四 倍 体 稻 の 研 究

第 4 報 稻四倍体品種間の F_1 雑種

岡 彦 一

台湾省立農學院

昭和 28 年 3 月 17 日 受理

UDC 582. 542. 1
576. 356. 5

系統発生的に異なる稲品種の間にもし接合に多少とも影響する様な染色体の差が存在すれば、二倍体雑種では接合の異常が起らなくても、四倍体雑種では“Differential affinity”に依て染色体の行動が正常になり、従つて雑種は両親の四倍体品種より稔実率が高くなる事が期待される。この様な問題を探究し、又同時に雑種の子孫に通常の品種の四倍体よりも高い適応性を有する系統が得られるか否か知るため、前報 (6) に述べた東亜各地の種々の稲品種の四倍体の間の交雑を試み、多数の F_1 雑種を観察した。その染色体に関する観察結果は別に次報に於て報告し、本報には F_1 雑種の間の稔実率その他の形質の変異に就て述べる。

最近 Cua (2) 及び森永 (3) に依て四倍体稲の品種間雑種には稔実率の高いものが生じる事が指摘されている。本研究に於ても四倍体雑種の稔実率は品種組合によつて異なるが、親品種よりも高くなる場合が少くない事が見出された。

材料及び方法

交配には東亜各地の 74 品種からコルキシン処理に依て育成した四倍体中の 45 品種の育成後第 2 代～第 7 代の個体を用いた。これらの品種の間の稔実率及び各種形質の変異は前報 (6) に述べた如くである。これらの四倍体品種の中、第 1 表に示す 6 品種を母本品種として、夫々に他の種々の品種の花粉を交配して、合計 121 組合の F_1 雑種が得られた。

交配は主として加茂氏除雄法 (1) に依つた。母本株は前日水田から鉢に移植して室外に置き、当日朝 (午前 8 時～9 時) 自然開花が起らない先に室内に持ち入れると、5～30 分後に開花するが葯の裂開が伴わない事が多い。従つて開花を待つて直ちに葯にピンセットで除去し、又前日以前に開花を終つた花や、当日未開花の花を除去する。受粉は葯がよく裂開する父本を選んで慎重に行う。四倍体は本来半不稔性であるからその交配は概して困難である。上記の加茂氏法の他に温湯除雄法 (41°～43°, 5分～7分) 及び切穎法を試みたが、温湯除雄法では成功率低く、切穎法では全く成功しなかつた。尙加茂氏法に依ると母本を室内に入れた場合の開花反応は品種に依て著しく異なる事が認められた。各母本品種に於ける交配成功率と自然授粉の稔実率は第 1 表に示す如くであつた。

尙、四倍体 二倍体及び二倍体×四倍体の交配を多数試みたが、前者は稀に成功した様に見えても成熟の前に子房の成育が停止し、後者は全く成功しなかつた。

各品種組合について 1～3 個体の F_1 雑種を第一期作又は第二期作の正常の播種期に親品種と共に水田に栽培し、稔実率、出穂月日、稈長その他の形質を調査した。栽培及び調査の方法は前報に述べたものと同一である。

第 1 表 各母本品種に於ける交配成功率

Table 1. Percentage of seed setting in hybridization with each maternal variety

Maternal Varieties	1st crop, 1950			2nd crop, 1950		1st crop, 1951		2nd crop, 1951	
	Hot water	Kamo's method	Natur. ferti.	Kamo's method	Natur. ferti.	Kamo's method	Natur. ferti.	Kamo's method	Natur. ferti.
R 1 (70a sóm câu) Indochina						9.9%	25.4	8.8	10.1
J 108 (Peh-ku 白穀) Formosa	3.0	6.1	26.6	11.3	37.1	4.9	19.4	5.7	11.5
P 414 (P.T.B. 10) India	21.4	46.0	6.5	28.0	1.2	12.2	1.4	10.2	2.7
O 521 (kisshin 吉神) Japan				18.9	23.7	27.3	49.0	19.2	12.7
J 563 (Kinoshita- mochi木下齋)Japan	8.6		56.2			17.2	39.8		
L 647 (Padi ase banda) Celebes	6.8		38.8	6.5	10.8	8.5	22.2	7.6	9.6

