



Title	遠縁稲間交雑に見られる胚乳の糯稈性の異常分離、予報：稲の交雑に関する研究、第X L VI報
Author(s)	森, 宏一; MORI, Koh-ichi; 木下, 俊郎 他
Citation	北海道大学農学部邦文紀要, 8(2), 85-90
Issue Date	1972-02-29
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/11825
Type	departmental bulletin paper
File Information	8(2)_p85-90.pdf



遠縁稲間交雑に見られる胚乳の糯稈性の異常分離, 予報

— 稲の交雑に関する研究, 第 XLVI 報¹⁾ —

森 宏一・木下俊郎・高橋萬右衛門

(北海道大学農学部育種学教室)

A preliminary report on segregation pattern of an endosperm character in crosses of distantly related rice varieties

— Genetical studies on rice plant, XLVI —

Koh-ichi MORI, Toshiro KINOSHITA
and Man-emon TAKAHASHI

(Plant Breeding Institute, Faculty of Agriculture,
Hokkaido University, Sapporo, Japan)

Received March 17, 1971

緒 言

稲の日本稲と印度稲のような遠縁品種間の交雑組み合わせを材料として, 各種の形質の遺伝子分析を行なうと, 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一致せず, しばしばそれから有意に偏る分離, すなわち異常分離の生ずる場合が認められる。このような異常分離に関する報告は少なくないが, そのうち胚乳の糯稈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) などの報告をあげることができる。その発生機構として, 岡は配偶子発育遺伝子と糯遺伝子との連鎖を仮定し, 水島らは受精を妨げる補足遺伝子の存在を想定している。また 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分離の異常が起るという説明をしている。

著者らもまた遠縁(日本稲と印度稲)の品種間あるいは系統間の多数の交雑を通じて糯稈性の異常分離の実態を調査しつつあるが, それに対する総合的な説明をとりまとめる前提として, 著者らの得た実験結果に対し, 従来の諸氏の仮説がどれ程適用されるかを比較検討してみた。本報はそれについて記したものである。

研究の実施にあたり多くの方々へ助力を仰いだり, そ

のなかでも, 材料の育成と管理に並々ならぬ御協力を賜った弘前大学農学部附属農場長, 森助教授に対しては特に深甚なる感謝の意を表する次第である。

材料及び方法

供試した品種・系統は日本稲の粳 6, 印度稲の粳 16, 日本稲の糯 4 及び印度稲の糯 3 の計 29 であり, その名称と由来は Table 1 に示すとおりである。この間で日本稲粳×印度稲糯, 日本稲糯×印度稲粳, 印度稲内の粳×糯につき, それぞれ 6, 25, 6 組み合わせの交雑が行なわれた。胚乳での糯稈性は Xenia 現象として表現されるから, F₁ 個体に着生した種子の調査は F₂ 個体における分離の調査に相当するわけである。この際の調査種子数は 1 交雑ごと約 1,000 粒であったが, なかには F₁ 採種種子が不足のため 1,000 粒未満にとどまったものも含まれている。なお糯稈性の区別には玄米の外見と, 切断面の肉眼観察及びヨードヨードカリ溶液による呈色反応差の 3 方法が併用されている。また花粉の糯稈性については 1 個体当り 3 小穂より各 6 個の葯の花粉を採取し, それをヨードヨードカリ溶液 10~12 倍で染色したのち, 総計約 600 粒について糯稈の分離を検べ, 併せて花粉稈性を調査した。

1) 北海道大学農学部育種学教室業績

Table 1. List of varieties and strains.

