稲の品種間雑種不稔性の遺伝子分析と配偶子の組合せによる競争受精*

(栽培稲の系統発生的分化 第8報)

岡 彦 一**

Hikoichi OKA: Gene analysis of intervarietal hybrid sterility and certation
due to certain combinations of gamete-development-genes in rice.
(Phylogenetic Differentiation of the Cultivated Rice Plant. VIII)

緒 言

筆者(2)は先に稲品種間雑種不稔性は配偶子の中にあつてその發育を支配する遺伝子(X)が2対以上重複し、異なる劣性遺伝子を有する品種間の雑種($X_1x_2 \times x_1x_2$)では一定の比率で劣性組合せ(x_1x_2)を受取り退化する配偶子が生じるために起ると考えられる事を指摘した。前報に述べた様にこの事は近縁であるが第3の品種Cとの雑種の稔実性が異なる2品種A, Bを選んで($A \times B$) $\times$ Cに於ける稔実率の分離を観察する事に依て証明される。前報に引續いて更に種々の品種の間のこの様な組合せの雑種に於ける配偶子發育遺伝子の分析を試みた。それらの結果によると、上記の結論を更に確実にする前報同様の稔実率の分離が見出されたが、それと共に($A \times B$) $\times$ CとC $\times$ ($A \times B$)とでは不稔性個体の分離

比の異なる事が見出され、配偶子發育因子は花粉の受精力を変更する作用もある事が指摘された。

本論文はこの様な場合に於ける配偶子發育因子の分析の結果を報告するものである。

材料及び方法

種々の品種組合せを観察したが、その中本報に述べるものは(108 $\times$ 101) $\times$ 521及び(108 $\times$ 143) $\times$ 563の正逆交雑である。親品種の品種名その他二、三特性とF₁雑種の正常花粉率は第1表の如くである。

稔実性を観察するためには前報同様に稔実率に依らずより正確に測定し得る正常花粉率を用いた。

観 察 結 果

(1) 近縁2品種のF₁と第3品種との雑種に於ける正常花粉率の分離

第1表 供試品種とそのF₁雑種
Table 1. List of the used varieties and their F₁s.

Variety No.	Name	Origin	Variety group	Endosperm	Crosses	% of good pollen
101	U-ku-tsing-you	Formosa	Continental	Non-glu.	108 $\times$ 101	98.5
108	Peh-kuh	"	"	"	108 $\times$ 521	26.6
143	Liu-t'ou-tu	"	"	"	521 $\times$ 101	91.9
521	Kisshin	Japan	Insular, temperate	"	108 $\times$ 143	96.0
563	Kinoshita-mochi	"	"	Glutinous	108 $\times$ 563	33.8
					563 $\times$ 143	91.0

第2表 F₁(108 $\times$ 101) $\times$ 521及びF₁(108 $\times$ 143) $\times$ 563の正逆交雑に於ける正常花粉率の分布
Table 2. Distribution of good pollen percentage in the reciprocal crosses of F₁(108 $\times$ 101) $\times$ 521 and F₁(108 $\times$ 143) $\times$ 563.

Crosses	% of good pollen																Total num. of plants
	90	85	80	75	70	65	60	55	50	45	40	35	30	25	20	15	
(108 $\times$ 101) $\times$ 521	2	5	3	13	4	3	2	2	4	5	9	6	5	1			64
521 $\times$ (108 $\times$ 101)				(32)							(32)						13
(108 $\times$ 143) $\times$ 563	1	3	8	8	6	7	4	3	8	9	5	16	12	9	5		104
563 $\times$ (108 $\times$ 143)				(37)							(25)		(42)				30
					2	1	3	1	2	4	3	1	4	5	2	2	
					(7)				(9)				(14)				

* 昭和28年2月10日受領

** 台湾省立農學院

～25%)とが32:32即ち1:1の比率で分離する事が認められる。この品種組合せに就てはF₂ $\times$ 521を観察し

F₁(108 $\times$ 101) $\times$ 521及びF₁(108 $\times$ 143) $\times$ 563の正逆交配に於ける正常花粉率の分離は第2表の如くであつた。第2表を見ると先づ(108 $\times$ 101) $\times$ 521では稔実性個体(正常花粉率90～60%)と不稔性個体(55

なかつたので、確実な結論は困難であるが、上記の分離から見ると、一応1組の配偶子発育遺伝子が関与し、108は X_1x_2 , 101は X_1X_2 , 521は x_1X_2 であろうと考えられる。しかし $F_1(108 \times 101)$ を花粉親とする場合、即ち $521 \times (108 \times 101)$ に於ては稔実性個体は著しく少数となる事が見出された。この事は2個の優性配偶子発育因子 X_1X_2 を有する花粉は受精力が比較的弱いと仮定すると、競争受精に依つて容易に説明される。

