



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	印度稻品種 Surjamkhi 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、第L報)
Author(s)	高橋, 萬右衛門; TAKAHASHI, Man-emon; 森, 敏夫 他
Citation	北海道大学農学部附属農場報告, 18, 47-53
Issue Date	1972-03-15
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/13319
Type	departmental bulletin paper
File Information	18_p47-53.pdf



印度稲品種 Surjamkhi にみられる 玄米赤色の遺伝子構成¹⁾

(稲の交雑に関する研究, 第I報)

高橋萬右衛門²⁾・森 敏夫³⁾

木下俊郎⁴⁾・森 宏一⁵⁾

緒 言

稲の玄米色は外種皮と果皮の何れか又は両部の着色によるが、内外の現行品種は無色すなわち白色を普通とする。しかしこれは品種に対する好みの結果であり、*Oryza sativa* そのものに於いては色調、模様ともに多彩である。すなわち紫色、赤色、灰色、黄色などの色の種類とその濃淡や、全面着色か部分着色かの別に加えて斑紋や斑点の有無など、種々の着色様式が知られている。しかも極めて人目につきやすい形質であることから、古くよりその関与遺伝子に関する研究が試みられてきた。

比較的早い時期の研究については着色図版と共に Rice Breeding and Genetics (RAMIAH & RAO 1953) に紹介されている。しかしそこに示された知見だけでは勿論のこと、その後得られた諸成績をもってしても玄米の各種着色に対応する遺伝子体系を総合的に組み立てるまでには到っていない。研究者により形質表現の記し方を異にするのみならず素材や遺伝子型株の間の交換と同定も不十分であるうえ、遠縁品種間の交雑実験に際しては、そこに雑種不稔性の現象が介在して分離比の検討を困難にするからである。

とはいえ、その間にあって赤色乃至赤褐色の着色に関しては少なくとも2対の基本遺伝子座の存在が広く認められ、併せてその連鎖群上の座位も明らかにされるに到った (NAGAI 1959, TAKAHASHI 1964, CHANDRARATNA 1964 の各綜

説参照)。すなわち赤褐色の地色に赤色の斑点を生ぜしめる *Rc* 遺伝子と、これと共存して玄米の全面を赤色とする *Rd* 遺伝子とがそれである。*Rd* 単独では発色効果はない。これら遺伝子による着色部位の組織解剖的所見については後にふれる。また関与色素の化学的性状については、著者らの見解では Catechin, Catechol tannin および Phlobaphene の類であるとする (NAGAO, TAKAHASHI & MIYAMOTO 1957)。*Rc* と *Rd* により構成される遺伝子型とその形質表現は、*RcRd* が全面赤色、*RcRd*⁺ が褐色、(または赤褐色)の地に赤色斑点、*Rc*⁺*Rd* および *Rc*⁺*Rd*⁺ が共に白色であるから、赤色米 (*RcRd*)×白色米 (*Rc*⁺*Rd*⁺) の F₂ では赤色米:褐色米(褐色の地に赤斑):白色米が9:3:4の比に分離することになる。なお、古くより報告されていた現象の一つに、赤色米は稈先が花青素により紫色又は赤色を呈する個体にのみ生じ、褐色米は花青素を欠く個体に限って現われるというのがある。このことから花青着色の関与遺伝子の一つは、赤色米遺伝子であると考えられていた。しかしその後、これは-*Rd*-座が花青素生成の基本遺伝子の一つ *A* (activator 遺伝子)の座と組換え価が0.3%以内という小さな値で強く連鎖しているためにほかならず、両者は別個のものであることも知られた (高橋・木下 1968)。では赤色または赤褐色系の玄米着色に花青素系の着色を支配する遺伝子は全く係わらないかといえそうではない。これは表現型が一見同じでもその遺伝子系が全く異なる場合のあることを示す好例の一つ

