



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	遠縁稲間交雑における胚乳の糯稈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
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, 9(1), 74-86
Issue Date	1973-12-15
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/11856
Type	departmental bulletin paper
File Information	9(1)_p74-86.pdf



遠縁稲間交雑における胚乳の糯稈性に関する 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・高橋萬右衛門

(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), 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稈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 F_1 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) F_2 で異常分離の観察された組合せにおける F_2 花粉では糯:稈が 1:1 となり、胚乳 (F_3) では各種の分離比を示したこと、iii) 花粉稈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稈性分離については配偶子比では稈:糯が 1:1 に、接合体比では稈:糯が 3:1 となり、この糯稈性は男性単遺伝子 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、それらを総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た。

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

* 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徹夫の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。胚乳の糯稈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稈先色との関係に深く注意した。胚乳での糯稈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。花粉における糯稈性はヨードヨードカリ溶液の染色と検鏡によった。

糯稈性の分離の調査は、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粒未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な配慮が必要である。すなわち、 χ^2 -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 χ^2 -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 $\frac{\text{糯個体数}}{\text{観察個体数}} \times 100 (\%)$ で表われざるものであって、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

日本稲内の糯稈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稈性を異にする品種ないしは系統の

Table 1. List of varieties and strains

Stock No.	Name of stock	Origin	Character of endosperm
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		"	"
F1-83		"	"
F1-86		"	"
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	Philippines	"
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		"	"

間、更には糯稈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稈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

wx ⁺		wx										Total
		Source										
		Japan	Korea	China	Taiwan	Java	Thailand	Philippines	Indonesia	U.S.A.		
Source	Japan	♀	32* 1** 5***	5	22 <u>1</u> <u>5</u>	12 <u>1</u> <u>2</u>	5 <u>2</u>	7	1 <u>2</u>	1	2	87 <u>5</u> <u>14</u>
		♂	44 <u>5</u>		8 <u>2</u>	5	1 <u>1</u>		3 <u>1</u>			61 <u>9</u>
	Korea	♀			1							1
		♂										
	China	♀	<u>1</u> <u>2</u>			1 <u>1</u>		1		<u>1</u>		2 <u>1</u> <u>4</u>
		♂								2		2
	Taiwan	♀	6 <u>3</u>	<u>1</u>	2 <u>1</u>		1	1		<u>1</u>	<u>1</u>	10 <u>7</u>
		♂	2 <u>2</u>	1	1							4 <u>2</u>
	Java	♀			<u>1</u>	<u>1</u>						<u>2</u>
♂												
India	♀	5 <u>1</u> <u>57</u>	1 <u>1</u>	4 <u>19</u>	1 <u>4</u>	2 <u>2</u>	6	2 <u>1</u>	<u>3</u>	2	23 <u>2</u> <u>86</u>	
	♂	4 <u>37</u>	<u>4</u>	2 <u>12</u>	<u>1</u>			3 <u>2</u>			9 <u>56</u>	
Pakistan	♀	3 <u>4</u>		2 <u>1</u> <u>3</u>	1	2	2		<u>2</u>		10 <u>1</u> <u>9</u>	
	♂	<u>5</u>									<u>5</u>	
U.S.A.	♀	2		<u>1</u>	1						3 <u>1</u>	
	♂						1				1	
Others	♀	4 <u>1</u>		1							5 <u>1</u>	
	♂	5									5	
Total		107 <u>4</u> <u>120</u>	7 <u>6</u>	43 <u>2</u> <u>44</u>	21 <u>1</u> <u>9</u>	11 <u>2</u> <u>3</u>	18	9 <u>1</u> <u>5</u>	1 <u>7</u>	6 <u>1</u>	223 <u>10</u> <u>195</u>	

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種の糯と外国種（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種の糯と日本種の粳との交雑では、そのほとんどが正常分離を示し、また日本種群内の糯と粳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

