従って，F_3 系統の花粉稔性の頻度分布から直接に F_2 個体の遺伝子型を推定することは極めて困難であった。しかし，F_3 系統の花粉稔性の頻度分布から F_2 の遺伝子型を確率論的に類推することは可能であろう。すなわち，F_3 各系統の花粉稔性の頻度分布から岡[40]が配偶子発育遺伝子について各遺伝子型の確率を算出したような方法に従い，各 F_2 個体の遺伝子型の確率を算出した (Tables 16, 17)。なお F_2 選抜個体における各種の遺伝子型の確率は両交雑とも50%以上の花粉稔性を示した遺伝子型の頻度より算出した。I-127 MS×H-103 F_3 の場合には (Table 16), (1) の遺伝子型，すなわち高稔性を示す遺伝子型を有する確率は期待値よりやや高かったものの，ほぼ適合した。一方，I-127 MS×H-406 F_3 では Table 17 の如く，(1), (2), (3) の遺伝子型を有する確率が低く，逆に F_2 で低稔性を示す遺伝子型を有する確率が高かったため期待値と適合しなかった。これは F_3 系統において高稔性選抜個体からかなりの頻度で低稔性個体を分離したためであり，これが環境変異によるのか，あるいは遺伝的変異によるものかは，今後の検討

Table 16. Probability to obtain the different genotypes in the F_3 lines of the cross, I-127 MS×H-103

F_3 line	Genotype*						
	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)
7		0.17	0.18	0.38	0.16	0.11	
9		1.00					
13				1.00			
1	1.00						
2	1.00						
3				1.00			
4				1.00			
5	1.00						
6	1.00						
10					0.62	0.38	
11	1.00						
14	1.00						
15				0.99			
16				0.98	0.01	0.01	
18	1.00						
19	1.00						
20	1.00						
8	1.00						
17				0.28	0.38	0.25	0.08
12	1.00						
Total (probability)	12.00	0.17	0.18	5.63	1.17	0.75	0.08 (19.98)
Theoretical ratio	8.37	1.87	1.60	7.37	0.45	0.30	0.04 (20.00)

$\chi^2=6.62$, d.f.$=6$, $0.25<P<0.50$.
*; Estimates due to the genic hypothesis in F_2.

Table 17. Probability to obtain the different genotypes in the F_3 lines of the cross, I-127 MS×H-406

F_3 line	Genotype*					
	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)
2	0.92		0.08			
4			1.00			
7						1.00
9			0.53		0.47	
12	0.30		0.70			
13			0.83		0.17	
14						1.00
16	1.00					
17						1.00
19			0.02	0.43	0.55	
8				0.82	0.16	0.02
11			0.16	0.80	0.04	
15			0.29		0.71	
18			0.21	0.02	0.77	
20				1.00		
1	1.00					
3			0.96		0.04	
5			0.08		0.91	
6				0.30	0.69	0.01
10				0.70	0.30	0.01
Total (probability)	3.22	0	4.86	4.07	4.80	3.04 (20.00)
Theoretical ratio	8.85	4.78	4.87	0.85	0.63	0.02 (20.00)

$\chi^2=504.31$, d.f.$=5$, $P<0.005$.
*; Estimates due to the genic hypothesis in F_2.

にまたねばならない。

次に，F_3 代から F_4 代へ，F_4 代から F_5 代への選抜を試みた (Table 18)。I-127 MS×H-103 では F_4 代で，I-127 MS×H-406 では F_5 代において1系統を除きすべて高稔性に固定した。選抜系統数は少なかったが，両交雑間で固定に至るまでの世代数に差を生じたのは，おそらく関与遺伝子数が相違しているためで，それと関連した遺伝的変異によるものと考えられる。

以上の結果から，H-103 と H-406 によって生ずる花粉稔性回復には，それぞれ配偶体的作用を有し，しかも互いに補足関係を有するような3乃至4対の稔性回復遺伝子が関与するとみられる。

Table 18. Selection experiments for high pollen fertility up to F_4 or F_5 generation

Cross combination	Generation	Number of lines	
		Fixed in high fertility	segregated
I-127 MS × H-103	F_4	5	0
	F_5	7	1
I-127 MS × H-406	F_4	5	4
	F_5	7	1

第4節　考　　察

インド型品種「Chinsurah Boro II」から由来した *boro* 型細胞質 (cms-*boro*) に対する稔性回復遺伝子として Rf_1 あるいは Rf_2 が単遺伝子として作用することが知られている[52,51]。一方，SHINJO[50,51] は Rf_1 や Rf_2 より作用力の弱い稔性回復遺伝子 (weak restorer) が，日本稲中に19系統 (12.7%)，外国稲中に28系統 (18.3%) 含まれていることを明らかにした。本実験に供試した H-103 と H-406 はいずれも外国稲より標識形質を導入した検定系統であるが，I-130 を交雑した F_1 と比較して F_1 における稔性回復力が劣り，KINOSHITA *et al.*[21] による分析では，複数の遺伝子による稔性回復であることが示唆された。本研究において I-127 MS× H-103 の F_1 では Rf_aRf_b と Rf_aRf_c なる遺伝子型を有する配偶子が稔性花粉を生ずるという仮定を樹て，一方，I-127 MS×H-406 F_1 では $Rf'_aRf'_b$ や $Rf'_cRf'_d$ なる遺伝子型を有する配偶子が稔性花粉となるという仮定を設けて交雑実験を行ったが，I-127 MS×H-103 の場合には F_1 代から F_3 代に至るまで上記の遺伝子仮説がほぼ満足され，I-127 MS×H-406 ではなお後代検定を繰り返す必要があるものの，かかる補足作用を有する複数種の *Rf* (花粉稔性回復遺伝子) が存在するということについては，ほぼ満足される結果を得たといってよい。かかる補足遺伝子がもともと外国稲品種に含まれていたものか，配偶子発育遺伝子のように日本稲と外国稲に分れて存在しているものかは今の所不明であるが，少なくとも H-103 および H-406 がかかる補足遺伝子の一部あるいはすべてを保有していたことは確かである。I-127 MS×H-103 や I-127 MS×H-406 の各交雑組合せにおける F_2 の花粉稔性分布は連続的となり，いわゆる雑種不稔性を示す日印間交雑 F_2 における花粉稔性分布と同じ型を示した。H-103 や H-406 の有する花粉稔性回復遺伝子と岡[40] による配偶子発育遺伝子とは何らかの関連性を有する可能性も考えられる。元来，雑種不稔性の遺伝機構中にも細胞質要因と稔性回復遺伝子の相互作用による場合が含まれる可能性が指摘されており，JENNINGS[15] の行った日印間181交雑のうちには11例の相反交雑における稔性差の顕著な交雑組合せがあり，その他の日印交雑や野生稲との交雑 F_1 でも同様に細胞質の関与する不稔性についての報告例がある[19,23,62,7,2,21,60]。雑種不稔性に係わる核遺伝子の機構は OKA[46] により提示されているが，細胞質が関係する場合の稔性回復遺伝子と雑種不稔性についての関係は未だ解明されていない。本研究において明らかとなった稔性回復に関する補足遺伝子の存在は，雑種不稔性における岡[40] の配偶子発育遺伝子の性状と一致するところがかなり多いので，細胞質雄性不稔性と雑種不稔性の遺伝的関係を明らかにするための端緒となるであろう。

最後に，Rf_1 と H-103 や H-406 の有する稔性回復遺伝子との間に相加的効果がみられたことは，もしこれらの稔性回復遺伝子を1つに集積するならば，F_1 の花粉稔性をほぼ100%にまで回復させ得るような稔性回復系統の育成を可能にすることを示唆する。このような稔性回復系統が育成されれば，雑種イネの育成には多大な貢献をもたらすであろう。

第4章　日本型イネから見出された配偶体遺伝子

第1節　緒　　言

遺伝形質の分離が異常比を示す場合には，配偶体遺伝子との連鎖がその原因になっているということがトウモロコシで発見された[17]。それ以来，lima bean を始め多くの植物でもその存在が報告されている[3,57,9,10,11]。イネにおいては岩田ら[14] が原爆被爆イネの後代系統で，ga_1 の存在を発見したのが最初であり，その後，NAKAGAHRA[35] や森ら[30] によって主として日本型とインド型の交雑 F_2 に生ずる形質の異常分離について複数の *ga* の関係することが見出された。従って，日印間ではそれぞれ配偶体遺伝子が分化しているためにかかる異常分離がしばしば得られるものとした。配偶体遺伝子の作用としては *ga* を有する花粉管伸長が ga^+ 花粉のそれより遅いことによって，受精を不均等に生ずるためと考えられている[17,6,10]。その結果として配偶体遺伝子と連鎖する遺伝子の受精頻度が高くなる (相反の場合) か，低くなる (相引の場合)。このことは遺伝子頻度に大きく影響するため，配偶体遺伝子は生殖的隔離機構の1つとして分化していると考えられる。

本研究では，「農林8号」からのガンマー線照射によって誘発された突然変異系統を用いた交雑において第II連鎖群に所属する新しい配偶体遺伝子を見出した。また，北海道大学農学部作物育種学教室の保有系統である H-50 を交雑に用いると，第III連鎖群に所属する配偶体遺伝子による異常分離の生ずることが明らかとなった。この様に ga_1[14] の外にも日本型間の交雑において配偶体遺伝子がいくつか存在していることが示された。

第2節　材料および方法

本実験に用いた系統は Table 19 に示す22種の系統である。この中，第II連鎖群に所属する無葉舌遺伝子，*lg*

Table 19. List of the strains and marker genes

Strain	Marker gene	Source
M-533	st_4^*	Mutant induced by the gamma irradiation from the variety, 'Nohrin-8-go'
H- 52	C^B, A, Pl, d_3, d_4, d_5, la	
H- 79	lg, d_2, bc, la	
H-126	C^{Bp}, A, Pl, Hg, d_6	
H-152	C^{Bp}, A, Pl^w, I-Pl, Hl_a	
H-79 MS	lg, d_2, bc, la	Cytoplasmic male sterile line of H-79
A-136		Variety, 'Shiokari' in Hokkaido
No. 1500	C^{Bp}, A, P^+, Pn, d_2	
No. 1501		
No. 1502	lg, st_4^*	Progeny of the cross, M-533×H-79
1- 30	st_4^*	Progeny of the cross, M-533×H-152

*; New gene for the white stripe.