1) 北海道大学農学部附属農場育種部・弘前大学農学部附属農場共同業績

2), 4), 5) 北海道大学農学部

3) 弘前大学農学部

ともいえるもので、次の如き遺伝子構成に因って赤色玄米が現われてくる。すなわち稲体各部の花青素の色原素の生成にあづかる *C* 座の上・中位の *A* レーレが葉身に花青素を分布せしめる *Pl* 座の *Pl^{no}* *A* レーレと共存し、しかも前述の *A* 遺伝子を欠く 場合、すなわち *CA⁺Pl^{no}* なる遺伝子型となった場合に、*CA⁺* により生成される “Tawny” 系の赤褐色々素が *Pl^{no}* の多面発現効果として果皮部に分布せられ玄米色は赤色となるのである (NAGAO, TAKAHASHI & KINOSHITA 1968)。

このように赤色米一つをとってみても、関係する遺伝子系は単一ではない。それに加えて外国稲のなかには色調は同じでも濃度に関してより大きな変異が在存する。従って今後は、今までのような余り大きくない規模の、しかも個々別々の交雑によるのではなく、既知の標識遺伝子を含む検定株を意図的に用いつつ組織的・総合的な計画の下に変異型の遺伝子構成を解明してゆくことが必要である。

印度稲の品種 *Surjamkhi* は一様な着色を示す赤色米を着生する。しかしその濃度は日本稲品種のそれよりも薄い。*Surjamkhi* は花青素による着色様式に特異性がみられる反面日本稲品種との間の交雑親和性も比較的に高いので日印品種間の着色性に関する遺伝子構成の異同を検べる目的で多用されている品種の一つである (MIZUSHIMA & KONDO 1959 以降)。著者らも本品種を対象に、その玄米色の発現に関与する遺伝子を知り、赤色系着色の遺伝子系を把握するうえでの資料を得ようとして一連の交雑実験を行なっている。本報は今までの成績をとりまとめたものである。

実験は北海道大学農学部附属農場 (札幌市) と弘前大学農学部附属農場 (青森県金木町) で行なわれた。両地域に同時に栽植し、併せて経時的な観察を行なうことにより形質表現の環境に対する安定性程度についてもほぼ満足すべき検討の機会を得たが、それはひとえに本実験実施当時の弘前大学農学部附属農場長中山林三郎教授の御好意と両農場職員各位の御協力の賜である。ここに記して心からの謝意を表したい。

材料および方法

検定交雑のために *Surjamkhi* に配すべき遺伝子株として用いられた品種・系統は Table 1 の如くである。それは白色米 10 種、褐色米 (赤褐色の地に赤色斑点を現わすから褐斑米ともいう) 1 種および赤色米からなる。得られた F_1 は北海道大学農学部の温室と岩手県水沢市の水田で養成され、 F_2 は交雑親品種・系統と共に前記の両農場の水田に栽植された。玄米色と着色部位の細部判定には必要に応じて解剖顕微鏡のほかには通常の顕微鏡を併用した。

Table 1. List of varieties and strains used

name	genotype	phenotype
A-13 (Chabo)	<i>rcrd</i>	white
A-28 (Ebisumochi)	"	"
A-31 (Fukoku)	"	"
A-43 (Hokkaimochi No. 1)	"	"
H-123	"	"
A-58 (Kokushokuto-2)	<i>rcRd</i>	"
A-133 (Norin No. 9)	"	"
H-101	"	"
N-44	"	"
N-4	"	"
H-21	<i>Rcrd</i>	brown
A-5 (Akamuro)	<i>RcRd</i>	red
I-33 (<i>Surjamkhi</i>)		red

実験結果

Surjamkhi (以後 I-33 なる系統保存番号を用いることもある) の色調は本実験に供した日本稲の赤色米品種赤室 (系統保存番号 A-5) に較べ明らかに薄い。これを RIDGWAY の Color standard で表わせば前者は English Red, 後者は Mahogany Red に相当する。以下の記述に於いて両型の形質表現を区別する必要がある時は後者を赤色-2 型, 前者を赤色-1 型と略記する。I-33 を白色型と交雑すると、 F_1 は例外なく赤色-2 型となり、 F_2 は Table 2 に示す如く、全組合せを通じて赤色-2 型と白色型が 3:1 の比に相当する分離型となった。