された。いま糯品種を基準にとり、それに如何なる粳品種が配された場合、如何なる分離をしたかを代表的組合せについて示すと、Table 3の如くなる。この表をみると、特定の粳品種あるいは糯品種を用いることにより、正常分離が多い場合と異常分離が多い場合とが区分せられ、ここに組合せによる一定の傾向のあることが指摘される。すなわち、例えばインド原産の粳品種の I-33 を日本種糯品種 A-28、坊主糯、関東農林糯 26 号及びフィリピン原産糯品種 HO-1009 と交雑した交雑組合せにおいては wx percent $\left(\frac{\text{糯個体数}}{\text{全観察個体数}} \times 100 \right)$ が 22~24% の範囲におさまり、いわゆる正常分離であるのに対して、同じ I-33 を日本種糯品種の A-43、A-58、A-64 等と交雑した場合には、そこに異常分離が現われている。また、南中国産の糯品種 HO-830 にインド原産の粳品種の

Table 3. Typical crosses of F_2 segregations for waxy character

wx	wx^+			
	Japanese varieties		Foreign varieties	
	Normal	Anoma- lous	Normal	Anomalous
A-28			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)
F1-83	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. *: ()..... wx percent

Cross 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F1-83、F1-86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F1-86 F1-86との交雑においては正常分離であったが、F1-83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F1-86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. 花粉における糯稷性の分離

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 F₁ の小花内に生ずる花粉は、これをヨ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。F₂で異常分離・正常分離のみられた各種の交雑組合せのF₁個体の花粉について、糯稷の分離を調査した結果はTable 4に示す如く、F₂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稷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 F₁ hybrids

Cross combination	Segregation of pollen		Total	Goodness of fit		wx percent (%)		F ₁ spikelet fertility (%)
	wx+	wx		χ^2 (1:1)	P	F ₁ pollen	F ₂ endo-sperm	
I-84×H-97	151	158	309	0.16	.7~.5	51.1	25.8	83
I-60×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×A-43	223	230	453	0.11	.8~.7	50.8	18.0	85
H-138×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代における糯稈性の分離

F₁ 個体への戻し交雑を行なうならば、雌性配偶子ばかりでなく、雌性配偶子における糯稈性の分離を推測することが可能である。F₂ 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×稈のF₁ 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 (B₁) では、胚乳における糯稈の分離は期待比である稈:糯=1:1によく適合した。しかしF₁ 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:稈=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F₂ が糯過少であり、B₁ でも糯が過少となった。なお、F₂ で正常分離を示した組合せでは、B₁ でも正常分離であった。F₂ と B₁ 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稈の分離を逆算してみた。なお、この場合、雌性配偶子では糯:稈が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×H-59) においてはF₂ より逆算した稈:糯=1.86:1の比に、また A-58×(I-35×A-58) では稈:糯=2.01:1の比に、A-58×(I-55×A-58) では稈:糯=1.38:1の比にそれぞれよく適合する値となった。以上の成績と前節の結果を総合するならば、糯稈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・稈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

Cross combination	B ₁ segregation		Total	Goodness of fit		wx percent (%)		F ₁ spikelet fertility (%)
	wx+wx	wx wx		χ ₂ (1:1)	P	B ₁	F ₂	
(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×I-44)×A-43	33	27	60	0.60	.5~.3	45.0	17.5	28
(I-88×A-43)×A-43	16	22	38	0.95	.5~.3	57.9	22.2	8
(I-33×H-59)×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×I-55)×A-58	7	10	17	0.53	.5~.3	58.8	23.0	60
A-58×(H-138×I-55)	222	235	457	0.37	.7~.5	51.4		
(I-55×A-58)×A-58	82	81	163	0.01	.95~.90	49.7	21.0	84
A-58×(I-55×A-58)	408	328	736	8.70	.01~.001	44.6		
A-58×(I-35×A-58)	149	66	215	32.04	<.001	30.7	16.6	84

Table 6. Observed B₁ segregations of waxy character in comparison with the theoretical number calculated from the actual *wx* percent in F₂

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

4. 花青素色素遺伝子 (*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素遺伝子 *C* 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。糯性について異常分離を示した 5 種の交雑組合せの F_2 について、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 分離に関して梗: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* の間の組換え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え型の

