

【 緒 論

MENDEL の法則の再発見 (1900) 以来、遺伝学は長足の進歩を遂げたが、当時の研究の主流は、いわゆる不連続変異としての質的形質—その顕著な表現型の差異により個体を識別できる—に關与する遺伝子とその遺伝行動の研究であり、環境の影響を強くうけ、表現型的に連続的な変異を生ずる量的形質についての研究は、その遺伝変異と環境変異の分離の困難さ故に、ほとんど顧みられなかったばかりか、メンデルの業績の再発見以後に起った生物統計学者とメンデル遺伝学者との間の變異に關する概念の不一致により妨げられ、連続變異および不連続變異の生物学的意義をめぐって多くの意見がたたかわされた。一方、前世紀末、K. PEASON らは、生物学に統計学を応用して計量生物学の発展の基礎を築きつつあったが、その解析法を利用して一部の人達により連続變異としての量的形質の研究は続けられていた。JOHANSEN のインゲンマメによる純系説(1909)<sup>24)</sup>や NILSSON-EHLE の小麦の粒色による同義因子説 (1909)<sup>58)</sup>は、それまで質的形質—量的形質として別々に扱われてきた遺伝現象が基本的にはメンデルの法則のらち外にあるものでないとして思想統一の上に貢献したばかりでなく、両形質を同じ場面で解析する上で大きな役割を果した。E. M. EAST (1915)<sup>15)</sup>もタバコの花筒の長さの遺伝に、同義因子が關与していることを独立に発表し、この統一的解釈に成功している。R. A. FISHER は、さらに生物統計学と遺伝学を結びつけようと、1918年以来多くの研究を行なったが、連続變異をいくつかの構成要素に分割した最初の人である。

その後、多くの研究が量的形質を中心として発表されたが、1941年<sup>30)</sup>、K. MATHER によるキイロショウジョウバエ (*Drosophila melanogaster*) の腹部の剛毛数に關する遺伝の研究により、量的形質の遺伝に關しての近代的な骨格は形作られたといつてよい。

同氏は、「マークされていない染色体と、それと相同のマークされた染色体とを比較して、連続變異形質の差が、主働遺伝子によるものでないこ

とを明らかにした。多くの量的形質の發現には、ポリジーン系 (Polygenic system) が關与するとみなし、その個々の働きは大きくないがために、多くの場合環境變異に被覆されてしまうが、遺伝的行動としてはメンデル性不連続變異を支配する遺伝子と同様に分離することを認めた。そして、個々の染色体の標識となっている主働遺伝子との間に、もちろんポリジーン同志の間でも、連鎖が存在することを推論した。また同一形質の變異に作用する微働遺伝子 (Polygenes) と主働遺伝子 (Major gene) とが存在するとし、両者の關係については、(1)同一形質に作用するが、両者は全く無關係で別種の遺伝子として働く、(2)一遺伝子の内部構造の差異によって、ある時はポリジーンとして、またある時には主働遺伝子として認められることがある。この場合ポリジーン的效果は主働遺伝子的な独特な効果がない場合にも觀察できるので、多面發現作用の1種と考えることはできない。むしろこの關係は、遺伝子の構造と突然變異の複雑性に由来している。」と報告している。

その後20年間に、ショウジョウバエの染色体逆位を用いて、量的形質に關与するポリジーンの座の究明、ポリジーンを集積させることによる表現型模写 (Phenocopy) の作成と主働遺伝子との關係、ポリジーンと他形質との相関、また放射線により遺伝子型に微細な變化を起こさせることによるポリジーン系の探求など、主にキイロショウジョウバエを中心に、急激に研究の量が増してきている。

しかしながら、高等植物においては、主働遺伝子とポリジーンの關係を究明した報告は割合に少なく、量的形質の遺伝研究自体についても動物を用いての報告に比べれば植物のそれは多くない。

本実験は、稲の穂に表現される叢粒性 (Clustered spikelets) の發現に關与する遺伝子または遺伝子群についての遺伝行動を究明したものである。この形質は、質的には單純なメンデル遺伝をする不完全優性遺伝子によるが、その表現度は量的形質として、かなりの変異を示すものである。それ故に、叢粒性の表現度を計量形質として表わし、その遺伝行動と形態的特徴を、特にその表現度を正または負の方向に変化させるポリジーン (變更遺伝子)

と主働遺伝子の相互作用としてとらえる方向で解析した。

本論に入るに先立ち、北海道大学農学部高橋万右衛門教授、国立遺伝学研究所応用遺伝部長酒井寛一博士による指導をはじめ、北海道大学農学部作物育種学教室の方々、また国立遺伝学研究所応用遺伝部の研究員の方々の協力ならびに上川農業試験場長島崎佳郎博士の援助、同水稲育種科の科員の方々の協力に対し、心から感謝する。また本稿の校閲を賜わった、北海道大学農学部教授、田口啓作博士、および細川定治博士に深謝する。

## II 予備的観察

日本稲および外国稲の品種中に保有される突然変異形質を、交雑を通して北海道品種内に導入する際、交雑が遠縁品種間であればいわゆる雑種不稔現象が起きがちであるが、それが著しくない場合には、形質導入過程における分離様式から、連鎖関係を推論することができる。

### 1. 叢粒性の主働遺伝子の研究

実験の対象とした叢粒性(叢生小花)の形質発現に関与する *Cl*-遺伝子(詳細は、後の本論中の材料および方法で述べる)は、北米品種(L-系統)より導入され北海道大学農学部で保存されていたものである。これらの系統と、九州大学において保持育成されていた系統(F<sub>L</sub>系統)とを一方の交配親として、北海道品種との交雑を行ないその交雑結果より、*Cl*-遺伝子の同定を行ない、あわせてほかの遺伝子との連鎖関係の概要を究明した。

L-16とL-28は、叢粒性の程度において大体同じであり、両者間の交雑後代には質的形質としての分離は全く見られない。正常型と交雑して得たF<sub>1</sub>はいずれも叢生型であったが、その程度は、叢生型の親よりも低い。F<sub>2</sub>の表現度は、叢生の親型からF<sub>1</sub>型を経て、正常型に至る各階級を含むが、これらを叢生型と正常型に2大別すれば、両者の比はTable 1に示すとおり、明らかに3:1となる。すなわち、叢生型が正常型に対して単遺伝子(不完全)優性であるというJODON(1947)<sup>21)</sup>の報告と一致する。F<sub>2</sub>の叢生型中の変異が主働遺伝子に関して同型接合型および異型接合型の相違にのみ基づくものであるか、あるいは、まだほかに原因を求むべきかは、この実験段階では明らかで

Table 1. Major genic segregation of clustering habit in F<sub>2</sub>

Cross combination	Segregation mode (3:1)		Total	d.f.	x <sup>2</sup>	p
	Clustered	Normal				
N-44×L-28	93	27	120	1	0.400	0.7-0.5
A-43×L-16	150	36	186	1	3.160	0.1-0.05
A-43×L-16	194	51	245	1	2.286	0.2-0.1
N-44×L-16	432	165	597	1	2.216	0.2-0.1
N-44×L-16	91	35	126	1	0.518	0.5-0.3
N-44×L-16	224	86	310	1	1.242	0.3-0.2
N-45×L-16	124	28	152	1	3.508	0.1-0.05
N-45×L-16	27	8	35	1	0.032	0.9-0.8
N-45×L-16	86	18	104	1	3.281	0.1-0.05

はないが、小規模ながらF<sub>2</sub>より叢粒性に関して視程度の表現度のもの(程度4)、それとF<sub>1</sub>との中間のもの(程度3)、F<sub>1</sub>と同じもの(程度2)および正常型のものを選び、それぞれの次代を養成観察した結果は、Table 2のとおりであった。すなわち1個の主働遺伝子が関与していることは確実であるにしても、そのほかに変異遺伝子、または

Table 2. F<sub>2</sub> segregation of clustering habit

Degree of clustering in F <sub>2</sub>	Segregation in F <sub>2</sub>				Total
	Cl <sub>1</sub>	Cl <sub>2</sub>	Cl <sub>3</sub>	Cl <sub>4</sub>	
Cl <sub>1</sub> (similar to clustered parent)	11	4			15
	10	1			11
	13				13
	13	4			17
	3	6	4	3	16
Cl <sub>2</sub> (more likes F <sub>1</sub> )	23	2			25
	9	8			17
	20	5			25
		1	6	2	9
		1	4	1	6
Cl <sub>3</sub>		5	13	6	24
		2	11		13
			11	3	14
					23
					32
Cl <sub>4</sub> (Normal)					11
					12
					12
					24
					1
				25	

ポリジーンのようなものが、介在している可能性を示唆するものと考えられる。なお、本研究に関係をもつ主働遺伝子の遺伝子記号とそれによる発現形質の内容は Table 3 に記載するとおりである。

Table 3. Gene Symbols

Gene	Linkage group	Character
C	I	Chromogen for anthocyanin color
wx	I	waxy
dp <sub>1</sub>	I	depressed palea
ws	I	white stripe
Cl	I	Clustered spikelets
vi	I	virescent
chl		chlorina
blm		magnoria spot
d <sub>2</sub>	II	"Ebisu" dwarf
lg	II	liguleless
Pr	II	Self colored (lemma and palea) -Purple hull
Pl	II	Fully colored (leaf blade) -Purple leaf
Rc	IV	Brown pericarp
I-Bf	V	Brown furrow inhibitor
Ur	VII	Undulate rachis
ri	IX	verticillate arrangement of rachis
An	VI,XI,XII	An <sub>1</sub> , An <sub>2</sub> , and An <sub>3</sub> Awned
sp		short panicle

2. 主働遺伝子の連鎖関係

Cl 遺伝子の連鎖関係については、すでに JODON (1948)<sup>22)</sup> により wx 群、すなわち第 1 連鎖群に属するものと推定されている。著者も Cl と第 1 連鎖群所属の wx および C<sup>n</sup> 各遺伝子との間、ならびに wx と C<sup>n</sup> との間で Table 4 のような組換え価を得た。すなわち Cl-wx で 41.0%~49.5% (3 組み合わせ)、Cl-C<sup>n</sup> で 33.0%~45.0% (7 組み合わせ)、および wx-C<sup>n</sup> で 24.5%~35.5% (3 組み合わせ) であった。交雑組み合わせ N-44 × L-16, および N-44 × L-28 における上記の 3 遺伝子の同時分離

Table 5. Homogeneity test on F<sub>2</sub> data of crosses, N-44 × L-16 and N-44 × L-28, involving three gene pairs of Cl-wx, Cl-C and C-wx

	Cl	wx	d.f.	I.T.	d.f.
D	0.612	0.163	1	2.762	3
H	0.383	3.470	2	5.471	6
T	0.995	3.653	3	8.233	9
D	0.612	0.122	1	12.841	3
H	0.383	1.735	2	2.376	6
T	0.995	1.857	3	15.237	9
D	0.122	0.163	1	51.164	3
H	1.735	3.490	2	9.930	6
T	1.857	3.653	3	61.024	9

D : deviation, H : homogeneity, T : Total, I. T. : interaction test (joint segregation)

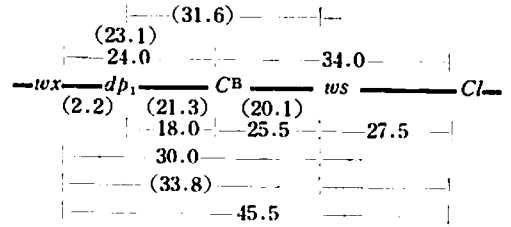
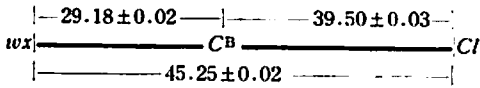
Table 4. Recombination values computed from segregation data in F<sub>2</sub> involving genes Cl, wx, and C

Gene pair	Cross combination	Segregation ratio	Total	d.f.	x <sup>2</sup>	p	R. C. V. (%)
Cl-wx		(3 : 1) (3 : 1)		3	4.77	0.2-0.1	41.0
Cl-C	N-44 × L-16	(3 : 1) (3 : 1)	126	3	5.27	0.2-0.1	39.0
wx-C		(3 : 1) (3 : 1)		3	17.81	< 0.001	35.0
Cl-wx		(3 : 1) (3 : 1)		3	3.05	0.5-0.3	45.0
Cl-C	N-44 × L-16	(3 : 1) (3 : 1)	209	3	7.96	0.1-0.05	39.0
wx-C		(3 : 1) (3 : 1)		3	31.49	< 0.001	24.5
Cl-wx		(3 : 1) (3 : 1)		3	0.41	0.7-0.5	49.0
Cl-C	N-44 × L-16	(3 : 1) (3 : 1)	120	3	2.37	0.2-0.1	40.5
wx-C		(3 : 1) (3 : 1)		3	11.79	< 0.01	29.5
Cl-C	A-43 × L-16	(3 : 1) (9 : 7)	186	3	3.43	0.1-0.05	44.0
Cl-C	A-43 × L-16	(3 : 1) (9 : 7)	245	3	4.01	0.05-0.02	41.0
Cl-C	N-44 × L-16	(3 : 1) (3 : 1)	597	3	18.47	< 0.001	39.0
Cl-C	H-45 × L-16	(3 : 1) (3 : 1)	152	3	12.85	< 0.01	33.0

