稲の交雑に関する研究

第 XVI 報 穎の黄褐色系着色に干与する遺伝子について¹⁾*

長尾正人**・高橋万右衛門**

1. 緒言

稲の穎色は、その種類、変異などに於て相当に複雑である (HUTCHINSON 及び RAMIAH 1938)。然し基本色調としては凡そ次の 6 群即ち蘗色(黄白色)、黄色(黄色、橙色、金茶色など)、褐色(濃淡の差あり)、黒色(灰色、セピア色、黒色など)、紫赤色(紅色、赤色、紫色など)及びオリーブ色に区分せられるものの如くであり (RAM 及び CHETTY 1934 その他)、著者等もまた黄色、褐色、黒色及び紫赤色が各々その色調を異にする以外にそれらの発現時期、解剖的着色部位或は干与遺伝子などに関しても明かに相異なるものであることを実験的に確かめている。

ここに言う紫赤色は花青素による着色であり、著者等は cyanidin か delphinidin を aglycone として有するものと考えている (長尾・高橋及び宮本 1954)。且つその発色には各々が複対立遺伝子を構成する C 及び S_p の共存を必要とし、 C は同時にまた褐色着色の一部 (例えば Tawny 色) をも支配するものであることは、既に著者等が繰返し論及したところであるが、紫赤色以外の着色については縦筋暗色の簡単な報告 (長尾・高橋 1947) を除いては未だ報告するに至らなかつたので、ここに本研究第 XVI 報としてオリーブ色を除く各色調即ち黄色、褐色及び黒色に属する代表的な着色につき、干与遺伝子の二三を予報的に報告する²⁾。

2. 実験結果

(1) 黄色(成熟金茶色 ripening gold)

開花時には黄緑色、後次第に黄色から黄金色へと濃さを増し、完熟時には金茶色乃至は黄褐色にまで変ずる穎着色である (以下 gold と略称)。分布様式は穎の全面に亘り、一見 $C^B R_p$ による着色 (長尾・高橋 1947) と似ているがこれよりやや黄色味が強いことと、護穎及び稃先が淡色なる点に於て異なるものである。主として印度稲に見られる着色である。

1) 北海道大学農学部育種学教室業績

* 昭和 29 年 3 月 10 日受領

** 北海道大学農学部育種学教室

2) 交雑実験に印度稲が取り入れられている。日本稲との親和性大なるものを選んだが、止むを得ない場合には、一旦日本稲内に形質を導入して後使用し、不稔性による誤りなきを期した。

Gold の品種或は系統と開花時緑色、成熟時蘗色の所謂正常型 (以下 normal と記す) との交雑の F_1 では gold は現われず、 F_2 は次の 3 通りの分離を示す。

その 1 は gold の品種 Karalath 及び Basontakakal に normal の紫稲を配した場合の normal : gold = 3 : 1 の分離であつて、第 1 表 a の如く gold は明かに単純劣性として行動する場合。

その 2 は gold の H-42 を normal の H-10 に配した場合の分離で、両親型以外に穎の縦筋に暗黄褐色の条即ち dark furrows を生ずる型 (以下 furrow と略称) をも析出し、normal : furrow : gold が 9 : 3 : 4 に分離する場合 (第 1 表 b)。

その 3 は gold の Karalath, Basontakakal, H-39 及び H-17 を normal の夷、北光縞, $C^{Br} rp Sp gl$ 及び H-55 に配した際の normal : furrow : gold が 39 : 9 : 16 即ち $(13 : 3) \times (3 : 1)$ に近い分離を示す場合 (第 1 表 c)。

以上 3 通りの分離様式を通じて、先ず gold なる着色が常に単純劣性として行動し、且つ furrow に対し上位的であることは指摘されるが、furrow が a) 分離析出しない、b) 1 遺伝子 (劣性) 干与、c) 2 遺伝子 (優性の発色遺伝子及び抑制遺伝子) 干与の 3 様の行動を採ることに就ては更に検討を要する。