(108×143)×563 に於ても正逆交雑の間には同様な傾向が見出される。先づ正交雑に於ける正常花粉率の分離は稍連続的であるが、頻度分布から見ると正常花粉率 60% 以上は稔実性の高位の群に属し、それ以下のものは 55~40% の中位の群と 35~15% の低位の群に分れ夫々の個体数は 37:25:42 であろうと思われる。この様な分離は以下に述べる様に2組の連鎖した配偶子発育因子に依て説明される。即ち S_1S_2 及び T_1T_2 を夫々重複した配偶子発育因子とし、品種 108 は $s_1-t_1S_2T_2$, 143 は $S_1-T_1S_2T_2$, 563 は $S_1-T_1s_2t_2$ であつて、 S_1 と T_1 とは連鎖し、交叉価を p と仮定する (s_1-t_1 が独立であれば中位稔実性の個体が高位及び低位の個体よりも多くなるから観察結果と合わない) と、108×143 の F_1 では次の4種の配偶子を生じ、それらの 563 との雑種は夫々 100%, 75% 及び 62.5% ($-p/8$) の正常花粉率を示す事になる。

遺伝子型	頻度	563 との雑種に於ける正常花粉率 (理論値)	観察数
$S_1-T_1 S_2T_2$	$\frac{1}{2}(1-p)$	1.0	37
$S_1-t_1 S_2T_2$	$\frac{1}{2}p$	0.75	25
$s_1-T_1 S_2T_2$	$\frac{1}{2}p$		
$s_1-t_1 S_2T_2$	$\frac{1}{2}(1-p)$	$0.625 - \frac{p}{8}$	42

実際には S_1T_1 以外の種々の遺伝子の組替と環境変異

第3表 $F_2(108 \times 143) \times 563$ の各系統に於ける正常花粉率の分布
Table 3. Distribution of good pollen percentage in the strains of $F_2(108 \times 143) \times 563$

No. of strains	% of good pollen																	Num. of plants
	95	90	85	80	75	70	65	60	55	50	45	40	35	30	25	20	15	
3									1		1	3	2	4				11
4				2		1		2	1	2	1	1	2	3				15
5		1		1	2	1	1											6
6		1	2		1													4
7						1	2	2	4		3	2	1					15
9						1	1	1		3	2	3	1	2				14
10						1	1		1	1				1				5
11							1		5	2	4			1				13
13		1		1	2			2		1		2		1				10
14									2		1	3	5	2				13
15							1	1		3	1	1	1	1				9
16						2		1	2	2	5	2	1	1				16
17	1	1		3	2	2	1	1	2			1		1				15
18		1	1	1	1		5	1	1	2	1							14
19								1		2	3	1	2	3				12
21									2	2	4	3		2		1	1	15
22		2	3	2	2			1	1			2						13
23					1	1				1		2	1	1		1		8
24		1	1	1	1	3		1	1									9
25						1		1	3	1	2	1	1	1	2	1		14
26	1	1	1	2	2	1	2	1			1			1				13
27	1	1	2		1		1			1	1							8
28				1	2			1	2				2					8
30		1	2				1	3	2		2	2	1					14
31				1		2	1	3	3		1	2		1				14
32						1		1	2	1		2		1				8
33		1	2	2	1	1		1	1			1		2				12
34		1		1	1	2		1	1			1	1	1				10
35								2		1	2	1	1	1				8
36			1	1	2	1		2	2	1	1	2			1			14
38								1				3	1	1	1			7
39									1			4	3	1	3	1	1	14
40	1	1	3	1	1	2		2		1	1	2	1					16
41								1	1		1	5	3	1	1			13
42											1	6	5	1	1			14
43			1			1			2	1	1	2						8
Total	4	14	19	20	22	25	20	36	41	31	41	59	34	31	10	4	1	412

附表 1

正常花粉率	遺伝子型	頻度	観察数
1.0	$\frac{S_1-T_1 S_2T_2}{S_1-T_1 s_2t_2}$	$\frac{1}{2}(1-p)(1-s)^2 = 0.38(1-s)^2$	7
0.75	$\frac{S_1-T_1 S_2T_2}{S_1-T_1 s_2t_2}$	$p(1-s) = 0.24(1-s)$	9
0.625 - $\frac{p}{8}$	$\frac{s_1-t_1 S_2T_2}{S_1-T_1 s_2t_2}$	$\frac{1}{2}(1-p) = 0.38$	14

観察数 7:9:14 から s の値を求めると $s=0.26$ が得られる。

がこれに加わり、各群の正常花粉率は平均に於て上記の

第4表 108×143のF₂の遺伝子型と夫々の563との雑種に於ける正常花粉率の分離
Table 4. Genotypes of the F₂ of 108×143 and segregation of plants showing different good pollen percentages in the hybrid with 563.