Table 6. Recombination values between C-gene and known linkage markers

Gene Combinat.	Cross Combinat.	Combined Segregat. ratio	AB	Ab	aB	ab	Total	$\chi^2$	p	R.C.V.	Phase
C-wx	A-58 × L-8	(9 : 7)(3 : 1)	65	20	54	9	148	3.96	0.2	33.0	r
	L(vi) × A-60	(3 : 1)(3 : 1)	189	76	110	2	377	44.50	0.001	15.0	r
	∥	∥	114	44	43	3	204	8.91	0.02	27.5	r
	L(vi) × A-58	∥	179	70	60	2	311	18.13	0.001	20.0	r
	A-58 × L-7	∥	185	73	67	9	334	8.82	0.02	35.5	r
	Fl(ws) × A-58	∥	34	22	12	1	69	9.56	0.02	24.0	r
	A-58 × L-7	∥	82	42	44	1	169	18.59	0.001	14.5	r
						1,464			22.8		
C-dp <sub>1</sub> vi-C	Fl(dp <sub>1</sub> ) × A-58	(3 : 1)(3 : 1)	210	26	26	56	318	109.0	0.001	18.0	c
	L(vi) × Cl-7	(3 : 1)(9 : 7)	110	85	39	25	259	0.63	0.8	46.0	r
	A-58 × L-8	∥	69	50	16	14	149	3.38	0.3	46.0	c
	L(vi) × A-60	(3 : 1)(3 : 1)	126	35	32	11	204	3.64	0.3	47.0	c
	A-58 × L-7	∥	129	48	33	17	227	3.41	0.3	46.5	c
	L(vi) × H-151	∥	105	42	29	15	191	3.21	0.3	46.5	c
						622			46.7		
sp-C C-blm	Fl(ws) × Cl-7	(3 : 1)(9 : 7)	37	28	10	15	90	3.39	0.3	36.0	c
	A-58 × L-7	(3 : 1)(3 : 1)	100	24	36	9	169	2.94	0.3	49.5	c
	Cl-7 × L(bl m)	∥	67	27	22	10	126	1.38	0.7	48.5	c
						295			49.0		
Recombination values between ws-gene and known linkage markers											
ws-wx	Fl(ws) × A-58	(3 : 1)(3 : 1)	31	21	15	2	69	8.67	0.02	30.0	r
ws-C	Fl(ws) × A-58	(3 : 1)(3 : 1)	146	25	31	40	242	56.98	0.001	24.0	c
	Fl(ws) × Cl-7	∥	45	25	2	18	90	17.76	0.001	17.0	c
	Fl(ws) × A-58	∥	45	6	5	4	60	9.96	0.02	26.5	c
	Fl(ws) × A-58	∥	48	6	10	7	71	53.02	0.001	27.5	c
						463			23.8		
ws-blm	Fl(ws) × L(bl m)	(3 : 1)(3 : 1)	64	24	17	6	111	1.35	0.7	49.5	r
	∥	∥	156	38	38	10	242	7.03	0.05	51.5	r
						353			50.5		
ws-sp	Fl(ws) × A-58	(3 : 1)(3 : 1)	146	31	50	15	242	5.74	0.1	45.5	c
	Fl(ws) × L(bl m)	∥	76	12	12	8	108	10.78	0.01	31.5	c
	Fl(ws) × Cl-7	∥	52	18	13	7	90	2.24	0.5	44.0	c
	Fl(ws) × L(bl m)	∥	159	35	35	13	242	8.29	0.02	43.0	c
	Fl(ws) × A-58	∥	41	10	7	3	61	3.38	0.3	42.5	c
	Fl(ws) × A-58	∥	43	11	11	6	71	1.59	0.5	40.0	c
						814			41.1		
Recombination values between wx-gene and known linkage markers											
wx-vi	A-58 × L-8	(3 : 1)(3 : 1)	95	24	24	5	148	4.61	0.2	48.0	r
	L(vi) × A-60	∥	121	34	39	8	202	2.60	0.3	46.0	r
	L(vi) × A-58	∥	186	53	57	15	311	2.23	0.5	49.0	r
	A-58 × L-8	∥	140	57	43	17	257	2.42	0.3	50.0	r
	∥	∥	102	35	21	11	169	2.57	0.3	56.0	r
	∥	∥	50	36	28	8	162	1.77	0.5	45.5	r
							1,249			49.1	
wx-sp	Fl(chl) × A-58	(3 : 1)(3 : 1)	62	14	17	4	97	2.86	0.3	51.0	r
	Fl(chl) × Cl-7	∥	88	26	30	8	152	0.61	0.8	49.0	r
	Fl(chl) × A-58	∥	51	23	22	6	142	3.78	0.2	51.5	r
						391			50.5		
wx-blm	L(bl m) × Cl-7	(3 : 1)(3 : 1)	94	27	37	6	164	3.52	0.3	42.0	r
	A-58 × L-7	∥	102	24	34	9	169	1.13	0.7	52.0	r
						333			47.0		

に関する均一性の検定は別に Table 5 に示すとおりであり、これら遺伝子間には連鎖の可能性が高いと見てよいであろう。その際の相互の位置関係は次のように推定される。



なお, JODON (1948)<sup>22)</sup> の報告では  $C^B - Cl$  が 43%,  $wx - Cl$  が 46% であるから, 著者の成績はこれを支持する結果となった。さらに FL 系統, および L 系統の後代との交雑により  $wx$ ,  $C^B$  以外の数個の遺伝子との組換価も得られ, その結果は Table 6 に示すとおりであった。これにもとづき相互の位置関係は下記のように推定される。

括弧内は, 永松, 大村ら (1962)<sup>56)</sup> により得られた数値で, これも本実験とおおむね一致するものである。

$Cl$  とほかの連鎖群所属遺伝子との独立関係は Table 7 のようになり, 第 II 群の  $Pr, Ig, Pl$  第 IV 群の  $Rc$ , 第 V 群の  $I-Bf$ , また  $sp$  とは独立であると考えられる。

JODON (1948 '57)<sup>22)23)</sup> により, 第 I 群に属する

Table 7. Recombination values between  $Cl$ -gene and known linkage markers

Gene Combinat.	Cross Combinat.	Segregat. ratio	AB	Ab	aB	ab	Total	$\chi^2$	p	R.C.V.	Phase
Cl-C (I)	A-43 × L-16 Cl-7 × L(vi)	(3 : 1)(3 : 1)	58	13	15	4	90	2.64	0.3	48.0	c
		〃	144	30	30	17	230	6.52	0.05	40.0	c
							320			44.0	
	Fl(ws) × Cl-7 Cl-7 × L(bl <sub>m</sub> ) L-28 × A-5 Cl-4 × A-5	(3 : 1)(9 : 7)	41	23	6	14	90	5.53	0.1	26.0	c
		〃	66	38	7	15	126	10.00	0.01	25.0	c
〃		79	46	18	23	172	26.83	0.001	14.0	c	
	〃	87	60	30	25	202	18.96	0.001	46.0	c	
						590			27.8		
Cl-wx (I)	N-44 × Cl-7 Fl(chl) × Cl-7	(3 : 1)(3 : 1)	168	47	57	23	235	2.46	0.3	45.0	c
		〃	89	32	25	6	152	2.23	0.5	44.5	r
Cl-ws (I)	Fl(ws) × Cl-7	(3 : 1)(3 : 1)	60	10	10	10	90	10.74	0.01	27.5	c
Cl-vi (I)	L(vi) × Cl-7 〃	(3 : 1)(3 : 1)	124	40	48	11	223	1.63	0.5	55.0	c
		〃	158	48	37	16	259	3.80	0.2	45.5	c
						482			50.3		
Cl-Pr (II)	L-28 × A-5	(3 : 1)(3 : 1)	134	99	40	35	308	0.51	0.9	48.0	c
Cl-Pl (II)	A-43 × L-16 〃	(3 : 1)(9 : 7)	32	26	8	7	73	0.86	0.8	49.0	c
		(27 : 37)(3 : 1)	82	22	112	29	245	2.30	0.5	51.0	c
						318			50.0		
Cl-Ig (II)	N-44 × L-16 H-45 × L-16	(3 : 1)(3 : 1)	68	13	18	5	104	4.17	0.2	45.0	c
		〃	92	32	19	9	152	4.12	0.2	46.0	c
						256			45.5		
Cl-Rc (N)	Cl-4 × A-5 L-28 × A-5 〃	(3 : 1)(3 : 1)	112	35	44	11	202	2.30	0.5	47.0	r
		〃	97	28	27	10	172	1.31	0.7	49.5	r
		〃	164	69	58	17	308	2.95	0.3	45.0	r
						682			47.2		
Cl-I-Bf (V)	L-28 × A-5	(3 : 1)(3 : 1)	73	26	30	10	139	1.14	0.7	51.0	c
Cl-sp	Fl(dp <sub>1</sub> ) × Cl-7 Fl(chl) × Cl-7 Fl(ws) × Cl-7 Fl(ws) × Cl-7	(3 : 1)(3 : 1)	61	19	14	6	100	1.62	0.5	45.5	c
		〃	116	31	29	16	192	3.98	0.2	41.0	c
		〃	43	22	18	5	88	2.87	0.3	59.0	c
		〃	26	8	9	3	46	0.92	0.8	49.0	c
						426			48.6		

Table 8. Recombination values between *chl*-gene and known linkage markers

Gene Combinat.	Cross Combination	Combined Segregat. ratio	AB	Ab	aB	ab	Total	$\chi^2$	p	R.C.V.	Phase
<i>chl</i> -C	FI( <i>chl</i> ) $\times$ L( <i>blm</i> )	(3 : 1)(3 : 1)	23	30	16	6	75	6.96	0.05	33.0	r
<i>chl</i> -Cl	FI( <i>chl</i> ) $\times$ Cl-7	(3 : 1)(3 : 1)	124	32	23	13	92	7.59	0.05	39.5	r
<i>wx</i> - <i>chl</i>	FI( <i>chl</i> ) $\times$ A-58	(3 : 1)(3 : 1)	61	17	18	1	97	5.07	0.1	28.5	r
	FI( <i>chl</i> ) $\times$ Cl-7	(3 : 1)(3 : 1)	86	28	34	4	152	4.26	0.2	36.0	r
							249			32.3	
<i>chl</i> - <i>blm</i>	FI( <i>chl</i> ) $\times$ L( <i>blm</i> )	(3 : 1)(3 : 1)	41	17	14	6	78	0.86	0.8	50.0	r
<i>chl</i> - <i>sp</i>	FI( <i>chl</i> ) $\times$ A-58	(3 : 1)(3 : 1)	67	19	17	6	109	1.30	0.7	47.0	c

$C^B$  および *Cl* 遺伝子と、それぞれ25%、35%の連鎖関係にあると報告されている *vi* (*virescent*) 遺伝子は、本実験においては、*wx*, *Cl*,  $C^B$  との連鎖関係を支持するような組換え価を示さなかった。

FL 系統より導入した *chl* (*chlorira*) 遺伝子と第1群に属する *wx*,  $C^B$ , *Cl* との間に、それぞれ34.5%、33.0%、39.5%の組換え価が得られた。これは、*chl* 遺伝子が第1連鎖群に属している可能性を示唆するものである (Table 8)。

上記のように叢粒性は質的形質としては、第1連鎖群に所属する *Cl* 遺伝子に支配されていることが明らかである。しかし叢生形質の表現程度に連続的変異が認められ、かつその個体間、系統間の変異傾向をながめるとき、この形質が主働遺伝子と微働遺伝子の存在により表現される可能性を有し、したがって、さらに進んだ解析を加える必要があるとよい。よって著者は、主働、微働それぞれの遺伝子の作用と、両者の交互作用の究明を中心に、以下の実験を試みたのである。

### III 材料および方法

本実験に用いられた形質は、叢粒性 (叢生小花) すなわち、正常な稲においては枝梗の先端に至るまで、小花はほぼ等間隔に着生するのに対して、小花が叢生したかのように着生する特異な形質のことである (Fig. 1)。この形質は起源をインド品種に求めることができるが、本実験で用いられたものは、インド稲から北米品種内に導入されたものと、さらに、日本稲に導入されたものである。叢粒性の微細形態と模式的な穂の形態は Fig. 2 に示されている。図によって、先端部の小花の着生は、枝梗に輪生するのではなく、交互に着生して



Fig. 1. Clustered Spikelets

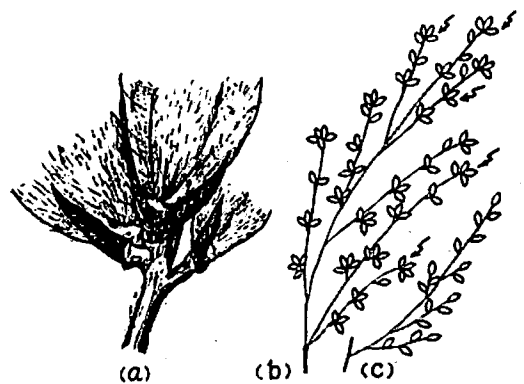
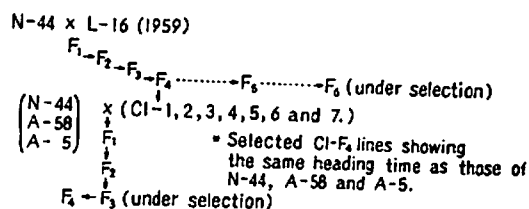


Fig. 2 Diagrammatic expression of clustering habit in a panicle

- (a) details of clustered spikelets
- (b) branches with clustered spikelets
- (c) a normal branch

いることがわかる。この形態は、枝梗の先端部が伸長しなかったことに原因するのか、または、着生が先端部に移行した結果として形成されたかのいずれかである。

供試材料の系譜は、Fig. 3 に示されている。正



(Isogenic-like lines) - (1967)

Fig. 3. Genealogy of materials used in the present examinations

常系統の親として、N-44, A-5, A-58の3系統が用いられたが、これらは、北海道大学の作物育種学教室において、遺伝子分析用に育成されたもので、長年自殖が繰り返されている系統である。その意味から、純系であると考えてよい。L-16はJODON氏の育成した系統であり、不完全優性遺伝子「Cl」をになうものである。

最初の交雑には、N-44 x L-16 (1959) が用いられた。結果については前述のとおりであるが、この交雑後代のF<sub>2</sub>において、正常系統とはほぼ同期に出穂する叢生型の7系統Cl-1 ~ Cl-7を選抜し、それらを本報告の主要部分をなす実験の交配親とした。よって、交配親としての材料は未だ分離世代にある叢生系統といわねばならない。なお別に、さらに後代のF<sub>5</sub>, F<sub>6</sub>世代も調査対象となった。次にこれらの7つの叢生系統は3つの正常系統と組み合わせ交配せられ、そのF<sub>1</sub>世代からF<sub>4</sub>に至る各世代を調査し、叢粒性の形態的特徴と、その遺伝行動を究明しようとした。

供試材料の育成地は、北海道大学附属農場、国立遺伝学研究所、北海道立上川農業試験場の3か所にわたるが、それぞれ当該地の慣行の栽培法を用いた。計量形質は一般的に環境の影響を受けやすいとされているが、後述のように、この形質は稲が正常な状態で生育する限り、ほとんど差異を生じないことがわかった。しかし個々の材料の育成に関しては、N-44 x L-16のF<sub>1</sub> ~ F<sub>4</sub>は北大、交配親系統、(N-44, A-5, A-58) x (Cl-1 ~

Cl-7)のF<sub>1</sub> ~ F<sub>3</sub>と、最初の交配からのF<sub>4</sub>, F<sub>5</sub>, F<sub>6</sub>は遺伝学研究所、後の交配によるF<sub>4</sub>と微働遺伝子による形質発現の調査に用いた多数の正常系統は上川農試で、それぞれ育成された。

計量形質としての叢粒性の表現度(程度)の表わし方は、次の2種である。

$$a \% = \frac{\text{叢粒性を示している粒数}}{\text{総粒数}}$$

$$b \% = \frac{\text{叢粒性を示している節数}}{\text{総節数}}$$

ここでは、a%の表示方法がより適切(すなわち、a%とb%の表現度の相関は1に近く、a%の表示の方が粒数の変異を対象としているため、より小さな変化を表現できる)と考えられるので、多くの場合こちらの方を採用した。

調査に当っては、各個体当りその個体の代表穂に近いと思われるもの5穂を選び、まずその個体の測定材料とした。次いで、どの程度の大きさの穂までが用いられるかを検しておく必要があるため、この点に関して検討したのが、Table 9-a, bである。温室内で栽培密度を種々に変えて、着粒

Table 9-a. Clustering expressivity on some combinations in F<sub>1</sub> rice plants harvested in the green house

Cross combination	a-%	b-%	No. of grains per a panicle
N-44 x Cl-3	58.9(71.4)	40.5(48.0)	25 (40-80)
N-44 x Cl-4	64.7(71.9)	44.9(49.1)	29
N-44 x Cl-7	60.9(70.0)	39.7(46.8)	25
A-58 x Cl-4	55.3(59.5)	37.4(40.0)	49
A-58 x Cl-7	59.7(57.5)	40.0(38.7)	34
(parental lines)			
Cl-2	55.4(75.3)	33.3(52.1)	22
Cl-3	64.7(86.2)	40.0(66.6)	25
Cl-4	77.1(86.1)	54.2(65.6)	24
Cl-5	63.6(78.8)	41.6(55.3)	32
Cl-7	64.7(87.7)	40.0(69.3)	17

(In spring, 1966)

Table 9-b.

