



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	イネの低温障害に関する育種学的研究：特に発芽期と生殖生長期における耐冷性の遺伝解析（稲の交雑に関する研究、第LXV報）
Author(s)	高橋, 萬右衛門; TAKAHASHI, Man-emon
Citation	北海道大学農学部農場研究報告, 20, 1-15
Issue Date	1977-02-25
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/13335
Type	departmental bulletin paper
File Information	20_p1-15.pdf



イネの低温障害に関する育種学的研究

特に発芽期と生殖生長期における耐冷性の遺伝解析¹⁾²⁾
(稲の交雑に関する研究, 第 LXV 報)

高橋萬右衛門

(北海道大学附属農場育種部及農学部育種学教室)

(昭和 51 年 6 月 26 日)

目 次

1. 緒言	1
2. 耐冷性程度の検定と遺伝的変異の探索	2
2. 1. 低温発芽性	2
2. 2. 障害型不稔性	4
3. 低温発芽性の遺伝子推定	6
3. 1. 統計遺伝学的方法	6
3. 2. 連鎖分析的方法	7
4. 障害型不稔性の遺伝子推定	8
4. 1. 統計遺伝学的方法	8
4. 2. 連鎖分析的方法	9
5. その他の関連実験	11
5. 1. 低温発芽性と初期生長の関係	11
5. 2. 障害型不稔と花器形態の関係	11
6. 結言と摘要	12
6. 1. 低温発芽性	12
6. 2. 障害型不稔性	13
引用文献	13
英文レズメ	14

1. 諸 言

北海道や東北地方のいわゆる高緯度地帯の稲作にとって、冷害は古くから不可避の現象であった。たとえば北海道では過去 90 年間に 22 回の冷害を記録している程である。近年農業技術の進歩により反収は向上し、冷害年でも昔のような壊滅的な被害はなくなった。しかし冷害は解消されたわけではなく、依然として 4 年に 1 度の割合で発生していることも事実である。それに加えて、最近では暖地における早期栽培や晩期栽培、あるいは山間

高冷地への水田の拡張などが暖地冷害の誘因となり、新たに問題を投げかけつつあり、北海道から九州まで日本各地でイネの冷害がみられるようになった。また外国に於いても品種特性の変化や水管理の変更などにより、イネに於ける各種冷害が大きな関心事となりつつある。

冷害の型と頻度およびそれらの重要度は国と地域により異なるが、発芽障害、苗立不良、障害型不稔および登熟不揃いは共通的にみられる型である。近年、我国では農耕の省力化にともない直播栽培が再び脚光を浴びるにいたった。またアジア

1) 文部省自然災害特別研究費による研究成果

2) 北海道大学附属農場育種部及び農学部育種学教室業績

各地では天水田における早魃の栽培対策として乾田直播栽培の確立が要求されつつある。これら直播栽培では何よりも苗立と初期生育が良好でなければならない。特に高緯度地帯の湛水直播栽培や早魃地の早期乾田直播栽培では生育期間が短くなるのを防ぐためにも冷温下の発芽性と初期生育性が大きく改善される必要がある。それには品種特性としての冷温発芽性の存否と品種間分布を知ると共に、交雑実験を通じてそれが遺伝的形質すなわち育種の選抜対象形質として成りたつことが確実に証明されなければならない。

また障害型不稔は幼穂形成期、なかでも生殖成長の小孢子形成期に冷気が訪れるとそれが数日の短期間であっても、温度感受性の最も高い時期であるため、小孢子とタペート細胞の機能が異常となり葯の不裂開をも結果し、受精の失敗により稔実の回復は不能になると推定されている。このような冷害を環境の改善により回避することは最近特に困難である。何故なら、多収指向型の現在の肥培方法はむしろ感受性を助長——すなわち耐冷性を低下——させ、このような管理を含む栽培学的対応には自ら限度があるからである。したがって直接、耐冷性程度の向上に目を向けること、すなわちそのような特性の遺伝的変異の探索と品種内への集積に努めることが必要となってくる。

しかしながら発芽期から小孢子形成に至る間にみられるこのような特性は、通常の栽培環境下すなわち良好な気象年には発現しない。それは特定の時期に、しかも或る水準以下の低温が来襲してはじめて現われ、評価が可能となり、それ故に選抜の対象形質となりうるものである。加えて、このような異常環境はいつ起るか不確実なばかりか、若しそれが起るなら耐冷性以外の重要な農業形質の選抜に対しては極めて不都合な条件を与えることになる。従って耐冷性の選抜には、この不都合を避ける何らかの工夫が必要である。その一つとしてここに採り上げたのが連鎖群の標識遺伝子と耐冷性との連鎖乃至は相関を明らかにし、そのような標識遺伝子をトレーサーとして選抜を行なうという仕方の開発である。

幸にも著者はイネの半数染色体組に相当する

12の連鎖群とそれに座乗する約80の遺伝子を解析することができた。その内容は高橋・木下⁹⁾の綜説に詳しいが、今回はこのうち標識度の高いものの約40を選び、それら遺伝子を担う検定株を一方の親にとり、耐冷性の異なる品種や系統を他方の親として交雑を行ない、その後代における標識遺伝子の支配形質の分離や表現様式と耐冷性程度との間に如何なる遺伝的相関関係があるかを調べてみた。これに係わる実験とそこに得られた知見をとりまとめたのが本論文の主なる内容である。

本論に入るに先立ち終始協力者として研究の遂行に重要な役割を果された北海道大学農学部の木下俊郎博士にまず心から感謝すると共に多大の助力を受けた北海道立上川農業試験場の佐々木多喜雄技官と帯広畜産大学教官の沢田壮兵氏にも厚く御礼を申し上げる。

2. 耐冷性程度の検定と遺伝的変異の探索

2・1. 低温発芽性

寒冷地における湛水直播栽培適品種の具備すべき特性のなかで、特に重要なのは初期生育の安定性である。初期生育とは発芽および発芽後の生育を意味し、発芽の安定化には低温発芽性の向上が必要である。協力者の一人佐々木³⁾⁵⁾は北海道品種を対象とする苗立性に関する一連の研究に於いて、発芽後の初期生育と低温発芽性との間に正の有意な相関関係が存することを認め、低温発芽性の大きな品種を育成することは同時にまた湛水直播栽培適品種を得ることにつながると推論した。これを再検討し併せて低温発芽性を具えた品種育成のための母本の探索およびその遺伝解析に好個の材料を得る目的で低温発芽性の品種間差を調査した。