No.	Genotypes	Frequency $\left(\begin{smallmatrix} p=0.24 \\ s=0.26 \end{smallmatrix}\right)$	Frequency of plants		
			1.0	0.75	0.625-p/8
(1)	$\frac{S_1-T_1}{S_1-T_1} \frac{S_2-T_2}{S_2-T_2}$	$\frac{1}{4}(1-p)^2(1-s)^2=0.103$	1.0		
(2)	$\frac{S_1-t_1}{S_1-t_1} //$	$\frac{1}{2}p^2(1-s)=0.028$	1.0		
	$\frac{s_1-T_1}{s_1-T_1} //$				
(3)	$\frac{s_1-t_1}{s_1-t_1} //$	$\frac{1}{4}(1-p)^2=0.188$		1.0	
	$\frac{S_1-T_1}{S_1-T_1} //$				
(4)	$\frac{S_1-t_1}{S_1-t_1} //$	$\frac{1}{2}p(1-p)(1-s)(2-s)=0.153$	0.5	0.5	
	$\frac{s_1-T_1}{s_1-T_1} //$				
(5)	$\frac{S_1-t_1}{s_1-T_1} //$	$\frac{1}{2}p(1-p)(2-s)=0.208$		0.5	0.5
	$\frac{s_1-t_1}{s_1-t_1} //$				
(6)	$\frac{S_1-T_1}{s_1-t_1} //$	$\frac{1}{4}(1-p)^2\{1+(1-s)^2\}=0.292$	$\begin{cases} 0.38 \\ =\frac{1}{2}(1-p) \end{cases}$	$\begin{cases} 0.24 \\ =p \end{cases}$	$\begin{cases} 0.38 \\ =\frac{1}{2}(1-p) \end{cases}$
	$\frac{S_1-t_1}{s_1-T_1} //$				
(7)	$\frac{S_1-t_1}{s_1-T_1} //$	$\frac{1}{2}p^2(1-s)=0.028$	$\begin{cases} 0.12 \\ =\frac{1}{2}p \end{cases}$	$\begin{cases} 0.76 \\ =1-p \end{cases}$	$\begin{cases} 0.12 \\ =\frac{1}{2}p \end{cases}$
	$\frac{s_1-T_1}{s_1-T_1} //$				

配した。その次代の各系統に於ける正常花粉率の分離は第3表の如くであった。この観察結果を直接に解釈する事は困難であるが、以下に述べる様に、全個体間の正常花粉率の変異及び系統間に各種遺伝子型が存在する確率とを求め、F₁×563に於ける遺伝子の仮定から得られる夫々の理論数と比較して F₁×563 に於ける仮定の適合性を調査した。

(a) F₂×563 全個体間に於ける正常花粉率の変異とその理論分布との比較

上述の理論によると 108×143 の F₂ には第4表に示す様に7種の遺伝

理論値より約 25% 低下していると考え、第2表に示す観察結果を説明し得る。S₁T₁間の交叉価 p は分離比 37:25:42 から計算すると 0.24 である。

逆交配 563×(108×143) では稔実性高位の個体は低位の個体より著しく少ない。これは2個の優性遺伝子 S₁S₂ 又は T₁T₂ を有する花粉は1個の優性遺伝子を有するものより受精力が低いためであろうと思われる。その受精率を 1-s とすると、563×(108×143) の分離比は附表1の様である。

(2) F₂(108×143)×563 に於ける正常花粉率の分離(上記の遺伝子型の仮定と p 及び s の値の信頼性の検査)

上記の F₁×563 に基づく遺伝子の仮定と p 及び s の値の信頼性を知るため、108×143 の F₂ 36 個体を夫々 563 と交

子型が分離し、夫々 563 との雑種に於て異なる正常花粉率の分離を示す筈である。

第4表に依て先づ各遺伝子型に於ける稔実性高位、中位及び低位の個体の頻度を合計すると次の様になる。

正常花粉率理論値	頻度	p=0.24, s=0.26 のときの頻度 (個体数)	p=0.24, s=0 のときの頻度 (個体数)
1.0	$\begin{cases} \frac{1}{4}(1-p)^2(1-s)^2 + \frac{1}{4}p(1-p) \\ \times (1-s)(2-s) + \frac{1}{8}(1-p)^3 \times \\ \left\{ 1+(1-s)^2 \right\} + \frac{1}{4}p^3(1-s) \end{cases}$	0.225 or 0.294 (121.1)	0.349 (143.6)
0.75	$\begin{cases} \frac{1}{2}p^2(1-s) + \frac{1}{4}p(1-p)(2-s)^2 \\ + \frac{1}{4}p(1-p)^2\{1+(1+s)^2\} \\ + \frac{1}{2}p^2(1-p)(1-s) \end{cases}$	0.230 or 0.300 (123.6) (x ₁)	0.302 (124.8)
0.595	$\begin{cases} \frac{1}{4}(1-p)^2 + \frac{1}{4}p(1-p)(2-s) \\ + \frac{1}{8}(1-p)^3\{1+(1-s)^2\} \\ + \frac{1}{4}p^3(1-s) \end{cases}$	0.311 or 0.406 (167.3) (x ₂)	0.349 (143.6)
合計		0.766 or 1.000 (412.0)	1.000 (412.0)