ここで一言すべきことは雑種不稔性の問題であ

Table 2. F₂ segregation of the grain color in the crosses between the red-grain variety, "I-33 Surjamkhi" and white-grain varieties

combination	genotype of white-grain parent	number of plants			total	segregation ratio	χ^2	P
		red	brown	white				
I-33×A-13	<i>rcrd</i>	242		88	330	3:1	0.49	.5-.3
A-28×I-33	"	208		61	269	"	0.77	.5-.3
I-33×A-31	"	295		84	379	"	1.63	.3-.2
I-33×A-43	"	476		164	640	"	0.13	.8-.7
I-33×H-123	"	176		72	248	"	2.15	.2-.1
A-58×I-33	<i>rcRd</i>	279		88	367	"	0.20	.7-.5
A-133×I-33	"	430		169	599	"	3.30	.1-.05
I-33×H-101	"	297		75	372	"	4.65	.05-.02
I-33×N-44	"	351		109	460	"	0.42	.7-.5
I-33×N-4	"	267		83	350	"	0.31	.7-.5
total		3021		993	4014	"	0.15	.8-.7

る。すなわち遠縁種交雑による分離世代に於いて遺伝子分析を行なう際、不稔性程度と分析せんとする形質の分離各型の出現頻度とが如何なる関係にあるかの検討を避けることはできない。本実験に用いられた Surjamkhi は明らかな印度型の品種である。これと日本種の品種系統の交雑 F₁ の花粉稔性は極めて高く、種子稔性も 80% 以上、環境上の不利の考えられた組合せでも 60 乃至 70% を保っておった (Table 3)。各組合せの集団はいずれも種々の種子稔性をもつ個体より成るが、稔率により区分した各階級における玄米色の分離の仕方につき均一性を検定したところ有意な偏差は認められなかった。いまその 1 例を I-33×A-13 (品種茶穂) なる組合せについて示せば Table 4 の如くなる。因にここでは赤色型:白色型が 3:1 に分離するとみなした場合の稔率各階級毎の χ^2 と P 値並びにその均一性が計算されている。従って本報の実験に関する限り、稔性を無視して分離比の検討とそれに基づく遺伝子構成を論じても差しつかえないであろう。

さて、Surjamkhi すなわち I-33 に配した白色型のうち、A-13, A-28, A-31, A-43 および H-123 の 5 品種・系統は *Rc-Rd* 遺伝子系に関し *Rc⁺Rd⁺* の遺伝子型である。従って、いまもし I-33 の形質表現が *RcRd* に因るものと仮定するなら、*Rc⁺Rd⁺* に因る白色型との交雑の F₂ では両性雑

Table 3. F₂ spikelet fertility of cross combination

combination	fertility (%)
I-33×A-13	95
A-28×I-33	62
I-33×A-31	72
I-33×A-43	84
I-33×H-123	80
A-58×I-33	95
A-133×I-33	60
I-33×H-101	92
I-33×N-44	81
I-33×N-4	97
I-33×A-5	86
I-33×H-21	62

Table 4. Homogeneity test of the grain color among the classes of seed fertility

	fertility (%)			total	
	100-80	79-60	59-0		
red	120	53	36	209	
white	44	20	15	79	
total	164	73	51	288	
χ^2	0.293	0.224	0.529	0.907	homogeneity 0.139
P	.7-.5	.7-.5	.5-.3	.5-.3	.95-.9

種による赤色型：褐斑型：白色型が9:3:4の比に分離してよいことになる。しかし実際には褐斑型は現われず、赤色型と白色型のみが単遺伝子差による3:1の比に分離し、あだかも *Rd* 座に関する分離はなかったかの如くであった (Table 2 の上半部参照)。

I-33 の赤色-2 型の色が日本稲の赤色-1 型よりも薄い点に着目し、仮りにこれが褐色地色を表現する *Rc* 座の単独効果の一種とみなして *RcRd⁺* に相当する遺伝子型を I-33 に当てはめるなら、これと *Rc⁺Rd* なる遺伝子型の白色玄米の品種・系統 A-58, A-133, H-101, N-44 および N-4 との交雑の F₂ では赤色型：褐色型：白色型が9:3:4の比で分離する筈である。しかし実際は Table 2 の下半部に示される如く、褐色型は全く現われなかった。従って I-33 の赤色は *RcRd* に因るものでも *RcRd⁺* に因るものでもなく、ここにこれらとは異なるところの優性の単遺伝子の存在を考えなければならぬことになる。