果たして抑制遺伝子が干与するかどうかを確かめるために、H-10 $\times$ H-17 の F_3 について、各種分離様式の系統比を調査してみた。その結果は第 2 表の如く、 F_2 の分離 39 : 9 : 16 の次代に期待される分離様式の全てが認められ、特に抑制遺伝子が干与する場合に特徴的な外見上の優劣転換が明かであつた (第 2 表中★印)。これ等の結果から見て抑制遺伝子が furrow の発現に干与することは確かであると言ひ得る。従つて以上の成績を通じて次の遺伝子仮定が成り立つことになる。即ち

rg : 穎全面を黄褐色 (gold) ならしめる劣性遺伝子。

F : 縦筋を黄褐色ならしめる優性遺伝子。

I : F の働きを抑制する遺伝子。

然して normal, furrow 及び gold の遺伝子型は、次の如きものと考えられる。

normal.....+ $F I$, + + I , + + +

furrow.....+ F +

gold $rg F I$, rg + I , $rg F$ +, rg + +

a

第1表 Normal × Gold の F₂ 分離

	F ₁	F ₂						
		normal	furrow	gold	計	χ^2	D.F.	P
$++I \times rg++$	$\frac{+}{rg} \frac{+}{+} \frac{I}{+}$	$\begin{matrix} 9++I \\ 3++++ \end{matrix}$		$\begin{matrix} 3rg+I \\ 1rg++ \end{matrix}$				
期 待 比		3		1	4			
紫稻×Karatath	normal	543		185	728	0.659	1	0.50~0.30
" × Basontakakal	"	467		141	608	1.061	"	0.30~0.20

$$\sum \chi^2 = 1.720 \quad D.F. = 2 \quad P = 0.50 \sim 0.30$$

b

$+FI \times rgF+$	$\frac{+}{rg} \frac{F}{F} \frac{I}{+}$	$9+FI$	$3+F+$	$\begin{matrix} 3rgFI \\ 1rgF+ \end{matrix}$				
期 待 比		9	3	4	16			
H-10 × H-42	normal	689	260	296	1245	3.952	2	0.20~0.10

c

$+FI \times rg++$	$\frac{+}{rg} \frac{F}{+} \frac{I}{+}$	$\begin{matrix} 27+FI \\ 9++I \\ 3++++ \end{matrix}$	$9+F+$	$\begin{matrix} 9rgFI \\ 3rg+I \\ 3rgF+ \\ 1rg++ \end{matrix}$				
期 待 比		39	9	16	64			
夷×Karatath	normal	238	59	84	381	2.023	2	0.50~0.30
Karatath × 北光縞	"	471	140	196	807	7.239	"	0.05~0.02
C ^{Br} rp Sp gl × Basont	"	257	62	104	423	0.138	"	0.95~0.90
H-10 × H-17	"	387	88	142	617	1.313	"	0.70~0.50
$++I \times rgF+$								
H-55 × H-39	"	268	62	115	445	0.168	"	0.95~0.90

$$\sum \chi^2 = 10.881 \quad D.F. = 10 \quad P = 0.50 \sim 0.30$$

第2表 Normal × Gold の F₃ 分離F₂-normal の次代

		normal	normal : furrow		normal : gold	normal : furrow : gold		計
		固 定	3 : 1	13 : 3	3 : 1	9 : 3 : 4	39 : 9 : 16	
系統比	C (5 : 2 : 4 : 14 : 4 : 8)	2.73	1.09	2.18	7.64	2.81	4.36	20.17
	O	0	2	4	4	4	6	20

F₂-furrow の次代

		furrow	normal : furrow ★	furrow : gold	normal : furrow : gold ★	計
		固 定	1 : 3	3 : 1	3 : 9 : 4	
系統比	C (1 : 2 : 2 : 4)	1.22	2.44	2.44	4.89	10.99
	O	1	3	4	3	11