これに基づいて以下の様に $F_2 \times 563$ の各系統の合計に於ける正常花粉率の理論分布を求めた。先づ稔実性高位の個体群の平均稔実率を m とし、高位の群と中位の群の差を d_1 、高位の群と低位の群の差を d_2 、中位群に属する個体の頻度を x_1 、低位群に属する個体の頻度を x_2 とすると

$$\text{全個体平均正常花粉率} = m - d_1 x_1 - d_2 x_2$$

d_1 及び d_2 は理論上夫々 0.25 及び 0.405 であり、 x_1 及び x_2 は上記の計算によると夫々 0.300 及び 0.406 である。第3表に示す観察結果に依ると正常花粉率の全個体平均は 0.539 であつた。従つて $m - 0.075 - 0.164 = 0.539$, $m = 0.778$ が得られ、稔実性高位、中位及び低位の個体群の平均稔実率は夫々 0.778, 0.528 及び 0.373 である事が判る。

第二に一般にある形質に就いて異なる2種の個体が混合した集団に於て、両種個体の間の差を d 、一方の頻度

を x とすると、この集団内のバリエーションは $d^2 x(1-x)$ である。同様にして稔実性高位、中位及び低位の個体が上記の比率で分離する事に依て生じる集団内バリエーションは

$$d_1^2 x_1(1-x_1) + d_2^2 x_2(1-x_2) - 2 d_1 d_2 x_1 x_2 = 0.02790$$

である。第3表に示す観察結果から全個体間の正常花粉率のバリエーションを求めると 0.03698 であつた。従つてこのバリエーションの中の S , T 2組の配偶子発育因子以外の遺伝子の分離と環境変異に依る部分 (R) は $0.03698 - 0.02790 = 0.00898$ であると考えられる。従つてその標準偏差は $\sqrt{0.00898} = 0.0947$ となる。(同様な方法で $F_1 \times 563$ に就いて計算した処、 $\sqrt{R} = 0.0912$ であつて、 $F_2 \times 563$ に於ける 0.0947 と略一致する事が認められた。)

S , T 以外の遺伝子と環境による変異 (R) は正常分布であると仮定すると、 $F_2 \times 563$ の全個体間に於て正常花粉率は第5表の如く分布するはずである。これを第3

第5表 $F_2 (108 \times 143) \times 563$ の各系統の合計に於ける正常花粉率の理論分布
Table 5. Theoretical distribution of good pollen percentage in the pooled data of $F_2 (108 \times 143) \times 563$

Class limit	Plants high in good pollen percentage				Plants medium in good pollen percentage				Plants low in good pollen percentage			
	d	d/σ	1/2(1-a)	Freq.	d	d/σ	1/2(1-a)	Freq.	d	d/σ	1/2(1-a)	Freq.
0.975	0.197	2.075	0.481	0.019								
				0.042								
0.925	0.147	1.584	0.439	0.093								
0.875	0.097	1.020	0.346	0.156								
0.825	0.047	0.495	0.190	0.203				0.005				
	(0.778)			0.203	0.247	2.60	0.495	0.014				
0.775	0.003	0.032	0.013	0.199	0.197	2.075	0.481	0.042				
0.725	0.053	0.558	0.212	0.149	0.147	1.548	0.439	0.093				
0.675	0.103	1.086	0.361	0.085	0.097	1.020	0.346	0.156	0.252	2.660	0.496	0.004
0.625	0.153	1.610	0.446	0.038	0.047	0.491	0.190	0.203	0.202	2.125	0.483	0.013
0.575	0.203	2.140	0.484	0.012	(0.528)			0.203	0.152	1.600	0.445	0.038
0.525	0.253	2.660	0.496	0.004	0.003	0.032	0.013	0.199	0.102	1.075	0.359	0.086
0.475					0.053	0.558	0.212	0.149	0.052	0.547	0.207	0.152
0.425					0.103	1.086	0.361	0.085	0.002	0.021	0.008	0.199
0.375					0.153	1.610	0.446	0.038	(0.373)			0.201
0.325					0.203	2.140	0.484	0.012	0.048	0.505	0.193	0.156
0.275					0.253	2.660	0.496	0.004	0.098	1.031	0.349	0.092
0.225									0.148	1.560	0.441	0.040
0.175									0.198	2.085	0.481	0.015
0.125									0.248	2.620	0.496	0.004

第6表 正常花粉率の理論分布と観察結果との比較

Table 6. Comparison of the theoretical distribution of good pollen percentage with the observed results.

Group of plants	95	90	85	80	75	70	65	% of good pollen										Total
high	7.1	11.3	19.0	24.6	24.2	18.1	10.3	4.6	1.5	0.5								121.1
medium				0.5	1.6	5.2	11.5	19.4	25.2	24.7	18.4	10.5	4.7	1.5	0.4			123.6
low							0.6	2.2	6.4	14.4	25.4	33.5	33.7	26.1	15.4	6.7	2.9	167.3
Total	7.1	11.3	19.0	25.1	25.8	23.3	22.4	26.2	33.1	39.5	43.8	44.0	38.4	27.6	15.8	6.7	2.9	412.0
Obs. num.	4	14	19	20	22	25	20	36	41	31	41	59	34	31	10	4	1	412
Dif.	3.1	-2.7	0	5.1	3.8	-1.7	2.4	-9.8	-7.9	8.5	2.8	-15.0	4.4	-3.4	5.8	2.7	1.9	

$$\chi^2=22.04 \text{ (D.F. =16), } P=0.15.$$

第7表 $s=0$ の時の正常花粉率の理論分布と観察結果との比較Table 7. Theoretical distribution of good pollen percentage when $s=0$, and its comparison with the observed result.