Table 19. (continued)

Strain	Genotype for apiculus coloration	Type of coloration	Source
H- 50	C^{Bp}, A, P	II	Progeny of the cross, Bunwaigata-motsure×A-58
A- 55	C^{Bt}, A^d, P	Gt	Variety, 'Kitamura wase'
A- 58	C^B, A, P	I	Variety, 'Kokushoku-to 2'
H- 59	C^B, A^d, P	III	
H- 61	C^{Bp}, A, P^+	P+	
H- 69	C^{Bp}, A^+, P	GT	
H-138	C^B, A^d, P	III	
H-406	C^B, A, P	I	
N- 46	C^{Bp}, A^+, P	GT	
N- 71	C^+, A^+, P	Gt	Hosetsu-waisei
E- 48	C^+, A, P^+	Gt	Chinese variety, 'Rokujunichi kiso'

に関する異常分離を生じたのは M-533 を片親に用いた交雑組合せであった。M-533 はガンマーフィールドにおいて品種「農林8号」より生じた葉緑素異常を示す突然変異株由来で，田中幸彦博士の御好意により分譲を受けた。この系統の有する葉緑素異常の性状は，幼苗期に *fs* の示す如く葉先が白くかすり生育が進むと中肋にも白い縦縞を生じて，そのまま成熟期まで残る。また穎花にも葉緑素異常を生ずる。系統 No. 1502 は M-533×H-79 の F_4 代に至り固定した系統で M-533 と同様な縞を有し無葉舌である。1-30 も M-533×H-152 の F_4 代から選抜，固定した系統で M-533 型の縞を有していた。A-136 は北海道の栽培品種「しおかり」であり，H-79 MS は *boro* 型雄性不稔細胞質を有する H-79 である。H-50 は標識遺伝子系統で，第 III 連鎖群に属する配偶体遺伝子の分析に用いた。

葉舌や縞の有無は，幼苗時ならびに成熟時にそれぞれ調査を行った。また，組換価は最丈法により算出した。

第3節 実験結果

無葉舌遺伝子 *lg* は第 II 連鎖群に所属し，F_2 では正常型：無葉舌型＝3：1 に分離することが古くから知られている[31]。また，標識遺伝子系統，H-79 は *lg* を有し，今回用いた交雑 F_2 で単因子型分離をしていた (Table 20 上段)。しかし，M-533 に H-79 を交雑したところ，F_2 で単因子型分離比 (3：1) に適合せず，むしろ 9：7 に近

Table 20. Distortion of the segregation of liguleless in F_2 of the cross between M-533 and H-79 as compared with the normal segregation in F_2

Cross combination	Phenotype		Total	Goodness of fit (3:1)		Percentage of liguleless
	Normal	liguleless		χ^2	P	(%)
Normal segregation						
No. 1500×H-79	202	77	279	1.00	0.25-0.50	27.6
No. 1501×H-79	218	80	298	0.54	0.25-0.50	26.8
Abnormal segregation						
M-533×H-79	110	75	185	23.83	<0.005	40.5
〃 × 〃	851	557	1408	159.19	<0.005	39.6
Total	961	632	1593	182.93	<0.005	39.7

Table 21. B_1F_1 segregation of liguleless in reciprocal crossings between (M-533×H-79) F_1 and H-79

Cross combination	Phenotype	Normal	liguleless	Total	Goodness of fit (1:1)		Percentage of liguleless
	Genotype	$\frac{+\ +}{lg\ +}$, $\frac{+\ ga_6}{lg\ +}$	$\frac{lg\ +}{lg\ +}$, $\frac{lg\ ga_6}{lg\ +}$		χ^2	P	(%)
(M-533×H-79) × H-79	Obs.	324	370	694			53.3
	Cal.	347	347		3.05	0.05-0.10	
H-79 MS × (M-533×H-79)	Obs.	9	26	35	8.26	<0.005	74.3
H-79 × (M-533×H-79)	Obs.	11	39	50	15.68	<0.005	78.0
Total	Obs.	20	65	85	23.82	<0.005	76.5
	Cal.*	19.97	65.03		0.00		

*; The recombination value between *lg* and ga_6 was estimated as 4.2% and the fertilizing ability was calculated as 0.2669.

い分離比となり，*lg*% (全個体中の *lg* 個体の割合) は 39.7 であった (Table 20 下段)。従って，*lg* の異常分離を生ずる原因が M-533 にあると考えられた。ある形質が異常分離を示す場合，1) 関与遺伝子が2種以上存在する場合，2) 配偶子の一部が退化する等の不稔性に係わる遺伝子 (配偶子発育遺伝子，岡[39]) と連鎖する場合，3) 花粉の受精力を制御する配偶体遺伝子と連鎖する場合の3つが考えられる。1) に関しては，*lg* が 15:1に分離するという報告がこれまで1例ある[48]ものの，補足的に作用する様な例はないので 9:7 に近い分離比を説明することはできない。2) については，F_1 の花粉稔性や種子稔性を調べたところ，それぞれ 96.2% と 91.8% であり，また F_2 各個体の種子稔性も良好であった。従って，不稔に係わる遺伝子の影響はないものと考えられた。次に，3) の配偶体遺伝子による場合を検討した。すなわち，(M-533×H-79) F_1 と H-79 の間で相反戻し交雑を行ったところ (Table 21)，M-533×H-79 F_1 を雌性親に用いた場合には正常：無葉舌＝1:1 の単因子型の分離比に適合したのに反して，F_1 を雄性親にした場合には 1:1 の分離比に適合せず，*lg*% が 76.5 となった。このことから，M-533×H-79 F_2 に生じた *lg* の異常分離は，花粉の受精力に係わる配偶体遺伝子が *lg* と連鎖しているためと推察された。この配偶体遺伝子を M-533 が有していたものと考え，ga_6 と仮称した。

配偶体遺伝子と標識遺伝子との組換価を推定するにあたっては，花粉の受精率に依存しない世代，すなわち *lg*

を分離する B_1F_2 系統あるいは F_3 系統群における過剰分離型，正常分離型および過少分離型の比を用いた。いま ga_6 と lg の組換価を p，ga_6 花粉の ga_6^+ 花粉に対する受精率を K として，lg% が 22% 未満を過少分離型，22-28% までを正常分離型，28% 以上を過剰分離型とすれば[30]，(M-533×H-79)×H-79 の B_1F_1 代における正常型を自殖させた B_1F_2 代では正常型系統：lg-過剰型系統＝11：252 の比となった (Table 22 上段)。この理論頻度は p：(1-p) で表わされ，最大法により p＝4.2%(相反) と算出された。一方，F_2 のヘテロ型個体を自殖させた場合には，lg-過少型：正常型：lg-過剰型＝1：12：36 となり，p＝14.3% と推定された (Table 22 下段)。しかし，分析に供した F_3 系統数が少ないため F_3 系統数から算出した組換価と B_1F_2 系統数から算出した組換価との間にはかなりの差を生じた。ここでは，B_1F_2 代より求めた組換価の方がより信頼できると考え，ga_6 と lg の組換価を 4.2% とした。F_2 における lg% は $(1-p+pK)/2(1+K)$，B_1F_1 の lg% は $(1-p+pK)/(1+K)$ なる式で表わされ，p＝0.042 から ga_6 花粉の受精率 (K) は F_2 で 0.2181，B_1F_1 では 0.2669 で両者の平均により 0.2425 と算出した。

lg と ga_6 が相引の関係にあるならば，lg の過少分離を生ずる筈である。M-533×H-79 の F_4 代から選抜して lg を固定させた系統 No. 1502 と A-136 (しおかり) の交雑における F_2 代では，lg% が 9.1 で過少分離型を示した (Table 23)。よって No. 1502は lg と ga_6 について組換型となって固定したと推察される。先に求めた p＝0.042 と K＝0.2425 から期待頻度を算出して観察値との適合度を検定した結果，$\chi^2=4.37$，d.f.＝1，$0.025<p<0.05$ でやや適合度はよくなかったものの，期待頻度に近い値となった。従って，ga_6 と lg の組換価や受精率についての妥当性は満足されたとみなしてよい。