観 察 結 果

1) 稔 実 率

各母本品種との種々の品種組合の F₁ 雑種の間の稔実率の変異は第 2 表の如くであつた。第 2 表を見ると、四倍体雑種の稔実率は品種組合に依て著しく異なり、略 0%~80%の間の変異が見出されるが、大陸型品種群内或は島型品種群内の品種組合に較べて、両者の間の品種組合には稔実率の高いものが精

第 2 表 種々の品種組合の F₁ 雑種の間の稔実率の変異Table 2. Variation of fertility among F₁ hybrids of various varietal combinations

Maternal varieties	Paternal varieties	Fertility in%									Total num. of crosses
		0	10	20	30	40	50	60	70	80	
R 1	Continental	1	2	2	2	3	1				11
(Continental)	Insular	1	5		4	1	1				12
J 108	Continental		1	1		2		1	4		9
(„)	Insular			1	3	3		1			8
P 414	Continental		2	2	3	2	1	1			11
(„)	Insular	3	3	4	4	2		1			17
O 521	Continental	1					4	4	2		11
(Insular)	Insular		1	1		5	2	1			10
J 563	Continental				1			1	1		3
(„)	Insular			1	1		1	1			4
L 647	Continental	1	2	1		3	1	2	1	1	12
(„)	Insular		2	1	1	1	1	1	1		8
Continental	Continental	1	5	5	5	7	2	2	4		31
Continental	Insular	5	10	6	12	9	6	9	4	1	62
Insular	Continental										
Insular	Insular		3	3	2	6	3	3	3		21
Total		6	18	14	19	22	11	14	9	1	114

多い様であり、この傾向は 521 (吉神) 或は 647 (Padi ase banda) 等の島型品種を母本とする場合に顕著であることが認められる。

本報に述べる四倍体雑種と同様な品種組合の二倍体雑種は品種間の雑種不稔性の関係を知るためにすでに観察されている (4)。その結果によると系統発生的に差が大きいと考えられる大陸型品種群と島型品種群とは雑種不稔性の反応型 (どの分析品種との雑種が不稔性を示すか) が異なる傾向がある事が

第 1 図 四倍体雑種の稔実率と二倍体雑種の稔実性 (正常花粉率) との相関

Fig. 1. Correlation between the fertility in tetraploid hybrids and good pollen percentage in diploid hybrids

	Fertility in tetraploid (%)									Total num. of crosses
	0	10	20	30	40	50	60	70	80	
30		×	○	×		×				4
40	×	×××		×	×		××	×		9
50			×		××	○	×	○	×	9
60		○	×△	××	×	×	×	×	×	13
70	×	×	×	×	×	×	×	×		14
80	×	×	×	×	×	×	×	×	×	22
90	×	×	×	×	×	×	×	×	×	24
100	○	×	○	○	○	○	△	○	○	22
Total	8	17	14	19	22	12	15	9	1	117

○ Hybrid between Continental varieties

△ Hybrid between Insular varieties

× Hybrid between Continental variety and Insular variety

第 2 図 四倍体雑種の正常花粉率と二倍体雑種の正常花粉率との相関

Fig. 2. Correlation between the percentage of good pollen in tetraploid hybrids and that in diploid hybrids

	Tetraploids (%)							Total num. of crosses
	40	50	60	70	80	90	100	
30			×	×	×			4
40		×	×	×	×	×		9
50					×	×	×	9
60	×		×	×	×	×	×	15
70			×	×	×	×	×	15
80		×	×	×	×	×	×	23
90	×	×	×	×	×	×	×	24
100				×	×	×	×	22
Total	2	6	15	29	40	28	1	121