供試材料は北海道大学農学部育種学教室産の遺伝子株各系統と北海道の在来種、新旧の育成品種の合計約80の品種・系統である。李・高橋の報告にある如く低温発芽性の被検種種子は栽培前歴と貯蔵条件について十分な考慮が拂われたものでなければならない。従って採種用の株についてはまず出穂の早晩による影響を除くためビニールハウス内のポット栽培とし斉一に育つよう努め、1品

Table 2.1. A demarcation table for varietal differences of germinability at low temperature

a	b	Varieties	a	b	Varieties	a	d	Varieties
Very small	6	N-58 ("Norin-28" dwarf)	Middle	20	Tomoemasari	Fairly large	24	Norin 33
	8	N-45 (m. m.)			A-13 ("Chabo")		Teruminori	
Small	12	C-19 ("Daikoku" long empty glumes)			H-9		Hokusetsu	
	13	H-145 (m. m.) 74-2 (m. m.) Datechikanari			H-79 (m. m.)		Ishikarishiroke	
					Hokuiku 42		Hayaminori	
					Oibe		Chinkoboza 2	
					Kairyō 34		Norin 11	
14	N-53 ("Furenbozu" dense panicle)	Yachiminori			Norin 19			
15	Tokachikuromomi	Maekawa			Kanmasari			
Fairly small	16	Wasebozu Shirayuki Hashiriboza Joiku 107 A-107 (m. m.)			Nakamurashiroke		Kitaminori	
					Tamakiwase		Mimasari	
					Eiko		H-126 (m. m.)	
					Toyohikari		Hokkaimochi	
					Nan-ei		Waseyukimochi	
	17	Horyu Himehonami N-66 ("Porutogaru") Tsugaruwase Akage Kyowa			A-5 (Akamuro)		Hatsutokachi	
			N-57 ("Kamikawa" tillering dwarf)	Large	26	Anzaiakage 2		
			Hokkai 121		Kitamiakage 1			
			Hayamochi		Waseshiroke			
			Kitanishiki		N-62			
Shiokari	("Yukara" dwarf)							
Yukara	Kurikaramochi							
Hokkai 104	Yamazakimochi							
Shin-ei	Anzai 25							
Joiku 364	Bozu 6							
N-4 (long empty glumes)	Hayayuki							
Middle	18	Norin 20 Sasahonami N-60 "Shinato" dwarf H-69 (m. m.) Wasekyoso Minakuchiine Sohomochi	Hokkai 121	27	H-60 (m. m.)			
			Hashirimochi	28	H-100 (m. m.)			
			Hokken 22	Hokkaiwase				
			Norin 15	Hokkaiwase 1				
			Wasenishiki	29	H-45 (m. m.)			
	19	Norin 34 Shinsetsu Hokkai 116 Hokkai 95	H-143 (m. m.)	30	Hokuto			
			Kuromomi	31	Iburiwase			
			Hashiriboza	Very large	35	Sakigake		
			Fukuyuki		37	Chikanari		
			Uryu		41	H-123 (m. m.)		
23	Kiyokaze Hosetsu H-75 (m. m.)	Very large	Very large	Very large				

The letters m. m. in parenthesis are the abbreviation of "multiple marker"

a: germinability at low temperature

b: germination coefficient

種3株、各株の最も早い出穂茎の平均を以って出穂期と定め、それより40~45日後に主稈および1次分葉の穂から採種を行った。次いでこれらが全て休眠を終了していると考えられる時期すなわち採種後3ヶ月(李・高橋¹¹)に始めて発芽試験に移された。なお供試粒は手で厳選されたものであり、その含水率は約12%で、品種・系統間に大差は認められなかった。

品種間差の検定方法については以前より論の分れるところであった。それは指標を求めるのに発芽率と発芽速度の何れを重くみるかにかかっていたのである。しかし湛水直播用品種が具うべき特性を考えると、その低温発芽性は短期間のうちに発芽を完了することが好ましいから、発芽力が大きな意味をもつのは当然である。また育種上望まれるのは簡易にしてしかも品種間差がそれなりに判る表示の方法である。この要件をみたまものとして従来の諸提案を比較したとき、佐々木⁹による検定規準が最適と判断されたので、ここではこの方法を採用することにした。すなわち発芽温度を15°C、発芽締切日を10日とし、1区100粒供試の2反覆の下で得られた発芽係数を指標として表示する方法である。因に発芽係数の算出は次式によって行っている。

発芽係数 = 発芽率 / 平均発芽日数

但し 平均発芽日数 = $\frac{\sum fv}{n}$

ここで、nは発芽総数、fは毎日の発芽粒数、vは置床後日数である。

以上の方法によって調査した供試品種・系統の低温発芽性程度を発芽係数の大小に基づいて7階級に区分して示すと表2・1の如くなる。すなわちここに低温発芽性の大きい品種として胆振早稲、魁、近成が見出されたが、注目される点はこれらが出穂の比較的早い且つ明治・大正年代の在来種または改良種だということである。またH-123は育種学教室産の遺伝子株である。

最後にいわゆる発芽準備期における品種間差に触れておく。高橋¹⁰によればイネの種子の発芽過程にはA相(吸水期)、B相(発芽準備期)およびC相(生長期)の3生理相があり、発芽の遅速は主としてA相とB相の時間的な長さにより支配さ

れるものとされている。ところでA相を経過したいわゆるB相における低温発芽性とA相とB相の和として示される本来的な低温発芽性との間には1に近い相関係数が佐々木・高橋⁶によって示されていることから、ここではB相の低温発芽性の大小は本来的な低温発芽性の大小により判定しても大きな誤りはないものとして処理していることを付記しておく。この関係の一端を図示したのが図2・1であるが、この図で黒丸はその一つ一つがそれぞれ品種・系統を代表している。図から明らかのように相関係数は1に近く、しかもそれは1%水準で有意であった。また回帰係数は0.1%水準で有意であり、この係数から判るように本来的な低温発芽性に対するA相の影響力は約20%と認められた。

2・2. 障害型不稔性

記述の如く耐冷性の検定には特殊な環境条件を与えることが必要であり、そのための工夫が提示されてきた。障害型の不稔の誘発と検定については、現在では中期または長期に亘るやや冷涼な水の掛流し法が実用化され、それは一般水田で多数の材料を同時に検定できるという利点をもつとされている。しかしこの方法を真に能率と精度の両面から活用するにはなお解決すべき問題が残されている。そのなかにはサンプリングの個体数と個