(In spring, 1965)

N-44 x Cl-3	69.0(71.4)	46.3(48.0)	104 (40-80)
N-44 x Cl-4	72.1(71.9)	49.0(49.1)	111
N-44 x Cl-7	73.6(70.0)	49.9(46.8)	124
A-58 x Cl-4	56.0(59.5)	38.5(38.7)	91

数の異なる個体を養成したところ、Table 9-aのようにP. F<sub>1</sub>それぞれにおいて、1穂当り30粒以下の着粒数を有する穂の表現度は、40~80粒の穂

のそれと異なることが知られた。一方、Table 9-b でわかるように、着粒数が100を越えても、40~80粒の場合の表現度とほとんど異なるないので、調査には原則として40粒を下まわらない着粒数を有するもの5種を用いた。

擬似叢粒性(詳しくは後述)の供試材料として、北海道以外の栽培品種約25種と、道内の新旧品種約40種とを用いた。道外の品種については、青森県立農業試験場、同藤坂支場、宮城県立農業試験場古川分場、および農林省農事試験場より供与のもの、また道内品種は、上川農試において栽培されたものである。そのほか、北海道大学農学部および九州大学農学部の各育種学教室において育成された連鎖群分析用の標識系統も用いられた。なお、放射線処理も行なわれたが、これは国立遺伝学研究所の<sup>137</sup>Csのγ線によるものである。また、擬似叢粒性に関する交雑後代の大部分は、上川農試において栽培されたものである。調査方法に関して、擬似叢粒性の発現頻度は、全穂調査で行なわれ、交雑後代の各形質の表現度に関しては、各個体の代表穂5穂を供用した。表示方法については、叢粒性の場合に準じている。

次に、枝梗欠如の表現度に対しては、主軸の一次枝梗の数に対する退化一次枝梗数の割合が用いられ、輪枝性に関しては、全一次枝梗数に対する輪枝形成部の一次枝梗数の割合(a%)と全節数に対する輪枝形成部の節位数の割合(b%)を当てた。なお、これらの形質に関する材料は、上川農試で栽培された。

#### IV 実験結果

Table 10の上部にみられるとおり、選抜系統CI-1~CI-7は、表現度に関し、CI-1, -2, -5, -6と、CI-3, -4, -7の2群に大別される。各系統の表現度に関する分布を図示したのがFig. 4である。Table 10の下部は、最初の交雑に用いたL-16の表現度であるが、これとCI-3, -4, -7の表現度を比較すると、F<sub>2</sub>までの育成過程に、すでに選抜の効果があったことが、まず指摘される。この事実のよってきた原因、すなわち、いかなる理由で、選抜が有効であったかを解明する

Table 10. "Clustering" expressivity in parental clustered lines and strains

Line	a-%	b-%
CI-1	73.5	49.6
CI-2	75.3	52.1
CI-5	78.8	55.3
CI-6	82.8	62.0
CI-3	86.2	66.6
CI-4	86.1	65.6
CI-7	87.8	69.3
Total- 70 plants		
L-16	78.3	54.3
L-28	86.7	67.1
Total- 20 plants		

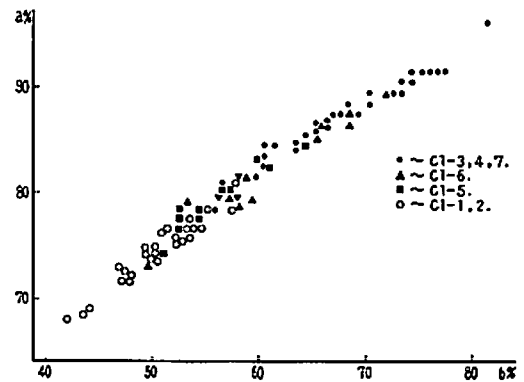


Fig. 4 Correlation diagram of two kinds of clustering expressivity in parental lines.

要がある。

このF<sub>2</sub>世代にある叢生7系統を養成し、叢生に関係ある各形質につき、分散分析を通じてF<sub>3</sub>における固定度を調べた結果、a%, b%, 一次枝梗長および粒数などの各形質とも、場所(主に窒素施用肥)による有意差はないが、系統間には差が認められた。これは、供試系統が系統間の差と共に未だ分離性大なることをも意味するものと考えられる(Table 11)。

さらに、CI-7 (F<sub>1</sub>)の自殖後代(F<sub>2</sub>)の10系統についての分散分析の結果によれば、一次枝梗長、粒数および密度などはすでに固定の域に達していたが、叢粒性の表現度は、固定されていない。これは、叢粒性の表現度が、ほかの形質に比べ、同数またはより多くの遺伝子に支配され、これらの遺伝子に関し、F<sub>2</sub>ではそれが未固定のた



**Table 11.** Analysis of variance about some characters in 7 parental clustered-lines ( $F_1$ )

a-% ;				
Source	d.f.	S.S.	M.S.	F.
Total	69	1,515.510		
Line	6	1,076.729	179.459	152.601**
Loc.	1	2.433	2.433	2.069
L. x Loc.	6	7.057	1.176	1.533
E	56	42.929	0.767	
b-% ;				
Total	69	2,017.628		
Line	6	1,311.631	218.605	19.541**
Loc.	1	12.399	12.399	1.108
Er.	62	693.598	11.187	
Length of 1st rachises ;				
Total	69	23,150.739		
Line	6	16,471.890	2,475.315	21.222**
Loc.	1	10,080	10,080	0.078
L. x Loc.	6	776,178	129,363	1.229
Er.	56	5,892,591	105,225	
Number of grains ;				
Total	69	1,054,451		
Line	6	800,737	133,456	28.082**
Loc.	1	11,184	11,184	2.437
L. x Loc.	6	27,534	4,589	1.195
Er.	56	214,996	3,839	
Density (Length of rachises/No. of grains) ;				
Total	69	70.0464		
Line	6	54.0074	9.0012	40.9704**
Loc.	1	2.4180	2.4180	11.0059**
Er.	62	13.6210	0.2197	

\*\* Significant on a probability of 0.01

め、 $F_5$ でもなお、系統間差異が現われたものとみなしてよいであろう (Table 12)。

なお、前述のように交雑親とした各系統共に完全な固定にいたらぬものと推定されたが、叢生系統間の比較を行なう場合には、それから派生した個体群、系統群の平均値の差異に基づいて親系統の差を推定する限りにおいては、親系統の固定性いかんは、本報の実験遂行上、特別な支障とはならないものと考えられる。

用いた正常型交雑親系統の固定度については、

**Table 12.** Analysis of variance about some characters in 10  $F_1$  lines of rice plant

Length of 1st rachises ;				
Source	d.f.	S.S.	M.S.	F
Total	49	2,071,582		
Line	9	495,142	55,016	1.396
Er.	40	1,576,440	39,411	
Number of grains ;				
Total	49	19.3679		
Line	9	5.4516	0.6057	1.741
Er.	40	13.9163	0.3479	
Density (Length of rachises/No. of grains) ;				
Total	49	57,814		
Line	9	11,908	1,323	1.152
Er.	40	45,906	1,148	
a-% ;				
Total	49	601.6744		
Line	9	326.9082	36.3231	5.288**
Er.	40	273.7662	6.8692	
b-% ;				
Total	49	1192.8239		
Line	9	557.9194	61.9910	3.906**
Er.	40	634.9104	15.8728	

\*\* Significant on a probability of 0.01 (2.88)

a-% stands for the rate of the number of grains expressing clustered spikelets per number of total grains

b-% stands for the rate of the number of nodes expressing clustered spikelets per number of total nodes

既述のとおり純系であり、事実、一次枝梗長、粒数共に系統内に差がなく、また場所による変動もなく、固定されていることをうら書きしている (Table 13)。

Table 14 は、叢生 7 系統と、正常 3 系統の各交雑組み合わせの  $F_1$  の平均表現度である。各セット内で用いられた 7 つの叢生系統が、叢粒性の表現度に対して、各セットにおいて同じ貢献度を有しているとすれば、各セット間の  $F_1$  の表現度の差異は、用いられた正常系統の差異によることになる。この意味から、 $F_1$  の表現度が、 $N-44 \times CI > A-5 \times CI > A-58 \times CI$  なる順序にあることは、そ

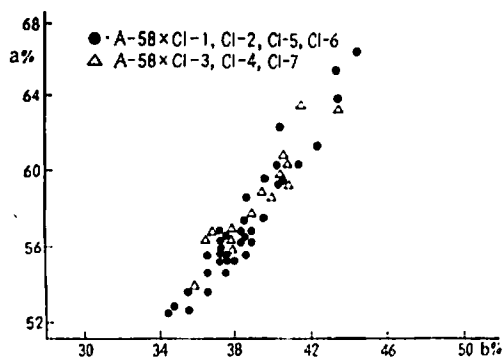
**Table 13.** Analysis of variance about some characters in five lines derived from N-44 tester

Length of 1st rachises ;				
Source	d.f.	S.S.	M.S.	F
Total	49	1,346,211		
Line	4	131,224	32,806	2.018
Loc.	1	114,817	114,817	7.063
L. × Loc.	4	65,025	16,256	0.628
Er.	40	1,035,145	25,879	
Number of grains ;				
Total	49	24,422		
Line	4	2,303	575.8	1.756
Loc.	1	4,678	467.8	1.427
L. × Loc.	4	1,311	327.8	0.812
Er.	40	16,130	403.3	
Density ;				
Total	49	33.4306		
Line	4	4.2737	1.0684	3.872
Loc.	1	7.1744	7.1744	26.003*
L. × Loc.	4	1.1034	0.2759	0.528
Er.	40	20.8791	0.5220	

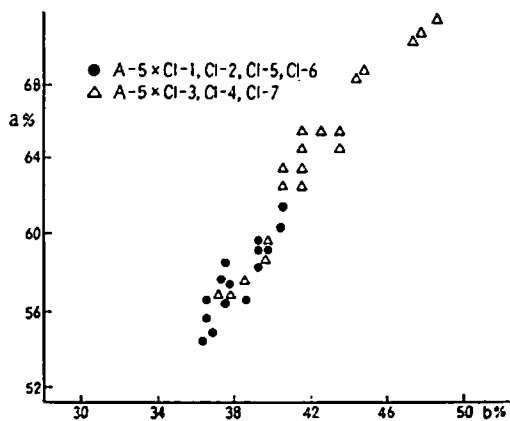
\* Significant on a probability of 0.05.

**Table 14.** "Clustering" expressivity of F<sub>1</sub> from crosses between normal strains and clustered lines with several degree of clustering

Combination	a-%	b-%	No. of plants
A-5 × Cl-1	—	—	—
Cl-2	55.6	37.0	5
Cl-5	59.0	39.2	11
Cl-6	—	—	—
Cl-3	—	—	—
Cl-4	59.9	39.8	8
Cl-7	65.7	42.6	11
A-58 × Cl-1	55.1	36.9	12
Cl-2	57.8	38.6	18
Cl-5	57.0	38.2	10
Cl-6	59.8	39.8	2
Cl-3	55.9	36.8	10
Cl-4	59.5	40.0	6
Cl-7	57.5	38.7	9
N-44 × Cl-1	65.3	43.0	13
Cl-2	65.5	43.8	7
Cl-5	65.6	43.0	5
Cl-6	—	—	—
Cl-3	71.4	48.0	17
Cl-4	71.9	49.1	11
Cl-7	70.0	46.8	28



**Fig. 5.** Dot-diagram for two kinds of "clustering" expressivity in F<sub>1</sub> of which parent is A-58



**Fig. 6.** Dot-diagram for two kinds of "clustering" expressivity in F<sub>1</sub> of which parent is A-5

のまま糞粒性の表現度に対する正常系統の貢献度が、 $N-44 > A-5 > A-58$ の順序にあることを示唆するものである。また、同一の正常親に配されたところの1つのセット内で叢生7系統の違いによる $F_1$ の表現度の差異については、 $A-58$ セット内ではそれが顕著ではないが、 $A-5$ 、 $N-44$ の各セット内においては $Cl-1$ 、 $-2$ 、 $-5$ 、 $-6$ 群と、 $Cl-3$ 、 $-4$ 、 $-7$ 群の $F_1$ の表現度に明らかな差異があることが示されている。

Fig. 5, 6, 7 は、各組み合わせの $F_1$ の表現度をグラフで示したものである。各組み合わせの平均

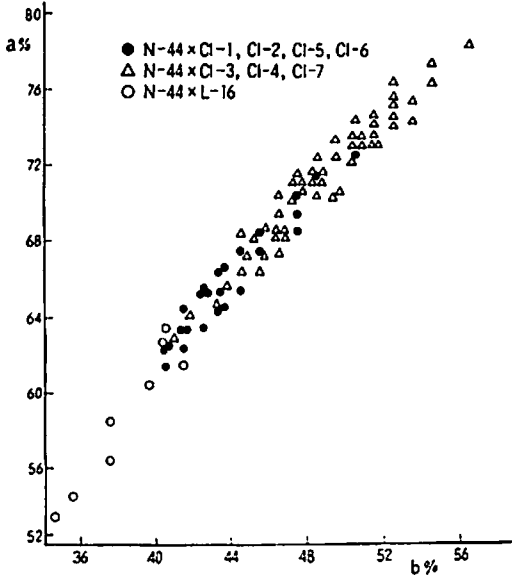


Fig. 7. Dot-diagram for two kinds of "clustering" expressivity in  $F_1$  of which parent is  $N-44$