M-533 は白い縦縞を有しており，F_2 における縞の分離は Table 24 の如く，いずれの交雑組合せにおいても 3：1 の比に適合せず，15：1 の分離比に近い場合も生じた。しかし，(M-533×H-79) F_1 に M-533 型の縞を有する 1-30 と No. 1502 をそれぞれ交雑して，B_1F_1 代における縞の分離を調べたところ，2 交雑組合せを合計した縞 % が 44.4 となり，1：1 の単因子型分離比に適合した (Table 25)。このことから M-533 型の縞には劣性単遺伝子が関与していた。遺伝子記号は st_4 と仮称する。そこで，F_2 における縞の分離の歪みが配偶体遺伝子によるのではないかと考え，lg と st_4 の関係について調べた。(M-533×H-79) F_1 に lg と st_4 を共に有する No. 1502 を交雑に用いた B_1F_1 の結果から，Table 26 の如く組換価 8.8% で連鎖することが明らかとなった。すなわち

Table 22. Comparison between the observed and the theoretical segregations for the liguleless types in B_1F_2 lines of the cross, (M-533×H-79)×H-79 and in F_3 lines of the cross, M-533×H-79

Type of segregation	lg-shortage (1-22)*	Normal (22-28)	lg-excess (28-60)	Total	Goodness of fit	
		lg ga_6 / + ga_6				
Genotype	lg ga_6 / + +	lg + ** / + +	lg + ** / + ga_6		χ^2	P
(M-533×H-79)×H-79 B_1F_2 progenies						
Obs. no. of lines		11	252	263		
Theor. freq.		p	1−p			
Cal. no. of lines (p＝0.042)		11.05	251.95		0.00	0.90
M-533×H-79 F_3 progenies						
Obs. no. of lines	1	12	36	49		
Theor. freq.	p^2	$2p(1-p)$	$(1-p)^2$			
Cal. no. of lines (p＝0.143)	1.00	12.01	35.99		0.00	0.90

*: Percentage of liguleless plants.
**; Genotypes in B_1F_1 of the cross, (M-533×H-79)×H-79.

Table 23. F_2 segregation of ligueleless in the cross combination between A-136 and No. 1502, which is derived from the cross, M-533×H-79

Cross combination	Genotype of cross		Phenotype		Total	Goodness of fit			liguleless
			Normal	liguleless		Ratio	χ^2	P	(%)
A-136 × No. 1502	*lg lg ga₆ ga₆* × + + + +	Obs.	994	99	1093	3:1	148.16	<0.005	9.1
		Cal.*	972.35	120.65			4.37	0.02-0.05	

*; Based on the recombination value, p=4.2% between *lg* and ga_6 and the fertilizing ability, K=0.2425.

Table 24. F_2 segregations of the stripe in the five cross combinations between M-533 and linkage marker strains and between A-136 and No. 1502

Cross combination	F_2 segragation		Total	Goodness of fit (3:1)		Percentage of stripe
	+	stripe		χ^2	P	(%)
M-533×H-79	808	42	850	182.40	<0.001	4.9
M-533×H-152	318	24	342	58.98	<0.001	7.0
M-533×H-126	258	16	274	53.65	<0.001	5.8
M-533×H-52	206	7	213	53.56	<0.001	3.3
A-136×No. 1502	1026	67	1093	207.57	<0.001	6.1
Total	2616	156	2772	554.82	<0.001	5.6

Table 25. Segregation of the stripe in B_1F_1 populations of the crosses, (M-533×H-79)×1-30 and (M-533×H-79)×No. 1502

Cross combination	B_1F_1 segregation		Total	Goodness of fit (1:1)		Percentage of stripe
	+	stripe		χ^2	P	(%)
(M-533×H-79) × 1-30	7	4	11	0.82	0.25-0.50	36.4
(M-533×H-79) × No. 1502	18	16	34	0.12	0.50-0.75	47.1
Total	25	20	45	0.56	0.25-0.50	44.4

Table 26. Linkage relationship between *lg* and st_4 in B_1F_1 population of the cross, (M-533×H-79)×No. 1502

Cross combination	B_1F_1 segregation				Total	Goodness of fit		
	++	$+st_4$	*lg*+	$lg\ st_4$		R.C.V.** (%)	χ^2	P
(M-533×H-79) × No. 1502	2	15	16	1	34		23.18	<0.005*
	(1.50)	(15.50)	(15.50)	(1.50)***		8.8±4.86	0.37	0.90<

*; Goodness of fit for the ratio due to the independent relation (1:1:1:1).
**; Recombination value in the repulsion phase was calculated by maximum likelihood method.
***; Parenthesis means calculated number.

st_4 も第 II 連鎖群に所属するため，st_4 の異常分離も ga_6 に起因していると結論された。ga_6 と st_4 の組換価は lg-ga_6 間の場合と同様に F_3 系統と B_1F_2 系統から算出したが，(M-533×H-79)×H-79 の B_1F_2 代では正常型が出現せず，st_4 の過少分離型のみを生じた (Table 27 上段)。一方，M-533×H-79 と M-533×H-152 の F_3 系統では正常分離型は得られたものの，st_4-過剰分離型は得られなかった (Table 27 下段)。しかし，期待頻度から p=1.4% (相引) なる強い組換価が算出された。以上のことから，lg, ga_6 と st_4 間の位置関係は lg-ga_6-st_4 の順と推定された。

第 II 連鎖群に所属するその他の遺伝子の分離について ga_6 が影響を及ぼすか否かについても検討した。すなわち，第 II 連鎖群に所属する遺伝子，d_2, d_3, Pl および Pl^w についての検定系統と M-533 との間で交雑を行い，各遺伝子の分離を調べた (Table 28)。d_2 (夷型矮性) と d_3 (分ケツ矮稲) はいずれも 3:1 の分離を示したが，lg と 30.9% で連鎖する Pl 座[33] の複対立遺伝子の 1 つ Pl^w[34] についての分離では歪みを生じ，Pl^{w+} 型が過少となった。先に求めた受精率 K=0.2425 を当てはめて Pl^w と ga_6 の組換価は 12.6% (相引) と推定された。一方，Pl に関しては，M-533×H-126, M-533×H-52 とも Pl の分離が C (花青素色原素) と A (アクチベータ) の分離も伴う 3 因子分離型であったため，Pl の異常分離を検出することが難しかった。かくして，第 II 連鎖群上の ga_6 の位置関係は Fig. 1 の如くと推定された。ga_6

Table 27. Comparison between the observed and the theoretical segregation of the stripe in B_1F_2 lines of the cross, (M-533×H-79)×H-79 and in F_3 lines of the crosses, M-533×H-79 and M-533×H-152

Type of segregation	st_4-shortage (0-22)	Normal (22-28)	st_4-excess (28-60)	Total	Goodness of fit	
Genotype	$\frac{ga_6\ st_4}{+\ +}$	$\frac{ga_6\ st_4}{ga_6\ +}$ $\frac{+\ st_4}{+\ +}$	$\frac{+\ st_4}{ga_6\ +}$		χ^2	P
(M-533×H-79)×H-79 B_1F_2 progenies						
Obs. no. of lines	245	0		245		
Theor. freq.	1−p	p				
Cal. no. of lines	245.00	0.00			(p=0.00)	
M-533×H-79, M-533×H-152 F_3 progenies						
Obs. no. of lines	140	4	0	144		
Theor. freq.	$(1-p)^2$	$2p(1-p)$	p^2			
Cal. no. of lines (p*=0.014)	140.00	3.98	0.03		0.02	0.90

*; Recombination value calculated by maximum likelihood method.

Table 28. F_2 segregation of the four marker genes which belong to the second linkage group in the cross combinations between M-533 and linkage markers

Cross combination	Marker gene	F_2 segregation		Total	Goodness of fit		
		Dominant	Recessive		Ratio	χ^2	P
M-533×H- 79	d_2	140	45	185	3:1	0.05	0.75-0.90
M-533×H-152	Pl^w	222	35	257	do	17.76	<0.001
M-533×H-126	Pl	120	154	274	27:37	0.29	0.50-0.75
M-533×H- 52	Pl	104	109	213	do	3.85	0.025-0.05
M-533×H- 52	d_3	152	61	213	3:1	1.50	0.10-0.25

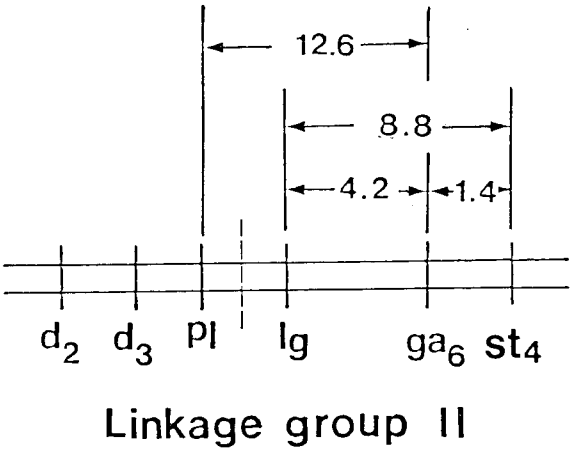

Fig. 1. Linkage map of the four genes belonging to the second linkage group.