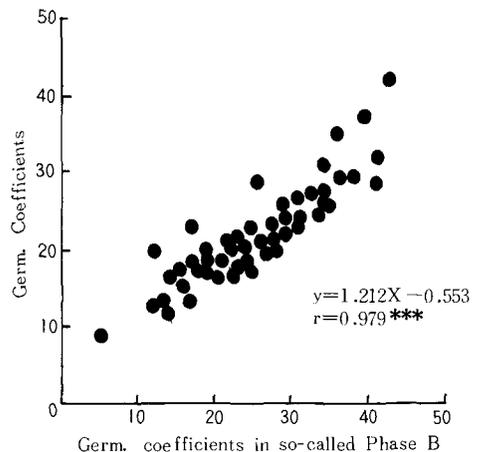


Fig. 2.1. Correlation between germinability at low temperature and that in so-called Phase B

Table 2.2. Sterility index and its coefficient variability

Variety	Number of panicle	Sterility index	Coeff. of variability	
			within plant	between plant
Shinetsu	15.9	32	23.0.	7.6
Norin-9	15.8	34	25.4	9.0
A-58	12.5	35	27.1	7.9
Shiokari	13.3	36	20.3	10.3
Akage	13.0	37	20.4	7.2
A-32	8.0	37	14.9	18.4
N-54	7.4	47	19.5	8.5
Yukara	7.1	47	15.8	7.7
N-4	10.9	67	10.4	4.5
Wase-nishiki	22.3	68	23.8	5.3

体内穂数の決定、並びに不稔指数の迅速簡便な代用法の発見がある。ここではそれらを採り上げた。

先ず既往の数々の研究調査で耐冷性程度につき評価の定まった品種・系統のうちから各階級の代表ともみられるものを表2・2の如く選び出し、品種・系統ごと20個体ずつをとり出し、その全穂の不稔率を調査したのちその値を次の如く角度変換し、それを不稔指数とした。すなわち、

$$\text{不稔指数} = \sin^{-1} \sqrt{\text{不稔百分率}}$$

不稔指数についての各品種・系統の平均値および個体間、個体内（穂間）の変異係数を求めた結果も2・2表にある。

さて一般に、或る形質について調査する場合、それに必要な調査個体数は次の式によって求められる。

$$N = \frac{t^2(\alpha \cdot \infty) C^2}{P}$$

但しNは求める個体数、 $(\alpha \cdot \infty)$ は自由度無限大で有意水準 α の場合のt分布値、Cは対象形質の変異係数、そしてPは目標精度である。

この式を用い全くの任意抽出によって品種・系統や個体の不稔指数を推定するのに必要な個体数、穂数を求めると、品種・系統の場合個体間の変異係数を10%とし、目標精度、有意水準ともに5%とすると11個体、また目標精度、有意水準を10%とすると3個体となる。また個体の不稔指数を推定するのに必要な調査穂数は穂間の変異係数を20%とし、目標精度、有意水準ともに5%の場

合60穂となり、実際には全穂調査が必要となる。目標精度、有意水準を10%にした場合でも必要穂数は11本である。

実際の調査でも各個体内の穂毎のバラツキは小さくない。従って耐冷性を評価するのに必要な調査穂数は相当に多く、この点が大量個体を取り扱う場合に困難な問題を生ずる。そこで精度をあまり低下させることなく調査労力を軽減するために各個体から幾本かの代表穂を採って調査する方法が浮んでくる。いま個体全体の不稔指数に対して、その個体の最長穂1本の場合、それを含め長いもの3穂の場合、および5穂の場合に求められた指数が如何なる関係にあるかを検討した数例を図示すると図2・2および図2・3の如くである。

2・2図は種々の不稔指数をもつ個体を全てプールして示したものであり、2・3図は品種・系統ごとに個体間で示される相関係数を穂数との関係でプロットしたものである。共に個体全穂の不稔指数と穂数の異なる3種のサンプリングによる不稔指数との間に高い相関がみられるが、調査穂数が多い程相関が高まっているのは勿論である。個体の不稔指数を推定する場合に許される誤差の大きさはその調査目的により異なるであろうが、もし不稔指数で10程度までを誤差の範囲とするならば、穂の大きいものから3乃至5本を調査することによってその個体の不稔指数をほぼ推定しうると考えて差支えない。なお穂重からの推定法も検討したが沢田・高橋⁷⁾の報告にゆずる。

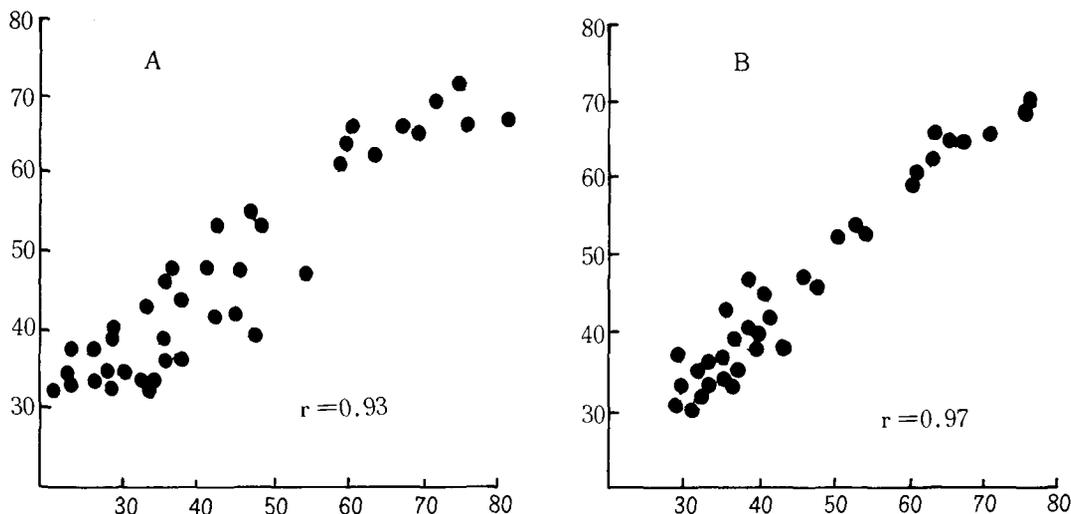


Fig. 2.2. Relationships between sterility indices of whole panicles and small parts thereof

Vertical: Sterility index of whole panicles.
Horizontal: That of a longest(A) and five larger panicles including the longest one(B).

