Akira KONDO and Usaburo MIZUSHIMA : Fundamental studies on rice breeding through hybridization between Japanese and foreign varieties. XIII. On the *C-gl* linkage relation in the progeny of the cross, Surjamkhi $\times$ Norin No.1*. (With English summary, p.22) Jap. J. Breeding Vol.15, No.1. 1965

日本稲と外国稲との交雑による育種の基礎的研究

XIII. 雑種後代における *C-gl* 連鎖について

近 藤 晃**・水島宇三郎

(東北大学農学部)

著者等は、さきに、Surjamkhi と農林1号との間で *C* 座が包含逆位、または、転座によつて位置を異にするものとして説明できる異常な分離を明らかにした(水島・近藤, 1959, '60)。もしも、この仮定が事実とすれば、従来、日本稲や外国稲で明らかにされている *C-gl* の連鎖関係に、組換え価で異なるものや、全く独立に行動する場合等のあることが期待される。

本報告で述べる結果は、供試した5組の検定交雑のすべてで、*C* と *gl* との連鎖の存在を示し、異常の原因は、*C* の潜性転座によるよりも、むしろ、包含逆位や部分相同な重複染色体の対合による可能性の高いことが示唆される。

I. 材料・方法

材料は、 F_2 Surjamkhi $\times$ 農林1号の着色系統と日本産分析品種北海糯1号との交雑の F_1 ならびに F_2 である。 F_2 系統はすべて粳 (gl^+) であり、その中から着色系統、すなわち、*C* 遺伝子の優性をもつ系統の中から無作為に5系統を抽出し、各系統当り1個体を選んで被分析系統とした。

分析品種北海糯1号は、 C^+A^+Pgl の遺伝子型を有し、*C-gl* の連鎖関係は相引の状態となつている。

糯粳性の判定は、I-KI 液で染色する方法をとり、花粉は400倍の顕微鏡下で、胚乳は肉眼で玄米の切断面の呈色をしらべた。染色液は花粉の場合には、Lugol氏液の10~15倍、胚乳の場合には約5倍に稀釈したものをを用いた。

供試した F_1 には部分不稔性のものがある。それ故に、花粉の糯粳性分離調査の対象を次のように定めた。すなわち、1) 大きさは適当で大き過ぎず、小さ過ぎないも

の、2) 内容はよく充実し、澱粉粒の蓄積も豊かで、I-KI 染色で隙間なく染るもの。したがつて、わづかに認められる澱粉粒によつて糯粳の判別が可能な場合でも、小型で發育不充分と思われるものや、大きさはたとえ適度であつても澱粉蓄積の量的に少ないものは除外した。

花粉稔性は糯粳性調査の対象となつたものを正常なものとし、全観察花粉粒数に対する正常花粉粒数の百分率をもつてあらわした。また、種子稔性は、健全な主茎と第一次分蘗の中から2穂を選び、穎花数に対する稔実花数の百分率をもつてあらわした。

II. 実験結果

1. F_1 植物

供試した検定交雑 F_1 にみられる糯粳性の分離は表1に示したとおりで、 F_1 に生ずる花粉では、 F_1 -15-2に粳の有意な減少がみられ、また、 F_2 種子での分離では、 F_2 -15-2で粳の減少、 F_1 -16-1で糯の減少による有意なふれがみられた。その他の分離には有意なふれはみられなかつた。

2. F_2 植物の分離

花青素着色の分離については、既に前報で述べたので、ここでは省略し、糯粳性の分離、および、それと花青素着色の分離との関係について述べる。

糯粳性を単独に扱つた分離を示すと表2のとおりである。ただし、これらの F_2 ではかなり著しい不稔性を示す個体が分離した。かような不稔性個体では糯粳性の調査にあたり、充分な種子を得られない場合があり、 $glgl^+$ なる遺伝子組成をもつ個体、すなわち、キセニヤで、粳:糯=3:1の分離が期待される個体で、糯種子が発見されないために gl^+gl^+ と判定された個体かなりの数におよぶように思われ、 gl^+gl^+ と判定された個体の過多、 gl^+gl の個体の不足の傾向が見られた。したがつて、分離比の検定にあたつては、この誤差を除外する目的で、 gl^+gl^+ と gl^+gl とを一括し、これと $glgl$ 個体との

* Contribution from Plant Breeding Laboratory, Faculty of Agriculture, Tohoku University, Japan, No. 39.

