Kazuyoshi TAKEDA : Selection Response and Correlated Response of Notched Grain Percentage and Unbalance between Potential Length of Caryopsis and Capacity of Floral Glumes in Rice. (Unbalanced Growth in Floral Glumes and Caryopsis in Rice. VIII.) (with English summary on p.319)

くびれ米歩合ならびに穎と子房の長さの アンバランスの選抜反応と相関反応

(イネにおける穎と子房の相互関係, VIII)

武田 和義

(岡山大学農業生物研究所, 倉敷市)

穎と子房の長さがアンバランスでくびれ米を多発する実験系統 L-45 を共通親としていくつかの交雑を行い, くびれ米歩合および無処理玄米の長さ (Cl) と切穎玄米の長さ (Tl) のアンバランスに選抜を加えてそれぞれの選抜反応と相関反応を解析した。雑種集団において Tl/Cl は 1.05~1.38, くびれ米歩合は 0~100% まで変異した。選抜反応から推定したくびれ米歩合の遺伝力は $F_2 \rightarrow F_3$ で 0.63~0.69, $F_3 \rightarrow F_4$ で 0.77, Tl/Cl の遺伝力は $F_2 \rightarrow F_3$ で 0.57~0.61 であった。相関反応から推定した両者の遺伝相関係数は 0.4~0.6, 分散, 共分散から算出した遺伝相関係数は 0.5~0.8 であった。また, くびれ米の上位に選抜を続けた F_5 系統では, 下位に選抜を続けた系統に比べて Tl/Cl が明らかに増大しており, 穎と子房の長さの遺伝的なアンバランスによってくびれ米が発生するとみられた。

KEY WORDS : *Oryza sativa*, notched grain, selection, correlated response.

緒 言

前報 (武田 1982) では, 顕著な小粒性を発現する *d-1*, *d-7*, *Mi* などの主働遺伝子が, 穎の長さを短縮する程には子房の長さを短縮せず, その結果, 穎と子房の長さのアンバランスを拡大し, くびれ米歩合を大幅に増大することを明らかにした。

このような主働遺伝子を利用すると当該形質の遺伝性, 形質間相関などについて正確な解析が可能であるが, いわゆる微働遺伝子によって支配される場合の多い通常の遺伝変異にもその結果を一般化できるかどうかは検討の余地がある。本報では, 微働遺伝子によって支配される広範な遺伝変異を対象として, くびれ米歩合の遺伝性ならびに穎と子房の長さのアンバランスとくびれ米発生との関係を解析する目的で, アメリカ合衆国から導入された穎と子房の長さが著しくアンバランスで, くびれ米を多発する特異な実験系統 L-45 と, 我国の栽培品種アキミノリおよび改良愛国, イタリアの大粒品種 Sesia (玄米長 7 mm) およびタイの超大粒品種 Nok-Khao-Ngo (同 9.4 mm) との雑種集団を供試し, 穎と子房の長さのアンバランス, ならびにくびれ米歩合に選抜を加え, それぞれの選抜反応と相関反応を解析した結果を報告する。なお, 予備実験の結果, L-45 における特異的に高い穎と子房の長さのアンバランスおよびくびれ米歩合, ならびに Sesia および Nok-Khao-Ngo における大粒性は主働遺伝子によるものではないことが知られている。

材料および方法

実験 1 L-45×アキミノリの雑種集団を供試してくびれ米歩合に選抜を加え, その選抜反応な

らびに穎と子房の長さ、および両者のアンバランスの相関反応を解析した。

1974 年に F_2 839 個体を弘前大学農学部附属農場（青森県北津軽郡金木町）で栽培し、くびれ米歩合の分布の上限と下限から、それぞれ集団の 5% に相当する 42 個体を選抜し、 F_3 世代を 1975 年と 1976 年の 2 ヶ年にわたり、それぞれ各系統 15 個体、2 反復で栽培してくびれ米合と玄米の長さを調査した。

次に、1975 年に無選抜の F_3 674 個体を金木圃場で栽培し、くびれ米歩合の分布の上限と下限から、それぞれ集団の 5% に相当する 34 個体を選抜し、翌年 F_4 世代を各系統 15 個体ずつ栽培してくびれ米歩合を調査した。更にそれぞれの F_4 系統群からくびれ米歩合の上位と下位の各 11 個体を選抜して 1977 年に F_5 世代を弘前大学農学部の学内圃場（青森県弘前市）とガラス室で栽培し、切穎処理を施して切穎玄米の長さ (TI)、無処理玄米の長さ (CI)、TI/CI ならびにくびれ米歩合を調査した。圃場では各系統 20 個体、ガラス室では各系統 6 個体を供試した。