指摘され、一般的には品種間の遺伝子の差が大きい程二倍体雑種の稔実率は低くなると考えてよい様である。二倍体雑種の正常花粉率（二倍体に於ては稔実性を示すために環境変異のより少くない正常花粉率を用いた）と同一品種組合の四倍体雑種の稔実率との間の相関は第 1 図の如くであつた。

第 1 図を見ると、四倍体、二倍体共に稔実性の品種組合の他に、四倍体では稔実率が高く二倍体では不稔性のものと、四倍体では稔実率が低く二倍体では稔実性のものが多く、四倍体二倍体共に不稔性の品種組合は少い傾向があつて、明瞭ではないが、四倍体雑種の稔実率と二倍体雑種の稔実率との相関は負に傾く様である。この傾向は大陸型品種群と島型品種群との間の品種組合に於ては稍明瞭である様に思われる。二倍体雑種の不稔性は重複した配偶子発育遺伝子の差に依て起り(5)、四倍体雑種に於ける稔実率の上昇は后述の様に主として両親遺伝子の互助的作用によると考えられるが、稔実率の変異の関係から見ると、表面上あたかもゲノムが異なる種の間の二倍体雑種が不稔であつて四倍体雑種が稔実性となる

第 3 表 F_1 の稔実率と親品種の平均稔実率との相関

Table 3. Correlation between the fertility in F_1 and the average fertility of parental varieties

	Fertility in F ₁ (%)									Total num of crosses
	0	10	20	30	40	50	60	70	80	
Fertility in parents (%)										
0	1		1	1			1			4
5	2	4	5	5	3		5			24
10	2	3	4	3	4	3	3			22
15	3	5	1	5	5	4	3	2	1	29
20	2	4	1	4	4	2	1	1		19
25	1	3			4	2	1	3		14
30			1	2	2			1		6
35							1	2		3
Total	11	19	13	20	22	11	15	9	1	121

第 4 表 四倍体 F_1 雑種の間の相関（相関係数）

Table 4. Correlation among tetraploid F_1 hybrids (Correlation coefficient)

Characters (1)	Characters (2)	r	n
Fertility of F_1 (4x)	Average fertility of parents (4x)	0.215*	121
Fertility of F_1 (4x)	Fertility of F_1 in 2x (% of good pollen)	-0.017	116
	Fertility (Continental×Insular)	-0.120	64
	Fertility (Conti.×Conti. & Insular×Insular)	0.061	52
Fertility of F_1 (4x)	Good pollen percentage of F_1 (4x)	0.450**	116
Good pollen percentage of F_1	Good pollen percentage of F_1 in 2x	0.104	122
	Good (Continental×Insular)	0.072	65
	Good (Conti.×Conti. & Insular×Insular)	-0.005	57
Fertility of F_1 (4x)	Ratio of plant height of F_1 to the average of parents (4x)	0.466**	118
Good pollen percentage of F_1 (4x)	"	0.331**	116
"	Average good pollen percentage of parents (4x)	0.171	125

* between 5% and 1% levels

** beyond 1% level

のと類似した傾向が見出される事は興味のある事実である。

尙前報 (6) に述べた様に、四倍体品種の稔実率は品種即ち遺伝子型の特性であるから、親品種の稔実率が F_1 稔実率に如何に関係あるかを調査した。その結果は第 3 表 (第 4 表参照) の如くであつて、両親品種の平均稔実率と F_1 の稔実率との間には弱い相関 ($r=0.215$) が存在するに止まり、親品種の F_1 に対する影響はあまり明瞭ではなかつた。恐らく両親の遺伝子型は共に低い稔実率を示すものであつても、その組合は遺伝子の相互作用によつて高い稔実率を示し得るのであらうと思われる。