** 現在は群馬県農業試験場
1963年9月4日受領

Table 1. Segregation of glutinous character in pollen and in endosperms of seeds born on the F_1 hybrids from the testcrosses between F_5 's Surjamkhi $\times$ Norin No.1 and Hokkaimochi No.1.A. Segregation in F_1 pollen.

Strain No.	Stainable pollen (%)	Observed number			Theoretical number (1 : 1)		χ^2	P
		gl^+	gl	Total	gl^+	gl		
F ₁ -15-2	70	800	1015	1815	907.5	907.5	25.46	<0.001
F ₁ -17-2	86	1287	1275	2562	1281.0	1281.0	0.04	0.9~0.8
F ₁ -18-1	93	2264	2230	4494	2247.0	2247.0	0.24	0.7~0.5
F ₁ -20-3	83	1306	1445	2751	1375.5	1375.5	7.02	0.01~0.001

B. Segregation in endosperms of seeds born on the F_1 's.

Strain No.	Seed fertility (%)	Observed number			Theoretical number (3 : 1)		χ^2	P
		Non-gl.	Glutinous	Total	Non-gl.	Glutinous		
F ₁ -15-2	75.26	195	108	303	227.25	75.75	18.30	<0.001
F ₁ -16-1	?	372	79	451	338.25	112.75	13.46	<0.001
F ₁ -17-2	85.98	242	58	300	225.00	75.00	5.13	0.05~0.02
F ₁ -18-1	86.74	232	68	300	225.00	75.00	0.86	0.5~0.3
F ₁ -20-3	75.65	224	76	300	225.00	75.00	0.01	1.0~0.9

Table 2. Segregation of glutinous character in F_2 progenies of the testcrosses between F_5 's Surjamkhi $\times$ Norin No.1 and Hokkaimochi No.1.

Strain No.	Observed number				Theoretical number (3 : 1)		χ^2	P
	Non-glutinous gl^+gl^+	Glutinous gl^+gl	Glutinous $glgl$	Total	Non-glutinous $gl^+gl^+ + gl^+gl$	Glutinous $glgl$		
F ₂ -45	66	115	102	283	212.25	70.75	17.24	<0.001
F ₂ -46	68	53	23	144	108.00	36.00	7.25	<0.001
F ₂ -47	86	123	63	272	204.00	68.00	0.489	0.5~0.3
F ₂ -48	65	103	61	229	171.75	57.25	0.326	0.7~0.5
F ₂ -49	90	109	66	265	198.75	66.25	0.000	1.00

Note : 1. The origin of the F_2 progenies used is as follows :F₁-15-2 : F₂-45, F₁-16-1 : F₂-46, F₁-17-2 : F₂-47, F₁-18-1 : F₂-48, F₁-20-3 : F₂-49 (see Table 1).

2. Some F_2 plants were so highly sterile that the authors failed to examine sufficient number of their seeds. Therefore, there is an apprehension of misjudging the heterozygotes, gl^+gl , as gl^+gl^+ . To avoid the ambiguity, the test of goodness of fit has been made on the two classes, ($gl^+gl^+ + gl^+gl$) and ($glgl$), as seen in the table.

分離を検定した。

F₂-47, -48 および -49 の3系統では、期待される3:1の分離比によく適合する結果が得られたが、F₂-45では、F₂種子のキセニヤで観察された分離と同様に稈性個体の減少により有意なふれがみられた。F₂-46では、F₂種子のキセニヤで観察された分離と同様に糯性個体の減少によつて有意なふれがみられた。

花青素着色と糯稈性との間の関係については表3にまとめてかかげた。Cと gl との間の独立性検定の結果か

ら、両遺伝子間に連鎖の存在が示唆された。

正常な糯稈性分離のみられたF₂-47, -48 および -49では、それぞれ19.15%, 43.22% および18.62%の組換え価が得られた。なお、F₂-45では糯稈性の分離が異常なることにより、また、F₂-46では糯稈性と花青素着色のそれぞれの異常分離により、組換え価の算出を単純に行なうことはできないので、考察の項でとりあげることとする。

Table 3. Linkage relation between anthocyanin coloration and glutinous character observed in F_2 of the testcrosses F_5 's (Surjamkhi $\times$ Norin No. 1) $\times$ Hokkaimochi No. 1.