一つである *Cwx* 型及び非組換え型の一つである *C+wx* 型が理論値より過少となり、逆に非組換え型の一つ *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×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 $\frac{\text{観察値}-\text{期待値}}{\text{期待値}} \times 100 (\%)$ を調べたところ、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、*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

Cross combination	F_2 segregation				Total	Goodness of fit		
	<i>Cwx+</i>	<i>Cwx</i>	<i>C+wx+</i>	<i>C+wx</i>		χ^2	d.f.	P
I-33×N-44 Obs.	418	66	5	9	498	33.59	3	<.001
(<i>Cwx+</i> × <i>C+wx</i>) Cal.	360.9	106.0	12.6	18.5				
$\frac{\text{Obs.}-\text{Cal.}}{\text{Cal.}} \times 100 (\%)$	+15.8	-37.7	-60.3	-51.4				
I-33×A-43 Obs.	226	37	2	5	270	17.72	2	<.001
(<i>Cwx+</i> × <i>C+wx</i>) Cal.	195.7	57.5	6.8	10.0				
$\frac{\text{Obs.}-\text{Cal.}}{\text{Cal.}} \times 100 (\%)$	+15.5	-35.7	-70.6	-50.0				
A-43×I-32 Obs.	94	5	48	13	160	9.68	2	.01~.001
(<i>C+wx</i> × <i>Cwx+</i>) Cal.	77.9	12.1	42.1	27.9				
$\frac{\text{Obs.}-\text{Cal.}}{\text{Cal.}} \times 100 (\%)$	+20.7	-58.7	+14.0	-53.4				
N-44×I-32 Obs.	168	7	45	6	226	58.43	3	<.001
(<i>C+wx</i> × <i>Cwx+</i>) Cal.	146.7	22.8	22.8	33.7				
$\frac{\text{Obs.}-\text{Cal.}}{\text{Cal.}} \times 100 (\%)$	+14.5	-69.3	+97.4	-82.2				
A-43×I-67 Obs.	149	11	25	13	198	17.80	3	<.001
(<i>C+wx</i> × <i>Cwx+</i>) Cal.	128.5	20.0	20.0	29.5				
$\frac{\text{Obs.}-\text{Cal.}}{\text{Cal.}} \times 100 (\%)$	+16.0	-45.0	+25.0	-55.9				

Note. 1) I-33×N-44 and I-33×A-43……colored (*C*): colorless (*C+*)=15:1

2) A-43×I-32, N-44×I-32 and A-43×I-67……*C*:*C+*=3:1

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

Table 8. Recombination values between *ga* and *wx* calculated from the segregation of F_3 lines

Cross combination	Segregation of F_3 lines			Total	F_2 <i>wx</i> percent (%)	q/p ¹⁾	R.C.V. (%)
	low- <i>wx</i> %	normal- <i>wx</i> %	high- <i>wx</i> %				
	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×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×A-58	162	67	3	232	15.9	1/ 6.58	36.5
I-11×E-39	19	58	81	158	39.0	1/69.00	22.8

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、著者らも糯稈の異常分離について、このような遺伝子と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 F_3 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 *ga* *wx*/*ga* *wx* (相引)、あるいは

ga *wx*⁺/*ga* *wx*⁺ 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 の分離比は次の如くなる (岩田ら, 1964)。

表現型	相 反	相 引
<i>wx</i> ⁺ <i>wx</i> ⁺ :	$qr^2+(p+q)rs+ps^2$	$pr^2+(p+q)rs+qs^2$
<i>wx</i> ⁺ <i>wx</i> :	$(p+q)r^2+2(p+q)rs+(p+q)s^2$	$(p+q)r^2+2(p+q)rs+(p+q)s^2$
<i>wx</i> <i>wx</i> :	$pr^2+(p+q)rs+qs^2$	$qr^2+(p+q)rs+ps^2$

F_2 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 (F_3) における糯稈性分離の型は次の如く表わされる。