1976 年には無選抜 F_4 集団と新たな F_2 集団を金木圃場で栽培し、くびれ米歩合を調査した。なお、無選抜集団はいずれも 1 親 1 子法で維持した。

圃場栽培の材料は 4 月下旬に播種し、5 月下旬に三要素各 10 kg/10 a を施与した水田に、金木圃場では 21×21 cm、弘前圃場では 30×15 cm で 1 本植えた。ガラス室栽培の材料は 4 月下旬に播種し、5 月下旬に三要素各 0.9 g を施与した 1/5,000 a ワグナーポットに 6 株 1 本植えた。

穎による規制を除いた状態で子房を伸長させるために F_5 系統の各個体から 1～2 本の穂を抽出し、受精後 2～3 日目に穎の先端を切除した。圃場では切穎した穂に硫酸紙の袋をかけて切穎玄米を保護した。

くびれ米歩合の調査には屑米を除く無処理玄米 100 粒、粒長の調査には無処理玄米、切穎玄米各 10 粒を供した。くびれ米歩合の統計処理にあたっては百分率の角度変換値を用いた。

材料は金木圃場では 8 月下旬に出穂し、低温下で登熟してくびれ米を多発した。なお、1976 年は冷害年でくびれ米が発生し易く（武田・一戸 1978）、一方、1975 年は登熟条件が良く、くびれ米が発生し難い年であった。

実験 2 L-45 と改良愛国、大粒の Sesia ならびに極大粒の Nok-Khao-Ngo（以下 NKN と略記）を交雑した F_2 3 集団をそれぞれの F_1 および両親と共に 1974 年に弘前大学農学部のガラス室で栽培し、切穎処理を施して TI、CI、TI/CI ならびにくびれ米歩合を調査し、形質間の相関を検討した。次に、TI/CI に関して F_2 集団の上位、下位各 5% に相当する個体を選抜し、翌年 F_3 世代を各系統 6 個体ずつ F_2 と同様に栽培、調査して TI/CI の選抜反応ならびに TI、CI およびくびれ米歩合の相関反応を解析した。

F_2 集団は各々 168 個体、 F_1 および両親は各々 12 個体を供試した。材料の栽培、切穎、調査方法などは実験 1 のガラス室栽培と同様である。

なお、本報では著者らの一連の報告におけると同様、CI および TI はそれぞれ穎の内長径および子房の本来の長さ、TI/CI は両者のアンバランスを示す指標として取りあつかう。

結 果

実験 1 L-45×アキミノリの F_2 、 F_3 および F_4 集団におけるくびれ米歩合の分布を両親の値と共に Fig.1 に示す。前述のように 1976 年には冷害による不稔が発生し、くびれ米歩合を調査できた個体は集団の約半数であり、片親のアキミノリは極晩生で稔性が低く、くびれ米歩合が調査できなかった。また 1975 年は秋の天候が良く、くびれ米歩合が低かった。

雑種集団のくびれ米歩合は 0-90 度 (100%) まで変異し、くびれ米歩合の高い方向への超越分離

Fig. 1. Segregation of notched grain percentage in L-45 x Akiminori populations.

くびれ米歩合に関する $F_2 \rightarrow F_3$ 選抜 (1974 年 $\rightarrow$ 1975 年) に伴う CI の変化を無選抜 F_3 集団の値と共に Fig. 2 に示す。くびれ米歩合の上位を選抜した次代の CI は平均 5.14 mm であり、くびれ米歩合の下位を選抜した次代の 5.28 mm に比べて有意に短粒化していた ($t=3.9$, $P<0.001$)。無選抜 F_3 集団の CI は個体単位、一方、 F_3 系統の CI は 30 個体の平均値で示されているため、有意性は検定しなかったが、無選抜集団の平均値は 5.25 mm で、くびれ米歩合の下位を選抜した次代の平均値 (5.28 mm) と近似していた。

Table 1. Selection differential (i), genetic gain (ΔG), and heritability (h^2) of notched grain percentage in L-45 x Akiminori population

	$F_2 \rightarrow F_3$ selection		$F_3 \rightarrow F_4$ selection	
	High	Low	High	Low
$F_2(1974)$	72.1 ^{a)}	6.2	$F_3(1975)$	66.2
$F_3('75, '76)$	46.9, 64.4	5.5, 18.8	$F_4(1976)$	67.1
i	65.9		i	66.2
$\Delta G('75, '76)$	41.4, 45.6		ΔG	50.7
$h^2('75, '76)$	0.63, 0.69		h^2	0.77

^{a)}: Notched grain percentage (in degree of angle) of selected plants or lines.