3. 低温発芽性の遺伝子推定

3・1. 統計遺伝学的方法

低温発芽性の遺伝学的解析は高橋¹⁰⁾によってその緒につき、それは李²⁾に受けつがれ、更に佐々木³⁻⁶⁾により発展させられつつあるが、むしろ今後にまつ部分が多い。本節は計画的に組立てられた交雑とその後代の分離世代を対象として分散成分の分割や有効因子数の推定を行った結果の概要である。供試材料は出穂期は同じであるが低温発芽性を大きく異にする胆振早稲(発芽係数31)と北海95号(同19)であり、両者を交雑しF₃までのデータをMATHER法により分析して表3・1および表3・2の成績を得た。

すなわち3・1表の如く各世代の平均発芽日数につき尺度検定を行ったところその関与遺伝子の効果は相加的とみなしてよい結果となった。また3・2表の如く、 V_{F_2} 、 V_{F_3} 、 \bar{V}_{F_3} および E_1 、 E_2 、 E_3 から最少二乗法により分散成分D、H、 E_1 、 E_2 、 E_3 を推定したところ、発芽日数で示される低温発芽性の平均優性度は $\frac{h}{d} = \sqrt{\frac{H}{D}}$ となり、また関与遺伝子は片親(胆振早稲)に偏在し、攻つ発芽

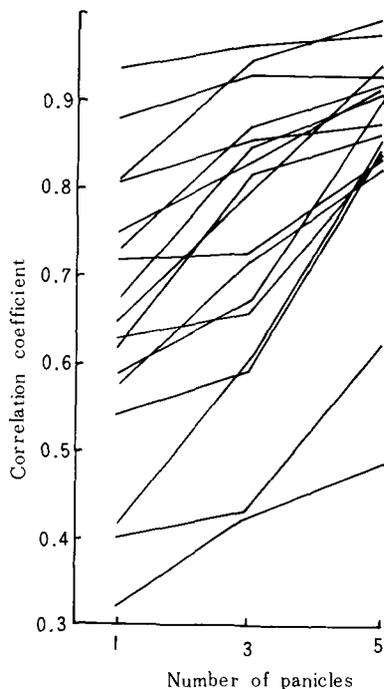


Fig. 2.3. Changes of correlation coefficient by number of panicles used for estimation of sterility index

Table 3.1. Scaling test for mean days to germination at 15°C

Generation	Mean days to germination	±	S. E.
P_1	3.7988	±	1.3833
P_2	8.8455	±	2.0889
F_2	5.5263	±	2.6776
F_3	6.1889	±	1.7340
MP	6.3222	±	1.5597
A	1.0587	±	6.4751

$$A = 4\bar{F}_3 - \bar{P}_1 - \bar{P}_2 - 2\bar{F}_2$$

$$V_A = 16V_{F_3} + V_{P_1} + V_{P_2} + 4V_{F_2}$$

性の高い方が低い方に対し優性であることが認められた。またこれらの遺伝子間には連鎖の傾向はなかった。以上を基に有効因子数を求めたところ、 K_1 および K_2 はそれぞれ 2.3477 および 0.9385 となり、有効因子数 k は $k = \frac{3K_1K_2}{4K_2 - K_1}$ から 4.7002 すなわち 4 乃至 5 個となった。

3・2. 連鎖分析的方法

前節で知られた如く低温発芽性の遺伝様式は量的遺伝であり、この種の形質は一般に環境に対する表現型から遺伝子型を直接に推定することが困難である。しかしながら量的遺伝子でも識別が容

易で環境の影響を受け難い標識遺伝子と連鎖していることに変わりはない。もし適当な連鎖関係が見出されたなら、正常気象の下で標識遺伝子を対象に選抜が可能となるから、実際の育種の場面で効率が高まることは明らかである。そこで低温発芽性と連鎖群の標識遺伝子との結び付きを遺伝的相関の形で検討したのが本節である。

まず高橋・木下⁹⁾によって設定された 12 群の各群を識別しうる 29 の標識遺伝子を含み、且つ低温発芽性程度を異にする表 3・3 の如くを検定系統を選び出すと共に、一般品種として発芽性の高い近成、魁、胆振早稲、北斗、同じく中位のハヤユキ、シンセツ、同じく低位の早生坊主、シラユキ、走坊主、伊達近成を用意し、これらの間に交雑を行ない F_2 集団を養成した。この分離世代を対象材料として標識遺伝子による形質分離と低温発芽性程度との関係が調査され、両者の間に表 3・4 の如き連鎖乃至は相関が示されたのである。その求め方は、低温下での発芽試験で発芽日を調べ標識形質を持った個体群と持たない個体群とに群別し、それぞれの群の平均発芽日数の差について t 検定を行った結果 1% で有意な場合は $++$ 、5% で有意な場合は $+$ 、有意性の認められない場合は $-$

Table 3.2. Estimates of variance components for the geminability at low temperature

Item	Variance component	Observed	Expected	Deviations
V_{F_2}	$\frac{1}{2}D + \frac{1}{4}H + E_1$	5.2846	4.9933	0.2931
V_{F_3}	$\frac{1}{2}D + \frac{1}{16}H + E_2$	1.8628	1.8625	0.0003
\bar{V}_{F_3}	$\frac{1}{4}D + \frac{1}{8}H + E_3$	2.9199	3.5066	-0.5867
Non-heritable components	E_1	3.1687	3.4621	-0.2634
	E_2	0.4639	0.4632	0.0007
	E_3	3.3290	2.7402	0.5868
Estimate of each components	D	2.7122	± 2.5349	
	H	0.6904	± 4.6937	
	E_1	3.4621	± 0.6223	
	E_2	0.4632	± 0.6560	
	E_3	2.7422	± 0.5081	

$$E_1 = \frac{V_{P_1} + V_{P_2}}{2}, \quad E_2 = \frac{V_{P_1} + V_{P_2}}{2}, \quad E_3 = \frac{\bar{V}_{P_1} + \bar{V}_{P_2}}{2},$$