Strain No.	Colored apiculus		Colorless apiculus		Total	Independency		Recombination value calculated
	Non-gl. (1)	Glutinous (2)	Non-gl. (3)	Glutinous (4)		$\chi^2_{(1)}$	P	
F_2 -45	130	56	51	46	283	8.2917	0.01~0.001	?
F_2 -46	46	17	75	6	144	10.119	0.01~0.001	?
F_2 -47	149	19	60	44	272	28.336	<0.001	19.15
F_2 -48	135	34	33	27	229	14.121	<0.001	43.22
F_2 -49	122	16	67	50	265	35.674	<0.001	18.62

Strain No.	R. V. (%)	Theoretical ratio				Theoretical number				$\chi^2_{(3)}$	P
		(1)	(2)	(3)	(4)	(1)	(2)	(3)	(4)		
F_2 -47	19.15	7.9535 : 1.0465 : 4.0465 : 2.9535				135.21	17.79	68.79	50.21	3.65	0.5~0.3
F_2 -48	43.22	2.4282 : 0.5718 : 0.5718 : 0.4282				139.01	32.74	32.74	24.51	0.34	1.0~0.9
F_2 -49	18.62	7.9386 : 1.0614 : 4.0614 : 2.9386				131.46	17.58	67.27	48.67	0.85	0.9~0.8

Note: The two non-glutinous classes, (1) and (3), include both heterozygous (gl^+gl) and homozygous (gl^+gl^+) individuals. The recombination value was calculated by MURTY's method (MURTY, 1954).

Table 4. Linkage relation between C - and gl -gene observed in F_2 -45 from the testcrosses F_5 's (Surjamkhi $\times$ Norin No. 1) $\times$ Hokkaimochi No. 1.

A. On the assumption that half of the non-glutinous F_1 pollen are non-functional.

Phenotype			Observed number	Expected number				
				r=0	r=10%	r=20%	r=25%	r=50%
				x=0	x=1/9	x=1/4	x=1/3	x=1
Colored apiculus	Non-gl.	48+ 87x+45x ²	130	141.50	139.02	136.90	135.71	132.66
	Glutinous	18+ 48x+24x ²	56	53.06	56.42	59.43	61.23	66.33
Colorless apiculus	Non-gl.	16+ 41x+19x ²	51	47.17	49.64	51.77	52.96	56.01
	Glutinous	14+ 16x+ 8x ²	46	41.27	37.91	34.90	33.10	28.00
Total		96+192x+96x ²	283	283.00	282.99	283.00	283.00	283.00
χ^2				1.94	2.33	4.07	5.77	13.66
P				0.7~0.5	0.7~0.5	0.3~0.2	0.2~0.1	0.01~0.001

B. On the assumption that a quarter of both gl^+ pollen and gl^+ ovules infunfunctional.

Phenotype			Observed number	Expected number				
				r=0	r=10%	r=20%	r=25%	r=50%
				x=0	x=1/9	x=1/4	x=1/3	x=1
Colored apiculus	Non-gl.	366+ 720x+369x ²	130	142.94	140.51	138.40	137.46	134.01
	Glutinous	144+ 384x+192x ²	56	51.98	55.27	58.22	59.56	64.97
Colorless apiculus	Non-gl.	132+ 336x+159x ²	51	47.65	50.09	52.20	53.13	56.58
	Glutinous	112+ 128x+ 64x ²	46	40.43	37.14	34.19	32.85	27.43
Total		784+1568x+811x ²	283	283.00	283.01	283.01	283.00	282.99
χ^2				2.48	2.90	4.67	5.95	14.47
P				0.5~0.3	0.5~0.3	0.2~0.1	0.2~0.1	0.01~0.001

Note: The letter, r , represents the recombination value.

The letter, x , represents the ratio of recombinants vs. non-recombinants.