が明瞭であった。なお、L-45 x アキミノリ後代におけるくびれ米歩合の分布の型は、同時に供試された L-45 x 房吉, L-45 x 北陸 12 号, L-45 x 改良愛国などの後代 (武田未発表) と近似していた。

選抜差と遺伝獲得量の比から算出したくびれ米歩合の遺伝力は $F_2 \rightarrow F_3$ で 0.63 および 0.69, $F_3 \rightarrow F_4$ で 0.77 と高い値であった (Table 1)。また、前述のように、1975 年が好天で登熟条件が良く、1976 年が冷害で登熟条件が悪かったことを反映して、 $F_2 \rightarrow F_3$ 選抜の 1974 年 $\rightarrow$ 1975 年ではくびれ米歩合の上位が低い方向、1974 年 $\rightarrow$ 1976 年ではくびれ米歩合の下位が高い方向、また、 $F_3 \rightarrow F_4$ 選抜の 1975 年 $\rightarrow$ 1976 年ではくびれ米歩合の下位が高い方向に移動していた。

Fig. 2. Caryopsis length of random F_3 plants and F_3 lines selected for high (H) or low (L) grain-notching in L-45 x Akiminori.

Table 2. Length of glume-clipped caryopsis (T1) and non-treated caryopsis (C1), T1/C1 ratio, and notched grain percentage (in degree of angle) of L-45×Akiminori F₅ lines selected for high and low grain-notching

		T1 (mm)		C1 (mm)		T1/C1		Notched	
		House ¹⁾	Field	House	Field	House	Field	House	Field
High	Mean	6.46	6.80	4.73	4.79	1.37	1.42	73.9	77.3
	Min.	5.99	6.15	4.51	4.43	1.33	1.37	63.7	69.1
	Max.	6.88	7.47	5.04	5.23	1.40	1.50	83.1	84.5
Low	Mean	5.91	6.23	5.04	5.19	1.17	1.20	0.9	3.4
	Min.	5.55	5.92	4.86	4.94	1.11	1.17	0	0
	Max.	6.56	6.53	5.46	5.47	1.26	1.27	3.1	14.4
High-Low		0.55 ^{***}	0.57 ^{***}	-0.31 ^{***}	-0.40 ^{***}	0.20 ^{***}	0.22 ^{***}	73.0 ^{***}	73.9 ^{***}

1) : Grown in the glasshouse.

*** : Significant at the 0.1% level.

Table 3. Length of glume-clipped caryopsis (T1) and non-treated caryopsis (C1), T1/C1 ratio, and notched grain percentage (in degree of angle) in three F₂ populations and their parents and F₁'s

	T1 (mm)			C1 (mm)			T1/C1			Notched		
	A ¹⁾	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C
P ₁	6.54	6.54	6.54	4.96	4.96	4.96	1.32	1.32	1.32	50.5	50.5	50.5
P ₂	5.33	7.70	9.86	4.61	6.99	9.39	1.16	1.10	1.05	1.0	0.5	9.0
MP ²⁾	5.94	7.12	8.20	4.79	5.98	7.18	1.24	1.21	1.19	25.8	25.5	29.8
F ₁	6.21	7.25	—	4.83	5.79	—	1.29	1.25	—	42.5	6.7	—
F ₂ Mean	6.00	7.13	7.97	4.91	5.88	6.69	1.22	1.22	1.20	14.2	5.0	22.9
F ₂ S. D. ³⁾	0.27	0.47	0.67	0.16	0.42	0.70	0.04	0.06	0.07	13.3	10.5	23.5
F ₂ Min.	5.30	6.03	6.82	4.47	5.02	5.40	1.12	1.05	1.05	0	0	0
F ₂ Max.	6.68	8.38	9.59	5.47	6.93	8.33	1.33	1.37	1.38	50.5	52.4	90.0

1) : A; L-45×Kairyo Aikoku, B; L-45×Sesia and C; L-45×Nok-Khao-Ngo.

2) : Mid-parental value.

3) : Standard deviation.

F₃→F₄→F₅ 選抜実験によって育成された F₅ 系統（上位，下位各 11 系統）の T1, C1, T1/C1 およびくびれ米歩合を Table 2 に示す。

選抜系統のくびれ米歩合は，上位に選抜された系統群ではガラス室においても平均 73.9 度（約 92%）と極めて高く，一方，下位に選抜された系統群では圃場においても平均 3.4 度（約 0.4%）と極めて低く，くびれ米歩合に対する選抜効果は明らかであった。また，くびれ米歩合に対する選抜に伴って T1 は 0.5-0.6 mm 増大し，その反面 C1 は 0.3-0.4 mm 減少し，その結果 T1/C1 はおよそ 0.2 ポイント増大した。これらの変化はいずれも統計的に 0.1% 水準で有意であった。

これら 22 系統のガラス室および圃場における T1/C1 とくびれ米歩合の関係を Fig. 3 に示す。くびれ米歩合に対する選抜に伴う T1/C1 の変化が明瞭である。