しかしその一方、I-33 を *RcRd* に因る赤色型を示す A-5 に交雑すると、その F₁ および F₂ を通じて全個体が赤色に着色する共に、F₂ では濃度に関し赤色-1 型と赤色-2 型に3:1の比で分離した (Table 5)。F₂ の全個体が着色したことは基本着色遺伝子が共通であることを意味する。I-33 が *RcRd* なる遺伝子型そのものでないことは既に明らかであるから、ここに残された可能な解釈は *Rc* 座における新たなアレーレ (これを *Rc^s* と仮称する) を考えることである。ただしその際には、Table 2 の成績すなわち I-33 を白色型の品種・系統に交雑して得られた F₂ のなかには全く褐色型が現われてないという事実が在ることから、*Rc^s* は *Rd* に対する相互作用の仕方について *Rd* と

Table 5. F₂ segregation of the grain color in the cross, between "I-33 Surjamkhi" and red-grain variety

	red-1 (A-5)	red-2 (I-33)	total	fitness	
				χ^2	P
obs.	363	105	468	1.64	.3-.2
cal.	351	117	(3:1)		

は異なっており、*Rd* に依って *Rc^s* は影響を受けないという条件を盛り込み、且つその妥当性を別の検定交雑によって確かめる必要が生ずる。この点を検証するための実験の一つは I-33 を *RcRd⁺* による褐色型に交雑し、そこから下の如き期待分離が得られるか否かをみることである。但し *Rc* 座アレーレの dominance に関し *Rc > Rc^s > Rc⁺* であるとする。

P ₁	H-21 × I-33
	<i>RcRd⁺</i> (褐色) <i>Rc^sRd</i> (赤色-2)
F ₁	<i>Rc/Rc^s Rd⁺/Rd</i> (赤色-1)
F ₂	9 <i>Rc Rd</i> (赤色-1)
	3 <i>Rc^sRd</i> (赤色-2)
	1 <i>Rc^sRd⁺</i> (")
	3 <i>RcRd⁺</i> (褐色)
	} 13 赤色

Table 6 はこの目的で行なわれたところの I-33 に H-21 を配した交雑組合わせの F₂ 分離である。F₁ は期待通りの赤色-1 型、F₂ もまた赤色型：褐色型 (正しくは赤褐斑型) が 13:3 の期待にほぼ一致するという成績であった。

Table 6. F₂ segregation of the grain color in the cross, between "I-33 Surjamkhi" and the brown-grain variety

	red (1, 2)	brown	total	fitness	
				χ^2	P
obs.	319	59	378	2.58	.2-.1
cal.	306	71	(13:3)		

考 察

今回の実験成績を統一的に解釈するために著者らはここに *Rc* 座の新たなアレーレ *Rc^s* を想定した。その dominance の順位は *Rc > Rc^s > Rc⁺* であり、*Rc* 座は複対立遺伝子により構成されることになる。*Rc^s* は *Rc* よりも色素生成量が少ないため色調は薄くみえるから、この点では dominance の順位と作用力の順位とは一致するが、*Rd* 座のアレーレと共存したとき *Rc^sRd* と *Rc^sRd⁺* の両遺伝子型の間で表現型上の差がないから *Rc* 座のアレーレに対する *Rd* の相互作用の働き方が *Rc* の場合と *Rc^s* の場合で異なることになる。同

一座のアレーレ毎に相互作用の受け方を大きく異にする例は、古くはトウモロコシの糊粉層色を支配する *Al* 座に対する *dt* 遺伝子の選別的な作用を始めとして少なからぬ生物にて報告されており、遺伝子作用の解釈としては決して不自然なものではない。