Table 3.3. List of the linkage testers and marker genes used

Tester	Marker genes ¹⁾ (linkage group)
A-5	C^{Br} (I), Pr (II), $A \cdot Rd$ (III), Rc (IV), $I \cdot Bf$ (V)
A-26	C^{Bp} (I), d_2 (II), Pr^+ (II), A^+ (III)
A-83	C^{Bp} (I), Pr (II)
A-107	C^{Bp} (I), Pr (II), $A \cdot Rd$ (III), Rc (IV)
A-134	C^+ (I), A^a (III)
C-19	g (IV), d_1 (VI)
H-9	d_2 (II), bc (XI)
H-21	Rc (IV), sh (VIII), bl_1 (X)
H-45	C^+ (I), wx (I), lg (II), $Pn \cdot A$ (III)
H-60	C^B (I), wx (I), $Pr \cdot lg$ (II), A^a (III)
H-69	C^B (I), A^+ (III), fs (VII), nl (IX)
H-79	C^B (I), $lg \cdot d_2$ (II), A^+ (III), la (VIII), bc (XI)
H-100	C^{Bp} (I), Pl (II), A (III), d_6 (IV), gl (XII)
H-126	C^{Bp} (I), Pl (II), A (III), d_6 (IV), Hg (XII)
H-143	C^+ (I), $gw \cdot gh$ (VI)
H-145	$d_6 \cdot d_7$ (IV), gw (VI), bc (XI)
H-230	C^+ (I), A (III), $fs \cdot Ur$ (VII), nl (IX)
H-242	C^+ (I), A (III), d_6 (IV), fs (VII), Dn (VI)
H-309	$C^+ \cdot wx$ (I), A (III), d_6 (IV), fs (VII), Hg (XII)
N-4	C^B (I), Pl (II), A^a (III), g (IV)
N-45	C^{Bp} (I), Pl (II), A (III), d_6 (IV)
N-58	d_8 (XI)
N-60	d_9 (I)
N-62	C^+ (I), A^a (III), d_{12} (*)

* Linkage group are not decided yet.

1) As to the character expression of these genes, refer to Takahashi and Kinoshita's paper (1968).

とした。有意ならそこには標識遺伝子と低温発芽性遺伝子との間に連鎖関係があるか、標識遺伝子自体に多面発現があるかの何れかの可能性が存在するわけである。

本実験の結果では低温発芽性に関する遺伝子は4個の連鎖群に属する遺伝子すなわち第I連鎖群の wx (糯性)、第II群の d_2 (夷型矮性)、第IV群の d_6 (たれ葉矮性) および第V群の $I \cdot Bf$ (穎縦筋暗色抑制) などと遺伝的な相関関係がある場合が多かった。前節において統計遺伝学的分析を通じて有効因子数は4乃至5個と推定され、しかもそのお互の間は独立と算出された。このことは本節の実験の場合4連鎖群において低温発芽性と標識遺伝子との間に遺伝的相関が多くみられたという事実と極めて良く一致する。

4. 障害型不稔性の遺伝子推定

4・1. 統計遺伝学的方法

低温発芽性の場合と同様に障害型冷害についてもそれに関する耐冷性の遺伝様式を明らかにし、これに関与する遺伝子数(有効因子数として)の推定を通じて耐冷性に対する選抜効果の知見を求めてみた。供試材料としては出穂期はほぼ等しいが耐冷性すなわち障害型不稔性を異にするN-4(耐冷性極弱)と農林9号(強)を選び、その間の交雑から F_1 , F_2 , B_{p1} , B_{p2} , F_3 の各世代が用意された。圃場設計は冷水准漑圃場3筆を3ブロックとする乱塊法により各ブロックを72区に分け、各世代に次の区数を割り当て、無作為に配置した。各区は12個体よりなり、すべての個体を調査に当

Table 3.4. Genetic associations between markers and germinability at low temperature

Cross combination	Linkage group																														
	I	II				III				IV				V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	*									
	Genes																														
	C	wx	dq	Pl	lg	Pr	d ₂	Pn	A	Rd	Rc	g	d ₄	d ₂	I-Bf	gw	gh	d ₁	fs	Dn	Ur	lash	nl	bl ₁	bc	d ₄	gl	Hg	d ₁		
H-100 × A-83	-																														
H-143 × A-107																															
H-143 × A-5																															
N-45 × N-62	-																														
N-58 × N-62																															
H-143 × N-62																															
H-45 × N-66	-	#																													
H-45 × H-126	-	-																													
C-19 × A-26																															
H-21 × N-62																															
H-69 × N-62	+																														
H-60 × A-134		+																													
N-58 × Hayayuki																															
C-19 × Hokuto																															
H-60 × Shirayuki																															
N-45 × Iburiwase																															
H-146 × Sakigake																															
H-5 × Shinsetsu																															
H-145 Norin-33																															
Datechik × H-79																															
H-45 × Wasebozu																															
N-60 × Hashiribozu																															
A-5 × N-4																															
A-5 × H-143																															
H-69 × H-79																															
H-100 × A-5																															
H-100 × H-69																															
A-5 × H-230																															
H-242 × A-5																															
H-309 × A-5																															

+, # significant difference between dominant and recessive types, at 5% and 1% level, respectively.
 - non-significant difference. * linkage group are not decided yet.

てた。

P₁ (N-4の3区), P₂ (農林9号の3区),
 F₁ (3区), F₂ (9区), B_{p1} (2区), B_{p2} (2区),
 F₃系統 (50区), 合計72区

冷水の掛流し期間は7月5日から8月20日に
 いたる間であり、標準区に較べて日最高温度で平均
 3°C, 日最低温度で平均1度の低下となっている。
 統計遺伝学的処理に当っては既述の低温発芽
 性の場合と同じく、障害型不稔でも不稔指数その
 のものが各世代を通じて連続的な変異分布を示して
 いるので、ポリジーン支配の量的形質であるとみ
 なし、MATHER法による分散成分の分割が行な
 われた。そのためにはまず不稔指数につき尺度検
 定を試みたが、不稔百分率の角度変換値、すなわ
 ち $\sin^{-1}\sqrt{\text{不稔百分率}}$ から得られたこの不稔指数
 を耐冷性の尺度として用いた場合に、その遺伝子
 効果は加算的になるとみることができた。因に各
 世代の平均不稔指数は表4・1の如くである。

分散成分の分析結果から耐冷性遺伝子の平均優
 性度を求めると、 $\frac{h}{d} = \sqrt{\frac{H}{D}}$ となり、耐冷性の

Table 4.1. Population mean of sterility indices in each generation

	$\sin^{-1}\sqrt{\text{sterility}}$	%	S. E.
P ₁	=	59.0096 ±	3.3525
P ₂	=	28.0291 ±	3.1169
F ₁	=	41.7500 ±	4.2846
F ₂	=	39.6453 ±	5.2988
B _{p1}	=	49.6190 ±	5.3041
B _{p2}	=	30.3235 ±	3.4351
MP	=	43.5194 ±	2.6535

強い方が弱い方に対し優性に働いていると認めら
 れ、またこれら遺伝子相互間に連鎖はなかったの
 である。次いで有効因子数を求めると、K₁=2.
 102, K₂=0.768となり、ここで遺伝子が農林9号
 に偏在するとみなすと、 $k = \frac{3K_1K_2}{4K_2 - K_1}$ から $k =$
 4.993 となる。すなわち耐冷性関与の有効因子数
 は5個内外と推定される。