実験 2 供試 F₂ 集団の T1, C1, T1/C1 ならびにくびれ米歩合を F₁ ならびに両親の値と共に Table 3 に示す。NKN は感光性が強く，親品種は短日処理して適期に出穂させたが，L-45×NKN の F₂ 集団では完熟して調査に供し得た個体が集団の約 1/3 の 68 個体に過ぎなかった。

T1 および C1 の分離（レンジ）は，いずれも L-45×改良愛国で最も小さく，L-45×NKN で最も大きかった。また，T1 および C1 はいずれの組合せにおいても連続変異しており，Sesia および

NKN の大粒性は微働遺伝子によるとみられた。

Cl は改良愛国で 4.6 mm, Sesia で 7.0 mm, NKN で 9.4 mm (共通親の L-45 で 5.0 mm) と親の変異が大きく, F_2 個体は 4.5~8.3 mm と広い範囲に分離した。L-45×Sesia および L-45×NKN の分離は両親の範囲を越えなかったが, 両親の Cl が近似した L-45×改良愛国では明らかな超越分離が認められた。また, NKN の Cl は L-45×NKN F_2 個体の最大値よりも 1 mm 以上長く, NKN には多数の大粒性同義遺伝子が集積していると考えられた。

Tl はいずれの個体においても Cl より長く (Fig. 4), 5.3~9.6 mm の範囲に分離した。L-45×Sesia では Tl の超越分離が顕著であった。

Tl/Cl は 1.05~1.38 まで変異したが, 大部分の個体は 1.1~1.3 の範囲にあった (Fig. 4)。Tl/Cl の変異はいずれの組合せにおいても連続的であり, L-45 の特異的に高い値が主働遺伝子によるものではないことが示された。

くびれ米歩合のレンジは L-45×改良愛国と L-45×Sesia では 0~50 度で親の範囲と一致したが, L-45×NKN では 0~90 度 (100%) と親の範囲を大きく越えていた。

Tl, Cl および Tl/Cl に関しては中間親, F_1 ならびに F_2 平均値が近似し, 相加的な遺伝子作用

Fig. 3. Relationship between the ratio of caryopsis/glume length (Tl/Cl) and notched grain percentage in L-45×Akiminori F_2 lines selected for high or low grain-notching.
△: Grown in the field.
●: Grown in the glasshouse.

Fig. 4. Relationship between the length of glume-clipped caryopsis (Tl) and non-treated caryopsis (Cl) in L-45×Kairyo Aikoku (●), L-45×Sesia (×), and L-45×Nok-Khao-Ngo (△) F_2 populations.
P₁: L-45, P₂: Kairyo Aikoku, P₃: Sesia, and P₄: Nok-Khao-Ngo.

Table 4. Phenotypic and genotypic correlation coefficients among the length of glume-clipped caryopsis (T1) and non-treated caryopsis (C1), T1/C1 ratio, and notched grain percentage (in degree of angle) in three F₂ populations

		T1	C1	T1/C1	Notched
T1	A ¹⁾		0.628***	0.679***	0.062
	B		0.768***	0.249**	0.091
	C		0.805***	0.000	-0.111
C1	A	0.910		-0.107	-0.149
	B	0.815		-0.423***	-0.232**
	C	0.825		-0.590***	-0.437***
T1/C1	A	0.743	0.379		0.335***
	B	0.188	-0.421		0.486***
	C	-0.061	-0.618		0.600***
Notched	A	0.111	-0.159	0.514	
	B	0.159	-0.310	0.777	
	C	-0.066	-0.141	0.686	

1) : A; L-45×Kairyo Aikoku, B; L-45×Sesia and C; L-45×Nok-Khao-Ngo.

** and *** : Significant at the 1% and 0.1% levels, respectively. Coefficients above the diagonal indicate phenotypic correlation and those below the diagonal show genotypic correlation. Environmental variances and covariances were estimated from parents and F₁'s

Table 5. Selection differential (i), genetic gain (ΔG), and heritability (h^2) of T1/C1 ratio in L-45×Kairyo Aikoku (A), L-45×Sesia (B) and L-45×Nok-Khao-Ngo (C) populations

	A		B		C	
	High	Low	High	Low	High	Low
F ₂	1.32	1.14	1.33	1.12	1.29	1.07
F ₃	1.26	1.15	1.29	1.17	1.24	1.11
i	0.18		0.21		0.22	
ΔG	0.11		0.12		0.13	
h^2	0.61		0.57		0.60	

が示唆されたが、くびれ米歩合に関してはこれがまちまちであった。

これら4形質間の表現型相関係数と遺伝相関係数を Table 4 に示す。なお、遺伝相関係数の算出にあたって、環境分散および環境共分散は親および F₁ の系統内個体変異から推定した。