値の差がさらに明確になろう。Fig. 8におけるグラフの下部の丸印は、最初の交雑  $N-44 \times L-16$  の $F_1$ の表現度である。なお、Table 15は、1959年の交雑における組み合わせによる $F_1$ の表現度を示したものである。ここで $N-44 \times L-16$ を特に選んだ理由は、この中で一番表現度が高いためである。Fig. 8はすべての組み合わせの $F_1$ の表現度をまとめて示したものであるが、正常3系統の遺伝的な差異が明らかに認められる。

$A-58 \times Cl-7$ の $F_1$ の1株から株のクローンを作り、穂を単位として調査した結果、個体間に有意な差はなく、環境によるふれは小さかった (Table 16, 17)。加えて、 $N-44$ に、 $Cl-3$ 、 $-4$ 、 $-7$ を配した

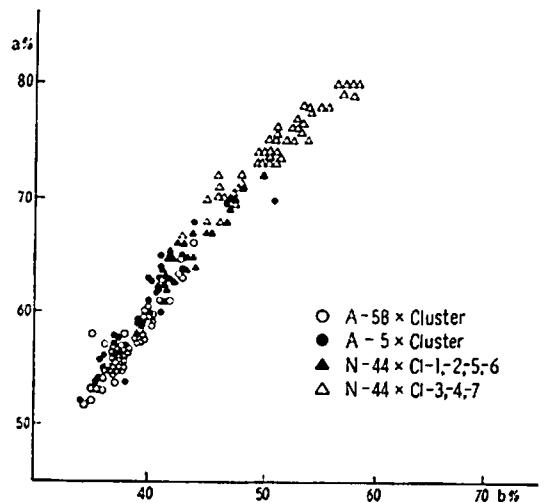


Fig. 8. Correlation diagram of two kinds of clustering expressivity in  $F_1$

Table 15. "Clustering" expressivity in some  $F_1$  (1960)

Cross combination									Mean
A-43 × L-16	a-%	52.6	52.5	50.0	60.7				52.0
	b-%	35.0	33.9	33.2	40.5				34.2
N-44 × L-16	a-%	53.7	60.1	52.9	62.9	60.7	62.5	56.4	56.6
	b-%	34.8	38.5	34.2	40.4	40.5	40.2	36.9	37.2
C-19 × L-28	a-%	52.6							
	b-%	34.5							
N-45 × L-28	a-%	50.6	50.4	44.6					49.7
	b-%	36.6	33.3	28.7					32.8
L-28 × A-5	a-%	50.2	49.4						49.8
	b-%	32.8	31.5						32.3

組み合わせによる  $F_1$  の年次変動を調べたが、年次による有意差は見出せなかった (Table 18)。

Fig. 9 は、叢生系統,  $F_1$ ,  $F_2$  の表現度 a% と b% の関係を回帰係数で示したものであるが、各組み合わせ共、一次回帰でその関係を説明することができた。Fig. 10 は、N-44×CI-7, A-58×CI-7 および A-5×CI-4 の 3 組み合わせの  $F_2$  分布をヒストグラムで示したものである。主動遺伝子としての CI は、不完全優性遺伝子であるから、 $F_1$  は

中間型叢生,  $F_2$  においては、3(叢生型) : 1(正常型) に分離する。ここで注目すべきことは、このように質的形質としては 3 : 1 に分離するものの、量的形質としてながめるとき、そこにかんがりの変異が存在することである。また、叢生個体群を各組み合わせにつき比較すると、N-44×CI-7 の  $F_2$  が表現度において、ほかの組み合わせより高い位置で分布していることである。かつまた、A-58×CI-7 と A-5×CI-4 の  $F_2$  は同じ範囲に分布はし

Table 16. Expressivity of clustered spikelets in clones from  $F_1$  plant

Clone	Panicle				Mean	
	1	2	3	4		
I	1.	54.4	59.3	62.2	56.4	53.1 (57.0)
	2.	62.0	69.8	56.2	56.4	59.1 (60.7)
	3.	71.1	52.3	56.7	53.3	47.2 (56.2)
	4.	59.3	54.3	51.7	52.9	65.5 (56.8)
	5.	54.9	54.5	55.6	58.2	54.0 (55.0)
II	1.	53.8	62.7	67.2	39.6	58.3 (58.6)
	2.	50.7	55.4	57.1	55.7	63.6 (56.4)
	3.	53.7	57.8	51.4	56.3	63.0 (56.7)
	4.	56.8	57.7	56.9	52.9	64.0 (57.7)
	5.	56.4	65.1	48.5	54.2	51.9 (55.6)
	6.	52.8	57.8	59.7	60.6	54.8 (57.3)
III	1.	61.5	64.3	50.0	60.5	53.6 (58.8)
	2.	59.6	64.1	54.1	70.9	52.4 (61.0)
	3.	57.8	61.5	46.7	72.1	48.5 (57.6)
	4.	58.0	65.6	56.6	51.4	52.9 (57.8)
	5.	71.6	52.2	66.7	55.1	61.4 (61.3)
	6.	63.2	58.8	59.3	53.2	68.6 (60.2)
	7.	58.3	65.2	71.6	62.5	61.3 (64.2)
	8.	63.4	52.4	54.5	61.8	64.7 (59.7)

Table 17. Variance Analysis

Source	d.f.	M.S.	F	
I	Total	24	253.33	
	Bn. Plant	4	28.32	7.080
	wn.	20	225.01	11.251
II	Total	29	304.75	
	Bn. Plant	5	5.57	1.110
	wn.	24	225.01	12.470
III	Total	39	537.83	
	Bn. Plant	7	64.81	9.259
	wn.	32	473.02	14.782

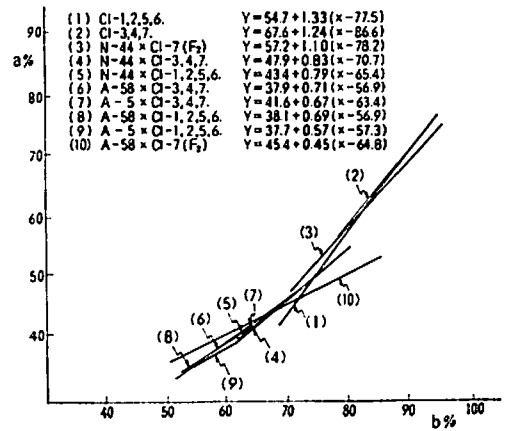


Fig. 9. Regression graph of a% on b% in parental clustered lines, their  $F_1$  and  $F_2$

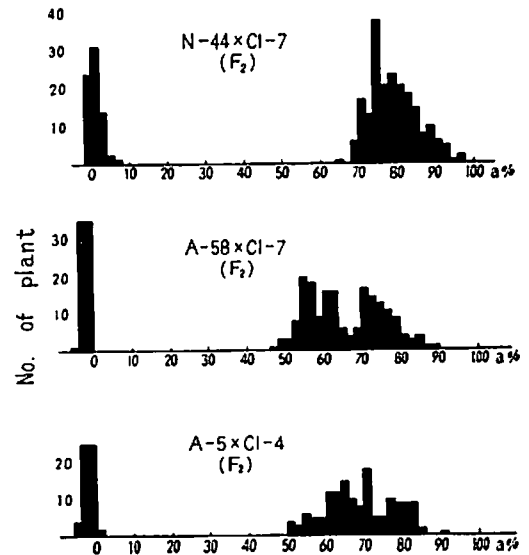


Fig. 10. Frequency diagrams of "clustering" expressivity in  $F_2$  population

ているが、各表現度に対する個体頻度を異にし、後者の組み合わせが、平均値として高くなっていることである。

次に、正常個体群の表現度について記すと、A-58×Cl-7のF<sub>2</sub>においては、正常個体はすべて、枝梗の先端の小花に至るまで、等間隔に小花が着生しているのに対して、N-44×Cl-7のF<sub>2</sub>においては、正常個体に属するものの中にも、少数ながら先端に異常を生じ、あたかも、表現度の低い叢粒性のような小花の着生枝梗を持った個体が、数としては少ないが存在する。表現度に関しては、N-44×Cl-7 (F<sub>2</sub>) > A-5×Cl-4 (F<sub>2</sub>) であり、頻度に関しても同様の傾向がある。この異常個体は、もちろん叢生に関しては正常型であるから、Cl遺伝子を持たないが、叢粒性状の形態を示すので、これをここでは、擬似叢粒性 (Pseu-

doclustered spikelets または、clustered-like spikelets) と呼ぶこととする (Fig. 11)。

N-44×Cl-7のF<sub>2</sub>の分布状態をみると、表現度の低いものは、F<sub>1</sub>とほぼ等しい表現度であるが、表現度の高い個体の中には、交配親のそれを越した、いわゆる超越分離の個体がみられた (Fig. 12)。一方、A-5×Cl-4のF<sub>2</sub>および、A-58×Cl-7のF<sub>2</sub>では、超越分離の個体を見出すことはできなかった (Fig. 13, 14)。さらに、Fig. 15のA-43×L-16のF<sub>2</sub>の分布をみると、個体数がやや少ないが、上記の3組み合わせよりさらに表現度の低い個体が現われている。叢生系統 L-16の表現度に比べ、N-44×L-16から派生したF<sub>4</sub>のCl系統の中には、L-16の表現度を凌駕したものが生じたこと、および叢生系統と正常系統とのF<sub>2</sub>に超越分離個体が出現したことは、本形質に関する選抜の

Table 18. The difference of expressivity of clustered spikelets between 2 years in F<sub>1</sub> rice plant

I. N-44×Cl-3															
Year	No. of F <sub>1</sub>	Expressivity (%)													
1965	14	77.8	73.2	70.6	80.3	68.0	64.4	65.6	69.6	70.1	69.3	71.3	70.0	77.0	73.3
1966	14	78.1	80.4	79.4	69.7	78.9	70.5	67.9	70.0	71.1	73.1	75.8	76.6	74.4	68.4
II. N-44 × Cl-4															
1965	8	68.3	72.6	75.6	68.0	73.7	71.3	73.3	74.8						
1966	8	74.0	65.8	78.2	72.1	73.9	69.5	74.9	73.2						
III. N-44×Cl-7															
1965	7	72.0	71.1	73.2	73.9	74.9	73.9	74.3							
1966	7	70.2	72.9	75.6	74.9	77.5	73.4	75.7							

\*\*\* The same F<sub>1</sub> groups were used in 1965 and 1966.

I. Analysis of variance

Source	d.f.	M.S.	F
Total	27	231.14	
Year	1	16.20	1.97
Er.	26	213.94	8.23

Significant on a probability of 0.05 (4.2)

II.

Source	d.f.	M.S.	F
Total	15	62.71	
Year	1	0.42	0.094
Er.	14	62.29	4.45

III.

Source	d.f.	M.S.	F
Total	13	20.39	
Year	1	1.51	0.96
Er.	12	18.88	1.57

0.05.....4.8

可能性を示唆するものである。

A-58×Cl-7およびN-44×Cl-7の組み合わせから、F<sub>2</sub>個体の表現度により、叢生個体の中から表現度の高いもの(H)、中間のもの(M)、低いもの(L)をそれぞれ10個体ずつを選び、それより

F<sub>2</sub>系統、計30系統を養成し、系統内個体数10個体につき、平均値により選抜効果を調べてみた(Fig.16)。なお、選抜効果の指数としては、 $h_2 = \frac{dG}{i}$ を用いた。その結果、A-58×Cl-7の組み合わせでは、a%の表現度に関して、(L)でF<sub>2</sub>

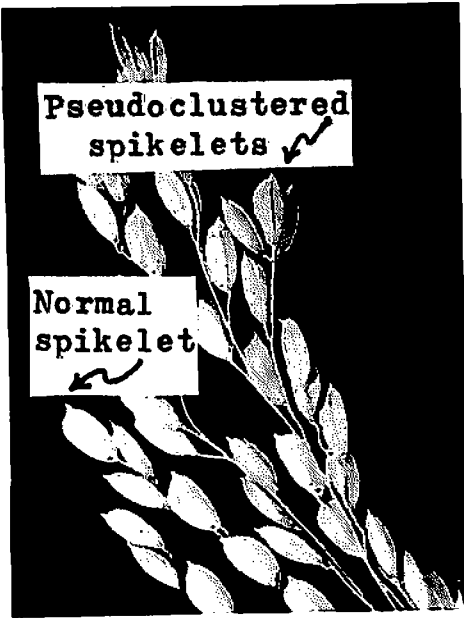


Fig. 11. Pseudoclustered spikelets

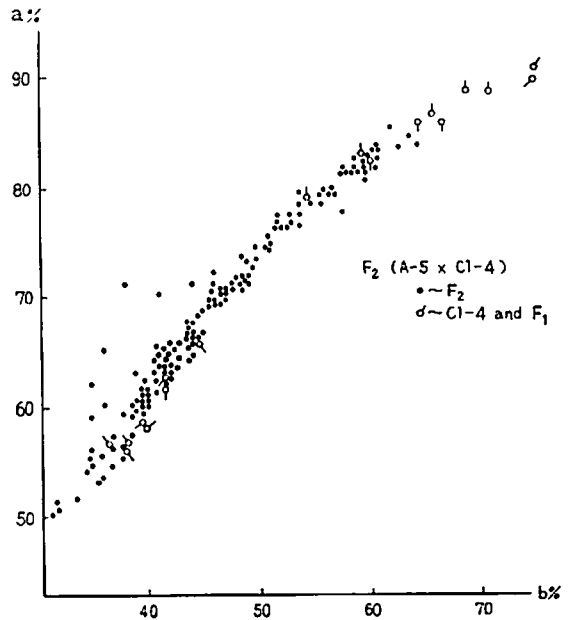


Fig. 13. Correlation diagram of two kinds of clustering expressivity in F<sub>2</sub>