F₂-gold の次代

全系統 gold に固定

第3表 Gold 及び Normal と “df に因る Furrow” との関係

a. gold × “df による furrow”

	F ₁	F ₂						
		normal	furrow	gold	計	χ^2	D. F.	P
$rg F + \times + F +$	$\frac{rg F}{+ F} +$		3 + F +	1 $rg F +$				
期 待 比			3	1	4			
H-39 × H-20	furrow		347	114	461	0.018	1	0.90~0.80

b. normal × “df による furrow”

$+ F I \times + F +$	$\frac{+ F I}{+ F} +$	3 + F I	1 + F +					
期 待 比		3	1		4			
夷 × 赤 室	normal	815	248		1063	1.581	1	0.30~0.20
夷 糯 × “	“	297	85		382	1.539	“	0.30~0.20
大 黒 × “	“	627	202		829	0.177	“	0.70~0.50
赤 室 × もつれ早	“	272	80		352	0.970	“	0.50~0.30

$$\sum \chi^2 = 4.227 \quad D. F. = 4 \quad P = 0.50 \sim 0.30$$

然らば交雑親の遺伝子構成はどうか。前述の各交雑結果並びに、夷 (normal) × 紫稻 (normal) の後代に furrow が析出しないという事実¹⁾を満足せしめるものは次の構成である。

夷, 北光縞, $C^{Br} rp Sp gl$, H-10…… + F I
 紫稻, H-55 …………… + + I
 H-39, H-42 …………… $rg F +$
 Karaiath, Basontakakal, H-17 …… $rg + +$

なお日本稲にも furrow 状着色を示すものがある。

その中には 13:3 (normal: furrow) に近い分離を示すものもないわけではないが、多くは明かな単純劣性として行動する。著者等はこの着色性に対して従来 df なる遺伝子記号を当てておいた。df と前述の + F + とが如何なる関係にあるか。この点を明かにするため df を有する夷勾玉穎及び H-20 を用いて

i) 夷勾玉穎 × H-31 (+ F + による 5 furrow)

ii) H-39 ($rg F +$ による gold) × H-20

なる交雑を試みた。その結果は i では全く分離が見られず、ii では第3表 a の如く F₁ は furrow, F₂ では furrow: gold が 3:1 の比に現われて、日本稲に見られる furrow と、本論文に取扱っている furrow とが全く同じであることを示した。

従つて第3表 b の如き、日本稲の furrow に関する分離は +: df ではなくして + F I: + F + に相当し、

1) 簡単のため説明は略すが、本交雑の後代に furrow が出るか否かの検定は全交雑親の遺伝子構成を決定する上に必要である。

又 13:3 なる比は F₁ が +/+ F/+ I/+ なる場合に起り得べきものであるということになる。

(2) 灰 黒 色 (成熟黒色 ripening black)

成熟黒色即ち正常色の日本稲と印度稲との交雑 F₁ 及びその後代において穎が成熟するにつれて黒変するもののあることは、屢々見かけるところである。これが如何なる遺伝子の支配を受けるか。この点につき二三の交雑を試みた。

第4表 a は両親共に黒変せざる日本稲と印度稲の交雑の F₁ 及び F₂ の成績であつて、F₁ は黒変 (以下単に black と略称)、F₂ に於ては black と normal (黒変せざる意) が 27:37 の比に分離するものと看做してよい。即ち、3対の補足遺伝子が干渉し、3遺伝子優性が black を示すわけで、これを Rb_1 , Rb_2 及び Rb_3 で表わすこととする。

交雑親の遺伝子構成はこれだけの成績では決定出来ないが、上述の交雑の後裔から得た black 固定系 H-33 ($Rb_1 Rb_2 Rb_3$) を normal の品種 (赤室) に交雑した結果は F₁ は black, F₂ の black: normal=9:7 の比に分離して、補足遺伝子による説明の妥当なること、並びに日本稲品種赤室が優性 1 遺伝子——仮りに Rb_1 ——を保有していることを示した。