T1 と C1 の間には、いずれの組合せにおいても $r=0.6\sim0.8$ の高い相関があり（遺伝相関係数は $0.8\sim0.9$ ），両者を支配する遺伝要因には相互に共通部分が多いとみられた。

T1/C1 とその構成形質である T1 および C1 の相関係数を見ると、粒大の分離が小さく、T1 と C1 の相関が比較的低い組合せ（A）では分子である T1 との相関が密接で分母の C1 とは独立、一方、粒大の分離が大きく、T1 と C1 の相関が高い組合せ（C）では逆に分子の T1 と独立で分母の C1 と密接な負の相関々係にあった。T1 もしくは C1 を固定した場合の T1/C1 と C1 あるいは T1 との偏相関係数は当然ながらマイナス1あるいはプラス1となるが、比で示される誘導変量とその

Table 6. Length of glume-clipped caryopsis (Tl) and non-treated caryopsis (Cl), Tl/Cl ratio, and notched grain percentage (in degree of angle) of L-45×Kairyo Aikoku (A), L-45×Sesia (B), and L-45×Nok-Khao-Ngo (C) F₃ lines selected for high and low Tl/Cl ratio

	Tl (mm)			Cl (mm)			Tl/Cl			Notched		
	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C
High Mean	6.20	7.60	7.86	4.92	5.94	6.44	1.26	1.29	1.24	18.8	17.6	27.9
Min.	5.98	7.11	7.25	4.85	5.38	5.40	1.21	1.23	1.15	3.0	3.4	4.8
Max.	6.37	8.34	8.83	4.99	6.81	7.73	1.29	1.32	1.35	30.3	27.2	72.5
Low Mean	5.51	7.08	8.26	4.78	6.09	7.50	1.15	1.17	1.11	4.9	3.8	5.9
Min.	5.18	6.38	7.90	4.56	5.55	7.04	1.11	1.12	1.08	0	0	0
Max.	5.83	7.75	8.68	4.94	6.60	7.97	1.20	1.21	1.13	17.6	9.2	11.1
High-Low	0.69***	0.52*	-0.40	0.14*	-0.15	-1.06	0.11***	0.12***	0.13*	13.9**	13.8***	22.0

*, ** and *** : Significant at the 5%, 1% and 0.1% levels, respectively.

分子もしくは分母との相関係数が集団の遺伝的構成によってこのように変動することは注目される。

くびれ米歩合と Cl は粒大の分離の大きい組合せにおいて有意な負の相関関係にあったが、Tl とはいずれも独立であった。一方、くびれ米歩合と Tl/Cl との相関は一貫して高い水準で有意であり、穎と子房の長さのアンバランスがくびれ米発生の要因であることが示唆された。

Tl/Cl に関する選抜実験の結果を Table 5 に示す。F₂ 集団における Tl/Cl の分布は、いずれの組合せにおいてもほぼ正規的であった。選抜効果は明らかであり、選抜差と遺伝獲得量の比から算出した遺伝力は、いずれの組合せにおいても約 0.6 と、量的形質としては高い値であった。なお、選抜系統数は L-45×改良愛国および L-45×Sesia では上限、下限各 8 系統、L-45×NKN では各 4 系統であった。

Tl/Cl に対する選抜に伴う Tl, Cl, Tl/Cl およびくびれ米歩合の変化を Table 6 に示す。Tl/Cl の変化はいずれの組合せにおいても統計的に有意であった。Tl の変化は L-45×改良愛国において最も大きく、一方、Cl の変化は L-45×NKN において最も大きく、Table 4 に示される相関分析の結果と一致していた。Tl/Cl に対する選抜に伴うくびれ米歩合の変化は 14~22 度と大きく、Tl/Cl で示される穎と子房の長さのアンバランスがくびれ米発生の要因であることが示された。

なお、実験 1, 2 を通じて、切穎玄米は決してくびれなかった。

考 察

L-45×アキミノリの雑種集団におけるくびれ米歩合の分離様式は連続的で、くびれ米歩合の高い方向への超越分離が認められた。くびれ米歩合は登熟条件による変動が顕著で 1975 年のように登熟条件の良い年次には発生が少なかった (Fig.1)。くびれ米の発生が登熟温度によって影響されることは岡村 (1935), 氏家ら (1954), 長戸・小林 (1957), 浪岡ら (1975), 武田ら (1981) も認めている。

くびれ米を発生するかしないかが主働遺伝子によって支配されているという報告は多い (盛永・福島 1943, SEETHARAMAN 1967, その他)。しかしながら Fig.1 に示されるように L-45×アキミノリの雑種集団において“非くびれ”個体の割合が F₂ (1974 年) では集団の約 1/20, F₃ では約 1/3, F₄ では約 1/10 であり、冷害年次の 1976 年に栽培された F₂ では調査されたすべての個体でくびれ米が発生していた。更に、前述のように、L-45 の関与する他の雑種集団においてもくびれ