$$m=0.756, R=0.00788, \sigma=0.0889$$

Group of plants	95	90	85	80	75	70	65	% of good pollen										Total
high	4.2	8.7	18.5	28.2	31.7	26.3	16.0	6.8	2.3	0.7								143.6
medium					0.9	2.7	7.6	16.1	24.5	27.6	22.8	14.0	6.0	2.0	0.6			124.8
low							0.9	2.7	8.0	17.4	27.6	31.7	27.1	16.9	7.7	3.4		143.6
Total	4.2	8.7	18.5	28.2	32.6	29.0	23.6	23.8	29.5	36.3	40.2	41.6	37.7	29.1	17.5	7.7	3.4	412.0
Obs. num.	4	14	19	20	22	25	20	36	41	31	41	59	34	31	10	4	1	412
Dif.	0.2	-5.3	-0.5	8.2	10.6	4.0	3.6	-12.2	-11.5	5.3	-0.8	-17.4	3.7	-1.9	7.5	3.7	2.4	

$$\chi^2=36.15 \text{ (D.F. =16), } P \text{ is less than } 0.01.$$

表の下部に示す観察結果と比較すると第6表の如くである。第6表に依ると $\chi^2=22.04$ (d.f. =16) であつて、略 $p=0.15$ に相当し、従つて2組の連鎖した配偶子発育因子の仮定と $p=0.24$ $s=0.26$ に基く正常花粉率の理論分布は観察結果を満足する事が認められる。

(b) 近縁品種間雑種 108×143 に於ても配偶子発育因子による競争受精が起る事の証明

$563 \times F_1(108 \times 143)$ に於ては 108×143 の花粉は比較的遠縁の品種 563 の柱頭に受精する。しかし $F_2(108 \times 143) \times 563$ では 108×143 の受精に 563 が関係しない事は言うまでもない。上記の計算は雑種不稔性が起らない比較的近縁の品種間雑種 108×143 でも2個の優性配偶子発育因子を有する花粉の受精力は低いとの仮定に基くものである。この事を確めるため、 $s=0$ と仮定して上記と同様の方法で正常花粉率の理論分布を計算し、観察結果と比較して見た。その結果は第7表の如くであつて ($\chi^2=36.15$)、理論分布は観察結果と一致しない事が認められた。従つて2個の優性配偶子発育因子を有する花粉の受精力低下による分離比の変化は一般的な現象であつて、雑種不稔性が見出されない近縁品種間の雑種

にも存在すると考えられる。

(c) $F_2(108 \times 143) \times 563$ の系統間に於ける各種遺伝子型の頻度

$F_1 \times 563$ に基く遺伝子の仮定と p, s の値が $F_2 \times 563$ の観察を満足する事を更に確実にするために、第4表に示す各種の遺伝子型の分離比を確率によつて求めた。 $F_2 \times 563$ の各系統が夫々如何なる遺伝子型を有するかの判断は困難であるが系統間に各遺伝子型が存在する確率は以下に述べる方法で計算できる。即ち第5表に示す正常花粉率の理論分布によると、第4表の各遺伝子型の 563 との雑種に於ける正常花粉率の理論分布は第8表の如くなる筈である。

第8表によると、 $F_2 \times 563$ の各系統が夫々 1)~7) の遺伝子型を有する確率が計算できる。例えば系統3 (第3表) に於ては、総数 11 個体の中正常花粉率 55% のものが1個体、45% が1個体、40% が3個体、35% が2個体 30% が4個体が見出される。従つてこの系統の遺伝子型は1) でなく 2)~7) のいずれかである。11 が 1, 1, 3, 2, 4 に分れる方法は ${}_{11}C_1 \cdot {}_{10}C_1 \cdot {}_9C_3 \cdot {}_6C_2 = 138,600$ (対数では 5.141) 通りである。この系統が遺

第8表 $F_2(108 \times 143)$ 各遺伝子型と 563 との雑種に於ける正常花粉率の理論分布
 Table 8. Theoretical distribution of good pollen percentage in each kind of genotypes of the $F_2(108 \times 143)$ in the hybrid with 563. ($p=0.24$, $s=0.26$)
 * Common logarithm