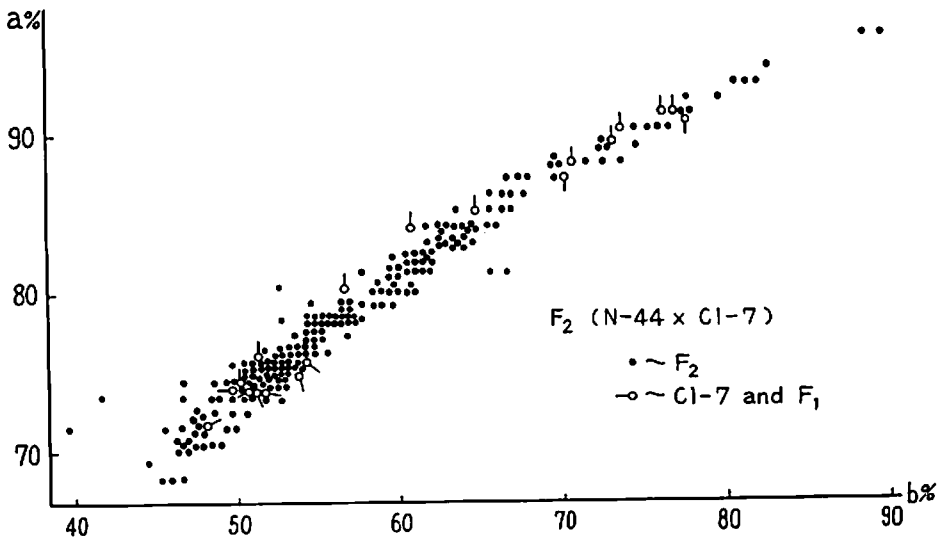


Fig. 12. Correlation diagram of two kinds of clustering expressivity in F<sub>2</sub>

(51.6) -F<sub>3</sub>(64.2), (M) で, F<sub>2</sub>(70.7)-F<sub>3</sub>(73.2), (H) では, F<sub>2</sub>(84.6) -F<sub>3</sub>(81.1) なる選抜効果を得, 遺伝力は,  $h^2_T=0.512$ ,  $h^2_L=0.471$ ,  $h^2_H=0.568$ であった。ちなみに, Clに関するF<sub>2</sub>での異型接合体については, F<sub>3</sub>において叢生個体のみを対象としている。一方, N-44×Cl-7では, (L) で 69.6-73.9, (M) で, 79.8-81.7, (H) では, 92.4-89.0となり, 遺伝力は,  $h^2_T=0.662$ ,  $h^2_L$

=0.764,  $h^2_H=0.544$ なる値が得られた。上記のものと交雑親を異にするが, 世代の進んだ段階での選抜をやはり同じ方法で行なってみた。すなわち, N-44×L-16のF<sub>2</sub>より得たCl-1, -2, -5 (F<sub>3</sub>)の中からH, Lを選び出し, F<sub>3</sub>における選抜効果を調べ $h^2_T=0.25$ を得, Cl-7 (F<sub>3</sub>)より養成したF<sub>3</sub>個体から, さらに, H, Lの個体を選び, F<sub>4</sub>において選抜を行ない,  $h_2=0.21$ を得た (Fig.17)。

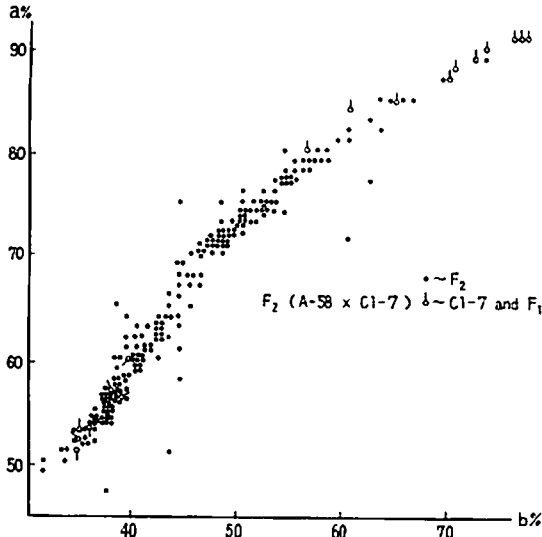


Fig. 14. Correlation diagram of two kinds of clustering expressivity in F<sub>2</sub>

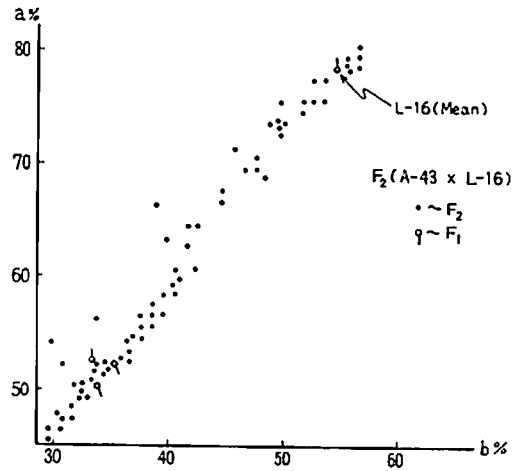


Fig. 15. Correlation diagram of two kinds of clustering expressivity in F<sub>2</sub>

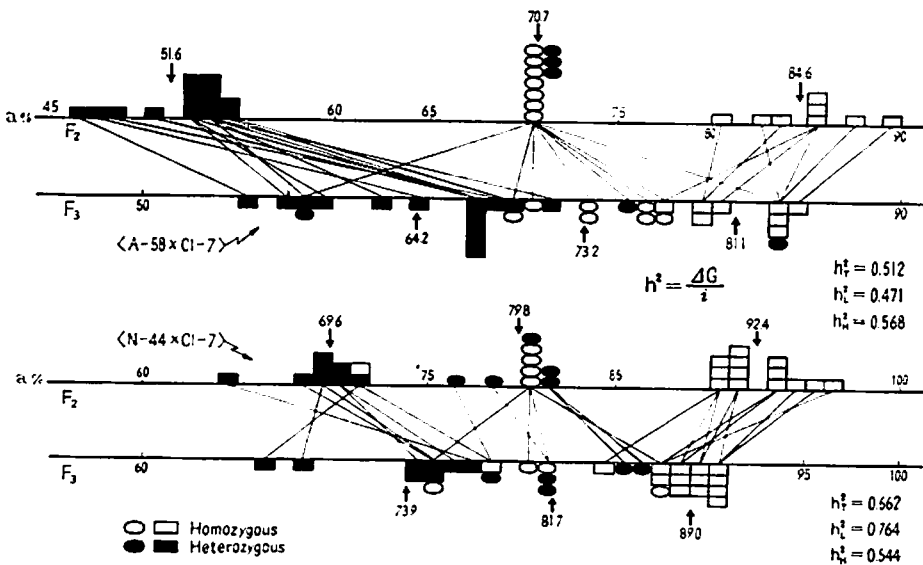


Fig. 16. Result of selection experiment of clustering expressivity by Cl gene and polygenes

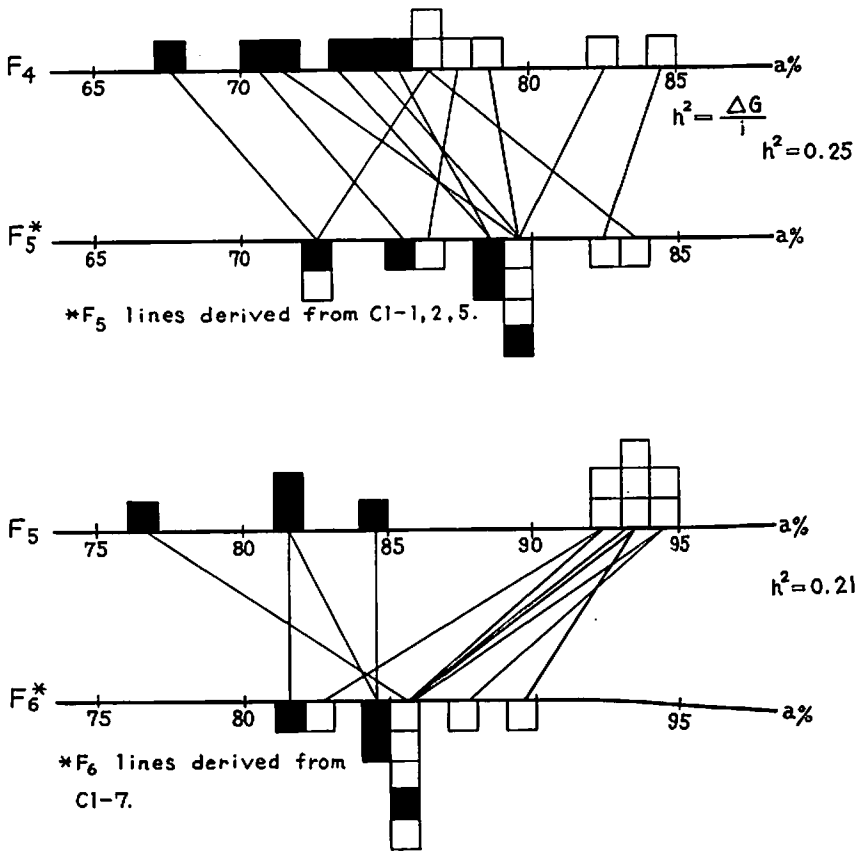


Fig. 17. Result of selection experiment of "clustering" expressivity by polygenes

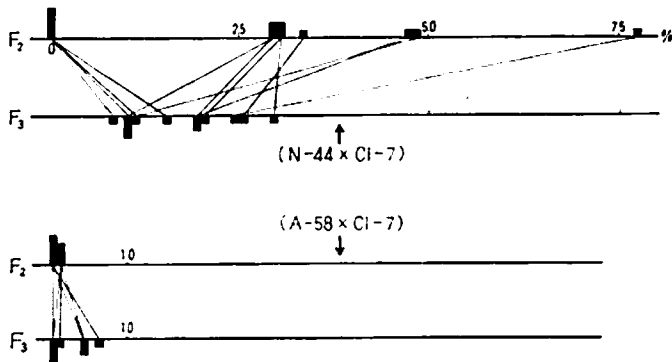


Fig 18. Result of selection experiment of pseudoclustering expressivity by polygenes



前述のように、組み合わせによっては、擬似叢粒性が多数出現したが、Cl 遺伝子を持たない個体の表現度に関しても選抜効果が存在することが、Fig. 18 に示されている。ちなみに、A-58×Cl-7のF<sub>2</sub>およびF<sub>3</sub>に0%以上のものがあつたのは、擬似叢粒性とまではいえないが、先端に多少の異常のある個体を区別したからである。

以上が叢粒性の遺伝行動であるが、次に、正常個体と叢粒性個体の形態的特徴と、ほかの形質と

の関連についてふれる。

N-44×Cl-7のF<sub>2</sub>、A-58×Cl-7のF<sub>2</sub>を、それぞれ叢生個体群、正常個体群に大別し、t検定により、一次枝梗長、粒数、着粒密度および穂数に関して、両者の差異を検定したところ、後者の組み合わせにおいては、すべての形質にわたって有意差は認められなかった。一次枝梗長、密度については、F検定によると、両型は同一の分布とは考えられず、t検定は不可能であった。しかしな

Table 19. T-tests of some characters in F<sub>2</sub> plants (Clustered-Normal)

Combination		Length of 1st rachises (mm) (1)	No. of grains (2)	Density (3)	No. of panicles (4)	a-% (5)	b-% (6)	No. of plants
(N-44) (Cl-7)	Clustered	1,785	214	8.5	10.1	79.0	57.5	202
	Normal	2,149	209	10.4	8.7	1.9	—	73
(A-58) (Cl-7)	Clustered	1,738	226	7.8	11.0	66.0	44.7	184
	Normal	1,932	216	9.1	10.2	0.0	—	71

Each figures stand for mean of F<sub>2</sub> plants

T-tests	character	F Value	Prob.	T-tests	character	F Value	Prob.
N-44×Cl-7	(1)	1.456	—	A-58×Cl-7	(1)	1.217	N.S.
	(2)	1.039	N.S.		(2)	1.096	N.S.
	(3)	1.541	—		(3)	1.348	N.S.
	(4)	1.398	N.S.		(4)	1.202	N.S.

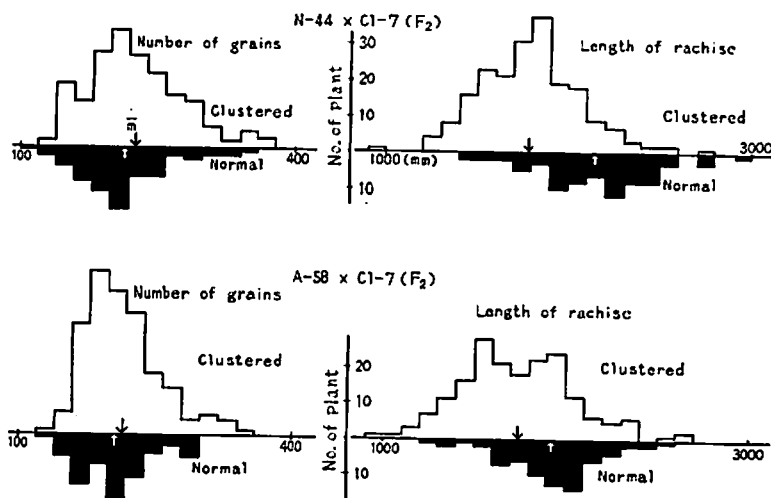


Fig. 19. Comparison of two characters, Number of grains and Length of rachis, given in two types of segregates, clustered plants and normal plants

がら、一次枝梗長の平均値にかなりの差があることから、叢生個体の一次枝梗が正常のそれに比べ短いことが推定される。Table 19および Fig. 19がその差異を物語っているものと考えられる。なお叢粒性の表現には、粒数と一次枝梗長が関係するので、この2形質のみを図示した。それぞれ叢生型、正常型の面積比は分離比の3:1を意味している。一次枝梗長に関しては、平均値に差異の存在することは推定されるとしても、一次枝梗の絶対値が大きいので、顕著な差異とはいえない。