米歩合の分離様式は類似しており、本研究の範囲ではくびれ米を発生する性質が主働遺伝子に支配されているとは考えられない。また、実験 1, 2 を通じて切穎玄米が決してくびれなかったことから明らかのように、いかにくびれ米歩合の高い遺伝子型においても子房の伸長が穎によって妨害されない限り、玄米が自発的にくびれることはなく、遺伝子は穎と子房の長さのアンバランスを支配しているのであって、くびれ米の発生を直接に支配しているのではないことが理解される。粒大を支配する主働遺伝子が TI/CI を大幅に変化させる場合にはくびれ米の発生がその主働遺伝子によって支配されるように見えるが(武田 1982)、主働遺伝子が粒大を支配する事例は稀である(武田・斎藤 1980)。

著者が一連の研究によって明らかにしたように(武田 1978, 1982, その他)、くびれ米の遺伝性はくびれ米が発生するか否かという質的な見方ではなく、どの程度くびれるかという量的なとらえ方で解析しなければならない。

実験 1 の選抜実験から推定したくびれ米歩合の遺伝力は $F_2 \rightarrow F_3$ で $0.63 \sim 0.69$, $F_3 \rightarrow F_4$ では 0.77 (Table 1) であり、亀の尾 1 号 $\times$ 改良愛国 $F_2 \rightarrow F_3$ でも 0.67 (武田 1983) と、量的形質としてはかなり高い値であった。従って、適切な選抜条件が設定できれば、くびれ米を発生するような遺伝子型の淘汰は容易であろう。Fig. 1 に示されるくびれ米歩合の分布からみて、1975 年のように登熟条件が良く、くびれ米の発生し難い年次よりは、登熟条件が悪く、くびれ米の発生し易い年次に選抜を行った方が効果的であると考えられる。因に、実験 1 の選抜実験の材料のうち、1974 年にくびれ米歩合 0 と判定された F_2 の次代と 1975 年に同じく 0 と判定された F_3 の次代を 1976 年に評価した結果を比較すると、前者にはくびれ米歩合が系統平均値で 20% を越える系統が無かったのに対し、後者には 50% 近くくびれる系統が現われた。これは登熟条件の良好な 1975 年が選抜の場として不適当だったことを示している。

前報(武田 1982)では粒大が主働遺伝子によって支配される材料を供試し、これらの主働遺伝子の穎および子房の長さに対する作用が異なるために穎と子房の長さに遺伝的なアンバランスが生じ、それがくびれ米発生の要因となることを明らかにしたが、本研究の微動遺伝子によって支配される連続的な遺伝変異においても主働遺伝子による場合と同様に、穎と子房の長さが完全には同一の遺伝的支配を受けておらず (Fig. 4, Table 4), その結果、 TI/CI に遺伝変異が認められた。

TI/CI は F_2 集団において正規的な分布を示し、選抜実験から推定した遺伝力は 0.6 前後と高く (Table 5), 量的形質として取りあつかい得るが、これは穎の長さと子房の長さの比として算出された、言わば誘導変量であり、本来の意味で TI/CI に遺伝変異が存在するのか、 TI と CI の遺伝的組換えによって変異が現われるのかは解釈が分かれる。例えば、 $L-45 \times Sesia$ の F_2 集団では TI に明らかな超越分離が認められた反面、 CI と TI/CI はほぼ両親の範囲にあった (Table 3, Fig. 4)。従って、この組合せでは CI と TI/CI がそれ自身直接的な遺伝支配を受ける一次形質であり、小粒親 ($L-45$) 並の CI と $Sesia$ 並の低い TI/CI の組合せによって小粒親よりも短い TI が現われ、大粒親 ($Sesia$) 並の CI と $L-45$ 並の高い TI/CI の組合せによって大粒親よりも長い TI が現われたと見ることによって TI に超越分離が起きた機構を説明できる。一方、 TI および CI を一次形質と見るならば、超越分離が TI には起こって CI には起こらず、その結果、二次形質である TI/CI にも超越分離が起こらなかったという多少不自然な解釈をしなければならない。また、前述のように TI/CI と TI または CI との相関は組合せによって明らかに異なっているので (Table 4), TI/CI は単に TI と CI の比として算出された二次形質であると言うよりも、それ自身がある程度独立の変異を持った遺伝形質であると思われるべきであろう。

くびれ米歩合と TI/CI は高い水準で有意な正の相関々係にあるが、くびれ米歩合と TI とはいず

Table 7. Genetic correlation coefficient between Tl/Cl and notched grain percentage estimated from selection response and correlated response of Tl/Cl and notched grain frequency