Rc 座に対する *Rd* の作用機構の詳細は、なお今後の検討を必要とするが、既に報告した *RcRd*⁺ による着色部位と *RcRd* によるそれとを組織解剖的に比較研究した結果から、ここに一つの示唆が与えられる (NAGAO, TAKAHASHI & MIYAMOTO 1957)。すなわち *Rc* アレーレによる着色は、i) 外種皮 (testa) から果皮 (pericarp) の内層部の tube cells に亘って一様に分布するが、ii) それと共に赤褐斑点に当たる部分では色素が cross cells や更に外側の中果皮 (mesocarp) や外果皮 (epicarp) にまで及んでいる形となっている。この斑点部は色素の集積が多いが、同時にその部分は V 型や W 型に陥没している。このことに対しては色素の化学的性状からみて、生活細胞の蛋白がこの部分では凝固せしめられていると考えるのである。さて一方、I-33 の赤色米では斑点は全く認められず、解剖的着色部位は *Rc* アレーレによる i) および ii) の着色のうち i) のみである。すなわち *Rc*^o アレーレの作用は外種皮と果皮内層における一様な色素の生成にあり、*Rc* アレーレとは異って、中果皮や外果皮にまでは及ばない。従って *Rd* の作用なるものは中果皮・外果皮の所々に集積された色素を連続的に分布させることにあると考えてよい。そうすれば、*Rc*^o アレーレと *Rd* が共存したとしても中果皮と外果皮に色素がないから *Rd* の分布作用は無効であり、*Rc*^o*Rd* と *Rc*^o*Rd*⁺ の表現型は全く同じことになる。因に *RcRd* では分布作用が発揮されて、玄米は一樣なしかも濃い赤色 (または赤褐色) となることはいう迄もない。

I-33 の赤色型の遺伝子構成については既に近藤 (1961) の報告がある。同氏は日本種の赤色型の遺伝子型を *RcRd* と認めたくえ、I-33 が *Rc*^o*Rd* なる遺伝子型であるとした。この *Rc*^o*Rd* は *Rc* 座のアレーレであり、dominancy の順位は *Rc* > *Rc*^o > *Rc* である。この限りでは著者らは同氏の考

えを支持するものであるが、作用の仕方については解釈を異にする。この *Rc*^o*Rd* は一樣なる着色であり且つ *RcRd*⁺ と表現型上の差はないと説かれている。しかしながら、成る程 *RcRd*⁺ の地色については *Rc*^o*Rd* と差が認められないと仮定しても、*RcRd*⁺ に必ず現われる斑点状の着色の生因を *Rc*^o の作用によって説明することは不可能である。やはり *Rc*^o のように解釈する方が妥当であろう。

摘 要

1) 印度稲品種 Surjamkhi の玄米が示す赤色につき、その遺伝子構成を日本種との交雑実験により分析した。

2) 日本種にみられる赤色型および赤褐斑を伴う褐色型とは夫々 *RcRd* および *RcRd*⁺ の遺伝子型の示す形質であるが、Surjamkhi の赤色型が一樣な着色である点では *RcRd* の表現型に似てるとしても色調はそれ程濃くはない。

3) *RcRd* 系の種々の遺伝子型をもつ日本種の品種・系統を Surjamkhi に交雑して得られた F₁ および F₂ 分離を統一的に説明するため、*Rc* 座に *Rc*^o なるアレーレが存在し、Surjamkhi は *Rc*^o*Rd* なる形でそれぞれを保有するものと解釈した。

4) *Rc* 座は複対立遺伝子より成り、dominancy の順位は *Rc* > *Rc*^o > *Rc*⁺ である。

5) *Rc* アレーレは外種皮および果皮内層に一樣な色素を、また中果皮・外果皮の所々に濃い色素の集積を生ぜしめるのに対して、*Rc*^o アレーレでは後者すなわち中果皮・外果皮部の色素の生成と集積はない。

6) *Rd* の作用は中果皮・外果皮部の所々に集積された色素を一樣に分布させることにあるとみるべきである。

7) 以上の遺伝子説明に基づく遺伝子型と表現型の関係は次の如くなる。

<i>RcRd</i>	一樣な赤色
<i>Rc</i> ^o <i>Rd</i>	一樣な薄い赤色
<i>RcRd</i> ⁺	赤色地に濃赤褐斑
<i>Rc</i> ^o <i>Rd</i> ⁺	一樣な薄い赤色
<i>Rc</i> ⁺ <i>Rd</i>	白色
<i>Rc</i> ⁺ <i>Rd</i> ⁺	白色