2) 正常花粉率

四倍体雑種の正常花粉率は第 5 表に示す様に品種組合に於て略 45%~95% であつた。稔実率の場合と異なり、大陸型品種群内又は島型品種群内の品種組合せに比較して両品種群間の組合せには正常花粉率が高いものが多いという様な傾向は見出されなかつた。大陸型品種 108 (白殻) 又は 414 (P.T.B. 10) を母本とする場合には、大陸型 × 大陸型には大陸型 × 島型よりも正常花粉率が高いものが多い様であつた。

しかし四倍体雑種の正常花粉率と二倍体の同一組合せの雑種の正常花粉率との間の相関を調査すると、第 2 図に示す様に、二倍体四倍体共に正常花粉率が比較的高いものの他に、二倍体で高く四倍体で低いもの、四倍体で高く二倍体で低いものが多く、四倍体、二倍体共に低いものは少なかつた。従つて稔実率の場合同様に、四倍体雑種の正常花粉率と二倍体雑種の正常花粉率とは互いに反対になる場合が少くない事が認められる。

第 5 表 種々の品種組合の F_1 雑種の間の正常花粉率の変異

Table 5. Variation of good pollen percentage among F_1 hybrids of various varietal combinations

Maternal varieties	Paternal varieties	40	50	% of good pollen					90	100	Total num. of crosses
Continental	Continental		1	1	6	13	13				34
Continental	Insular	2	5	12	16	21	9				65
Insular	Continental			2	7	6	6	1			22
Insular	Insular										
Total		2	6	15	29	40	28	1			121

第 6 表 F_1 に於ける稔実率と正常花粉率との相関

Table 6. Correlation between fertility and good pollen percentage in F_1 s

	Fertility (%)										Total
	0	10	20	30	40	50	60	70	80		
% of good pollen											
40	1			1							2
50	1	4		1							6
60	3	2	4	2	2		1				14
70	2	4	6	4	5	4	4				29
80		6	2	9	8	4	4	5			38
90	1	2	2	2	5	3	6	4	1		26
100					1						1
Total	8	18	14	19	21	11	15	9	1		116

尙四倍体種雜の正常花粉率と稔実率との間の相関は第 6 表の如くであつた ($r=0.450$)。第 6 表を見ると、正常花粉率が低い品種組合は概して稔実率も低いが、正常花粉率が高いものの中には稔実率の変異が著しい。これは稔実率は正常花粉率の他の種々の条件に影響されるためであろう。

3) 稈長、其の他の形質

第 7 表に示す様に四倍体種雜の稈長は概して両親種よりも大きくなり、両親平均に対する比率は品種組合せに依り略 80~140% であつた。大陸型品種群内或はその島型品種群との種雜に於ては、稈長が両親より高くなる傾向が顕著である。

尙一般に四倍体種雜には両親の四倍体品種に較べて生育が良好なものが多い。稈長の他、分蘖数、穂数、穂長、一穂粒数等に就ても、品種組合に依ては親品種より著しく増加する場合がある事が認められた。その原因は種雜強勢によるのであらうと考えられる。

種雜の稈長の両親平均に対する比較と稔実率との間には、第 8 表に示す様に相関が顕著であり ($r=0.468$)、又正常花粉率との間にも相関が見出された ($r=0.311$)。

第 7 表 F₁ 稈長の親品種平均に対する比率の変異

Table 7. Variation of the ratio of plant height of F₁ to the average of parental varieties

Maternal varieties	Paternal varieties	Ratio in %							Total num. of crosses
		80	90	100	110	120	130	140	
Continental	Continental	2		7	5	10	8	1	33
Continental	Insular		3	14	14	16	12	4	63
Insular	Insular	1	2	7	6	2	1	1	20
Total		3	5	28	25	28	21	6	116

第 8 表 F₁ の稔実率と稈長の親品種平均に対する比率との相関

Table 8. Correlation between the fertility of F₁ and the ratio of plant height of F₁ to the average of parental varieties ($r=0.468$)