4・2. 連鎖分析的方法

低温発芽性の場合に準じてここでも耐冷性の関

Table 4.2. List of cross combinations and linkage markers involved

Cross combination	Generation examined	Marker genes (linkage group)
1 N-4 x Norin-9	F ₂ · F ₃	C ^B (I), g (IV)
2 Norin-9 x H-68	F ₂ · F ₃	ri (IX), dl (X)
3 Norin-9 x H-126	F ₂ · F ₃	C ^{Bp} (I), d ₆ (IV), Hg (XII)
4 A-58 x Wasenishiki	F ₂ · F ₃	C ^B (I), wx (I), Pr (II), A (III), Pn (III)
5 A-58 x Toyonishiki	F ₂ · F ₃	Pr (II), A (III), Pn (III)
6 H-153 x Toyonishiki	F ₂ · F ₃	Dn (VII), bc (XI)
7 H-69 x Wasenishiki	F ₂ · F ₃	f ^s (VII), hl (IX)
8 Toyohikari x H-75	F ₂ · F ₃	C ^B (I), Rc (IV), gh (VI)
9 Kanmasari x H-69	F ₂	nl (IX),
10 Kanmasari x N-4	F ₂	C ^B (I), g (IV)
11 Kanmasari x H-126	F ₂	C ^B (I), Pl (II), d ₆ (IV), Hg (VII)
12 Toyohikari x A-32	F ₂	C ^B (I), Ur (VII)
13 A-5 x Toyohikari	F ₂	I- I-Bf ⁺ (V)

Table 4.3. Association between marker genes and cool tolerance.

L. Group	G. Marker	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
		C wx	Pr Pl	A Pn	g Rc d ₆	I-Bf	gh	Ur fs Dn	la	nl ri	gl	bc	Hg
N-4 × NORIN-9	## ## ##				-- -- --								
NORIN-9 × H-68										-	#		
NORIN-9 × H-126	-					#							+
A-58 × WASENISHIKI	+ #		- - -	- - - - - -									
A-58 × TOYOHIKARI			#	# + +									
H-158 × TOYOHIKARI								- -					+
H-89 × WASENISHIKI								-		-			
TOYOHIKARI × H-75	-				#		- -						
KANMASARI × H-69										-			
KANMASARI × N-4	-				-								
KANMASARI × H-126	-		-			+							+
TOYOHIKARI × A-32	-							-					
A-5 × TOYOHIKARI							-						
TORIYAMA's	-		+ +	- -	- -			+		-	+	-	+

Notes) "L. Group" and "G. Marker" stand for Linkage group and Marker gene, respectively.

与遺伝子と連鎖群標識遺伝子の遺伝的相関関係を検討した。すなわち標識遺伝子株を一方の親とし、これに耐冷性の異なる種々の品種を交雑したのであるが、供試組合わせと関連する標識遺伝子を一括して表示すれば表4・2の如くなる。ここでは各連鎖群から合計20の標識遺伝子が選ばれ、4・3表の如き結果が得られた。

すなわち第I群のC(花青色素原素)、第II群のPr(穎色)、第III群のA(花青色素発色)、第IV群のRc(果皮色)、第X群のgl(長護穎)と著しい連鎖関係が得られたほか第XI群、第XII群とも相関が認められた。因に前節のN-4×農林9号の実験で農林9号は約5個の有効因子を担うと推定したが、表4・3の交雑1, 2, 3では農林9号に含まれる耐冷性遺伝子は第I, IV, X及びXII群の標識遺伝子と遺伝的相関を示して、両実験の一致を明らかにした。

5. その他の関連実験

5・1. 低温発芽性と初期生長の関係

寒冷地における初期生育の安定化すなわち苗立の確保には発芽と発芽後の健全な生育が共に重要である。一般に発芽の良否は初期生育のそれと正の関係にあると思われるが、はたして常にそうであるかどうか、特に遺伝的相関の形でそれが成り立つか否かは耐冷性の育種的対応に際しまず明らかにしておかなければならぬ課題の一つである。そのために行った内外106の品種を対象とした低温発芽性、初期伸長性および初期発根性の品種間変異の概要は次の如くである。

まず種籾を1年間貯蔵し休眠性を打破した後、15°C、13日間、1区100粒、2反復の条件で発芽試験を行い、発芽係数を求めた。また初期伸長性および初期発根性の検定は15°Cの人工気象箱のなかで、1区精籾15粒の2反復で実施し、供試籾には各品種とも同程度に催芽したものを当て、発芽性の品種間差異をなくするよう努めた。苗の調査日は播種後18日目と36日目である。

得られた成績のうちの主なものを挙げれば、まず低温発芽性の高かったのは北海道品種では胆振早稲、農林33号、坊主6号、農林11号、シンセ

ツ、早生白毛、北見赤毛1号であり、府県品種ではコチカゼ、ヨモマサリ、はりま、シウレイ、ハツニシキ、またアメリカ品種ではBlue Bonnet 50, Colusa, Zenithなどであったが、特にBlue Bonnetは全供試品種中最高の値であった。但しアメリカ品種のみは貯蔵条件が少し異っていたのでその影響を無視するわけにはいかない。次に初期伸長性についてみると、高かったのは北海道品種のはつとちから、かんまさり、農林15号、北見59号、胆振早稲、シラユキなど、府県品種ではホウネンワセ、フジミノリ、ハツニシキ、はりま、コシヒカリ、でわみのり、レイメイであり、アメリカ品種は全て中位または低位であった。

初期発根性について、これを発根数でみると、その多かったのは北海道品種のはつとちから、ささほなみ、北育59号、かんまさり、北育51号、府県品種の越路早生、ササミノリ、金南風、秋晴、コシホマレであり、アメリカ品種は全て少ない方であった。なお低温発芽性(発芽係数)と初期伸長性(草丈)との間には図5・1に示す如く北海道品種群で $r=0.390$ (1%水準で有意)、府県・アメリカ品種群で $r=0.127$ 、全品種こみで $r=0.191$ の相関係数が、また低温発芽性と初期発根性(根数)の間には北海道品種群、府県・アメリカ品種群、全品種でそれぞれ 0.377 (1%水準で有意)、 -0.190 、 -0.065 なる相関係数が求められた。因に初期伸長性と初期発根性との相関では、いずれの品種群でも0.1%水準で有意な正の相関が得られた。すなわち r 値は北海道品種で0.507、府県・アメリカ品種で0.434、全品種で0.486である。これらのことは低温下における幼芽、草丈の伸長性の高いものは発根性にもすぐれる傾向にあることを示すものといつてよい。