(3) 汚 褐 色 (靱 枯 mottled green)

所謂「靱枯」なる形質として知られている成熟褐色がある。開花後間もなく現われ完熟時には穎全面が濃褐色に変ずる——但し濃淡不規則な斑紋状となることが多い——着色であるが、分布は穎のみならず稲体全部に互り

第4表 Ripening black に関する分離

a. normal × normal

	F ₁	F ₂					
		black	normal	計	χ^2	D. F.	P
$Rb_1 + + \times + Rb_2 Rb_3$	$\frac{Rb_1}{+} \frac{+}{Rb_2} \frac{+}{Rb_3}$	27 $Rb_1 Rb_2 Rb_3$	三重優性以外				
C. R.		27	37	64			
赤 室 × karalath	black	66	84	150	0.202	1	0.70~0.50
雉 項 稻 × Modan	"	97	129	226	0.050	"	0.90~0.80
大 黒 × "	"	127	132	259	4.976	"	0.05~0.02

$$\sum \chi^2 = 5.229 \quad D. F. = 3 \quad p = 0.20 \sim 0.10$$

b. black × normal

$Rb_1 Rb_2 Rb_3 \times Rb_1 + +$	$\frac{Rb_1}{Rb_1} \frac{Rb_2}{+} \frac{Rb_3}{+}$	9 $Rb_1 Rb_2 Rb_3$	$\frac{3 Rb_1 Rb_2 +}{3 Rb_1 + Rb_3}$ 1 $Rb_1 + +$				
C. R.		9	7	16			
H-33 × 赤 室	black	220	211	431	4.748	1	0.05~0.02

第5表 Mottled green に関する分離

	F ₁	F ₂					
		normal	mottled	計	χ^2	D. F.	P
$+ \times mt$	$\frac{+}{mg}$	3 +	1 <i>mt</i>				
期 待 比		3	1	4			
長 護 穎 稻 × 粃 枯 早	normal	200	64	264	0.081	1	0.80~0.70
大 黒 × "	"	163	60	223	0.432	"	0.70~0.50
粃 枯 早 × 無 葉 舌 <i>ty</i>	"	98	36	134	0.249	"	0.70~0.50
粃 枯 脱 × 島 田 糯	"	237	79	316	0.000	"	
分 矮 粃 枯 × 夷 糯	"	179	66	245	0.491	"	0.50~0.30
" × 鎌 不 要	"	33	11	44	0.000	"	
" × 夷	"	221	56	277	0.380	"	0.10~0.05
分 矮 も つ れ × 分 矮 粃 枯	"	91	31	122	0.011	"	0.95~0.90

$$\sum \chi^2 = 4.644 \quad D. F. = 8 \quad P = 0.08 \sim 0.70$$

茎葉は汚褐色を呈し且つ葉身は捲縮垂下してあだかも病害を受けたかの観を呈する。

本形質は今までのところ例外なく単純劣性である(第5表)。

遺伝子記号は *mt* である。

3. 論考及び総括

(1) 黄色

gold 及び furrow に関係ありと看做される報告は RAM 及び CHETRY (1934) 或は PARNELL 等(1922) によつてなされている。RAM 等は単に黄色は正常葉色に対して劣性と述べてるに過ぎないから、これとの同定

は不可能であるが、PARNELL 等の場合では著者等と同様に gold と furrow が密接な関係の下に分離している。然し同氏等の gold はその多くは優性遺伝子の支配を受け、且つ furrow は gold が抑制遺伝子により抑制された形であるから著者等の言う *rg*, *F* 及び *I* 遺伝子とは自ら異なるものと考えられる。

なお *rg* 及び *F* による着色部位は共に穎を主体とするが、*rg* は同時に節間をも黄色とする多発作用を有している。また、組織解剖的にみた着色部位については、*F* は維管束に接した部分を除く表皮細胞の膜壁、*rg* は穎の全表皮細胞膜壁及び節間の下皮組織の細胞膜壁であり、何