III. 考 察

花青素着色につき 9:7, 糯稈性につき 3:1 の分離が観察される F_2 -47 および F_2 -49 の 2 系統では, Minimum discrepancy 法により, $C-gl$ の組換え価を容易に算出することができた。その値は約 20% で, 従来報告されているものとはほぼ等しい結果が得られた。しかし F_2 -48 では, 従来の $C-gl$ の組換え価と比較してあまりに大きすぎる 43% という値が得られた。しかし, これに近い値は品種間雑種についても得られた(水島・近藤, 1962)。3 系統の平均は 27% となり, 従来の報告と大差ない値といえる。 F_2 -45 では, 花青素着色につき 45:19 の分離を示し, C 座に重複のあることが推論されたが, 糯稈性の分離に関しては糯の顕著な増加により 2:1 に近い比率で分離している。

まず, 稈先着色を別として, 糯稈性分離が 2:1 に近い比となる場合を列举すると, 次の 3 種類となる。

- 1) 稈性花粉の 1/2 が受精にあづからない場合
- 2) 稈性花粉の 1/4 と稈遺伝子 gl^+ を受けとつた卵の 1/4 とが受精にあづからない場合
- 3) gl^+ と相引の型で不稈原因 x が連鎖するために, gl^+ の配偶子が gl 配偶子にくらべて一層多く死ぬことにより稈が減少する場合。ただし, この場合の不稈は, この x と独立に行動する不稈原因 y と, x とが補足してあらわれるものとする。

さて, 1) および 2) を前提として期待される頻度は表 4 に示されるが, これらの両者で, $C-gl$ の組換え価を 20% 程度とすれば, ともに, 観察値は理論値に適合する。しかし, 独立とすると適合しない。したがって, F_2 -45 でも, 重複している C の一方は, 他の F_2 と同様に, gl と連鎖しているものと考えられる。

ただし, この雑種では F_1 の種子稈性が約 75% であるから, xy 配偶子が死ぬとする 3) の仮説が適用される可能性もある。

3) の場合に, x と gl^+ との組換え価 r は, 次の式から求めることができる。

$$\text{すなわち, 稈個体} = 5 + 14r + 8r^2 = 183$$

$$\text{糯個体} = 4 + 4r + r^2 = 101$$

より, 組換え価は 20.29% と計算される。また, C と gl との間の組換え価は, 従来, 20~30% といわれているから, $x-gl-C$ の関係位置にある場合には $x-C$ の組換え価は約 50%, すなわち, 独立の場合と同様になり, x によつて C の分離は乱されなくなる。したがって, この仮説も, F_2 -45 に適合することになる。

以上の結果から, F_2 -45 の場合に, 糯稈性の分離に異常をもたらす 3 種類の原因のいずれを適用しても, $C-gl$

の組換え価は 20~30% となるから, 重複している C 座の一方が gl と連鎖しているものと結論される。 F_2 -46 については, 糯稈性の分離にみられる異常の原因が不明なために, 組換え価の算出は行なわない。以上のように, F_2 -45 で重複している C 遺伝子の一方が gl と連鎖し, その組換え価が従来明らかにされている値とほぼ一致することから, C 欠失および C 重複と判定された系統で, 問題となる遺伝子は, C 遺伝子そのものであることが示唆された。

なお, これらの雑種で $C-gl$ の連鎖が常にみられることと, 従来, $C-gl$ の連鎖の存在は日本稲のみならず外国稲でも知られていることから, C の欠失や重複の起る原因は, C 座の転座によるものではなく, 重複している部分相同染色体間の対合により, 見掛上は転座ヘテロの場合と同一の分離様式をとるものと結論される。

IV. 摘 要

F_2 Surjamkhi $\times$ 農林 1 号にみられる異常分離の原因として, さきの報告で考えられた C 遺伝子の欠失, ならびに, 重複のおこる機構について, 再検討がなされた。さきの報告(水島・近藤, 1959, '60)では, C の異常分離の原因として, C 遺伝子座の潜性転座, または, 約 50% の組換え価をもつて包含逆位でずれていることが推論された。