Cross combination	R_x	CR_y	h_x^2	h_y^2	s_x	s_y	r_g
L-45× Kairyo Aikoku	0.106	13.93	0.609	0.660	0.0434	13.31	0.412
L-45×Sesia	0.122	13.79	0.569	0.660	0.0573	10.46	0.575
L-45× Nok-Khao-Ngo	0.128	22.05	0.604	0.660	0.0729	23.47	0.512

R_x : Selection response of Tl/Cl, CR_y : Correlated response of notched grain percentage, h_x^2 : Heritability of Tl/Cl, h_y^2 : Heritability of notched grain percentage (estimated in the exp. I), s_x : Standard deviation of Tl/Cl, s_y : Standard deviation of notched grain percentage, and r_g : Genetic correlation coefficient between Tl/Cl and notched grain percentage estimated from a formula; $r_g = \frac{CR_y h_x s_x}{R_x h_y s_y}$.

れの F_2 集団においても独立であり, Cl との相関も Tl/Cl ほどには高くない (Table 4)。これはくびれ米が単に Tl および Cl の長短ではなく, Tl/Cl で示される額と子房の長さのアンバランスによって発生することを意味する。

くびれ米歩合に選抜を加えると Tl/Cl が相関反応を示し (Fig. 3, Table 2), Tl/Cl に選抜を加えるとくびれ米歩合が相関反応を示して (Table 6) Tl/Cl とくびれ米歩合が遺伝的に相関していることが確認された。

実験 2 の結果から $r_g = \frac{CR_y h_x s_x}{R_x h_y s_y}$ (r_g : Tl/Cl (x) とくびれ米歩合 (y) の遺伝相関係数, R_x : x の選抜反応, CR_y : x を選抜した時の y の相関反応, h_x^2, h_y^2 : x と y の遺伝力, s_x, s_y : x と y の標準偏差) によって Tl/Cl とくびれ米歩合の遺伝相関係数を求めたところ 0.41~0.58 と, Table 4 に示される分散, 共分散行列から推定された値よりもいくぶん低目の値が得られた (Table 7)。なお, 実験 2 ではくびれ米歩合の遺伝力を推定できないので, 実験 1 の $F_2 \rightarrow F_3$ 選抜実験によるくびれ米歩合の遺伝力 (2 ヶ年の平均で 0.66) を借用した。

実験 1 でくびれ米歩合に関して選抜を続けた F_3 系統の特性を見ても (Table 2), くびれ米歩合の高い系統では Cl が短かく, Tl が長く, Tl/Cl が大きくなっており, 本研究のように微働遺伝子によって支配されていると見られる遺伝変異においても, 主働遺伝子が関与する場合 (武田 1982) と同様に, Tl/Cl で示される額と子房の長さのアンバランスがくびれ米発生の要因であると言える。

謝 辞

本実験の遂行に便宜をはかられた弘前大学農学部教授斎藤健一博士ならびに実験に協力された一戸克之君に謝意を表します。

引用文献

- 盛永俊太郎・福島栄二 1943. 稲の形態と遺伝. I. 畸形形質とその遺伝. 九大農芸雑誌 10: 301~339.
 長戸一雄・小林喜男 1957. 胴切米の発生に関する研究. 日作紀 26: 13~14.
 浪岡 実・高館正男・佐藤尚雄 1975. 水稻冷害の実験的研究. 第 43 報, 登熟期の低温処理による胴切米発生の品種間差異. 日作東北支部報 17: 1~2.
 岡村 保 1935. 胴切米に就いて. 農学研究 25: 221~296.
 SEETHARAMAN, R. 1967. Inheritance of notch in rice kernels. Ind. J. Genet. 27: 465~472.
 武田和義 1978. 米質に関する育種学的基礎研究. V. “くびれ米” の発生機構. 日作東北支部報 20: 16~19.
 ——— 1982. 小粒性主働遺伝子によるくびれ米の発生. (イネにおける額と子房の相互関係. VI) 育種 32: 353~364.

- 1983. 栽培品種間の交雑後代におけるくびれ米の発生. (イネにおける穎と子房の相互関係. VI) 育雑 33 : 148~159.
- ・一戸克之 1978. 米質に関する育種学的基礎研究 IV. 昭和51年の異常気象と“くびれ米”(胴切米)の発生. 日作東北支部報 20 : 13~15.
- ・斎藤健一 1980. イネの粒大を支配する主働遺伝子 育雑 30 : 280~282.
- ・一戸克之・斎藤健一 1981. くびれ米(胴切米)の発生機構ならびにくびれ米歩合の変異性. 日作紀 50 : 502~508.
- 氏家四郎・斎藤豊治・佐藤三郎 1954. 冷害年次における胴切米の発生状況. 農及園 29 : 1317~1318.