れも細胞膜そのものの、しかもリグニン化せる部分の着色である。これらの点も亦Cによる着色部位とは明かに異なるものであつて、勿論 *Sp* の作用を受けることもない。

(2) 灰黒色及び汚褐色

穎が成熟するにつれ灰色、セピア色或は黒色に変ずること、並びにそれに干渉する遺伝子についての報告は比較的多く、それらは全て優性として行動し且つ補足作用を有することも知られている。即ち HECTOR (1922, 1935), PIACCO (1937) 及び ROY (1921) は単純優性の場合を、また CHAO (1928) 及び MITRA 等 (1932, 1935, 1937) は2対補足遺伝子の場合を報じ、KADAM 及び RAMIAH (1938, 1943) は“gene symbolization”に際して本形質に干渉する遺伝子として *Ha* 及び *Hb* の2対を記載している。著者等の場合は3対干渉であるから更に1遺伝子の共存が必要であることが明かにされたわけである。然して *Rb*₁, *Rb*₂ 及び *Rb*₃ をもつてこれを示した。

著者等の得た他の2対はおそらく MITRA 等のそれと同一のものであろう。何故ならば著者等の取扱つた black は未熟穎のみならず不稔穎にも現われないものであるが、この点 MITRA 等の記載とよく一致するからである。

なお TING (1933) は広東地方の野生稲(自生稲)と栽培稲の交雑 *F*₂ が黒色：黄色=1:1.5 なる特異な比を示したと報じているが、これは著者等の言う 27:37 の分離 (27:37=1:1.4) ではなからうか。

組織解剖的に見た本形質の着色部位は下皮組織の細胞膜であり、この点Cとは勿論、*rg* 或は *F* と異つている。

汚褐色着色の着色部位は組織解剖的には未だ詳でない。*mt* も勿論 *Sp* の作用を受けることはない。

(3) 連鎖関係

以上に示された3種の着色は作用の上でお互に無関係であるばかりでなく、連鎖関係についても *Rb*₂, *Rb*₃, *F*, *I* 及び *rg* の各々の間は独立と看做し得る結果を得ている。

また既知連鎖群(長尾 1951) との関係を経験的に述べれば、*I* は *gl*, *Pl*, *Ing*, *Sp* 及び *d*₂ の各群とは明かに独立であり、これらの群に属さない *fs* 遺伝子とも連鎖しない様である。*mt* は *Pl*, *Ing*, *Sp*, *d*₂ の各群及び *I* とは明かに独立であるが、*gl* 群との間に連鎖関係が計算せられている。即ち

但し1交雑例の結果であるから、この群に属すかどうかの決定にはなお多くの例を重ねる必要がある。

4. 摘 要

1. 稲の顔色につき、黄褐及び黒色の着色に干渉する

遺伝子を分析するとともに着色部位を組織解剖的に観察した。

2. 全面黄褐色の着色 ripening gold は *rg* 劣性遺伝子により発現する。一見 C-chromogen による tawny 色と似てるが組織解剖的に異なるばかりでなく *Sp* の作用を受けぬ点に於ても異なるものである。