Stock No.	Name of Stock	Origin	Character of endosperm	Stock No.	Name of Stock	Origin	Character of endosperm
A- 5	Akamuro	Japan	non-waxy	I- 40	R-11	India	non-waxy
A- 28	Ebisu-mochi	"	waxy	I- 44	Bhutmuri-36	"	"
A- 31	Fukoku	"	non-waxy	I- 45	Charnack	"	"
A- 43	Hokkai-mochi No. 1	"	waxy	I- 47	Dalashaita	"	"
A- 58	Kokushokuto-2	"	"	I- 55	Ampar bau	Iran	"
A-134	Yukara	"	non-waxy	I- 60	Riso Vialone	Italy	"
N- 1	genetic strain	"	"	I- 67	Dular	India	"
N- 44	"	"	"	I- 88	Assam III	"	"
H- 79	"	"	"	I- 91	Hongno	Chaina	waxy
H-127	"	"	"	I- 92	Wu-no-tao	"	"
I- 16	Wu-Chieng	Taiwan	"	I- 93	Pahzumatahal	Taiwan	"
I- 20	Ching Thau	"	"	I-102	genetic strain	India	non-waxy
I- 22	Shio Buo Mai	"	"	L- 25	"	U.S.A.	"
I- 32	Karalath	India	"	701	"	Mongolia	"
I- 33	Surjamkhi	"	"				

Table 2. F₂ segregation of the glutinous endosperm.

<i>wx</i>		<i>wx</i> ⁺											
		I-20	I-32	I-33	I-44	I-45	I-47	I-55	I-60	I-67	I-88	I-102	701
A-28	♀			○○○	○	○							
	♂												
A-43	♀	-			---	---				-	---	-	○○○
	♂			---			-						
A-58	♀	○○		○○○○	-			○○		-		○---	
	♂		---	-	---	-	---		○	○	---		
N-44	♀		-										
	♂			---									

<i>wx</i>		<i>wx</i> ⁺											
		A-5	A-31	A-134	H-79	H-127	N-1	I-16	I-22	I-40	I-44	I-45	L-25
I-91	♀				○○								
	♂						○			○	○○		
I-92	♀	○○		○○				○					
	♂	○○	○○○										
I-93	♀					○							
	♂					○			○			○○	

Note: ○...normal segregation (3:1), ---significant decrease (1% level) of glutinous endosperm
 Number of figures means total number of F₁ individuals.

実験結果

Table 2は日本稲の糯品種と印度稲の粳品種、印度稲の糯品種と日本稲の粳品種、および印度稲内の糯と粳品種それぞれの間の交雑における胚乳性のF₂の分離の調査結果である。本表では、まず糯の親品種を縦に、粳の親品種を横に配し、各交雑組み合わせは更に交雑の方向につき、糯品種を雌性親にした場合が上段に、それを花粉親とした場合が下段になるように区分されている。なお○印は粳：糯が正常に分離(3:1)したことを、また一印は糯の有意な減少を意味し、これらの記号の数は調査した交雑組み合わせ中のF₁個体数に相当する。

この表でまず第1に指摘されることは同一交雑組み合わせ内であってもF₁個体間で正常分離を示す場合と、異常分離を示す場合の両方が混在する組み合わせのあることである(A-28×I-33, A-58×I-33, A-58×I-102, I-45×I-91)¹⁾。しかもその一方、I-33×A-43, I-47×A-58などでは何れもF₁個体間には差は認められず、ここではすべてのF₁個体につき糯の過少の異常分離を示している。これらに対し、A-43×701, A-58×I-55, A-5×I-92, I-92×A-5, A-31×I-92, I-92×A-134, L-25×I-93では同一組み合わせ内のすべてのF₁個体が正常分離であった。

次いで交雑の方向につき検討してみると、A-58×I-33とI-33×A-58, A-58×I-67とI-67×A-58では分離の様相が明らかに異なるのに対し、A-5×I-92とI-92×A-5ではどちらの方向でも正常分離であった。

さて、品種の近縁度を考慮して交雑組み合わせの全体を眺めてみると次のような傾向が明らかに認められる。すなわち、日本稲の糯品種を用いて印度稲の粳品種と交雑した場合には、異常分離の出現が特に多く、印度稲の糯品種と日本稲の粳品種の間の交雑、あるいは印度稲内での糯粳品種間交雑では、ほとんどの組み合わせが正常分離となったのである。