遺伝子型	頻 度		F_3 での糯稈性分離の型
	相反	相引	
<i>ga</i> ⁺ <i>wx</i> / <i>ga</i> ⁺ <i>wx</i>	2 <i>prs</i>	2 <i>qrs</i>	正常分離
<i>ga</i> <i>wx</i> ⁺ / <i>ga</i> <i>wx</i> ⁺	2 <i>qrs</i>	2 <i>prs</i>	
<i>ga</i> <i>wx</i> ⁺ / <i>ga</i> ⁺ <i>wx</i>	$(p+q)r^2$	$(p+q)s^2$	異常分離 (糯過多)
<i>ga</i> ⁺ <i>wx</i> ⁺ / <i>ga</i> <i>wx</i>	$(p+q)s^2$	$(p+q)r^2$	異常分離 (糯過少)

これにより、 F_3 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、 $s^2:2rs:r^2$ (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* の値は F_2 の *wx* rate ($\frac{\text{糯個体数}}{\text{全観察個体数}}$) を用いることにより、 $q/p=r-wx \text{ rate}/wx \text{ rate}-s$ 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 F_2 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 F_2 の表現型の分離比は次の如くなる。

着色型:非着色型 = 3:1 の場合 (相 引)	C: $(2p+q)u^2+3(p+q)uv+(p+2q)v^2$
	C+: $pv^2+(p+q)uv+qu^2$
着色型:非着色型 = 15:1 の場合 (相 引)	C: $(8p+7q)u^2+15(p+q)uv+(7p+8q)v^2$
	C+: $pv^2+(p+q)uv+qu^2$

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

Cross combination	F_2 segregation		Total	1) Fertility rate				R.C.V. (%)
	<i>C</i>	<i>C</i> ⁺		<i>u</i>	<i>v</i>	<i>p</i>	<i>q</i>	
I-33×N-44	484	14	498	0.099	0.401	0.957	0.043	19.8
A-43×I-32	99	61	160	0.340	0.160	0.917	0.083	68.0
N-44×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

- 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×N-44 1 組合せのみでその組換え価 19.8% となったが、残り 3 組合せ、A-43×I-32、N-44×I-32 及び A-43×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 ga_A-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×I-67、I-47×A-58、I-11×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% なる組換え価が得られているが、実際に得られた *ga* と *wx* あるいは *C* との組換え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 ヘテロ個体での

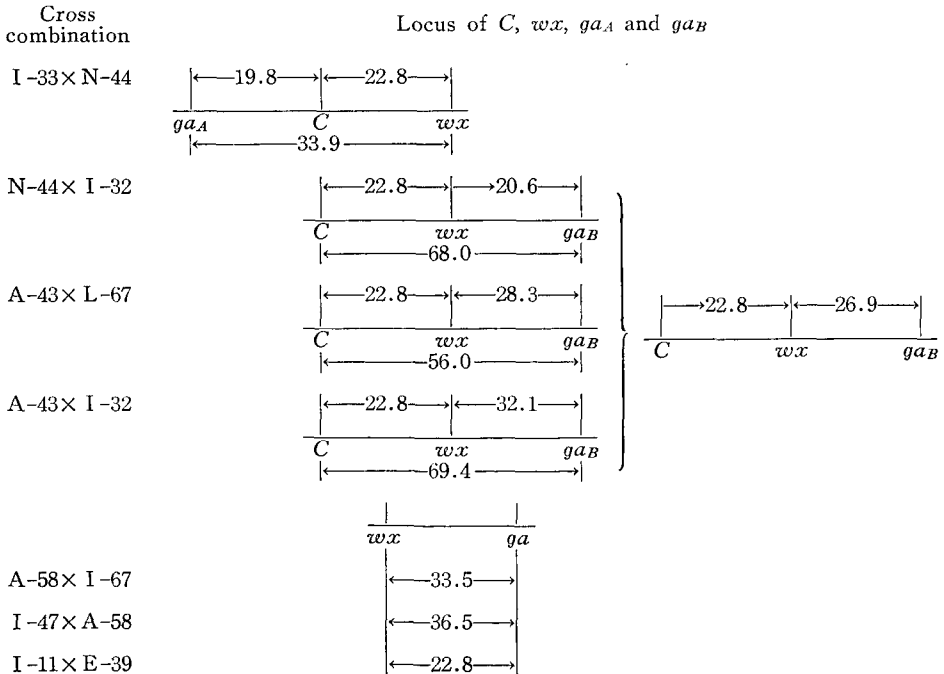
Table 10. Diagrammatic illustration of possible sequence of genes, *C*, *wx* and *ga* based on recombination values among them