と st_4 の遺伝子座は互いに近接しており，両者はガンマー線照射によって同時に突然変異を誘発したと考えられる。

系統 H-50 の有する稃先色は赤紫色を呈し，C^BAP を有する A-58 および H-406 との交雑組合せの F_2 では I型と II型を生じ，H-50 は $C^{Bp}A$ あるいは C^BA を有するものと推定された (Table 29)。また，P^+ を有する H-61 ($C^{Bp}AP^+$) との交雑によっても I+II 型：Gt 型＝3:1 の単因子型分離に適合し P による分離を生じた。この様に H-50 は $C^{Bp}AP$ なる遺伝子型を有すると考えられた。E-48×H-50 では，E-48 の遺伝子型が C^+AP^+ であるから I+II+III 型：Gt 型＝9:7 なる分離比に適合することを期待したが適合度はよくなかった。E-48 は中国原産のインド型イネであり，E-48×H-50 F_1 の種子稔性は 26.7% とかなり低く，雑種不稔性により異常分離を生ずる可能性も考えられた[40]。一方，A^d を有する H-59 および H-138 と交雑したところ，A と A^d の単因子型の分離において A^d 型を過剰に生じた。また，A^+ を有する H-69 や N-46 と交雑した F_2 でも劣性型を過剰に生じた。$C^{Bt}A^d$ を有する A-55 との交雑では，C と A による分離を生じ，I+II 型：III 型：VI 型：Gt 型＝9:3:3:1 なる分離比が期待されたが，III 型 (C^BA^d) と Gt 型 ($C^{Bt}A^d$) がそれぞれ過剰となった。また，C^+A^+ の N-71 との交雑では，I+II 型：GT 型：Gt 型＝9:3:4 なる分離比との適合度はよかったものの，GT 型 ($C^{Bp}A^+$) がやや過剰を示した。これらの交雑組合せの F_1 における種子稔性は，E-48×H-50 を除きすべて 84% 以上の高稔性を示し，H-50 が不稔遺伝子を有するために異常分離を生じたとは考え難かっ

Table 29. F_2 segregation of apiculus color in the cross combinations between H-50 ($C^{Bp}AP$) and the ten tester strains for apiculus coloration

Cross combination	Apiculus coloration					Total	Goodness of fit		
	I+II	III	VI	GT	Gt		Ratio	χ^2	P
A- 58 (C^BAP)×H-50	334					334			
H-406 (C^BAP)×do	307					307			
H- 61 ($C^{Bp}AP^+$)×do	227				86	313	3:1	1.02	0.25-0.50
E- 48 (C^+AP^+)×do	150	17			101	268	9:7	4.00	0.025-0.05
H- 59 (C^BA^dP)×do	210	128				338	3:1	29.86	<0.005
H-138 (C^BA^dP)×do	191	84				275	do	4.51	0.025-0.05
H- 69 ($C^{Bp}A^+P$)×do	214			107		321	do	11.89	<0.005
N- 46 ($C^{Bp}A^+P$)×do	173			78		251	do	4.94	0.025-0.05
A- 55 ($C^{Bt}A^dP$)×do	144	73	55		23	295	9:3:3:1	9.69	0.01-0.025
N- 71 (C^+A^+P)×do	165			74	70	309	9:3:4	5.58	0.05-0.10

I (C^BAP); Blackish red purple.
II ($C^{Bp}AP$); Pansy purple.
III (C^BA^dP); Amaranth purple.
VI ($C^{Bt}AP$); Tyrian rose.
GT (C^BA^+P, $C^{Bp}A^+P$); Russet or Tawny.
Gt (C^+AP, C^+AP^+, C^+A^+P, $C^{Bt}A^dP$); Straw white.

Table 30. Segregation of apiculus coloration in B_1F_1 population of the cross, H-69×(H-69×H-50)

Cross combination	Genotype	Apiculus color	II	GT	Total	Goodness of fit (1:1)	
		Genotype	$C^{Bp}C^{Bp}$ A $A+$ P P	$C^{Bp}C^{Bp}$ $A+$ $A+$ P P		χ^2	P
H-69 × (H-69×H-50)	$C^{Bp}A+P$ × $C^{Bp}A+P/C^{Bp}AP$	Obs.	43	104	147		
		Cal.	73.50	73.50		25.31	<0.005

た。従って，A 遺伝子に関する異常分離は A と連鎖関係にある配偶体遺伝子 (ga_7 と仮称) に起因すると推定された。このことは F_2 で異常分離を認めた H-69×H-50 の F_1 を雄性親にして，H-69 へ戻し交雑すると II 型：GT 型=1:1 の単因子型の分離を示さずに，F_2 の場合と同様に GT 型が過剰となった (Table 30) ことからも明らかである。おそらく，H-50 が ga_7 を有するため異常分離を生じたのであろう。A と ga_7 の組換価については，(H-69×H-50) F_1×H-69 B_1F_1 代における GT 型の割合である 0.7075 と $p=(0.7075\times(1+K)-1)/(K-1)$ なる式から，受精率 (K) が 0.01 から 0.40 までの値をとる時，組換価は 1.6 から 28.8% の値となることが算出され，A と ga_7 は 30% 以下の組換価で連鎖することが見出された。

第4節 考 察

イネの配偶体遺伝子については，これまで5件報告され，第 I と第 XI 連鎖群に座乗していることが明らかとなっている。それらは第 I 連鎖群の C, wx と連鎖する ga_1[14] と ga_4 および ga_5[30]，第 XI 連鎖群の ch や bc_1 と連鎖する ga_2 と ga_3[35,37] であり，この中の ga_1 は長崎の原爆被爆イネの後代を用いた交雑から発見された。その他は日印間交雑後代より見出されたもので，この場合には日本型とインド型の遺伝子分化の結果として，日本型はすべて ga を劣性ホモに保有し，インド型はほとんど優性ホモを含むために両者の交雑の F_2 で分離に歪みを生じた。著者が新たに見出した第 II 連鎖群に所属して lg と連鎖する ga_6 や，第 III 連鎖群に属して A と連鎖する ga_7 は，いずれも日本型イネの中に突然変異として生じたもので，日本型×日本型の交雑においても分離の歪みを生ずる点で岩田ら[14] による ga_1 と同じ型に属する。すなわち，ga_6 は「農林8号」からガンマー線照射によって誘発された突然変異系統である M-533 が有していることが見出され，また H-50 は分矮型もつれ×A-58 の交雑からの固定系統であり，ga_7 はおそらく系統保存中に自然突然変異として生じたものか，「分矮型もつれ」から由来したものであろう。NAKAGAHRA[35], NAKAGAHRA *et al.*[37] および森ら[30]は，日本型とインド型で配偶体遺伝子の分布に差異があり，日本型とインド型間での遺伝子交換を妨げていることから，一種の生殖的隔離機構であると指摘した。これに対して，日本型イネから見出された ga 遺伝子は，日本稲間の交雑においても分離の歪みを生ずるもので，このような ga 遺伝子の分化は日本稲内において生じていることが明らかとなった。ga 遺伝子は，その作用性から遺伝子頻度を変化させ，ga との連鎖関係によって遺伝子頻度が増加したり，あるいは減少する。従って，遺伝子の導入を計る場合に配偶体遺伝子が存在すると組換型を得るのが困難となるが，一たん組換型が得られるとむしろその状態を変えないように作用する。岡[39,40,41], OKA[46] の雑種不稔性に関与する配偶子発育遺伝子は，第 I, II および XI 連鎖群に所属し，これらは ga_1 から ga_6 までの配偶体遺伝子の所属連鎖群と同一であった。両遺伝子は，共に生殖的隔離機構の1つと考えられ，しかも共に配偶体的作用を有するところから，互いの遺伝的関係は興味のもたれる問題として今後の検討に残されている。

第5章 綜合論議

イネ (*Oryza sativa* L.) の系統分化では，ゲノムの種類や染色体の構造的分化はほとんど認められていないので，遺伝子レベルにおける分化がより重要であると考えられる。かかる遺伝子レベルの分化は，種々の生態的条件，すなわち気候的，土壌的および栽培的条件に対する適応へも寄与している。しかし，一方では適応性とは一見無関係のように考えられる遺伝子についても種々の分化を生じていることが少なくない。かかる遺伝子分化の例としては，生殖的隔離機構に関係する遺伝子の分化が指摘される。すなわち，雑種不稔性に関しては配偶子発育遺伝子[39,40,41,46] や重複稔実性遺伝子[43] および補足致

死劣性遺伝子[45]による機構がそれぞれ知られており，花粉の受精力を制御する配偶体遺伝子も地理的に分化している[35,30]。その外に，異型細胞質により置換すると細胞質雄性不稔性を生じ，それに対応する稔性回復遺伝子の分化も知られている[50,51]。これらの不稔性遺伝子は，それらと連鎖する他の遺伝子の組換制限を生ずる点で進化の上に重大な意義を有し，イネではインド型と日本型という生態型の分化を生じ，その体系を維持するのに重要な役割を担っている。さらに，これらの生殖的隔離機構とは関係なく，エステラーゼ同位酵素[36]，花青素稃先着色[29]，赤米[59]およびフェノール反応遺伝子[38,13,12]等の如く，日本型には極めて限られて存在したり，それらの遺伝子型の分化がインド型に比べ単純な分化となっている。しかしながら，日本型内でも遺伝子分化はたえず起りつつある。たとえば，北海道で稲作栽培が可能になったのは早生種の分化を生じたからである。すなわち，日本型イネ内でも常に遺伝子構成は変化しながら，それらが栽培される地域に応じた分化を生じている。これは明峰・菊池[1]が極晩生品種（瑞豊）と極早生品種（農林11号および20号）間の交雑後代を日本各地で集団栽培して，出穂性等の遺伝子構成に変化を見出した実験によっても実証されている。