F₁個体上のF₂世代胚乳につき異常分離のみを示した交雑組み合わせの一つI-33×N-44を採り上げ、それが後代でいかに消長するかを知る目的で、F₂個体での花粉粘性や花粉における糯稈性の分離、並びにF₃系統—これはF₂個体上で判明—の胚乳における糯稈性の分離を比較検討してみた。F₂集団における胚乳の粳：糯の分離比はTable 3に示すように正常分離比の3:1ではなく、むしろ5:1に近い値であるが、これらF₂集団内において糯稈性に関してヘテロ個体に生じた花粉における粳：糯の分離比を調査したところ、Table 4に示すように、その分離比は全ヘテロ個体上の糯稈性花粉の総計として、期待比の1:1によく適合しているばかりでなく、各ヘテロ個体毎の糯稈性花粉も理論比1:1によく適合することが判明して、花粉での糯稈性の分離の異常は全くないとの結果となった。またF₂集団における粳ホモ個体、ヘテロ個体、糯ホモ個体について花粉粘性を比較したところ、Table 5に示すように、稈性及び糯性のホモ個体間ではあまり差が認められず、その上粳及び糯ホモ個体と

Table 3. F₂ segregation of the glutinous endosperm in the cross, I-33×N-44.

number of plants			fitness		
non-gl.	gl.	total	ratio	χ ²	P
246	50	296	3:1	10.38	0.01-0.001
			5:1	0.01	0.90-0.95

Table 4. Segregation in pollens of heterozygous plants for glutinous character in the cross, I-33×N-44.

number of pollens			fitness		
non-gl.	gl.	total	ratio	χ ²	P
37166	37518	74684	1:1	1.66	0.1-0.2

Table 5. F₂ segregation of pollen fertility in the cross, I-33×N-44.

type of glutinous endosperm	pollen fertility (%)										total No. of plants	mean (%)
	90	80	70	60	50	40	30	20	10	0		
non-gl. homo	12	14	11	15	6	10	14	6	5	6	99	57
gl. hetero	21	30	27	19	13	9	7	2	5	0	133	70
gl. homo	3	11	8	2	6	3	2	2	3	1	41	63
total	36	55	46	36	25	22	23	10	13	7	273	63

1) 分離比の適合度検定はχ²検定法で行なわれるのが一般である。その際異常分離の程度は正常分離の理論値からのひずみの大きさで示されることになるが、その程度は観察個体に依存することを念頭に入れておく必要がある。この辺の詳細は森・高橋(1971)に記してある。

Table 6. Non-waxy/waxy ratio of F₃ strains from the cross of I-33×N-44.

non-waxy/waxy ratio	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	15	16
number of strains	4	14	28	23	10	5	5	1	0	1	1	3	1

ヘテロ個体のいずれにおいても稔性の分布の型に特異性はなく、しかも連続的であった。Table 6はF₂ヘテロ個体からのF₃96系統における胚乳の糯稔性の分離比と稈/糯の比率を調査した結果である。ここに示すように稈/糯比のモードは正常分離の3:1(比率:3)に位しているが、1:1のように糯を過多に生ずる系統から、11:1のように糯の過少となるものに至るまで、ほとんど連続的な変異が得られた。しかもその極端な場合には、15:1あるいは16:1のように著しく糯を過少に生ずる系統すらあったのである。

考 察

水島・近藤(1962)は印度稲品種 Surjamkhi(著者らのI-33)を一方の親とする交雑で稈:糯が5:1に近い異常分離を観察し、これを糯花粉の半分が何らかの原因により受精にあずからなかった結果であると仮定して説明したが、著者らのTable 3の成績のみについていえば、まさにこれによく適合する。しかしTable 6におけるF₃系統にみられる各種の分離型—特に糯を過多に生ずる型—の派生現象はこの仮説では説明がつかない。