Summary

Occurrence of notched grain in rice is considered to be due to unbalance between the length of glume-clipped caryopsis or the potential length of caryopsis (Tl) and the length of non-treated caryopsis or the capacity of floral glumes (Cl) as demonstrated by the author's previous works (TAKEDA 1982 and others). In the present experiment, selection response of notched grain percentage and Tl/Cl ratio and their mutual correlated response have been investigated using hybrid populations derived from crosses between a strain L-45 and other varieties. L-45 is a unique strain which has high degree of unbalance between Tl and Cl, and develops notched grains with high frequency.

In the first experiment, L-45 was crossed with a Japanese cultivar Akiminori. A total of 839 F₂ plants, together with parental varieties and F₁ plants were grown in the field and investigated for notched grain percentage in 1974. For the statistical analyses, arcsine transformation was applied for notched grain percentage in all the experiments.

Among F₂ plants the notched grain percentage varied from 0 to 100% and a positive transgressive segregation was remarkable (Fig.1). The top and bottom 5% of the F₂ plants were selected for notched grain percentage. The F₃ lines derived were evaluated for the notched grain percentage and for the caryopsis length (Cl) in both 1975 and 1976.

Heritability value of the notched grain percentage estimated from the selection response were 0.63 in 1975 and 0.69 in 1976 (Table 1). As shown in Fig.2, mean caryopsis length of F₃ lines selected for high grain-notching was significantly shorter than that of selected for low grain-notching (5.14 vs. 5.28 mm, $t=3.9$, $p<0.001$).

An unselected F₃ population was grown in the field and a total of 674 plants were examined for notched grain percentage in 1975. Because it was extraordinarily warm in late summer for north Japan in 1975, the notched grain percentage was low and the distribution pattern was skewed in F₃ generation (Fig.1). The top and bottom 5% of the F₃ plants were selected for notched grain percentage and the progeny lines were evaluated in 1976. Heritability value of notched grain percentage estimated from selection response was 0.77 (Table 1).

Among F₄ lines, eleven lines were selected for both high and low grain-notching, respectively. These 22 lines were grown outdoors and also in a glasshouse in 1977, and evaluated for Tl, Cl and notched grain percentage. Length of caryopsis born in the floral glumes whose upper parts were clipped-off two or three days after anthesis was used as the estimate of Tl. Length of naturally developed caryopsis encased in the floral glumes gave Cl.

In the F₅ lines selected in the upward direction, more than 90% of the grains showed notching in both field and glasshouse. In contrast, those selected in the downward direc-

tion produced almost no notched grain. In response to the selection for notched grain percentage, Tl and Cl showed significant change causing high Tl/Cl ratio (Table 2). Relationship between Tl/Cl ratio and notched grain percentage is clearly demonstrated in Fig. 3.

In the second experiment, L-45 was crossed with Kairyo Aikoku, a Japanese variety, Sesia, a large grain Italian variety, and Nok-Khao-Ngo, a very large grain variety from Thailand. F_2 populations, their parents and F_1 's were grown in a glasshouse, and their notched grain percentage, Tl, Cl, and Tl/Cl ratio were investigated in 1974 (Table 3).

Tl exceeded Cl in all the plants examined, and Tl/Cl varied from 1.05 to 1.38 (Fig. 4). The notched grain percentage, Tl, Cl, and Tl/Cl showed continuous distribution in the F_2 populations.

Phenotypic and genotypic correlation coefficients among the above four traits were estimated from the variance and covariance matrix as shown in Table 4. Genotypic correlation coefficients of Tl with Cl were 0.8~0.9, and those of Tl/Cl with notched grain percentage were 0.5~0.8 in the F_2 populations.

Top and bottom 5% of the F_2 populations were selected for Tl/Cl, and F_3 lines were evaluated for Tl/Cl and notched grain percentage. Heritability value of Tl/Cl ratio was estimated from selection response to be ca. 0.6 (Table 5). The selection for Tl/Cl resulted in remarkable change of notched grain percentage (Table 6).

Genotypic correlation coefficient between Tl/Cl and notched grain percentage was estimated also from correlated response to be 0.4~0.6 for three cross combinations (Table 7).

In all the plants examined, glume-clipped grains never showed grain-notching.

These results indicate the followings: Both Tl/Cl ratio and notched grain percentage are genetically controlled characters. Because caryopsis is potentially longer than the inside length of floral glumes, the caryopsis elongation is more or less restricted by the size of container, and those plants with high Tl/Cl frequently develop notched grains.

K. TAKEDA

Institute for Agricultural and Biological Sciences, Okayama University, Kurashiki 710.