5・2. 障害型不稔性と花器形態の関係

障害型冷害における不稔発生については一般に次のような推移が想定されている。

低温→ 小孢子および／あるいは
タペート細胞の異常
→ 小孢子および
花粉の発育不良
→ 葯の裂開不良→不稔

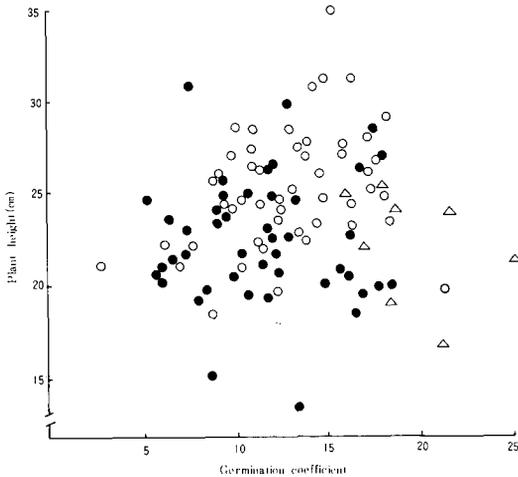


Fig. 5. 1. Scattergram between germinability and plant height at seedling stage
 ○ Hokkaido variety
 ● Japanese variety, except Hokkaido's
 △ U. S. variety

この確認のこともあり、また計量的に把握したい場面もあったので耐冷性最強のたやゆきと弱の農林20号を出穂約10日前に人工気象箱で低温処理（昼15°C、夜12°C）をして凡そ次のような結果を得た。

すなわちまず図5・2の如く耐冷性程度の差は2日間の処理で最大となるような形で示された。つまり中・長期冷水灌漑法に比し、更に低温条件を与えるなら僅か二・三日の冷涼な気象が障害型不稔をひき起し、それが品種の明暗を分けることが明らかとなった。また処理期間が長くなるにつれ額外に吐出する葯数は減少し、両品種間に著しい差を生じた。無処理のはやゆきと農林20号がそれぞれ5.4と5.2であったのに対し、12日間処理では4.0と2.8となったのである。さらに、低温期間が長いほど裂開葯は減ずるが品種間差は中位の処理期間で最大となった。柱頭上の花粉粒数も期間の延長と共に減少するが、はやゆきでは農林20号より常に多数附着しており、品種間、処理期間ともに有意な差が示されたばかりでなく柱頭上の花粉粒自体の稔性（形態的健全度）も全く同様の傾向にあった。因に両品種とも1葯内に約1000粒の花粉を作り出すが、出穂前2週間の頃に5日

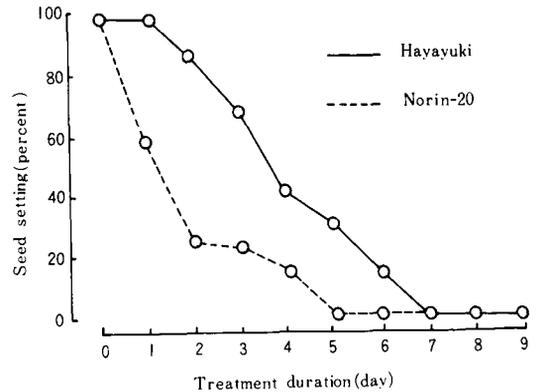


Fig. 5. 2. Relations between cooling treatment duration (days) and degree of sterility

間処理したところ1/3位に激減した。また受精に必要な葯中の花粉稔性には閾値（threshold）があり、例えば農林20号が受精を全うするには29%の花粉稔性が必要と推定された。

6. 結言と摘要

6・1. 低温発芽性

先に高橋¹⁰⁾は低温発芽性を支配する要因は胚内にその主因があることを明らかにした。このことは遺伝育種学的にこの形質を取扱う上で価値ある知見である。何故ならば雑種世代すなわち胚、胚乳およびそれを包む果皮や穎の遺伝子組成が必ずしも同じではない分離世代での取扱い方がこの知見によって始めて定まるからである。この胚内要因について一連の実験を行ない以下に述べるような結果を得た。

i) 低温発芽性の品種間差は発芽温度13乃至15°C、置床日数10日の発芽係数で最も良く表現される。

ii) 新旧の北海道品種約80、次いで106品種を調べ低温発芽性の最も高いものとして胆振早稲、魁、近成およびH-123などが判明した。

iii) 低温発芽性に対するA相（吸水期）の影響力は約20%程度にとどまる。

iv) 低温発芽性は量的形質であり、MATHER法による有効因子数の推定にかかわる一連の分析実

験では、遺伝子作用は相加的で優性度はやや大きく、遺伝子間には連鎖関係は認められず低温発芽性の高い品種に優性遺伝子が多いという結果であった。これに基づき胚内要因を支配する有効因子の数として5個前後が算出された。

v) 次いで低温発芽性と標識遺伝子との遺伝的相関関係が12連鎖群につき行われ、特に強い関係が認められた遺伝子を含む連鎖群として第I, II, IVおよびVの4群が選ばれた。この成績はMATHERのそれとも良く合ひ、両者の一貫性が実証された。

vi) 低温発芽性と初期伸長および初期発根数との間に有意な正の相関が認められ、これにより雑種の初期分離世代において低温発芽性の高い個体が初期生育性の高い個体の選抜につながるが示された。

6・2 障害型不稔性

従来から、冷涼な気象によって起る障害型の不稔に対する耐性すなわち耐冷性と冷水を掛流して起る不稔に対する耐性すなわち耐冷水性の関係について多くの論議が重ねられ、その結果両者は必ずしも同一機構によるものではないが、実務的には耐冷性は冷水灌漑によって検定可能とされ、中期または長期の冷水掛流し法が提案されるにいたった。よってこの方法を主用して不稔を生起させ、次いでそれを防止する上で必要と考えられる遺伝・育種学的な基礎実験を行ない、以下に摘録するような成果を取めた。

i) 北海道の石狩、空知、上川地方では7月上旬より8月中旬に至る間の中期冷水掛流しによって種実不稔を生ずるが百分率を次の如く角度変換して得られた不稔指数をもって耐冷性程度の指標とすることができる。

$$\text{不稔指数} = \sin \sqrt{\text{不稔百分率}}$$

ii) 不稔指数につき穂間の分散値に品種間では有意な差がみられた。しかし、もし不稔指数で10程度までを誤差の範囲にとるなら、穂の大きなもの3乃至5本を調査することによってその個体の不稔指数として差しつかえない。

iii) 障害型不稔の耐冷性は量的形質であることが示され、いわゆるMATHER法による有効因子

数の推定にかかわる分析結果では、遺伝子作用は相加的で、その間に連鎖関係はなく、耐冷性の高い方に優性遺伝子が集積している形とみなされた。有効因子数は4乃至5である。

iv) この形質と標識遺伝子との遺伝的相関関係が12連鎖群につき検べられたが、強い関係がみられたのは第I, II, III, IVおよびXの5群であった。この成績はiii)の推定の妥当性の傍証となる。

v) 別途に行なわれた形態学的観察から、障害型冷害における不稔発生にはタペート細胞の異常に伴う小胞子と花粉の発育不良のほかに、葯自身の不裂開性も関与することが明らかとなった。また受精に必要な葯中の花粉稔性には閾値が存在し、その値には品種間差があった。