また、岡は稲の品種間雑種不稔性に関する遺伝的機構を研究し、配偶子発育遺伝子を仮定し、これが糯遺伝子と連鎖することを論じた。すなわち配偶子発育を支配する遺伝子が重複遺伝子の形で存在し(例えばX₁及びX₂)、2品種の間の交雑の雑種で共に劣性のアレーレ(x₁, x₂)だけを受けとった配偶子は退化すると看做するのである。もしこの配偶子発育遺伝子の一つと糯遺伝子が連鎖するならばそこに糯に関する異常分離が結果されるわけであるが、その際、糯ホモ個体間では稔実性個体は半不稔性個体(花粉稔性69%以下)より多く、糯ヘテロ個体ではその反対となる。同氏は実験成績から帰納して糯遺伝子と配偶子発育因子の一つx₁との間の連鎖価は20.8%であるとした。いまこの仮説を著者らのTable 5の成績に適用してみると、Table 7のようになり、ここではヘテロ:糯ホモに関して分離の理論数と観察数は適合しない。また、糯稔性の分離と花粉稔性はTable 5に示すように独立の関係にあることも、岡の仮説での説明を困難とする。花粉稔性は種々の環境要因により影響を受けやすい。従って上記の結果のみから岡説そのものに批判を加えるも

Table 7. An application of OKA's hypothesis.

pollen fertility	under 69%		above 70%	
	hetero	homo	hetero	homo
type of wx gene	hetero	homo	hetero	homo
theoretical ratio	$\frac{1}{2}(1-P)$	$\frac{1}{2}P$	$\frac{1}{2}P$	$\frac{1}{2}(1-P)$
theoretical number	69	18	18	69
observed number	55	19	78	22
$\chi^2 = 234.91$		$P < 0.001$		

のではないが、糯稔性の異常分離を配偶子発育遺伝子と糯遺伝子の連鎖のみで説明しつくすことの困難さは示唆されたように思う。因に岡説ではTable 2に示されるような、同一交雑組み合わせにおけるF₁個体間での正常分離と異常分離の混在は考慮外となっているようである。

このようにF₁個体間で分離比に差を生ずる組み合わせが存在する事実に対して、これを説明する積極的な根拠は今のところない。今後の課題として精査するつもりであるが、異常分離の程度に内的外的の環境要因が作用することは想像に難くない。また相反交雑組み合わせ間で分離比の異なる組み合わせについては、そこには細胞質的要因の影響の可能性をも考慮しなければならないようにも思われる。

両親の近遠関係で眺めた場合には、糯稔性の分類の異常は、日本稲の糯品種と印度稲の粳品種間の交雑に主として現われ、その一方、印度稲の糯品種と日本稲の粳品種あるいは印度稲内の糯粳品種間の交雑ではほとんど認められていない。このことから、これらの異常分離を起す遺伝的な要因なるものは遠縁稲品種の双方の親から由来し、その相互作用の結果としてこの現象が生ずることはまず間違いないであろう。

以上を要するに、これら一連の現象を統一的に説明出来るような仮説は今のところ見当たらないといわざるを得ない。然し受精に何らかの制限を与える要因、たとえば花粉の不発芽、花粉管の伸長速度、選択受精等に作用する遺伝子が存在し、それが糯遺伝子と連鎖のような関係を保っているのではないかの考えをいだいている。しかもその遺伝子は環境要因によっても影響を受けやすいものようである。これら分離の不安定性の原因として

の遺伝的要因については、著者らもやはり一組の重複ないし補足遺伝子系を作業仮説として考えざるを得ないようにも思うが、今後更に実験を重ね、それを検証してゆきたい。

摘 要

① 遠縁稲品種間交雑における胚乳の糯稈性の分離を調査した結果、i) 同一交雑組み合わせ内での F_1 個体間、ii) 相反交雑間、iii) 異なる交雑組み合わせ間で種々の分離比の異常が認められた。