本研究は, F_5 Surjamkhi $\times$ 農林 1 号の着色個体に北海糯 1 号 (C^+A^+Pgl) を交雑した F_2 で, 花青素着色と糯稈性の両形質の分離を調査した。供試された F_5 個体中の 1 個体は C 遺伝子を重複してもつ系統 ($C^B_1C^BAP$) と判定され, しかも, その C 遺伝子の 1 つと gl とは明らかに連鎖関係があり, 独立遺伝しない。このことから, 重複や欠失を起こす遺伝子のうちの, C と判定されているものは, C 自体であることがあきらかである。

その他の 4 検定交雑 F_2 の中, 3 系統で $C-gl$ の組換え価が算出され, 従来明らかにされている値と近い大きさであることがわかつたので, C 遺伝子の異常分離の原因は, 包含逆位や, 潜性転座よりも, むしろ, 重複染色体の異常接合に帰せられるものと結論された。

参 考 文 献

- CHAO, L. F. 1928. Linkage studies in rice. *Genetics*, 13: 133-169.
 JODON, N. E. 1957. Inheritance of some of the more striking characters in rice. *J. Hered.*, 48: 181-192.
 近藤 晃・水島宇三郎, 1964a. 日本稲と外国稲との交雑による育種の基礎的研究. XI. インド稲 Surjamkhi の C 座重複について. *育種*, 14 (3): 150-156.
 ———, 1964b. 同上. XII. インド品種 Surjamkhi の C 座重複に関する検定交雑結果につ

いて。育種, 14 (4): 270-276.
 水島宇三郎・近藤 晃, 1959. 同上. I. 日本品種×
 インド品種の雑種で観察される花青素着色形質の異
 常分離. 育種, 9: 212-218.
 ———, 1960. 同上. II. 花青素着色
 形質の異常分離から帰納される供試日本及びインド

品種間の染色体構造差異. 育種, 10: 1-9.

———, 1962. 同上. IV. F_2 における
 糯稈性の異常分離. 育種, 12: 1-7.
 MURTY, V. N. 1954. Estimation of linkage by
 the method of minimum discrepancy. Genetics
 39: 581-586.

Summary

The authors reported already that duplication and deficiency of *C*-locus which bore the gene responsible for the production of chromogen in the rice plant occurred in F_2 of the cross, Surjamkhi×Norin No.1, and that it might be due to cryptic translocation or inversion (recombination value: ca. 50 per cent) of the gene locus (MIZUSHIMA and KONDO, 1959, '60). In the present paper reports the result of investigation of segregation in respect to *C* and *gl* genes in F_2 of the cross, F_3 (Surjamkhi×Norin No.1)×Hokkaimochi No.1.

The F_3 plants used consisted of five having non-glutinous endosperm and colored glume apiculus, and showed the effects of the dominant *C*- and *gl*-gene. One of them, however, was confirmed previously to have doubled *C*-loci, of genotype $C^B C^{B_1} A-Pgl^+$ (KONDO and MIZUSHIMA, 1964 b). *A* is the gene which converts the chromogen into anthocyanin and *P* distributes anthocyanin to the site of apiculus in glume. Hokkaimochi No.1 has glutinous endosperm and colorless apiculus whose genotype has been identified as $C^+ A^+ Pgl$.

In F_2 $C^B C^{B_1} A Pgl^+$ × Hokkaimochi No.1 a clear

linkage relationship was observed between *C*- and *gl*-gene. However, it was difficult to determine which of the two *C*-genes, C^B and C^{B_1} , was linked to *gl*. In the other three crosses the *C*-*gl* linkage was also confirmed and the recombination value was almost the same as reported by other workers (CHAO, 1928; NAGAO, 1951; JODON, 1957).

From the linkage between *C* and *gl* observed in the present experiment we consider that duplication and deficiency of *C*-locus in the hybrids reported is not due to its cryptic translocation. However, the possibility of change in position of *C*-locus from one side of *gl*-locus to the other by inversion, keeping a linkage relationship between the two, still remains. This was discussed briefly from the tetrasomic segregation of *C*-gene already observed in the hybrids one of whose parent was Surjamkhi (KONDO and MIZUSHIMA, 1964a) we concluded that the cause of duplication and deficiency is more probably attributable to a peculiar modes of conjugation of chromosomes bearing *C*-locus than to inversion as already suggested previously (KONDO and MIZUSHIMA, 1964 b).