3. 縦筋の暗黄褐色 dark furrows は *F* 優性遺伝子により発現するが、抑制遺伝子 *I* が共存すれば着色しない。

4. 黒色 ripening black は *Rb*₁, *Rb*₂, *Rb*₃ の補足遺伝子の共存により発現する。

5. 汚褐色 mottled green は例外なく単純劣性であり、*mt* 遺伝子による。

6. *I* は既知連鎖群の全てと独立の様であり、*mt* は“*gl*”群との間に1例ながら連鎖関係が計算せられている。

引用文献

1. CHAO, L. F. (1928): Genetics 13: 133-169.
2. HECTOR, G. P. (1922): Dept. Agric. Ind. Mem. Bot. II: 153-183.
3. ——— (1935): Proc. World's Grain Exh. & Conf. Regina, Canada.
4. HUTCHINSON, J. B. and K. RAMIAH (1938): Ind. Jour. Agric. Sci. 8: 567-616.
5. KADAM, B. S. and K. RAMIAH (1938): mimeographed.
6. ——— and ——— (1943): Ind. Jour. Genet. & Pl. Breed. 3: 7-27.
7. MITRA, S. K. and P. M. GANGULI (1932): Ind. Jour. Agric. Sci. 2: 271-279.
8. ——— and ——— (1932): Ind. Jour. Agric. Sci. 2: 571-606.
9. ——— and ——— (1935): Proc. Ind. Sci. Cong. 22: 370.
10. ——— and ——— (1937): Ind. Jour. Agric. Sci. 7: 126-133.
11. 長尾正人・高橋万右衛門 (1947): 遺伝学論文集 1: 1-27.
12. NAGAO, S. (1951): Advances in Genetics 4: 181-212.
13. 長尾正人・高橋万右衛門・宮本隆夫 (1954): 札幌農林学会報 (印刷中).
14. PARNELL, F. R., G. N. R. AYYANGER, K. RAMIAH and G. R. S. AYYANGER (1922): Pept. Agric. Ind. Mem. Bot. II: 185-208.
15. PIACCO, R. (1937): Giorn. Riscolt. 27: 12-15.
16. RAM, K. and Ch. V. S. CHETTY (1934): Ind. Jour. Agric. Sci. 4: 618-641.
17. ROY, S. C. (1921): Agric. Jour. Ind. 16: 365-380.
18. TING, Y. (1933): Agron. Bull. Coll. Agric. Sun Yatsen Univ. 3: 24
19. ——— (1934): Jour. Agric. Assoc. China. 114: 204-217.

Genetical Studies on Rice Plant. XVI.
Some genes responsible for yellow, brown and black color of glume
by

Seijin NAGAO and Man-emon TAKAHASHI

Résumé

In regards to the glume color of rice, six colors are noted: a) normal or colorless; b) yellow to gold; c) grey to black; d) brown; e) red to purple; f) olive.

The present report deals with genes responsible for the glume colors other than red, purple, tawny (a kind of brown) and olive.

Some varieties, especially those which belong to "Indica", have yellow pigment in the cell wall of the glume. These glumes are a pale yellow at first but change to yellowish brown or gold on ripening. The authors are concerned with two types of this coloration; one is self colored and is called "ripening gold", and the other "dark furrows", in which only the inter-veins are colored.

According to previous workers such as Parnell et al, "gold" is single dominant over colorless and "furrow" is the result of the existence of a suppressor, acting on "gold". The authors made similar cross experiments, coming however to a quite different conclusion, namely; i) "gold" is single recessive (gene symbol *rg*) to colorless without exception, ii) "furrow" is due to a dominant gene *F*, and iii) the coexistence of *F* and its suppressor *I* or the deficiency of *F* give birth to colorless.

The black glume color is one of the colors that

several workers have worked upon, and on which there is almost complete agreement as to its genic constitution, resulting in the confirmation of two complementary genes. The authors made some crosses and obtained not only 9 black : 7 colorless segregation but also 27 : 37 (crosses between Indica and Japonica), indicating the presence of a third complementary gene. Therefore it is the authors' conclusion that only the three dominants (*Rb*₁, *Rb*₂, *Rb*₃) together produce a black.

In addition to these colors already mentioned there is a singular case, in which brown spots begin to develop shortly after panicle emergence. This is called "mottled green" and on ripening the glume and the leaf is tinged with dirty brown as if attacked with a disease. Many crosses indicate that this color is caused by a single recessive gene (*mt*).

Of these genes *I* is a free assortment with the known linkage groups whereas *mt* may be inserted into the "*gl*"-linkage group. As to the locus, placing *d*₄ (dwarf) in the center, it may be on the opposite side of *gl* (glutinous).

Plant Breeding Institute, Faculty
of Agriculture,
Hokkaido University