本研究では，まず日印非着色系統間の交雑の F_1 に生ずる黒色穎について遺伝子分析を行い，3種の補足遺伝子 $Bh_1Bh_2Bh_3$ (=Ph) の関与することを明らかにした。次に，$+Bh_2Bh_3$ なる遺伝子型を有する A-58 と Bh_1+Bh_3 なる遺伝子型を有する I-32 をそれぞれ検定親に用いて，遺伝子型未知の系統とそれぞれ交雑して F_1 に黒色穎を生ずるか否かと，フェノール反応の有無により遺伝子型を判定した。この方法によって日本および外国から集めた333種の系統の遺伝子型を調べ，その結果を基にして各種の遺伝子型の地理的偏在性を明らかにできた。その結果，Bh_2 は日本型に多いものの，その存在は北海道品種に限られ，本州では愛知の3品種に認められたに過ぎなかった。一方，本州品種では Bh_1+か++を有するものが多く，北海道と本州の間には明瞭な遺伝子型の相違を認めた。そこで，インド型について Bh_1 と Bh_2 の間で出穂性を比較したところ，Bh_2 を有する系統群が Bh_1 を有する系統群より10日程度出穂の早い傾向がみられた。日本型イネについては，Bh_2 が北海道品種に集中するためかかる比較をできなかったが，インド型における結果から北海道品種に Bh_2 が多い原因として早期出穂性に係わる遺伝子と Bh_2 が関係があるのではないかと推察された。

第3章では，インド型品種「Chinsurah Boro II」の有する *boro* 型細胞質に係わる稔性回復遺伝子について分析を行い，補足作用を有する複数の遺伝子組が関与するような新例を明らかにした。これらの補足遺伝子は，作物育種学教室が保存する2種の検定系統中に含まれていたが，おそらくその一部または全部が外国稲から由来したものと考えられる。これらの遺伝子による稔性回復様式は F_2 で連続変異を示し，Rf_1 による分布とは明らかに異なる。花粉不稔の変異性は日印間交雑において生じる雑種不稔性と類似する故に，*boro* 型細胞質とこれらの補足的稔性回復遺伝子との関係は，雑種不稔性との関連性をみつける手掛りとなることを期待できる。また，これら複数の稔性回復遺伝子は，Rf_1 との間に相加的効果を有するので，これらの遺伝子をすべて集積した系統を雄性不稔系統の花粉親に用いるならば，ほぼ100%の花粉稔性を示すような F_1 雑種を育成できることも期待できる。

第4章で扱った花粉の受精競争に関する配偶体遺伝子は，これまで日印間における生殖的隔離機構の一種[36]として注目されていた[35,30]。しかし，岩田ら[14]は原爆による突然変異体から ga_1 を見出しており，著者の分析した ga_6 も同様にガンマー線誘発によって st_4 と伴って生じた可能性が高い。かかる遺伝子は人為的に誘発可能であることを示す好例である。ga はその作用機作から遺伝子頻度を変化させ遺伝子の組換制限に役立つ。従って，日印間交雑で有用遺伝子を導入する場合の障壁となるが，一たん組換型を生じたならば，逆にその遺伝子型を保持するためには有利な場合もあり得る。第II連鎖群の ga_6 につづいて第III連鎖群にも ga_7 が見出され，日本稲間交雑では3種の ga の利用が可能となったわけである。

イネの生態型についての遺伝子分化を考えると，インド型・日本型といった大きな分化を生じたと共に，各型内ではさらに種々の環境に適応した型の分化を生じている。また，それを可能にするような突然変異もたえず生じていることが明らかとなった。かかる遺伝子差異を示す好適な例の1つが3種の黒色穎遺伝子の分布であり，特に日本型内で北海道品種に特異な遺伝子型が集中していることが明らかとなった。これは環境条件にもっとも適応する遺伝子型の分化した結果と考えてよい。また，*boro* 型細胞質と稔性回復遺伝子との関係では，新たに単一の遺伝子支配ではなく雑種不稔性にみられるような複雑な機構による稔性回復の方式も現に存在していることを明らかにした。さらに，配偶体遺伝子に関して，日

本稲内でも突然変異によって第 I, 第 II および第 III 連鎖群に生じていることを見出した。これらによって遺伝子の組換制限なども可能となり，優良遺伝子型の保持といった目的に用いることもできよう。

本研究により明らかとなった黒色穎遺伝子型の地理的分布は，イネの品種についての分化の経緯を辿る上で重要な知見を提供する。また，細胞質の遺伝要因と関連のある稔性回復の遺伝様式や配偶体遺伝子の解明は，生殖的隔離機構における重要性ばかりでなく，育種的利用の可能なところに大きな意義を有する。

摘　　要

遠縁稲間における遺伝子レベルの差異について，黒色穎に関与する3種の遺伝子の地理的偏在性，*boro* 型細胞質に係わる稔性回復の遺伝機構および日本型内に生じた配偶体遺伝子の分析という3点に着目して実験を遂行し，以下の事を明らかにした。

黒色穎に関与する遺伝子の地理的分布

1) 黒色穎に関する遺伝子分析では，F_2 で黒色穎：非黒色穎＝27：37なる3因子分離と9：7の2因子分離を生じた。また，F_2 で3因子分離を示した H-478×H-406 F_1 を A-133 MS あるいは A-136 MS に戻し交雑したところ，A-133 MS×F_1 では黒色：非黒色＝1：3なる2因子型の分離を生じ，A-136 MS×F_1 でもそれに近い分離型を示した。これは，A-133 MS と A-136 MS がそれぞれ優性遺伝子の1つを有しているためであった。フェノール反応により *Ph* の有無を調べたところ，黒色穎・フェノール＋型：非黒色穎・フェノール＋型：非黒色穎フェノール－型について，3因子型分離では27：21：16，また2因子型分離では9：3：4となった。また B_1F_1 世代では1：1：2なる分離を生じた。しかし，穎の着色に *Ph* そのものが関与するか否かは未だ明らかでないが，遺伝的には $Ph=Bh_3$ とみなしてよい。従って，黒色穎の遺伝子型を $Bh_1Bh_2Bh_3(=Ph)$ と表記する。

2) $+Bh_2Bh_3$ なる遺伝子型を有する A-58 と，Bh_1+Bh_3 なる遺伝子型の I-32 を検定系統に用い，遺伝子型未知の系統とそれぞれ交雑して，交雑組合せの F_1 個体の示す穎色から黒色穎の遺伝子型を推定した。世界各地から蒐集した約300種の系統について黒色穎に関する遺伝子型を調べたところ，インド，東南アジア，中国の系統では Bh_1++ を有するものが多く，$+Bh_2+$ なる遺伝子型は僅かしか含まれていなかった。一方，日本稲は $+Bh_2+$ を有するか，または Bh_1 と Bh_2 のいずれをも欠き，また新たに Bh_1++ なる遺伝子型の存在することも明らかとなったが，日本稲と外国稲間には Bh_1 と Bh_2 に関して明瞭な地理的偏在性を認めた。しかし，日本稲の中でも $+Bh_2+$ なる遺伝子型は北海道に多く，愛知に僅かに存在した。一方，Bh_1++ と $+++$ なる遺伝子型は北海道に少なく，本州に多かった。また，作物育種学教室で育成した標識遺伝子系統にも Bh_2 が多かった。日本型でも，本州と北海道の間で Bh_1 と Bh_2 について地理的偏在性を認めた。

3) 黒色穎と標識遺伝子との間の連鎖関係を調べたところ，芒性 (An_1 または An_2)，長護穎 (g) および枝梗わん曲性 (Ur) との間に連鎖関係を示す組換価が得られた。I-32×A-133 F_2 において，出穂性をはじめとする6種の農業形質と黒色穎との関係を調べたが，明らかな遺伝的関係を認めなかった。一方，F_2 について早生と晩生に分けて選抜を始め，F_4 代まで選抜を繰り返した。F_4 代で早・晩2群に分けて集団栽培し，黒色穎頻度を互いに比較したところ，早生群では理論頻度に適合したが，晩生群では黒色穎型が理論頻度より高い頻度で残存していた。また，Bh_1 と Bh_2 を有する外国稲品種群間で7種の農業形質について比較したところ，Bh_2 群が Bh_1 群より出穂が早く，粒長・穂長が短かく，かつ粒形指数も小さかった。

***boro* 型細胞質の花粉稔性回復に関与する補足遺伝子**

1) 「Chinsurah Boro II」の有する *boro* 型細胞質に対して花粉稔性回復を示す H-103, H-406 および Rf_1 を有する I-130 を，それぞれ I-127 MS へ交雑して F_1 の花粉稔性を比較した。花粉稔性回復能力は H-103＜H-406＜I-130 の順であった。I-130×H-103, I-130×H-406 の各 F_1 の花粉稔性において，H-103 や H-406 による稔性回復性と Rf_1 による稔性回復との間には相加的効果が認められ，H-103 と H-406 の有する稔性回復遺伝子は Rf_1 とは対立関係にない新しい複数の遺伝子支配の可能性がうかがわれた。