No. of geno- type	Fre- quency	% of good pollen																
		95	90	85	80	75	70	65	60	55	50	45	40	35	30	25	20	15
(1)	0.103	0.061	0.093	0.156	0.203	0.199	0.149	0.085	0.038	0.012	0.004							
	-0.988*	-1.215	-1.032	-0.807	-0.602	-0.702	-0.828	-1.071	-1.420	-1.921	-2.399							
(2)	0.028				0.005	0.014	0.042	0.093	0.156	0.203	0.199	0.149	0.085	0.038	0.012	0.004		
	-1.553				-2.300	-1.855	-1.377	-1.032	-0.807	-0.602	-0.701	-0.828	-1.071	-1.420	-1.921	-2.399		
(3)	0.188							0.004	0.013	0.038	0.086	0.152	0.199	0.201	0.156	0.092	0.040	0.012
	-0.726							-2.399	-1.887	-1.420	-1.066	-0.819	-0.701	-0.601	-0.807	-1.036	-1.398	-1.729
(4)	0.153	0.030	0.047	0.078	0.104	0.107	0.095	0.089	0.097	0.108	0.102	0.074	0.042	0.019	0.006	0.002		
	-0.816	-1.524	-1.328	-1.198	-0.983	-0.971	-1.022	-1.951	-1.013	-0.967	-0.992	-1.131	-1.377	-1.722	-2.222	-2.609		
(5)	0.208				0.007	0.002	0.021	0.048	0.085	0.121	0.143	0.150	0.142	0.120	0.084	0.048	0.020	0.009
	-0.682				-2.699	-2.156	-1.678	-1.320	-1.071	-0.918	-0.863	-0.825	-0.848	-0.921	-1.076	-1.320	-1.699	-2.046
(6)	0.292	0.023	0.035	0.059	0.078	0.079	0.067	0.054	0.056	0.068	0.083	0.094	0.097	0.087	0.062	0.036	0.015	0.007
	-0.535	-1.639	-1.459	-1.229	-1.109	-1.102	-1.194	-1.268	-1.252	-1.168	-1.082	-1.027	-1.033	-1.060	-1.208	-1.444	-1.824	-2.156
(7)	0.028	0.007	0.011	0.019	0.028	0.035	0.050	0.081	0.126	0.160	0.161	0.131	0.089	0.053	0.028	0.014	0.005	0.002
	-1.553	-2.156	-1.959	-1.722	-1.553	-1.456	-1.301	-1.972	-0.999	-0.796	-0.794	-0.883	-1.046	-1.276	-1.553	-1.854	-2.301	-2.699

第9表 $F_2(108 \times 143)$ の各系統に各種の遺伝子型が存在する確率
 Table 9. Probability of different genotypes existent in each strain of the $F_2(108 \times 143)$

No. of strain	No. of genotypes							No. of strain	No. of genotypes						
	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)		(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)
3	0	0	0.963	0	0.037	0	0	26	0	0	0	0.669	0	0.331	0
4	0	0	0	0	0.130	0.855	0.015	27	0	0	0	0.776	0	0.224	0
5	0.915	0	0	0.068	0	0.017	0	28	0	0.019	0	0.201	0	0.755	0.025
6	0.860	0	0	0.088	0	0.052	0	30	0	0	0	0.340	0	0.503	0.157
7	0	0.632	0	0.003	0.207	0.005	0.153	31	0	0.117	0	0.144	0.030	0.208	0.501
9	0	0.004	0	0	0.950	0.035	0.011	32	0	0.072	0	0.011	0.696	0.133	0.088
10	0	0.060	0	0.095	0.332	0.420	0.093	33	0	0	0	0.047	0	0.953	0
11	0	0.463	0	0	0.427	0.002	0.108	34	0	0	0	0.060	0	0.939	0.003
13	0	0	0	0.095	0	0.901	0.004	35	0	0.014	0.046	0	0.752	0.040	0.148
14	0	0.004	0.175	0	0.811	0.006	0.004	36	0	0	0	0.149	0	0.817	0.034
15	0	0.034	0	0.002	0.878	0.047	0.040	38	0	0	0.673	0	0.292	0.035	0
16	0	0.004	0	0	0.875	0.036	0.085	39	0	0	0.997	0	0.003	0	0
17	0	0	0	0.710	0	0.290	0	40	0	0	0	0.413	0	0.587	0
18	0	0	0	0.979	0	0.014	0.007	41	0	0	0.806	0	0.192	0.002	0
19	0	0	0.591	0	0.403	0.006	0	42*	0	0	0.997	0	0.003	0	0
21	0	0	0.003	0	0.989	0	0.008	43	0	0	0	0.257	0	0.573	0.170
22	0	0	0	0.789	0	0.211	0								
23	0	0	0	0	0.148	0.848	0.004								
24	0.600	0	0	0.372	0	0.028	0								
25	0	0	0	0	0.856	0.020	0.124								
								Total	2.375	1.423	5.251	6.268	9.011	9.891	1.782