そこで、絶対値の比較的小さい二次枝梗につき比較を試みた。A-58×Cl-7のF<sub>1</sub>を用いて調査した結果は、Fig. 20のとおりである。

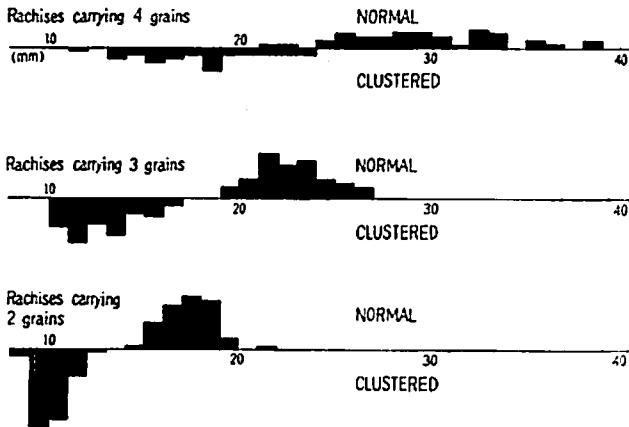
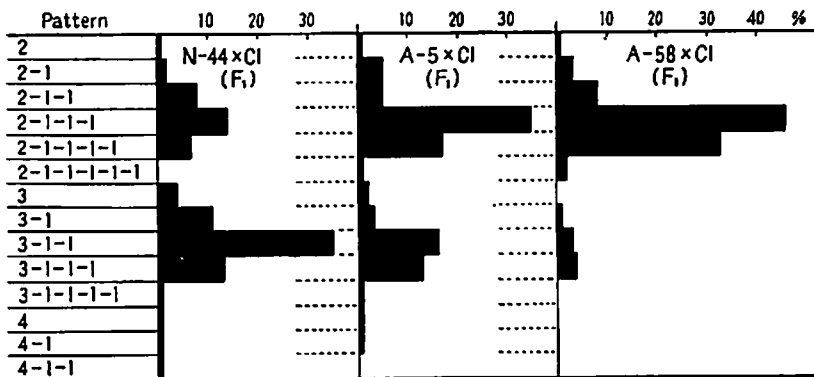


Fig. 20. Comparison of rachis length between normal and clustered phenotypic plants in F<sub>1</sub> of A-58×Cl-7

図の上部から、4粒を持つ二次枝梗長の比較(枝梗長には先端の穎花長も含まれている)、次いで、3粒、2粒となっている。4粒の場合は、長さに関して分布域に差があるにしても、未だ正常型と叢生型との間が連続している。しかし、3粒、2粒のものでは、明らかな断続点があり、正常枝梗に比べ叢生枝梗では、枝梗が短小化している。つまり、叢生小花なる形態は、枝梗の先端の伸長の異常により表現されたものと考えてよいのである。そのほかに、本形質の特徴を表現するものとして、先端部の粒着のパターンがある。Fig. 21は各F<sub>1</sub>のパターンを示している。F<sub>1</sub>の表現度の高い組み合わせほど、そのパターンにおいて先端部の着粒数が多いという一定の傾向が認められる。

いくぶん細かな問題ではあるが、枝梗の先端部に対する養分供給が、叢生化することにより、不利になることがあるか否かを知るため、すべての組み合わせのF<sub>1</sub>につき、枝梗の先端から4粒目までの穎花長とその変異係数、稔実歩合ならびに、粒重につき正常個体の示す各形質と比較検討してみた(Table. 20~23)。調査には、先端部に3個の穎花が叢生しているF<sub>1</sub>の枝梗を用いた。その結果、叢生が3粒程度のも



Examp. 2-1 3-1

Fig. 21. Pattern-frequency on location of spikelets in peripheral part of panicles in F<sub>1</sub> from crosses, N-44×Cl, A-5×Cl and A-58×Cl

のであれば、穎花の長さ、変異係数、稔実歩合および粒重いずれも、叢生型と正常型との間に差異はなく、穎花は同一順序で发育しているものと考えてよい。すなわち、穎花の長さに関しては、叢生枝梗では第1粒が一番長く、第2粒が最も短い。また正常枝梗においても、長さは、第1, 3, 4粒が同一の長さではあるが、第2粒が最も短い。変異係数については、叢生枝梗、正常枝梗共に、第1粒が最も小さく、第2粒が最も大きな値を示している。稔実歩合に関しては、第4粒が両者共最も高く、叢生枝梗では、第1, 2, 3粒の稔実歩合が同じではあるが、共通して、第2粒が低いといえる。粒重に関しても(稔実粒のみ)第4

粒が最も重く、第2粒が最も軽くなっている。またそれぞれの形質の最大値の差に関しても、両者に顕著な差はみられなかった。以上のことは、3粒程度の叢生のもものでは、叢生型、正常型共に同じように穎花が发育、稔実して、形態上の差が養分供給に大きな影響を及ぼさないことを示唆するものである。

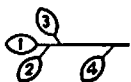
次に、Table 24として、交雑に用いた正常型3系統の擬似濃粒性の表現度の差異を示すと、A-58は、非常に整った穂を有するのに対して、N-44では、かなりの異常が穂の先端に生じている。A-5は両者の中間の表現度といってよい。これらの擬似濃粒性の表現度は、叢生系統との交雑後代に得られた表現度の差に、対応するものであろう。そこで種々な品種および系統について、異常の頻度ならびに程度を調べた。まず、正常系統の代表ともいべき日本の栽培品種の枝梗の先端の異常の程度を調べたが、Table 25には、主として、北海道品種以外の日本品種の成績を示してある。これによると、各品種とも、ほとんど異常がみられない。一方、Table 26の道内現行品種をみると、

Table 20. Fertility and Weight of grains on each nodes of panicle in F<sub>1</sub> rice plants

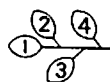
Comb.	1*		2*		3*		4*	
	Fert. (%)	Grain Weight (g)**	Fert. (%)	Grain Weight (g)**	Fert. (%)	Grain Weight (g)**	Fert. (%)	Grain Weight (g)**
A-4 × Cl-2	71	26.5	73	23.8	67	27.5	78	26.8
× Cl-4	64	30.3	75	28.6	68	28.2	81	30.9
× Cl-5	64	28.9	64	27.6	50	25.0	69	29.6
× Cl-7	67	29.8	80	27.6	72	29.5	79	30.9
Mean	67	28.7	74	26.7	68	27.7	77	29.5
A-58 × Cl-1	80	27.8	82	26.1	0	0	89	28.1
× Cl-2	77	23.1	76	22.4	88	21.4	80	23.5
× Cl-3	91	27.1	79	24.7	86	25.5	84	27.5
× Cl-4	71	26.2	72	25.4	72	27.0	75	27.6
× Cl-5	68	25.0	75	21.0	56	20.0	70	24.6
× Cl-6	82	27.8	86	26.8	92	29.2	95	26.4
× Cl-7	80	26.7	80	23.3	64	22.2	85	26.9
Mean	79	26.1	78	24.4	76	25.7	83	26.3
N-44 × Cl-1	78	26.3	77	24.5	87	25.5	83	27.0
× Cl-2	87	23.5	76	22.9	79	23.9	90	24.8
× Cl-3	92	26.3	84	24.6	88	26.3	90	27.7
× Cl-4	83	28.7	76	26.7	76	28.2	84	28.9
× Cl-5	58	22.8	66	23.1	65	24.2	71	25.0
× Cl-6	79	27.1	96	24.5	90	25.9	87	26.9
× Cl-7	79	26.1	80	25.8	86	27.0	87	28.0
Mean	81	25.8	77	24.6	80	25.9	85	26.9
MEAN	77	26.5	77	24.9	77	26.2	82	27.2

Table 21. Fertility and Weight of grains on each nodes of panicle in some rice varieties

Line	1*		2*		3*		4*	
	Fert. (%)	Grain weight (g)**	Fert. (%)	Grain weight (g)**	Fert. (%)	Grain weight (g)**	Fert. (%)	Grain weight (g)**
A-5	88	25.4	82	22.7	91	24.3	84	25.0
A-58 (1)	89	25.5	89	24.5	92	25.8	93	26.3
A-58 (2)	93	24.5	92	23.7	96	24.8	97	25.5
N-44 (1)	80	26.7	87	24.7	84	26.7	85	26.3
N-44 (2)	82	24.4	81	22.2	90	24.4	97	24.1
Mean	86	25.3	86	23.6	91	25.2	91	25.4
Toyohikari	90	23.9	80	24.4	75	26.3	84	23.3
D-26	96	21.2	98	21.8	100	22.5	96	23.5
Fukuyuki	92	25.3	94	24.7	98	26.2	98	27.4
D-31	98	21.2	64	19.6	98	21.2	98	21.2
Norin 9.	72	20.8	76	21.4	70	19.2	77	21.1
Mean	89	22.5	82	22.4	88	23.1	91	23.3
MEAN	88	23.9	84	23.0	89	24.1	91	24.4



\*\* 1,000 grains



\*\* 1,000 grains

Table 22. Grain length and Coefficient of variation on each nodes of panicle in F<sub>1</sub> rice plants

Comb.	Grain leng.** (mm)	1*		2*		3*		4*				
		$\sigma$	C									
A-5 × CI-2	6.6	2.6	0.039	6.1	1.6	0.027	6.3	1.4	0.022	6.4	2.3	0.037
CI-4	6.7	2.1	0.031	6.3	2.6	0.042	6.4	2.7	0.041	6.5	3.0	0.046
CI-5	6.5	2.9	0.045	6.3	2.2	0.035	6.4	2.8	0.044	6.3	2.8	0.044
CI-7	6.9	2.5	0.036	6.4	3.3	0.052	6.5	3.3	0.051	6.8	3.1	0.046
Mean	6.7	2.5	0.038	6.3	2.4	0.039	6.4	2.6	0.040	6.5	2.8	0.043
A-58 × CI-1	6.7	3.0	0.044	6.6	3.0	0.045	—	—	—	6.6	2.9	0.044
CI-2	6.4	1.6	0.026	6.1	2.4	0.039	6.3	2.3	0.037	6.3	1.9	0.030
CI-3	6.4	1.5	0.024	6.3	2.1	0.034	6.2	2.7	0.044	6.4	3.0	0.047
CI-4	6.5	2.7	0.041	6.3	1.1	0.018	6.3	2.4	0.038	6.5	2.9	0.044
CI-5	6.6	1.5	0.022	6.3	2.7	0.043	6.4	0.9	0.013	6.6	2.0	0.031
CI-6	6.4	2.0	0.031	6.0	3.6	0.061	6.2	1.9	0.031	6.2	2.8	0.045
CI-7	6.6	3.1	0.047	6.4	3.2	0.050	6.3	2.7	0.043	6.5	3.1	0.048
Mean	6.5	2.2	0.034	6.3	2.6	0.041	6.3	2.2	0.034	6.5	2.7	0.041
N-44 × CI-1	6.6	2.0	0.031	6.3	2.6	0.042	6.4	4.1	0.064	6.5	2.6	0.041
CI-2	6.4	2.2	0.035	5.9	2.2	0.038	6.0	4.0	0.066	6.2	2.1	0.034
CI-3	6.2	2.4	0.040	5.8	1.9	0.033	5.9	2.1	0.036	6.1	2.0	0.034
CI-4	6.3	1.9	0.030	6.1	2.8	0.047	6.1	1.8	0.030	6.4	2.6	0.042
CI-5	6.3	2.2	0.035	6.1	3.3	0.055	6.1	3.1	0.051	6.3	3.1	0.050
CI-6	6.1	1.3	0.022	5.8	2.7	0.046	5.8	3.3	0.056	6.1	2.5	0.041
CI-7	6.1	2.3	0.038	5.9	2.5	0.043	5.9	2.9	0.049	6.1	2.6	0.042
Mean	6.3	2.6	0.033	6.0	2.6	0.043	6.0	3.0	0.050	6.2	2.5	0.046
MEAN	6.5	2.4	0.034	6.2	2.6	0.042	6.2	2.6	0.042	6.4	2.6	0.041

\*\* Mean from 20 grains

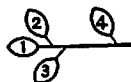
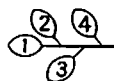


Table 23. Grain length and Coefficient of variation on each nodes of panicle in some rice varieties

Var.	Grain leng. (mm)	1*		2*		3*		4*				
		$\sigma$	C									
A-5	6.3	2.8	0.044	6.0	2.7	0.045	6.2	2.2	0.035	6.3	2.5	0.040
A-58 (1)	6.6	1.9	0.028	6.5	2.6	0.039	6.7	1.7	0.026	6.7	1.8	0.027
A-58 (2)	6.6	2.4	0.036	6.5	3.1	0.048	6.7	3.0	0.039	6.8	1.6	0.024
N-44 (1)	6.1	1.6	0.026	5.8	2.3	0.040	6.1	1.5	0.025	6.2	2.4	0.039
N-44 (2)	6.2	1.9	0.031	5.7	2.1	0.037	6.0	2.0	0.033	6.0	1.6	0.026
Mean	6.4	2.1	0.033	6.1	2.6	0.042	6.3	2.1	0.032	6.4	2.0	0.031
Toyo-hikari	5.8	1.5	0.025	5.7	1.5	0.027	5.9	1.7	0.028	5.9	1.1	0.019
D-26	5.8	1.5	0.026	5.8	2.0	0.034	5.8	2.0	0.034	5.9	2.0	0.035
Fukuyuki	5.9	1.1	0.019	5.7	2.3	0.040	5.9	1.7	0.029	6.0	2.1	0.035
D-31	6.1	1.4	0.023	5.8	1.6	0.028	6.0	1.9	0.031	6.1	2.4	0.040
Norin 9	6.4	2.1	0.032	6.1	2.9	0.048	6.2	2.3	0.036	6.4	2.2	0.034
Mean	6.0	1.5	0.025	5.8	2.1	0.035	6.0	1.9	0.032	6.1	2.0	0.033
MEAN	6.2	1.8	0.029	6.0	2.3	0.039	6.2	2.0	0.032	6.2	2.0	0.032

\*\* Mean from 20 grains



**Table 24.** Expressivity of pseudoclustering in 3 normal strains used as parent of crosses

Strain	Line	a	b	c
N-44	6 -bm	3,580	12	0.34
	6 -9 m	3,230	8	0.25
	6 -cm	3,796	8	0.21
	17- 3 s	3,431	14	0.41
	15- 1 s	4,650	31	0.67
A - 5	1	4,516	6	0.13
	2	2,606	2	0.08
A -58	7 -am	4,963	0	0
	7 -bm	4,627	0	0
	7 -cm	5,159	0	0
	7 -dm	5,231	0	0
	7 -em	5,687	0	0

a : Number of grains

b : Number of grains expressing pseudoclustering

c :  $b/a \times 100$

**Table 26.** The frequency of pseudoclustered spikelets in commercial varieties of rice plant in Hokkaido

Variety	No. of total grains	I	II	III	No.*	%
Himehonami	18,913	15	7	0	44	0.23
Norin 33	10,225	0	1	0	2	0.02
Norin 20	14,450	3	0	1	9	0.06
Eiko	16,900	32	9	0	82	0.49
Ishikarishiroge	14,676	7	2	0	18	0.12
Shinsetsu	15,478	10	4	0	28	0.18
Shin-ei	13,831	123	26	2	304	2.20
Hatsutokachi	23,053	15	4	0	38	0.16
Yuhkara	14,513	5	2	0	14	0.10
Sasahonami	16,150	3	1	0	8	0.05
Norin 19	13,408	2	2	0	8	0.06
Wasenishiki	15,482	112	17	0	258	1.67
Soho-mochi	17,216	32	5	0	74	0.43
Kiyokaze	16,512	5	5	0	10	0.06
Horyu	12,900	40	8	2	102	0.79
Shiokari	13,546	3	3	0	12	0.09
Kamuimochi	16,245	2	6	0	16	0.10
Hokusetsu	13,960	23	2	0	50	0.36
Teine	20,699	388	74	0	924	4.46

\* Number of grains at the nodes expressing pseudoclustered spikelets



**Table 25.** Frequency of "pseudoclustered spikelets" in some representative varieties in the main land of Japan

	a	b	%
The Kanto prov.			
Nihonbare	7,762	0	0.00
Kusabue	7,718	0	0.00
Yamabiko	6,001	0	0.00
Kinmaze	5,232	2	0.04
Manryo	5,365	0	0.00
The Northeastern prov.			
Sasashigure	920	0	0.00
Norin 17	814	0	0.00
Hatsunishiki	669	0	0.00
Miyoshi	969	0	0.00
Sawanohana	915	0	0.00
Mutsuhikari	849	0	0.00
Sasanishiki	829	0	0.00
Fujisaka 5	1,026	0	0.00
Fujiminori	977	0	0.00
Chokai	931	0	0.00
Sasanishiki	997	2	0.20
Ohtori	979	0	0.00
Fukunishiki	841	0	0.00
Mimasari	647	0	0.00
	(2,185)	4	0.18)*
Nan-ei	635	0	0.00
	(2,672)	0	0.00)*
The Southern Hokkaido Prov.			
Shin-ei	2,413	6	0.25
	(13,831)	304	2.20)**
Benihikari	2,621	6	0.23
	(1,817)	4	0.20)**
Aomori pref.			
Fujimicri	5,882	0	0.00
Towada	5,842	2	0.03
Fukei 69	4,302	0	0.00

a .....Number of total grains

b .....Number of grains at the nodes expressing pseudoclustered spikelets

\* In The Southern Hokkaido prov.