2) H-103 が $Rf_aRf_bRf_c$, H-406 が $Rf'_aRf'_bRf'_cRf'_d$ なるそれぞれ複数の花粉稔性回復遺伝子を保有し，その作用性はすべて配偶体的であると仮定した。I-127 MS×H-103 F_1 では Rf_aRf_b, Rf_aRf_c なる遺伝子型の雄性配偶子が稔性花粉まで発育し，また I-127 MS×H-406 F_1 では $Rf'_aRf'_b$ と $Rf'_cRf'_d$ なる遺伝子型を有する配偶子が稔性花粉となる。また花粉の遺伝子型によって受精力に差があると仮定する。これらの仮定に基づいて算出した F_2 の理論値と観察値を比較すると，I-127 MS×H-103 F_2 では適合度がよくなかったが，I-127 MS×H-406 ではよく適合した。

3) F_2 で高稔性個体を選抜し，F_3 系統における花粉稔性の変異を調べた。F_2 個体の遺伝子型頻度を F_3 の花粉稔性の頻度分布から確率論的に理論値を算出し，F_2 で花粉稔性が50%以上を示した個体に含まれる各遺伝子型の期待値と比較したところ，I-127 MS×H-103 では期待値によく適合したものの，I-127 MS×H-406 の場合には低稔性を示す遺伝子型の確率が高く，期待値とは適合しなかった。また，I-127 MS×H-103 においては F_4 代で，I-127 MS×H-406 では F_5 代に至り，それぞれ高い花粉稔性に固定した。

日本型イネから見出された配偶体遺伝子

1) 「農林8号」にガンマー線照射を行って誘発した突然変異系統，M-533 は縞を有し，H-79 と交雑した F_2 では *lg* についての分離に歪みを生じ，*lg* が過剰分離を示した。(M-533×H-79) F_1×H-79 の交雑を行ったところ，*lg* が単因子分離を示したのに反して，H-79×(M-533×H-79) F_1 では *lg* を過剰に分離し，M-533 が花粉の受精力を制御する配偶体遺伝子，ga_6 を有することが明らかとなった。

2) (M-533×H-79) F_1×H-79 の B_1F_2 代での各系統における *lg* を調査し，正常分離型と *lg*-過剰分離型の系統数から *lg* と ga_6 の組換価，4.2% (相反) を算出した。ga_6 花粉の ga_6^+ 花粉に対する受精率は F_2 と B_1F_1 代の平均から 0.2425 と推定した。

3) M-533 の有する白縞は，正常型系統との交雑 F_2 では単純劣性であることを仮定した場合の 3:1 なる分離比には適合しなかった。(M-533×H-79) F_1 を雌性親として M-533 から由来した縞を有する系統と交雑したところ，縞は 1:1 なる分離比に適合した。故に，白縞が単純劣性遺伝子，st_4 により支配されることが明らかとなった。また，st_4, *lg* を有する No. 1502 と (M-533×H-79) F_1 の戻し交雑から *lg* と st_4 は 8.8% の組換価で連鎖し，F_2 における st_4 の過少分離は ga_6 によると推定された。

4) M-533×H-79 と M-533×H-152 の F_3 世代における各系統の st_4 についての分離型から ga_6 と st_4 の組換価 1.4% を算出した。また，ga_6 は *Pl* 座の複対立遺伝子の1つである Pl^w に関する分離にも影響を与え，Pl^w と ga_6 の間には 12.6% の組換価を算出した。従って，これらの遺伝子の第 II 連鎖群上における位置関係は d_2-d_3-Pl^w-*lg*-ga_6-st_4 と推定された。M-533 は ga_6 と st_4 を共に有しており，おそらくガンマー線照射によって両遺伝子の突然変異が誘発されたものと考える。

5) H-50 の有する稃先色に関して検定交雑を行ったところ，H-50 の遺伝子型は $C^{Bp}AP$ と推定された。しかし，6種の交雑の F_2 で A^d あるいは A^+ が過剰になる異常分離を認めた。日本型間の交雑の場合には，F_1 の種子稔性が高く不稔遺伝子の関与することは考え難い。そこで，F_2 で A^+ が過剰になる交雑組合せ H-69×H-50 の F_1 を雄性親として H-69 と交雑したところ，A^+ が過剰分離となった。これは A と連鎖関係を有する配偶体遺伝子 (ga_7) によるものと考えられる。

6) ga_1 につづいて日本型間の交雑でも日印間交雑と同様に配偶体遺伝子の関与する場合が2例見出された。ga_6 は第 II 連鎖群に，ga_7 は第 III 連鎖群に所属することが明らかとなった。このような配偶体遺伝子は，これと連鎖する種々の遺伝子の組換を制限し，それらの遺伝子型の保持を強めることによりイネの品種分化に有用な働きを示すであろう。

引用文献

1. 明峰英夫・菊池文雄：日本稲雑種集団の遺伝子におよぼす環境の影響．植物の集団育種法研究，養賢堂，89–105. 1958
2. ATHWAL, D. S. and VIRMANI, S. S.: Cytoplasmic male sterility and hybrid breeding in rice. IRRI *Annual Report*. Los Baños, Philippines, 615–620. 1972
3. BEMIS, W. P.: Selective fertilization in lima beans. *Genet.*, **44**: 555–562. 1959
4. CHAO, L. F.: Linkage studies in rice. *Genet.*, **13**: 133–169. 1928
5. DHULAPPANAVAR, C. V.: Linkage studies in rice (*Oryza sativa* L.). *Euphytica*, **22**: 555–561. 1973
6. EMMERSON, R. A.: A possible case of selective fertilization in maize hybrids. *Abstr., in Anat. Rec.*, **29**: 136. 1925
7. ERICKSON, J. R.: Cytoplasmic male sterility in rice (*Oryza sativa* L.). *Agron. Absts.*, p. 6. 1969
8. FRANKEL, R. and GALUN, E.: Pollination mechanisms, reproduction and plant breeding. Berlin, Springer-Verlag, pp. 281. 1977
9. HARTE, C.: Gonenkonkurrenz bei *Oenothera* unter dem Einfluß eines gametophytisch wirksamen gens in der ersten Koppelungsgruppe sowie ein modell für die untersuchung verzweighter koppelungs koppelungsgruppen. *Theo. Appl. Genet.*, **39**: 163–178. 1969 a
10. HARTE, C.: Certationsversuch zur Gonenkon-

kurrenz unter dem Einfluß des locus *Ga* bei *Oenothera*. *Theo. Appl. Genet.*, **39**: 320–325. 1969 b

11. HARTE, C.: Gonenkonkurrenz bei *Antirrhinum majus* L.. *Theo. Appl. Genet.*, **39**: 339–344. 1969 c
12. 飯塚 清・中川原捷洋・宮崎尚時・川上潤一郎： 栽培イネにおけるフェノール着色反応および糯・粳性形質の地理的分布. 育雑, **27**, 別冊, **2**: 262–263. 1977
13. 石川文雄・片山 平： 栽培イネにおける石炭酸着色遺伝子 *Ph* の地理的分布. 育雑, **26**, 別冊, **2**: 101–102. 1976
14. 岩田伸夫・永松土己・大村 武： 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. 育雑, **14**: 33–39. 1964
15. JENNINGS, P. R.: Evaluation of partial sterility in *Indica*×*Japonica* rice hybrids. IRRI *Tech. Bull.*, **5**: 1–63. 1966
16. JODON, N. E.: Genetic segregation and linkage important phases of rice research. *Rice Genet. and Cytogenet.*, Elsevier, 193–204. 1964
17. JONES, D. F.: Selective fertilization among the gametes from the same individuals. *Proc. Nat. Acad. Sci.* Washington, **10**: 218–221. 1924
18. KATO, S.: On the affinity of cultivated varieties of rice plants, *Oryza sativa* L.. *J. Dept. Agric. Kyushu Univ.*, **2**: 241–276. 1930
19. 勝尾 清・水島宇三郎： 稲の細胞質差異に関する研究, I. 栽培稲と野生稲との間の雑種及び戻交雑後代の稔性について. 育雑, **8**: 1–5. 1958
20. 木下俊郎： 日本型, インド型間における連鎖群の異同. 育種学最近の進歩, 第**17**集, 19–34. 1976
21. KINOSHITA, T., MORI, K. and TAKAHASHI, M.: Inheritance studies on cytoplasmic male sterility induced by nuclear substitution. Genetical studies on rice plant, LXX. *J. Fac. Agri. Hokkaido Univ.*, **60**: 23–41. 1980
22. 木下俊郎・高橋萬右衛門： イネの黒色穎についての比較遺伝子分析. 育雑, **26**, 別冊, **1**: 106–107. 1976
23. 北村英一： 稲の遠縁品種間雑種における細胞質的不稔性に関する研究, I. フィリピン稲と日本稲との交雑による育成系統と日本稲との正逆交雑 F_1 の稔性. 育雑, **12**: 13–16. 1962
24. KUANG, H. H., TU, D. S. and CHANG, Y. H.: Linkage studies of awn in cultivated rice (*Oryza sativa* L.). *J. Genet.*, **47**: 249–259. 1946
25. 栗山英雄・工藤政明： 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**: 13–18. 1967
26. 松尾孝嶺： 栽培イネの特性に関する種生態学的研究. 農技研報, **D3**, pp. 111. 1952
27. MITRA, S. K. I. A. S. and GANGULI, P. M.: Inheritance of inner glume colour in rice. *Ind. J. Agr. Sci.*, **7**: 126–133. 1937
28. 水島宇三郎： 日本稲, 南部アジア稲及びアメリカ稲の遺伝的関連性. 農学, **2**: 489–492. 1948
29. 森 宏一・木下俊郎・高橋萬右衛門： 印度稲 Surjamukhi にみられる稃先の花青素着色形質の遺伝子分析. 稲の交雑に関する研究, 第 LII 報. 北大農邦文紀要, **8**: 267–276. 1972
30. 森 宏一・木下俊郎・高橋萬右衛門： 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. 北大農邦文紀要, **8**: 74–86. 1973
31. MORINAGA, T.: Inheritance in rice, *Oryza sativa* L. II. Linkage between the gene for purple plant colour and the gene for liguleless. *Jap. J. Bot.*, **9**: 121–129. 1938
32. 長尾正人・高橋萬右衛門： 稲の交雑に関する研究, 第 XVI 報. 穎の黄褐色系着色に干与する遺伝子について. 育雑, **4**: 25–30. 1954
33. NAGAO, S. and TAKAHASHI, M.: Trial construction of twelve linkage groups in *Japonica* rice. Genetical studies on rice plant, XXVII. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, **53**: 72–107. 1963
34. NAGAO, S., TAKAHASHI, M. and KINOSHITA, T.: Genetical studies on rice plant, XXVI. Mode of inheritance and causal genes for one type of anthocyanin color character in foreign rice varieties. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, **52**: 20–50. 1962
35. NAKAGAHRA, M.: Genetic mechanism on the distorted segregation of marker genes belonging to the eleventh linkage group in cultivated rice. *Jap. J. Breed.*, **22**: 232–238. 1972
36. 中川原捷洋： 遺伝子の地理的分布からみた栽培イネの分化. 育種学最近の進歩, 第**17**集, 35–44. 1976
37. NAKAGAHRA, M., OMURA, T. and IWATA, N.: Gametophyte genes and their loci on the eleventh linkage group of cultivated rice. *Jap. J. Breed.*, **22**: 305–312. 1972
38. 岡 彦一： 稲品種間の各種形質の変異とその組合せ. 栽培稲の系統発生的分化, 第1報. 育雑, **3**: 33–43. 1953 a
39. 岡 彦一： 栽培イネにおける品種間雑種不稔性の機構. 栽培稲の系統発生的分化, 第6報. 育雑, **2**: 217–224. 1953 b
40. 岡 彦一： 稲の品種間雑種不稔性の遺伝子分析と