伝子型 (2) を有する場合、観察結果同様に正常花粉率が分布する確率は、対数で計算すると

$$5.141 - 0.692 - 0.828 - 3 \times 1.071 - 2 \times 1.720$$

$$-4 \times 1.921 = -10.713$$

同様にして遺伝子型 3), 4), 5), 6) 及び 7) を有する確率は夫々次の様になる。

$$\text{遺伝子型 3)} \quad 5.141 - 8.952 = -3.811$$

$$4) \quad 5.141 - 18.561 = -13.420$$

$$5) \quad 5.141 - 10.433 = -5.292$$

$$6) \quad 5.141 - 12.186 = -7.045$$

$$7) \quad 5.141 - 13.581 = -8.440$$

即ち確率が最も高いのは遺伝子型 3) で、5) はこれに次ぎ、他のものの確率は極めて低い。一方遺伝子型 3) 及び 5) が 108×1432 の F_2 に分離する確率は第4表に依ると夫々 0.188 (対数 -0.726) 及び 0.208 (対数 -0.68) である。従つて Bayes の定理に依ると系統 (3) が遺伝子型 3) 及び 5) を有する確率は次の様に計算できる。

$$3) : \frac{0.000, 029, 0}{0.000, 029, 0 + 0.000, 001, 1} = 0.963$$

$$5) : \frac{0.000, 001, 1}{0.000, 029, 0 + 0.000, 001, 1} = 0.037$$

$$\begin{bmatrix} -3.811 - 0.726 = -4.537 & \text{実数 } 0.000, 029, 0 \\ -5.292 - 0.682 = -5.973 & \text{実数 } 0.000, 001, 1 \end{bmatrix}$$

系統(3)が他の遺伝子型を有する確率は0に近い。尙この計算に於て組合せ数 138,600 (対数 5.141) は各遺伝子型に共通であるから省いてもよい。これと同様に、他の各系統が夫々の遺伝子型を有する確率を計算した結果は第9表の如くであつた。

第9表に依て各系統が夫々の遺伝子型をもっている確率を合計して、第4表に示す各遺伝子型の理論比と比較すると第10表の如くであつた。第10表に依ると、 $\chi^2 = 2.036$ (df=6) であつて、 $p=0.915$ に相当する ($\chi^2 = 12.592$ の時 $p=0.05$) から、観察結果から求めた各遺伝子型の確率は理論比と完全に適合する事が認められる。

上記の種々の計算によると、 $F_1 \times 563$ 及び $563 \times F_1$ に於ける正常花粉率の分離から推定した配偶子発育因子の行動に依て、 $F_2 \times 563$ に於ける観察結果は十分に説明される事が結論される。

第10表 $F_2(108 \times 143)$ の系統間に各遺伝子型が存在する確率と

その理論比との比較

Table 10. Probability of existence of each kind of genotypes among the strains of $F_2(108 \times 143)$ in comparison with the theoretical ratio of each kind of genotypes.

Genotypes	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	Total
Probability	2.375	1.423	5.251	6.268	9.010	9.891	1.782	36.0
Theoretical ratio	3.708	1.008	6.768	5.508	7.488	10.512	1.008	36.0
Difference	-1.333	0.415	-1.517	0.760	1.522	-0.621	0.774	0
χ^2	0.481	0.171	0.340	0.105	0.309	0.037	0.593	2.036

$$D.F. = 6, \chi^2 = 2.036 : P = 0.915$$

討 論

前報(2)に述べた $563 \times (219 \times 221)$ の場合と同様に、本研究に於ても稔実性の遺伝的行動は、重複して存在し品種に依て劣性化した遺伝子の異なる配偶子発育遺伝子の分離に依て説明される。この点から見てこの様な遺伝的機構は恐らく稲品種の間に一般的に存在する雑種不稔性の主要な原因であろうと思われる。尙本報に於てはこの事と共に、配偶子発育因子を分析する際、雑種を母親として第3品種を交配した場合に較べて、雑種を父親とした場合には稔実性個体が著しく少なくなる事が指摘された。この様な傾向は他の品種組合せにもしばしば見出される様であつて、稲品種間雑種不稔性の遺伝に於ける1特徴ではないかと思われる。この現象は2個の優性配偶子発育因子を有する花粉の受精力が弱いために起る競争受精であると考えれば、容易に説明できる。尤も配偶子発育因子に連鎖した他の遺伝子の相互作用に依て花粉の受精力が変化する事もあり得ない事ではないが、

その事が証明されるまでは配偶子発育因子自身の作用であると考えてよいであろう。

配偶子退化に依て雑種不稔性が起る場合に、その配偶子発育因子に連鎖する遺伝子の分離比が変更される事は言うまでもない。これに就ては次報に述べる。併し更に本研究に依ると配偶子発育因子に依る競争受精は、雑種不稔性が起る比較的遠縁な品種間の雑種だけでなく、比較的近縁な品種間の雑種にも見出される事が証明された。従つて配偶子発育因子に連鎖する遺伝子の分離比は、雑種不稔性が見出されない近縁品種間に於ても、変化し得ると思われる。この事は稲の遺伝研究上に注意を要する問題であると考えられる。

尙2品種 X_1x_2 及び x_1X_2 の雑種に於ては、 x_1x_2 を有する配偶子が退化するから、親と同様の遺伝子組合せ X_1x_2 及び x_1X_2 は次代個体に比較的多くなる。従つて夫々 X_1 及び X_2 に連鎖する他の遺伝子に就ても親と同様の組合せが比較的多くなり、本来独立に行動する遺伝子の間に一種の連鎖関係が成立する事になる。この際 X_1X_2 を有する花粉の受精力低下はこの傾向を更に助長する事になると考えられる。この事は稲の系統発生的分化の研究及び育種に於て注意を要する問題である。