引用文献

1. 李弘祐・高橋萬右衛門・稲種子の低温発芽性に関する研究, 第3報, 稲稈の登熟度および貯蔵が種子の低温発芽性に及ぼす影響, 北大農邦文紀要, 第7巻2号, 昭45, PP. 278—286.
2. ————・稲品種育成の基礎としての低温発芽性に関する研究, 北大農, 学位請求論文, 昭45, PP. 1—167
3. 佐々木多喜雄・水稲品種の低温発芽性と初期生育との関係, 北海道立農試集報, 第17号, 昭43, PP. 34—35.
4. ————・稲品種の低温発芽性に関する研究, 第1報, 品種間差異の検定法, 北農, 第35巻11, 昭43, PP. 1—16
5. ————・山崎信弘・水稲種子の低温発芽性と初期発根性との関係, 日作紀, 第38巻(別号1), 昭44, PP. 75—76.
6. ————・高橋萬右衛門・稲品種の低温発芽性に関する育種学的研究, 第4報, 低温発芽性の品種間差異, 北大農邦文紀要, 第7巻2号, 昭45, PP. 181—190.
7. SAWADA, S. and M. TAKAHASHI: Variation in sterility in rice plants and sampling methods in a paddy field with cool water irrigation. Res. Bull. Obihiro Zotech. Univ., Ser. I, Vol. 8(1), 1973, PP. 79—92.
8. 高橋萬右衛門・木下俊郎・稲の交雑に関する研究, xxx1報, 稲連鎖地図の現況, 北大農附属農場報告, 第16号, 昭43, PP. 33—41.
9. ————・———・稲の染色体地図, 植物遺伝学(木原均編)裳華房, 昭52, 印刷中.
10. 高橋成人・稲種子の発芽に関する生理遺伝学的研究, とくに発芽を支配する遺伝要因について, 東北大学農学研彙報, 第14巻1号, 昭37, PP. 1—87.

Breeding Research on Cool Weather Damage of Rice, with Special References to Genetic Properties of Cool Tolerance at Germination and Reproductive Growth Stage (Genetical studies on Rice Plant, LXV)

Man-emon Takahashi

(Plant Breeding Institute, Faculty of Agriculture
Hokkaido University)

Resume

Germinability at low temperature:-

This is an indispensable character to be incorporated with actual procedure in breeding of varieties suitable for direct seeding practice in flooded paddy field of cool (or low) temperature region such as Hokkaido, the northern island of Japan. From this angle a series of examination which includes the following theme have carried out by the present author and his co-workers.

a) The varietal differences of germination ability (ab. to germinability) at low temperature. b) Analysis of genic constitution of this character by means of MATHER's method as well as by the use of linkage testers. c) Relationship between germinability and initial growth of direct seeding of flooded paddy field. The results obtained are briefly summarized as follows:

i) The varietal differences in the germinability at low temperature were found distinctly by the test at 13°C-15°C germination temperature for a period of ten days after seeding. The degree of germinability was represented by the germination coefficient advocated by GASSNAR.

ii) In employing about 80 and then 106 varieties there were significant varietal differences in this character, and it was pointed out that four varieties were evaluated to be very high in their germination percentage and speed.

iii) The germinability at low temperature was analyzed according to MATHER's method using seeds of F₂ and F₃ hybrid generation. In this procedure it was considered that this character was quantitative and the number of effective factor was estimated to be about five.

iv) Crosses were made between linkage markers and varieties with several degree of germinability at low temperature, and their hybrid populations were assorted with their genotypes of marker genes and with the degree of germinability. There were very high associations with markers of four linkage groups, I, II, IV and V. These results were fairly good accordance with the estimate that the number of effective factors was five or so.

v) There were positive correlations among the germinability, the initial seedling growth and the root development, under the condition flooded with cool water.

Sterile-type cool injury:-

Unlike the other characteristics, the cool tolerance at time of panicle formation, viz. reproductive growth stage, does not appear under the normal climatic condition. Therefore, it is emphasized that testing methods for the evaluation of cool tolerance are highly important. Sterility through cool weather damage is usually induced when panicles above the level of irrigation water are exposed to low air temperature. However, it becomes possible to test the degree of cool tolerance from the decrement of seed fertility caused by the irrigation of cool water. By employing this method a series of experiments has been carried out and the following results were obtained.

i) In the examination mentioned below, degree of cool tolerance is represented by the sterile index which is transcribed from the percentage of sterility, as follows:

$$\text{Sterile index} = \sin^{-1} \sqrt{\text{sterility percentage}}$$

ii) As to the sterility percentage, there were significant varietal differences of the variance among panicles. In other words, even in the varieties which have the similar sterile indices, the variance of some varieties is large while that of others small. However, generally speaking, the sterility index of a plant can be estimated by dealing with the larger three or five panicles including the longest one, in a case where quick treatment is required.

iii) Genetic association between this character and linkage testers was conducted by using linkage markers, and it was revealed that the cool tolerance at reproductive stage was correlated with seven marker genes of five linkage groups, I, II, III, IV and X. And it may also be suggested that different varieties possess different genes for this character.

iv) Thus at least five linkage groups are connected with the cool tolerance, and this result is fairly well consistent with the result obtained from MATHER's procedure which is capable of an estimation of the number of effective factor in this respect.

v) The main action or influence of low temperature on plants during their reproductive stage was considered to prevent the development of microspores and to lose the function of the anther dehiscence.

vi) The correlation coefficient between pollen number and seed fertility was significantly high and equaled about 0.9. Further, it was noticed that to accomplish fertilization a threshold exists in pollen fertility, and there are some differences among varieties regarding this value.