	Fertility (%)									Total
	0	10	20	30	40	50	60	70	80	
Ratio of plant height in %										
80	2	1								3
90		1	2	1	1					5
100	6	7	5	4	2	3	1			28
110	2	4	2	8	3	4	3			26
120		2	1	4	9	3	4	4	1	28
130		2	2	1	6	1	4	5		21
140		1	1	1			3			6
Total	10	18	13	19	21	11	15	9	1	117

考 察

四倍体の不稔性の原因としては、本研究の各報に述べた観察結果によると、次の様な事が考えられる。
a) 染色体行動の異常：次報に述べる様に、花粉母細胞の第一分裂后期又は第二分裂中期に見出される染色体数は、約 70% の細胞に於ては 24:24 であつて、23:25 等の不等分裂は比較的少い。従つて四価及び一価染色体形成に基く不等分裂と、それによる配偶子退化は不稔性の一部の原因になるであらうが、これだけで四倍体の不稔性を説明することはできないと思われる。

- b) 配偶子の發育途中に於ける退化：正常花粉率は品種によつて略55%~95%であつて、他の種々の形質と共に品種の特性である事が認められた(6)。恐らく正常胚嚢率もこれと同様であろう。配偶子の發育を支配する遺伝子の組合は品種によつて異なるため、それ等の遺伝子が倍加した場合その作用が如何に変異するか、又これに依て定まる配偶子退化の程度は品種の特性となるのであらうと思われる。
- c) 花粉發芽又は受精力の低下：四倍体稻の花粉發芽はまだ觀察されていないが、本報第1表に示す様に、ある品種(414)では交配成功率は自然授粉の稔実率より高い事、又一般に稔実率は正常花粉率より低い事等から考えると、四倍体花粉の發芽力又は受精力は品種に依て異なり、稔実率に關与すると考えられる。
- d) 一般的生活力(Vigor)の低下：同一品種の四倍体の個体間變異に於ては稈長が高く出穂の早い個体は稔実率が高い(6a)。又種々の品種組合の雜種の間にも、稈長の高いものは稔実率が高い傾向が見出される。この様な点から見ると四倍体の稔実率は成長の際の生活力に支配される様である。
- e) 環境条件に対する反応：二倍体に於て多肥栽培、高温或は低温等に於て稔実率が低下するのと同様の現象は四倍体にも存在する筈である。四倍体に於ても二倍体同様に稔実率は概して高温期に出穂する場合に低くなり、この傾向は鳥型品種に於ては特に甚だしい様であつた(6b)。

前報(6a)に述べた様に、四倍体に於ては同一品種内の個体間の稔実率その他の形質の變異が著しい。この事は F_1 雜種に於ても同様であらうが、多数の雜種の間に見出された現象は一般的傾向を示すと考えてよいであらう。本研究によると、四倍体雜種の稔実率は品種組合せに依て異なるが、概して両親より高いものが多く、この様な品種組合は大陸型品種群と鳥型品種群との間に稍多い傾向がある。又稈長に就ても同様な傾向が見出される。雜種の稔実率が両親より高くなるのは、四倍体稻の不稔性の原因として考えられる上記の種々な現象の中、主としてどの点が改善されるためであるかを指摘する事は困難である次報に述べる様に、雜種に於ては親品種より染色体の行動が稍正常となるが、その変化はあまり大きくない。恐らく雜種の稔実率上昇は染色体行動の他、上記の種々の点が共に改善されるためであつて、それは両親の遺伝子の間の互助的作用によるのではないかと思われる。又その互助作用の一部は稈長等に見られる雜種強勢となつて表れると考えてよいであらう。恐らく大陸型品種と鳥型品種との間には遺伝子の差が大きいため、両者の遺伝子が組合せられると、その互助的作用が大きくなる場合が多いのであらうと思われる。一方二倍体雜種に於ては配偶子發育に關与する遺伝子の差に依て雜種不稔性が生じる。従つてゲノムが異なる種間雜種に於て染色体の不接合のために不稔性の二倍体雜種が染色体倍加に依て稔実性になるのと稍類似した傾向が、稻品種間雜種の二倍体と四倍体との間に見出されるのであらう。