摘 要

1. 前報同様に比較的近縁の2品種 $A \cdot B$ を、第3の品種 C との間の雑種の不稔性程度が

異なる様に選んで、 $(A \times B) \times C$ 及び $C \times (A \times B)$ に於ける正常花粉率の分離状態を観察した。2種の品種組合せ $(108 \times 143) \times 563$ と $(108 \times 101) \times 521$ を用いた。稲品種間雑種不稔性は、配偶子の発育に必要な遺伝子が重複して存在するため、異なる遺伝子が劣性化した品種間の雑種では、劣性組合せを有する配偶子が退化する事に基くと言う前報の結論を支持する事実が認められた。

2. この事と共に $C \times (A \times B)$ に於ては $(A \times B) \times C$ よりも不稔性個体が多く分離する事が見出され、2個の優性配偶子発育因子を有する花粉の受精力は1個を有するものよりも低い事が推定された。この現象は2個の劣性配偶子発育因子を受取る配偶子の退化と共に、不稔性雑種の後代に於て、親品種と同様の遺伝子組合せを多くする作用を有すると考えられる。

3. $(108 \times 143) \times 563$ に於ては、 $F_1 \times 563$ 及び $563 \times F_1$ の観察結果から2組の配偶子発育因子 S_1 , S_2 及び T_1 , T_2 が関与し、 S_1 と T_1 とは連鎖すると仮定する

と、その交叉価 $p=0.24$ と S_1S_2 或は T_1T_2 を有する花粉の受精率 $1-s=0.74$ ($s=0.26$) が得られた。これに基づいて $F_2 \times 563$ 全個体間の正常花粉率の理論分布を求めると、観察結果を満足する事が認められた。又 $F_2 \times 563$ の系統間に各種の遺伝子型が存在する確率を観察結果から計算した処、各遺伝子型の理論比と完全に一致し、 $F_1 \times 563$ に基く遺伝子の分析は正しい事が証明された。

4. これと共に2個の優性配偶子発育因子を有する花粉の受精力の低下に基く競争受精は、 108×143 の様な近縁品種間に於て雑種不稔性が現われない場合にも存在

し分離比を変更する事が指摘された。

文 献

1. 岡彦一 (1952): 稲品種間雑種不稔性の機構 (栽培稲の系統発生的分化第6報) 育種学雑誌 2(4)
OKA, H. (1952): Gene analysis of intervarietal hybrid sterility in the rice plant. Taiwan Agr. & Forestry 6(11), 53-64.
2. OKA, H., LU, Y. C., TSAI, K. H. (1951): Phylogenetic differentiation of the cultivated rice plant I. Varietal variation of various characters. Agr. Res., Taiwan. Agr. Res. Inst., 2(3), 1-31.

Résumé

Taking two varieties (A and B) nearly related but differed in the fertility of hybrids with the third variety (C), in the same way as mentioned in the preceding paper, (1), variation of good pollen percentage in $(A \times B) \times C$ and $C \times (A \times B)$ was observed. Two kinds of variety combinations $(108 \times 143): 563$ and $(108 \times 101): 521$ were used (see Table 1).

As demonstrated in the previous work, it was recognized again that genes necessary for the development of gametes are duplicated and a hybrid between varieties having recessive genes at different loci produces double recessive or sterile gametes in a definite ratio and thus results hybrid sterility.

In addition to this, $C \times (A \times B)$ was found to segregate more sterile plants than $(A \times B) \times C$, and it was inferred that pollen possessing two dominant gamete-development-genes was lower in fertilizing capacity than pollen possessing one dominant gene. This phenomenon seems to take some part, along with the degeneration of double recessive gametes, in the second and later generations of a sterile hybrid to increase definite kinds of gene combinations which are similar with those of parental varieties.

In $(108 \times 143): 563$, it was assumed from the

results of observation on $F_1 \times 563$ and $563 \times F_1$ that two sets of gamete-development-genes, S_1S_2 and T_1T_2 , were concerned, and S_1 and T_1 were linked with each other. Then, the cross-over value between S_1 and $T_1: p=0.24$ and the fertilizing capacity of pollen possessing S_1S_2 or $T_1T_2: 1-s=0.74$ ($s=0.26$) were found. Having calculated on the ground of these assumptions the theoretical distribution of good pollen percentage in the pooled data of the F_2 's $\times 563$, a good agreement with the observed distribution was found. Further, the probabilities of different genotypes existing among the plants of $F_2(108 \times 143)$, calculated from the variation of good pollen percentage in each strain of F_2 's $\times 563$, agreed well with the theoretical ratio of the genotypes. Thus, the assumptions on these gamete-development-genes and their behavior, were verified to be good.

It was demonstrated, further, that certation due to the fall of fertilizing capacity of pollen possessing two dominant gamete development-genes was effective even in a hybrid between nearly related varieties, such as 108 and 143, where hybrid sterility was never seen and would modify the segregation ratio.