配偶子の組合せによる競争受精. 栽培稲の系統発生的分化, 第8報. 育雑, **3**: 23-30. 1953 c

41. 岡 彦一: 稲の品種間雑種不稔性の分離に対する影響. 栽培稲の系統発生的分化, 第9報. 育雑, **3**: 31-39. 1953 d
42. 岡 彦一: 稲品種間雑種不稔性を支配する配偶子発育因子のポリジーン的性質. 栽培稲の系統発生的分化, 第12報. 育雑, **6**: 51-55. 1956
43. OKA, H.: Phylogenetic differentiation of cultivated rice, XV. Complementary lethal genes in rice. *Jap. J. Genet.*, **32**: 83-87. 1957
44. 岡 彦一: イネ遠縁品種間雑種の集団遺伝学的研究. 植物の集団育種法研究, 養賢堂, 27-43. 1958
45. 岡 彦一: 栽培稲における雑種不稔性の機構. 育種学最近の進歩, 第4集, 34-43. 1963
46. OKA, H.: Analysis of genes controlling F_1 fertility in rice by the use of isogenic lines. *Genet.*, **77**: 521-534. 1974
47. RAO, C. H. and SEETHARAMAN, R.: Genetic studies in pericarp and hull color in rice. *Ind. J. Genet. Plant Breed.*, **33**: 319-323. 1973
48. SASTRY, M. V. S.: Inheritance and linkage relationship of dwarf habit in rice. *Ind. J. Genet. Plant Breed.*, **37**: 341-344. 1977
49. SHINJO, C.: Cytoplasmic-genetic male sterility in cultivated rice, *Oryza sativa* L. II. The inheritance of male sterility. *Jap. J. Genet.*, **44**: 149-156. 1969
50. SHINJO, C.: Distribution of male sterility-inducing cytoplasms and fertility-restoring genes in rice, II. Varieties induced from sixteen countries. *Jap. J. Breed.*, **22**: 329-333. 1972 a
51. SHINJO, C.: Distribution of male sterility-inducing cytoplasms and fertility-restoring genes in rice, 1. Commercial lowland-rice cultivated in Japan. *Jap. J. Genet.*, **47**: 237-243. 1972 b
52. SHINJO, C.: Genetical studies of cytoplasmic male sterility and fertility restoration in rice, *Oryza sativa* L.. *Sci. Bull. Coll. Agr. Univ. Ryukyus*, **22**: 1-57. 1975
53. 新城長有: *Oryza perennis* における雄性不稔細胞質の分布(予報). 育雑, **27**, 別冊, **1**: 138-139. 1977
54. 新城長有・渡辺好郎: Lead Rice 雄性不稔細胞質に稔性回復効果を示す二遺伝子の同定とその遺伝. 育雑, **27**, 別冊, **2**: 70-71. 1977
55. SOKAL, R. R. and ROHLF, F. J.: Biometry. Freeman and Company, San Francisco, pp. 776. 1969
56. STEBBINS, G. L.: Variation and evolution in plants. Columbia Univ. Press, New York. pp. 643. 1950
57. TABATA, M.: Studies of a gametophyte in Barley. *Jap. J. Genet.*, **36**: 157-167. 1961
58. 高橋萬右衛門: 日本稲と外国稲の遺伝子および連鎖群の同定. 育種学最近の進歩, 第4集, 3-14. 1963
59. 高橋萬右衛門・森 敏夫・木下俊郎・森 宏一: 印度稲品種 Surjamukhi にみられる玄米赤色の遺伝子構成. 稲の交雑に関する研究, L. 北大農附属農場報告, **18**: 47-53. 1972
60. 田丸典彦・木下俊郎・高橋萬右衛門: 核置換によって育成した細胞質雄性不稔稲における花粉退花の細胞学的観察. 稲の交雑に関する研究, 第LXXIII報. 北大農邦文紀要, **12**: 124-128. 1980
61. TERAO, H. and MIZUSHIMA, U.: Some consideration on the classification of *Oryza sativa* L. into two subspecies, so-called *Japonica* and *Indica*. *Jap. J. Bot.*, **10**: 213-258. 1939
62. 渡辺好郎・坂口 進・工藤政明: ビルマ稲 Lead rice の細胞質を有する雄性不稔稲について. 育雑, **18**, 別冊, **2**: 77-78. 1968
63. WOODWARD, R. W.: Inheritance of a melaninlike pigment in the glumes and caryopses of barley. *J. Agr. Res.*, **63**: 21-28. 1941
64. YABUNO, T.: Genetic studies on the interspecific cytoplasm substitution lines of Japonica varieties of *Oryza sativa* L. and *Oryza glaberrima* Steud.. *Euphytica*, **26**: 451-463. 1977

Summary

Chapter 1. Introduction

Cultivated rice (*Oryza sativa* L.) was divided into two ecological groups, namely *Indica* and *Japonica* rice on the basis of several morphological characters, serodiagnostic differences and the degree of hybrid sterility by KATO (1930). Although there are continuous variations in the key characters to discriminate the two types, the grouping by KATO has widely been accepted in the studies of genetical and cytological problems. Because no typical differences between the two groups were found in the karyological features and chromosome associations, it is plausible to assume the genic differences for the ecological differentiation.

The aim of the present studies was to elucidate the genic difference between *Japonica* and *Indica* varieties as well as that within the varieties in each group. The author dealt with the three

important problems related with the varietal differentiation in rice.

Chapter 2. Geographical distribution of the genes for black hull coloration

The geographical distribution of the genes responsible for the black hull coloration was clarified by using the efficient method of crossings with specific testers to identify the genotypes for black hull coloration

1) In F_2 and B_1F_1 populations, most of the crosses indicated digenic or trigenic segregations for the black hull coloration. These results demonstrated that the black hull coloration is governed by the complementary action of at least three dominant genes. In addition, the plants showing black hull coloration invariably indicated a positive reaction when dipped in a 2% phenol solution. Assuming that the gene for phenol reaction, *Ph*, inserts the effect on the coloration of black hull, then the segregation ratios of 27 : 21 : 16 and 1 : 1 : 2 for black hull, phenol positive : non-black, phenol positive : non-black, phenol negative were satisfied in F_2 and B_1F_1 generations. Accordingly, the genotype of black hull plants was estimated as $Bh_1 Bh_2 Bh_3$ (= *Ph*), although it was doughtful whether the gene, *Ph* works directly for the coloration or not.

2) The tester strains possessing the genotypes, $+Bh_2Bh_3$ and Bh_1+Bh_3 were identified from the various test crossings. They are represented as A-58, Kokushoku-to 2 ($+Bh_2Bh_3$ (= *Ph*)) and I-32, Karalath (Bh_1+Bh_3(= *Ph*)). The method for the examination of the genotypes of the black hull coloration which was developed by the author is explained in Table 3. This depends on the phenotypes of F_1s in the test crossings, accompanied by the phenol reaction to determine the presence of the third gene, Bh_3 (= *Ph*). The genotypes of 333 varieties or strains which were collected from all over the world were identified by this method.