\*\* In The Northern Hokkaido prov.

前表の諸品種に比べ、かなりの異常が認められ、特に、「新栄」「早生錦」「テイネ」などに著しい。異常は、道内の旧品種で一層多くなり、むしろ普通の現象とさえいえる (Table 27)。中でも、「松本糰」「功糰」などは、一層高い表現度を示した。

正常系統の擬似叢粒性の表現度が、場所により

変わるかどうかにつき、旭川と三島で栽培して得た13の正常系統の例を示すと、Table 28のとおりである。表によれば、北海道で、特に異常が多発するというような傾向は認められず、総じて差異は認め難いといつてよい。この場合、場所が異なっているが、それぞれが正常な環境と考えられる。したがって、より著しい差、すなわち、明らかに異常な環境下で育成した場合の穂の異常性の変化を調査した。冬期温室内で、一方は全生育期間恒温下(B)で、他方は最低温度は一定に保つが、それ以外は、外気温の影響を受ける状態(A)一AはBよりも正常に近い一で道内4品種を栽培してみた。各品種ともに、擬似叢粒性の表現度がB>Aとなっていることは、Table 29に示すとおりである。これは、正常さを欠く条件下で育った場合、穂の枝梗の先端の異常がより多く出現する可能性を示唆するものと考えてよい。そこで、その他の環境条件に対する反応として、正常5品種につき、2反覆、16区制で窒素肥料区8kg区、12kg区、冷水掛流区、遮光30%区、ならびにそれぞれ

Table 27. Frequency of pseudoclustered spikelets in some old varieties in Hokkaido

Var.	a	b	%
Kitami-akage 1	1,417	32	2.26
Norin 11	965	24	2.49
Chinko-bozu 1	1,740	18	1.03
Benihikari	1,817	4	0.20
Akatsuki	1,469	18	1.22
Kairyomochi 1	1,407	0	0.00
Sakaemochi	2,131	44	2.06
Bozu 6	1,549	35	2.26
Matsumotomochi	1,370	80	5.84
Bansei-eiko	1,386	42	3.03
Hashiribozu	1,497	19	1.27
Akage	1,155	2	0.17
Kyowa	1,204	30	2.49
Isaomochi	950	75	7.89
Kitami-akage	1,374	4	0.29
Kurikara-mochi	1,941	43	2.22
Shirohikari	1,707	0	0.00
Kita-mochi	2,036	96	4.72

a .....Number of total grains

b .....Number of grains at the nodes  
expressing pseudoclustered spikelets

の対照区(C)を設け、調査を行なった。その結果は、Table 30に示すとおりである。各品種間で異常発現程度を異にすることは、既述のとおりであるが、5品種を合計して、各処理ごとにその比較を試みると、冷水区(0.77%) - C(0.35%)、遮

Table 28. Comparison of degree of "pseudoclustering" expressivity on plants grown in different places

Strain	Kamikawa <sup>1)</sup>			Mishima <sup>2)</sup>		
	a	b	c	a	b	c
A-58	8,469	0	0	8,148	0	0
D-26	10,017	0	0	9,408	0	0
A-98	5,300	0	0	7,935	0	0
D-29	13,421	0	0	10,954	0	0
A-127	10,608	0	0	7,230	2	0.03
A-133	4,085	2	0.04	2,086	0	0
D-31	7,953	0	0	6,898	2	0.03
D-38	9,594	2	0.02	9,952	0	0
A-35	7,210	8	0.11	2,811	2	0.07
Fukuyuki	9,217	64	0.69	6,037	81	1.34
H-16	6,213	302	4.86	2,521	104	4.13
H-85	12,076	345	2.86	4,224	230	5.45
H-33	12,072	755	6.25	6,672	564	8.45

a : Number of grains

b : Number of grains expressing pseudoclustering

c : b/a × 100

1) Central Hokkaido

2) Middle part of Japan Main Land

Table 29. Comparison of "pseudoclustering" expressivity under different temperature condition in green house (Spring-1966)

Var.		a	b	c
Sasahonami	A	1,474	5	0.34
	B	1,165	6	0.52
Hohsetsu-A	A	1,820	6	0.33
	B	1,442	12	0.83
Mimasari	A	2,457	12	0.49
	B	1,099	12	1.09
Toyohikari	A	3,416	78	2.28
	B	3,814	106	2.78

A : Alternating temperature

B : Constant temperature

a : Number of grains

b : Number of grains expressing pseudoclustering

c : b/a × 100

**Table 30.** Comparisons of pseudocustering expressivity among five rice varieties under various environmental conditions

Plot No.	* 1		2		3		4		5		Total (a)	Mean (c)	
	a	c	a	c	a	c	a	c	a	c			
1	4,238	0.09	4,793	0.25	4,590	0.83	6,560	0.70	5,786	0.35	26,027	0.46	
5	4,350	0.27	4,845	0.12	4,331	0.18	6,287	0.14	5,471	0.11	25,324	0.47	
m.	4,344	0.18	4,819	0.19	4,461	0.51	6,424	0.42	5,620	0.23	25,676	0.47	
2	4,134	0.10	5,020	0.44	4,260	0.40	6,058	0.87	5,381	0.45	24,853	0.48	
6	5,186	0.15	5,250	0.08	4,632	0.09	5,906	0.61	5,335	0.22	26,300	0.24	
m.	4,660	0.13	5,135	0.26	4,446	0.25	5,982	0.74	5,358	0.34	25,581	0.36	
3	5,166	0.00	6,034	0.07	5,688	0.14	6,528	1.04	6,928	0.03	30,344	0.30	
7	6,619	0.00	7,381	0.03	5,944	0.10	7,361	0.13	7,261	0.11	34,566	0.32	
m.	5,893	0.00	6,708	0.05	5,816	0.12	6,945	0.59	7,075	0.07	32,455	0.31	
4	5,049	0.16	7,073	0.08	4,576	0.12	7,061	0.45	6,215	0.03	30,374	0.18	
8	5,149	0.04	6,438	0.03	12,632	0.05	8,269	1.19	7,280	0.19	30,768	0.31	
m.	5,099	0.10	6,756	0.06	8,804	0.09	7,665	0.82	6,748	0.11	35,071	0.25	
9	5,557	0.31	4,752	0.82	5,883	0.54	7,916	1.87	6,001	0.77	30,100	0.94	
13	5,216	0.19	4,041	0.30	4,727	0.51	6,123	1.55	5,959	0.45	26,106	0.64	
m.	5,387	0.25	4,357	0.56	5,305	0.53	7,020	1.71	6,000	0.61	28,108	0.79	
10	4,811	0.37	4,411	0.68	5,234	1.57	5,291	2.82	6,038	0.86	25,785	1.28	
14	4,558	0.18	4,259	0.47	5,281	0.80	6,347	2.60	4,580	0.63	25,035	1.05	
m.	4,685	0.28	4,335	0.58	5,258	0.69	5,819	2.71	5,314	0.75	25,410	1.17	
11	5,902	0.30	6,267	0.14	5,636	0.28	7,179	1.78	5,011	0.56	29,955	0.66	
15	4,758	0.17	5,035	0.28	5,424	0.37	6,276	1.05	6,276	0.54	27,760	0.51	
m.	5,330	0.24	5,651	0.21	5,530	0.33	6,728	1.42	5,644	0.55	28,882	0.59	
12	4,320	0.19	5,932	0.17	4,952	0.00	5,456	1.70	7,054	0.54	27,714	0.53	
16	5,154	0.07	5,659	0.11	5,534	0.35	6,324	1.61	6,920	0.35	29,670	0.54	
m.	4,737	0.13	5,796	0.14	5,243	0.18	5,925	1.66	6,992	0.45	28,692	0.54	
Mean	5,017	0.16	5,449	0.26	5,607	0.34	6,563	1.26	6,057	0.39	28,732	0.56	
* 1 : Hokuiku-33				Plot Number		1,5 : *** **				12kg			
2 : Norin-20						2,6 : *** **				8kg			
3 : Shiokari						3,7 : *** ***				12			
4 : Fukuyuki						4,8 : *** ***				8			
5 : Sasahonami						9,13 : ** **				12			
a : Number of grains						10,14 : ** **				8			
c : Percentage of pseudocustering						11,15 : ** ***				12			
						12,16 : ** ***				8			
Pooled percentage													
Cool water				0.77%				** Cool Water		** Interception of light (30%)		Nitrogen Fert.	
Normal				0.35%				*** Normal		*** Normal (0%)		8- 8kg/0.1ha.	
Interception of light				0.70%								12-12kg/0.1ha.	
Normal				0.42%									
Nitrogen 8kg				0.58%									
12kg				0.54%									

光区 (0.70%) -C (0.42%), N-12 (0.54%) -N-8 (0.52%) となる。窒素肥料の差による表現度の差はみられなかったが、ほかの2つの処理においては、かなりの差異が示された。

Table 31は、 $^{137}\text{Cs}$ の $\gamma$ 線照射による変異の結果である。表の上部は10品種にそれぞれ、20kr、30

krを照射したもので、ここでは表現度は、100穂当りの擬似叢生小花数で表わされている。対照区では、100穂当り3.7粒、20kr区-6.3粒、30kr区-8.1粒と、照射強度を高めると、擬似叢生小花数がそれにつれて増えている。このことは、少なくとも処理区のものにおいて、対照区より有意

Table 31. Effect of irradiation on degree of "pseudoclustering" expressivity

Var.	Cont.			20kr			30kr		
	a	b	c	a	b	c	a	b	c
Shiokari	239	23	9.6	228	19	8.3	246	22	8.9
Sasahonami	271	6	2.2	230	16	7.0	289	6	2.1
Hokuiku-33	259	0	0.0	293	6	2.0	322	20	6.2
Shinsetsu	250	2	0.8	250	12	4.8	249	16	6.4
Hōsetsu-A	265	2	0.8	277	4	1.4	279	25	9.0
Ishikarishiroke	166	6	3.6	202	6	3.0	207	16	7.7
Wasenishiki	333	33	9.9	405	74	18.3	387	37	10.0
Teruminori	260	2	0.8	268	8	3.0	275	22	8.0
Toyohikari	283	4	1.4	300	12	4.0	361	14	3.9
Mimasari	—	—	—	311	16	5.1	408	66	16.2
Mean	258		3.7	276		6.3	302		8.1

30 Plants were investigated for each C. and irradiated varieties.

Line	Cont.			25kr		
	a	b	c	a	b	c
C-16-5s (N-44)	84	4	5	79	19	24
C-16-4s	88	10	11	86	26	30
C-15-2s	78	16	21	76	12	16
C-18-1s	85	4	5	81	12	15
C-18-2s	77	4	5	80	12	15
	412	38	( 9)	402	71	(18)
5-1 (A-5)	75	2	3	88	0	0
5-2	74	0	0	73	2	3
5-3	82	0	0	77	2	3
5-4	70	0	0	75	0	0
5-5	71	0	0	79	2	3
	372	2	( 1)	392	6	( 2)
7-xs (A-58)	86	0	0	87	2	2
7-bm	89	0	0	77	0	0
7-cm	84	0	0	68	0	0
7-em	92	0	0	95	0	0
7-2s	94	0	0	88	2	2
	445	0	( 0)	415	4	( 1)

10 plants were investigated for each C. and irradiated lines.

a : Number of panicles

b : Number of grains expressing pseudoclustering

c : Number of grains expressing pseudoclustering per 100 panicles



に増えたことを示すものである。下部の表は、交雑実験に用いた正常系統に、25krのγ線を照射した結果である。N-44に関しては、対照区の9粒に対して、25krの18粒、A-5については、1粒

に対して2粒、A-58については、0粒に対して1粒と、上表と同様に、照射によりその表現度を増している。

2交雑組み合わせ、A-58×Cl-4およびN-44

Table 32. Comparison of some morphological characters between clustered and normal segregates in F<sub>1</sub>.