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

Cross combination	Segregation of F_3 line				Total	R.C.V. (%)	Goodness of fit		
	low	normal	high	χ^2			d.f.	P	
	below %	22 28%	above %						
I-33×N-44	Obs.	40	38	19	97				
	Cal.	42.4	43.5	11.1		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				
	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_2s in comparison with the theoretical numbers calculated from the recombination value among C , wx and ga

Cross combination	F_2 segregation				Total	Goodness of fit			Linkage relation
	$Cwx+$	Cwx	$C+wx+$	$C+wx$		χ^2	d.f.	P	
I-33×N-44	Obs.	418	66	5	9	498			
	Cal.	405.2	78.9	5.6	8.3		2.51	2	.3~.2
I-33×A-43	Obs.	226	37	2	5	270			
	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			
	Cal.	167.8	13.8	24.0	20.4		31.89	3	<.001
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要しも当を得ていなかった

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 の連鎖関係についてであるが、 ga_A と C 、 ga_B と wx 両者間の組換え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×I-32のみである。I-32を片方の親に用いたA-43×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稈性の異常分離は、日本種の糯を外国種の稈(特にインド原産)に配した場合に、最も多く現われるが、この外に日本種のなかでも外国種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 F_1 を雌性親として用いた時のみ生ずるということは戻し交雑 B_1 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、花粉における糯稈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(配偶体遺伝子: ga)を想定し、この ga と wx が連鎖の形で共存するならば、糯稈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 ga_A 、 ga_B 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 F_1 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 の組換え価は19.0%、 ga と C との組換え価は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だされた ga_A 及び ga_B との異同は今後の研究にまた

ねばならないが、I-11×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、 F_3 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	$ga_A ga_B wx$
N-44	$ga_A ga_B wx$
I-32	$ga_A ga_B^+ wx^+$
I-33	$ga_A^+ ga_B wx^+$
I-67	$ga_A ga_B^+ wx^+$

ここに示す如く、日本種糯品種は $ga_A ga_B wx$ なる遺伝子型を有し、外国種糯品種には $ga_A^+ ga_B wx^+$ あるいは $ga_A ga_B^+ wx^+$ の2種の遺伝子型があることになる。なお、日本種群内の糯・稈の交雑ではほとんどが正常分離となったことから、日本種の稈品種の多くは $ga_A ga_B wx^+$ 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、糯稈性の異常分離には 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 ga_A 及び ga_B 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)が競争受精は糯稈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 の効果がいづれ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稈性の分離に異常がみられることがあり、日本種群内、外国種群内及び日本種群と外国種群間の交雑の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。特に日本種の糯×外国種の稈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ると問わず、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稈: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 雌性親における稈：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 が稈：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・稈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 (ga_A 及び ga_B) が存在し、 $ga_A-C-wx-ga_B$ 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) 日本稲の糯及び稈品種の多くは ga_Aga_B 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 (ga_Aga_B , ga_Aga_B , ga_Aga_B) 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 I 連鎖群に属する配偶体遺伝子によるモチ性および稈先色の異常分離。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. 遠縁品種間雑種で見られる糯稈性の異常分離, 育種雑 11 (4): 1-8.
- (1962): 同上。IV. F_2 における糯稈性の異常分離, 育種雑 12 (1): 1-7.
- 森 宏一・木下俊郎・高橋萬右衛門 (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稈性の異常分離, 予報, 北海道大学農学部邦文紀要 8(2): 85-90.
- ・高橋萬右衛門 (1972): 同上。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 (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。育種雑 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 factor in barley. Jap. Jour. Genet. 36: 157-167.

Summary

In the rice plant, as well as in the corn, 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 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 F_2 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 F_1 s 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 an 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 distortion 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.