3) It was found that a conspicuous inclination of the gene on black hull coloration exists among the varieties and strains collected from all over the world. Namely, Bh_1 existed predominantly in the varieties from India, South-East Asia, China and Japan except Hokkaido, while Bh_2 was localized in Hokkaido. Only three varieties chosen from Aichi prefecture indicated the presence of Bh_2 and the genotype of Bh_1+ or $++$ was commonly found in the varieties from Mainland and Kyushu. Consequently, it was assumed that the gene, Bh_2 was differentiated in a limited region in Japan.

4) It was found that one of the genes for black hull coloration was linked with the marker gene, An_1 or An_2 for awned character with recombination value of 28.9%. Although no significant genetic relationships between black hull coloration and seven agronomic characters such as seed fertility, degree of shattering, awn length, grain length, grain width, grain shape index and heading date were found in F_2 population of the cross, I-32×A-133, early and late plants were selected from F_2 population of the said cross, respectively and the frequencies of black hull plants indicated a remarkable difference between the early and the late groups in F_4 generation. From this result, it was assumed that the gene or genes for earliness may be related with the gene or genes for black hull coloration.

5) In foreign varieties possessing Bh_1 or Bh_2, genetic relationships with the seven agronomic characters were investigated. It was noted that the strains possessing Bh_2 was earlier in heading date, smaller in grain length, panicle length and grain shape index (length/width) than those having Bh_1.

Chapter 3. Complementary genes for pollen fertility restoration interacting with the *boro* cytoplasm

Linkage testers, H-103 and H-406, carried the pollen fertility restoring genes interacting with the *boro* cytoplasm and they had a weaker action of pollen fertility restoration than those caused by the gene, Rf_1. In this chapter, the mode of inheritance on the pollen fertility restoration interacting with the *boro* cytoplasm was studied.

1) In F_1 plants of the crossings between I-127 MS (Taichung-65-go) and the three pollen fertility restorers, H-103, H-406 and I-130 (Rf_1), additive relations were found in the pollen fertility restoring genes among the said three strains.

2) The mode of inheritance on the pollen fertility restoration in F_1 and F_2 generations satisfied the following genic hypothesis. The gametophytic effect of the different sets of pollen fertility restoring genes were responsible for the pollen fertility restoration, showing the complementary effect of the two genes such as Rf_a and Rf_b, Rf_a and Rf_c in

the crossing beween I-127 MS and H-103. Similarly, two sets of combination, Rf_a' and Rf_b', Rf_c' and Rf_d' were effective for the functional pollens in the cross, I-127 MS×H-406. Besides this, the difference of the competitive ability of pollens in the fertilization were assumed for the different kinds of the genotypes of pollen grains. Based on these genic postulations, theoretical distributions of pollen fertilities in F_2 populations were calculated as shown in Table 13. Although continuous variations were observed both in the crosses, I-127 MS×H-103 and I-127 MS×H-406, the variations were grouped in the three grades of pollen fertility (high, middle and low). In F_2 of the cross, I-127 MS×H-406, the theoretical frequencies fitted well with the observed one. Although the observed frequencies in F_2 of the cross, I-127 MS×H-103, showed a bias from the theoretical frequencies, it is plausible that the environmental factors also affect the pollen fertility to a considerable extent.

3) In the most of F_3 lines selected from the high fertility group in F_2 populations, continuous variations of the pollen fertilities were repeated in F_3s as well as in those of F_2 populations. On the basis of the presence of three or four kinds of pollen fertility restoring genes, the probability of the various genotypes of pollens within F_3 groups were calculated as shown in Tables 16 and 17. In comparison with the values calculated from the frequencies of pollen fertility in F_3 lines, a close fitness was obtained in the I-127 MS×H-103 F_3 lines. Most of the lines fixed into the high pollen fertility in F_4 or F_5 generations of the crosses, I-127 MS×H-103 and I-127 MS×H-406, respectively. Through these results, it was proved that the plural genes for pollen fertility restoration insert the interaction with the *boro* cytoplasm.

Chapter 4. Gametophyte genes found in Japanese rice

It is already known that the gametophyte gene was responsible for the anomalous segregation of several characters in rice and it is estimated that the gametophyte gene or genes play an role in the differentiation of the genes between *Japonica* and *Indica* types. In this chapter, it was assumed that the gametophyte genes were differentiated within *Japonica* strains as well as between *Indica* and *Japonica* strains through the crossing experiment between *Japonica* strains.

1) Excess type of segregation of *lg* (liguleless) was observed in F_2 population of the cross between M-533, a mutant line of 'Nohrin-8-go' induced by gamma irradiation, and H-79, the linkage tester carrying *lg*. Although the backcross, (M-533×H-79)×H-79, gave a monogenic segregation (1:1), excess segregation of *lg* plants was observed in B_1F_1 population of the reciprocal cross. These results suggested that M-533 carried a gametophyte gene linked with the gene, lg^+.

2) The percentage of *lg* plants were surveyed in B_1F_2 lines of the backcross, (M-533×H-79)×H-79. Both normal and *lg*-excess type of segregation were obtained in B_1F_2 lines and the recombination value between *lg* and ga_6 was calculated to be 4.2% in the repulsion phase. The fertilizing ability of ga_6 pollen against ga_6^+ pollen was estimated as 0.2425, the mean of the value obtained from F_2 and B_1F_1 generations. On the other hand, *lg*-shortage type of segregation was observed in F_2 population of the cross between No. 1502, a progeny selected from the cross, M-533×H-79, and A-136 'Shiokari'. Accordingly, No. 1502 was estimated to possess both *lg* and ga_6, and the observed numbers of each phenotype closely resembled the expected numbers which were calculated from the recombination value and the fertilizing ability. Consequently, the recombination value and the fertilizing ability fitted well in the cross, No. 1502×A-136.

3) M-533 possessed a white stripe and the segregations significantly deviated from the monogenic ratio in F_2s of the crosses between M-533 and normal strains. However, the stripe character brought about the monogenic segregation in the backcrosses between (M-533×H-79) F_1 as a female and No. 1502 or 1-30 as a male. Therefore, it is estimated that this stripe is governed by a recessive gene, st_4, which is linked with *lg* with the recombination value of 8.8% in the repulsion phase. Consequently, it is apparent that st_4-shortage type of segregation in the said crosses was caused by the gene, ga_6.

4) The recombination value between st_4 and ga_6 was calculated to be 1.4% in the coupling phase. Distorted segregation of Pl^w was also caused by ga_6 and the recombination value between Pl^w and ga_6 was estimated to be 12.6%. Accordingly, these genes were located in the second linkage group as

shown in Fig. 1. Since M-533 possessed both ga_6 and st_4, it is estimated that the both of ga_6 and st_4 were induced by gamma irradiation from 'Nohrin-8-go'.

5) Crossing experiments were made between H-50 and tester strains for apiculus coloration, and the segregation pattern of apiculus coloration indicated that H-50 had a genotype, $C^{Bp}AP$. However, anomalous segregations of A(Activator) were recognized in F_2 populations of the crosses between H-50 and tester strains which possess A^d or A^+.

6) When H-69 possessing $C^{Bp}A^+$ was backcrossed to (H-69×H-50) F_1 as a male, A^+-excess type of segregation was also observed in B_1F_1 population. Thus, the distorted segregation of A was surmized to be caused by another gametophyte gene, ga_7, in the third linkage group.

Chapter 5. General discussion

Genic difference related to the adaptability and reproductive barriers play an important role in the differentiation of ecological types in plant species. In this studies, the author investigated the three genic differences between distantly related rice varieties, geographical distribution of the genes for black hull coloration, pollen fertility restoring genes interacting with the *boro* cytoplasm and the gametophyte genes.

In the black hull coloration, the three dominant genes were responsible for this character. In the geographical distribution of genes, there was a conspicuous inclination in each gene. It is already known that the gene, $Bh_3(=Ph)$, was mainly restricted to *Indica* varieties. The present author found that the distribution of Bh_2 was localized in the varieties of Hokkaido. It may be implied that the earliness and other adaptable characters related to the environment in the north region have some relation with the effect of Bh_2. Thus, the genes for black hull coloration may be useful in the quest of the varietal differentiation in rice.

As to the pollen fertility restoring genes for the *boro* cytoplasm, new sets of complementary genes were analyzed from the crossings between the male sterile tester and H-103 or H-406. These genes brought a continuous variation of pollen fertility in F_2 populations which closely resembled those caused by the hybrid sterility between the distantly related varieties. Consequently, the interaction between the genes and cytoplasm may be worthwhile for the examination of the relation with the genic mechanism of the hybrid sterility in varieties of rice.

As to the gametophyte genes, there were the two genes, ga_6 and ga_7 found in the crossings between *Japonica* strains. One of them, ga_6 was induced by gamma irradiation together with the gene, st_4, for the white stripe and was responsible for the distorted segregation of the genes belonging to the second linkage group. The other gene, ga_7, was found from the crosses with the linkage tester, H-50, and caused the anomalous segregation of the gene, A, belonging to the third linkage group. These results suggested that the gametophyte genes related with the reproductive barrier were differentiated within *Japonica* strains. Both genes are available for breeding work, if the genes for superiority are closely linked with them inhibiting the recombination.

Thus, the genic differences found in this study may be available not only for breeding work, but also for elucidating the process of the varietal differentiation in rice.