引用文献

- CHANDRARATNA, M. F. (1964): Genetics and breeding of rice. Tropical Sci. Ser., Longmans-Green, London: 398 pp.
- 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 V. 玄米色の異常分離. 育種 36: 276-284.
- MIZUSHIMA, U. & A. KONDO (1959): Structural difference of chromosomes between a Japanese and an Indian varieties proved by anomalous mode of segregation in apiculus anthocyanin pigmentation in their hybrids. Tohoku J. Agr. Res. 10: 241-260.
- NAGAI, I. (1959): *Japonica* rice, its breeding and culture. Yokendo, Tokyo: 843 pp.
- NAGAO, S., M. E. TAKAHASHI & T. MIYAMOTO (1957): Genetical Studies on rice plant, XXI. Biochemical Studies on red rice pigmentation. Jap. J. Genet. 32: 124-128.
- , ————— & T. KINOSHITA (1968): Genetical Studies on rice plant, XXX. Heterotic effect of alleles at *Pz*-locus in rice plant. J. Facul. Agr. Hokkaido Univ. 56: 45-56.
- RAMIAH, K. & M. B. V. N. RAO (1953): Rice breeding and genetics. Indian Council Agr. Res. Sci. Monogr. 19: 360 pp.
- TAKAHASHI, M. E. (1964): Linkage groups and gene scheme of some striking morphological characters in Japanese rice. Rice Genet. Cytogenet., Elsevier, Amsterdam: 215-236.
- 高橋萬右衛門・木下俊郎 (1968): 稲の交雑に関する研究, 第 XXXI 報. 稲の連鎖地図の現況. 北海道大学農学部附属農場特別報告 16: 33-41.

Genic constitution on red coloration in rice grains
of an Indian variety, Surjamkhi

(Genetical Studies on Rice Plant, L)

Man-emon TAKAHASHI, Toshio MORI, Toshiro KINOSHITA
and Ko-ichi MORI

Résumé

The pericarp and/or seed coat of rice is usually white, but may be purple, red, brown, gray or yellow. Two gene loci have been recognized to be responsible for the reddish brown coloration. *Rc* causes reddish brown speckles on a brown background, and *Rd*, when coexisting with *Rc*, gives reddish brown selfcoloration in the pericarp and the seed coat. The chemical nature of pigments has been considered to be series of catechin, catechol tannin and phlobaphene. These are the results reported in the previous papers of the authors and of some other workers.

In the present studies emphasis was laid on the proposition of a convincing elucidation to the genic constitution of light red coloration in an Indian variety, Surjamkhi. Crosses were made between this variety and Japanese testers with several genotypes in respect of the *Rc* and *Rd* loci. Based on these examinations it was inferred that the variety Surjamkhi carries a new allele at the *Rc* locus. This allele was designated as *Rc^s*. Thus the *Rc* locus comprises a multiple allelic series of three alleles, giving the rank of dominancy as *Rc* > *Rc^s* > *Rc⁺*.

As regards the effects of *Rc* and *Rc^s*, the data reveal that *Rc* is responsible for selfcoloration in testa and the inner-layers of pericarp, together with the localization of color in some parts of mesocarp and epicarp. The effect of *Rc^s* is confined to testa and the inner-layers of pericarp; thus no accumulation of the pigment is seen in mesocarp and epicarp. The gene *Rd* has a distribution effect of the pigment located in several parts of the mesocarp

and the epicarp, and spreads the pigment over the entirety of these parts, when *Rd* coexists with *Rc*.

Hence, genotypes and phenotypic expression may be expressed in the following manner.

RcRd reddish brown selfcoloration (Akamuro, a Japanese red-grain variety)

Rc^sRd light red selfcoloration (Surjamkhi, an Indian red-grain variety)

RcRd⁺ reddish brown speckles on a light red or brown background (H-21, a tester or gene marker)

Rc^sRd⁺ same as *Rc^sRd*

Rc⁺Rd colorless

Rc⁺Rd⁺ ditto