② 異常分離を示した日印交雑組み合わせ I-33×N-44 の F_2 及び F_3 を用いて、花粉及び胚乳での糯稈性並びに花粉稈性と異常分離比の関係について調査を行なったところ、 F_2 集団において花粉のヨードヨードカリ染色による稈：糯の分離は 1:1 に適合するにもかかわらず、胚乳 (F_3) では稈：糯は各種の比を示した。因に花粉稈性と胚乳性の間における関連性は認められなかった。

③ 本形質の異常分離の原因として、それが遺伝的な要因によって誘起されるとしても、受粉受精の過程において、その程度は環境要因の影響を特に敏感に受けるような相互作用の場面をも考慮に入れることが必要のようである。

参考文献

- CHAO, L. F. (1928): The disturbing effect of the glutinous gene in rice on a Mendelian ratio. *Genetics* **13**: 191-225.
- 水島宇三郎・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. 遠縁品種間雑種でみられる糯稈性の異常分離, 育雑 **11**: 253-260.
- (1962): 同上 IV. F_2 における糯稈性の異常分離, 育雑 **12**: 1-7.
- 森 宏一・高橋萬右衛門 (1971): 稲の交雑に関する研究第 XLVII 報 胚乳における糯稈性分離のひずみ度の検出に当っての χ^2 検定法の適用について. 北海道大学農学部邦文紀要 **8**: 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稈性の機構, 育雑, **2**: 217-224.
- RAMIAH, H. and M. B. V. N. RAO (1953): Rice breeding and genetics. *Sci. Mono.* 19, Ind. Council Agr. Res., New Delhi; 360 pp.

Summary

A monogenic difference has been recognized in the property of starch—waxy (or glutinous) vs. non-

waxy (non-glutinous)—in the endosperm and the pollen grain of rice plant. However, as in the situation in the corn, so in the rice plant striking segregation distortion mostly characterized 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 definitely establish the cause of the deviation herein involved.

In such circumstances the authors have produced several 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, and as a preliminary step for further studies of the intrinsic nature of the genetic mechanism, the following results were obtained.

i) In some crosses of *japonica* (waxy)×*indica* (non-waxy), the degree of segregation distortion in F_2 embryos, i.e. seeds in F_1 panicles, varied considerably within F_1 individuals from an identical cross.

ii) With respect to the pattern of distortion some noticeable differences were observed between two crossing phases, that is the reciprocal crosses.

iii) The degree of this distortion also 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)×*indica* (non-waxy).

iv) By using a cross in which F_2 embryos gave a typical segregation distortion, a pedigree culture of hybrid populations was made and segregation patterns of pollens and embryos, as well as their degree of fertility, were examined. In every generation, the number of waxy pollens was equal to that of non-waxy pollens, suggesting that the deficit of waxy endosperm can not be directly ascribed to a distorted pollen ratio in the heterozygote condition.

v) On the other hand in the successive generation, various degree of the segregation distortion, including not only a deficit of waxy endosperm but also an excess one was observed, though the latter was a minority. Further it was revealed that the

degree of distortion in the segregation ratio of endosperms had nothing to do with the fertility of pollens by which the endosperm were developed.

vi) These data, en bloc, can not be explained on each existing hypothesis, *i.e.* a) the certation due to the lesser vitality of the waxy pollens, b) the existence of a linkage between the waxy gene and the gamete-development gene, c) the existence of the complementary for fertilization activity, d) the occurrence of gene mutation and e) some roles of cytoplasmic effect.

vii) Among them b) and c) seem relatively fa-

vorable to explain some important parts of the authors' results. However, to reach a convincing elucidation on the above problems, further studies, should be made with emphasis on examination of the nature of interaction between genotypes and environmental conditions.

viii) This is because the present examination suggested an existence of a particular interaction between some inherent forces of restriction of the pollination and the influence of the environmental conditions under which the plant grows.