摘 要

1. 東亞各地の種々の品種から得られた四倍体の間の交雜を行い、 F_1 雜種の稔実率、正常花粉率、稈長等を調査した。交配には加茂氏除雄法を用い、合計121組合の F_1 雜種を得た。
2. 雜種の稔実率は品種組合によつて著しく異なるが、概して両親品種よりも高くなる場合が多い。この様な雜種は大陸型品種と鳥型品種との間に稍多く見出される様であつて、二倍体雜種の稔実率(正常花粉率)と四倍体雜種と稔実率との相関は稍負に傾く事が認められた。
3. 雜種は一般に生育良好であつて、稈長は両親の平均より高くなるものが多かつた。この様な品種組合は大陸型品種と鳥型品種との間に稍多い様であつた。又稈長の両親に対する比率と稔実率との間には相関が見出された。この様な点から雜種に於ける稔実率の向上は主として両親の遺伝子の互助的作用によるものではないかと考えられる。

文 献

1. 加茂巖 1938. 水稻交配に於ける人為的開花の応用とこれに関する二、三の実験. 明峯教授記念論文集 102—131.
2. Cua, L.D. 1951. Fertile tetraphids of Japonica×India in rice. *Proc. Jap. Acad.*, 27(1).
3. 盛永俊太郎, 栗山英雄 1946. 遺伝学雑誌, 21 (5—6).
4. Oka, H. 1952. Phylogenetic differentiation of the cultivated rice plant. II Intervarietal hybrid sterility. *Jour. Agr. Res. Taiwan. Agr. Res. Inst.*, 3(1) 50—63.
(又は, 岡彦一 1954: 雑種不稔性に依る稲品種の分類. 育種学雑誌, 3(3, 4): 1—6)
5. Oka, H. 1952. Gene analysis of intervarietal hybrid sterility in rice. *Taiwan Agr. & Forestry* 6(11) 53—64.
(又は, 岡彦一 1953. 稲品種間雑種不稔性の機構, 育種学雑誌, 2(4) 217—224-
6. 岡彦一 1953. (a) 四倍体稲の個体間変異(四倍体稲の研究第2報) 遺伝学雑誌, 29(1) 18—25.
(b) 四倍体稲品種間の各種形質の変異(四倍体稲の研究第3報) 遺伝学雑誌, 29(2) 53—67.

Summary

OKA, H. STUDIES ON TETRAPLOID RICE IV. F_1 HYBRIDS BETWEEN TETRAPLOID VARIETIES OF RICE.

1. Tetraploids induced from various varieties of Eastern Asia were crossed with certain tetraploid varieties, and fertility, good pollen percentage, plant height and other characters in the F_1 plants were observed. Kamo's castration method was used and F_1 s of 121 different variety combinations were obtained.

2. The F_1 s were generally higher in fertility than the parental varieties, though different according to the variety combination. Those having high fertilities were to some extent larger in number among variety combinations between the Continental and the Insular groups. And fertility in tetraploid hybrids seemed to correlate slightly negatively with the fertility in the corresponding diploid hybrids.

3. In the percentage of good pollen, though the above-mentioned phenomena were not seen, a number of variety combinations showing high good pollen percentages on tetraploid level were found among those sterile on diploid level. Good pollen percentage was found to correlate with the fertility in seed setting.

4. F_1 plants were generally vigorous in growth, and tended to be higher than the parental varieties. This tendency seemed to be remarkable in the crosses between the Continental and the Insular groups. And the ratio of the plant height of F_1 to the average of parents was found to correlated with fertility. Considering these phenomena, the rise of fertility in the F_1 seems in a greater part to be due to the complementary effect of genes of parental varieties.