Line	Characters***															
	A		B		C		D		E		F		G			
	Cl	Cl <sup>+</sup>	Cl	Cl <sup>+</sup>	Cl	Cl <sup>+</sup>	Cl	Cl <sup>+</sup>	Cl	Cl <sup>+</sup>	Cl	Cl <sup>+</sup>	Cl	Cl <sup>+</sup>	Cl	Cl <sup>+</sup>
3-121-1	32	14	19.7	19.3	15.1	15.2	7.4	7.8	15.6	16.8	2.09	2.15	96.8	98.5		
-2	32	10	22.2	17.0	14.7	14.6	9.1	8.6	16.6	15.1	1.83	1.75	93.8	90.6		
-3	31	12	21.9	18.8	15.3	15.1	7.1	7.4	14.5	15.4	2.03	2.07	89.5	90.7		
-4	36	8	21.9	24.3	15.5	15.7	7.1	8.4	15.1	17.1	2.13	2.04	93.6	99.3		
-5	30	13	19.8	20.0	15.8	15.3	7.5	7.6	15.4	16.7	2.04	2.19	92.7	95.6		
-6	33	13	23.2	20.8	15.5	15.0	7.9	8.3	14.5	15.8	1.85	1.89	94.6	100.9		
3-163-1	34	11	20.0	20.5	15.0	15.7	10.7	11.2	16.4	17.5	1.53	1.56	94.8	100.0		
-2	27	17	21.1	20.0	16.4	16.4	10.3	11.2	17.1	19.2	1.67	1.71	99.3	101.4		
-3	33	13	20.6	22.7	15.5	15.8	9.6	10.4	17.4	19.2	1.81	1.85	93.8	94.0		
-4	34	9	17.4	18.3	14.8	15.2	8.8	9.2	16.4	17.0	1.86	1.84	92.2	93.4		
-5	30	11	21.5	23.2	15.3	15.8	12.1	13.2	17.5	20.0	1.44	1.51	92.5	93.1		
3-165-1	34	10	20.4	21.5	15.4	15.4	6.8	8.1	16.2	17.8	2.37	2.19	92.8	94.6		
-3	25	12	19.0	19.6	15.8	16.2	7.6	7.6	16.6	17.7	2.17	2.32	89.6	92.6		
-4	35	7	20.3	22.8	15.1	15.0	8.0	10.1	17.3	19.4	2.16	1.91	87.4	88.6		
-7	29	13	20.7	16.2	15.4	15.8	8.9	8.1	16.6	14.8	1.86	1.83	85.0	85.3		
-9	34	11	20.1	20.0	16.2	15.8	8.1	8.6	15.3	15.2	1.88	1.75	87.7	89.9		
4-81-2	24	17	16.3	17.4	15.8	15.9	7.9	8.2	14.4	14.5	1.81	1.76	86.2	91.1		
-3	38	6	16.1	19.1	17.4	17.5	7.7	9.0	14.6	19.2	1.38	2.12	88.8	93.6		
-4	35	12	18.9	21.7	17.1	18.3	7.9	8.8	13.4	16.5	1.68	1.86	88.6	91.7		
-5	31	9	17.6	20.5	17.6	18.2	7.9	8.7	14.4	18.2	1.81	2.10	92.4	99.4		
4-261-1	30	6	20.8	24.1	15.3	16.3	9.7	9.7	13.6	15.3	1.40	1.57	96.7	101.5		
-2	25	16	21.6	19.1	15.9	16.8	7.8	7.5	11.2	12.5	1.44	1.66	95.4	97.2		
-3	31	10	20.2	18.5	16.2	16.9	8.5	7.6	13.7	13.0	1.60	1.71	94.0	101.3		
-4	31	13	20.0	19.6	15.5	16.7	9.2	10.5	10.4	11.8	1.13	1.42	93.5	97.7		
-6	32	11	18.8	14.1	15.9	16.3	9.2	7.0	15.4	11.2	1.68	1.59	89.4	94.4		
4-291-1	29	7	13.6	13.6	17.3	16.8	7.6	7.6	14.4	15.1	1.90	2.00	95.7	104.2		
-2	37	9	14.7	12.2	16.9	17.3	8.5	7.3	11.5	15.4	1.35	2.10	89.3	97.7		
-5	39	7	15.1	17.1	17.2	17.0	7.6	9.3	14.3	17.4	1.87	1.87	92.5	103.0		
28 lines Mean	891	307	19.4	19.4	15.9	16.1	8.4	8.8	15.0	16.2	1.78	1.87	92.1	95.8		
			(g)		(cm)				(g)		(g)		(cm)			

\*\*\* A ; No. of plants segregating to Cl and Cl<sup>+</sup> in F<sub>1</sub>  
 B ; Straw weight per plant  
 C ; Panicle length per plant  
 D ; No. of panicles per plant

E ; Panicle weight per plant  
 F ; Panicle weight per panicle  
 G ; Culm length per plant

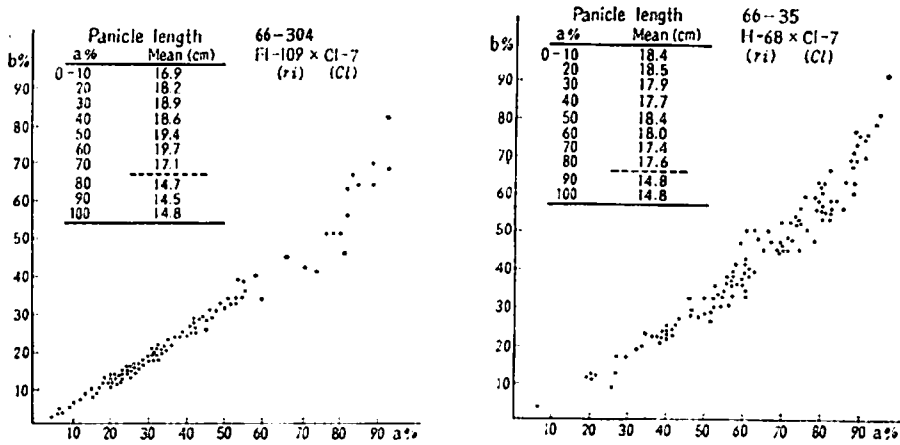


Fig. 22. Dot-diagrams of two kinds of "rinshi (whorled arrangement of rachises)" expressivity in F<sub>2</sub> population

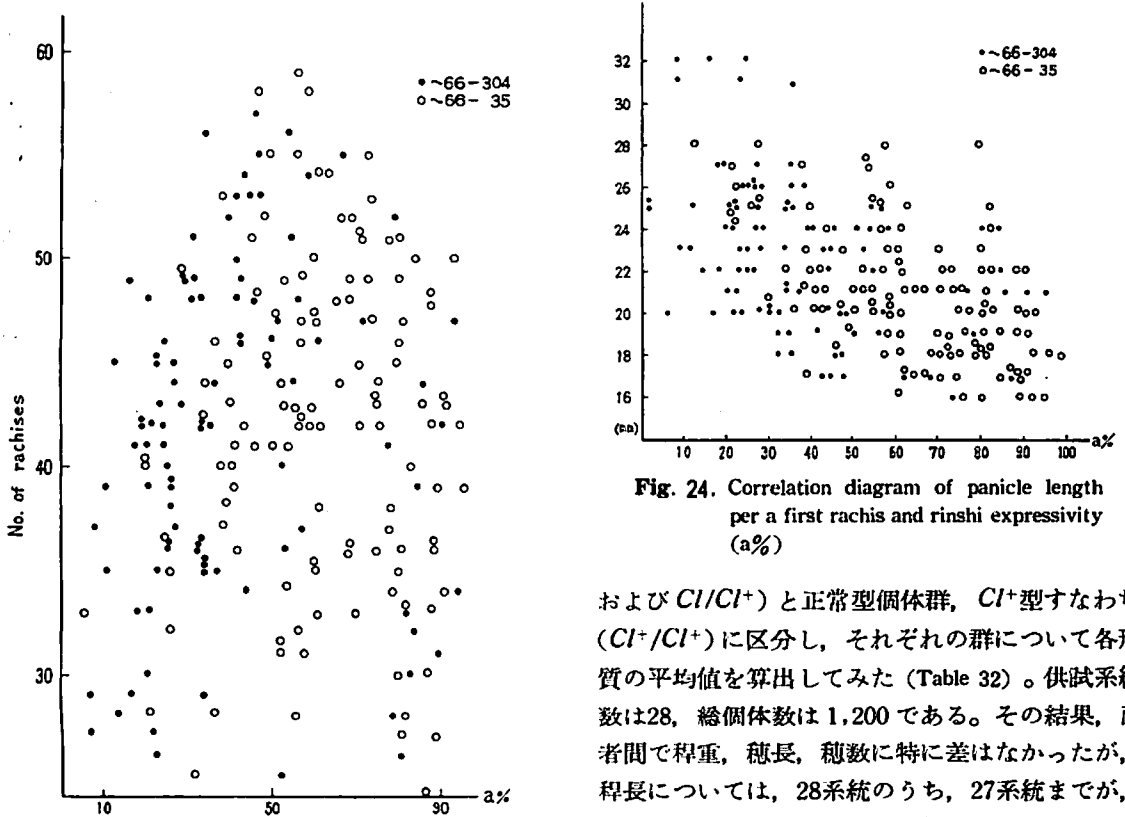


Fig. 24. Correlation diagram of panicle length per a first rachis and rinshi expressivity (a%)

Fig. 23. Correlation diagram of number of rachises and rinshi expressivity (a%)

×CI-4 のF<sub>2</sub>世代を用い、CI遺伝子に関して、1 (CI.CI) : 2 (CI.CI<sup>+</sup>) : 1 (CI<sup>+.CI<sup>+</sup>) なる分離を起こさせ、叢生型個体群、CI型すなわち (CI/CI</sup>

および CI/CI<sup>+</sup>) と正常型個体群、CI<sup>+</sup>型すなわち (CI<sup>+/CI<sup>+</sup>) に区分し、それぞれの群について各形質の平均値を算出してみた (Table 32)。供試系統数は28、総個体数は1,200である。その結果、両者間で稈重、穂長、穂数に特に差はなかったが、稈長については、28系統のうち、27系統までが、CI<sup>+</sup>型の方が稈が長く、全系統の平均値にして、3.7cmの差(有意)があった。なお、穂重、1穂重に関しては、CI型において叢粒性程度が高くなった場合にのみ、やや劣っていた。これは本形質が稈実不利(高い表現度の場合)な形質とも考えられ、同時に脱粒をも招きやすい形状にあるためと</sup>

考えられる。

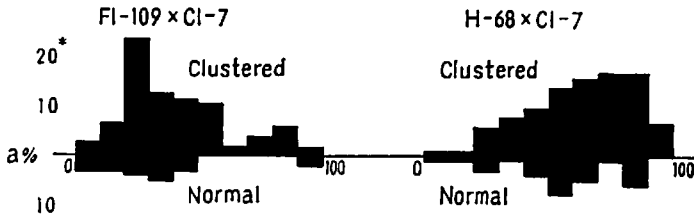
さらに、輪枝性の分離に関しても多少の知見を得た。Fig. 22 は、FI-109 (輪枝性) × CI-7 と、H-68 (輪枝性) × CI-7 のF<sub>2</sub>における分離様式を示したものである。前者の組み合わせには、輪枝性の表現度の低いものが多く、後者には、表現度の比較的高い個体がみられ、そこに異なる分離様式が示されている。ちなみに、輪枝は、質的には単純劣性遺伝子 *ri* により発現される形質である。遺伝子型 *ri ri* の穂は、ほかの遺伝子型、*ri<sup>+</sup> ri* や *ri<sup>+</sup> ri<sup>+</sup>* に比べ明らかに短い。しかし、輪枝の表現度と枝梗数との間の相関は低い (Fig. 23)。したがって、輪枝の表現度と1枝梗当りの穂長との間は、負の相関となり (Fig. 24)、表現型の高いものほど穂長が短くなる。また、各組み合わせのF<sub>2</sub> 個体を叢生型、正常型に大別し、各形質につき比較したところ、穂長や一次枝梗数に差異はなかった (Table 33)。しかしながら、輪枝の表現度に関

**Table 33.** Comparisons of some characters between clustered and normal plants in F<sub>2</sub>

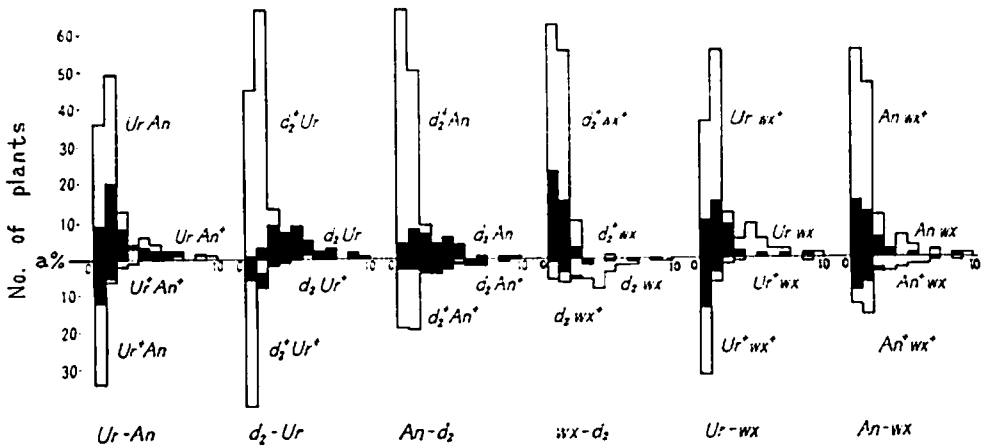
Cross-66-304				
	Panicle length (mean)	No. of 1st rachises (a)	a/b (per panicle) (b)	No. of plants
Cl <sup>+</sup>	18.2 (cm)	8.3	2.3	20
Cl	18.2	8.2	2.3	84
Cross-66-35				
Cl <sup>+</sup>	17.2	8.5	2.1	28
Cl	17.0	8.3	2.1	92

しては、未だ F<sub>2</sub> 程度の比較では、明確なことはいえないが、Fig. 25 の分布からみれば、叢生型個体に比較的輪枝の程度の高いものが多いものとみなしうる。

最後に、叢粒性の表現度に関与する微働遺伝子と、既知の標識遺伝子との関係を調べてみた。多数の組み合わせのうち、N-44 (*wxAn*) × H-85 (*d<sub>2</sub>Ur*) で、注目すべき分離が得られた。すなわち、*d<sub>2</sub>* (矮性)、*Ur* (密粒性) 遺伝子を含む個体が、擬似叢粒性の浸透率も、表現度も高くなっていたのである (Fig. 26)。とくに、*d<sub>2</sub>* と *Ur* が併存する場合に、表現度が著しく高まっている。



**Fig. 25.** Comparison of "rinshi" expressivity in clustered and normal phenotypic plants (\* No. of plants)



**Fig. 26.** Degree of pseudoclustering expressivity as a side effect of genes responsible for other morphological characters

## V 考 察

K.G. BATEMAN (1959)<sup>3)</sup>は、キイロシヨウジヨウバエを用いて、短翅 (*dumpy*) の表現型模写を作成し、遺伝分析を通じて *assimilated dumpy* は、特定の主動遺伝子が存在するときだけ、得られることを報告した。また、C. A. CLARKE と P. M. SHEPPARD (1963)<sup>10)</sup>は、蝶の1種において擬態型×非擬態型 (*male-like*) の交雑後代において、主動遺伝子により被覆されていた遺伝変異が、再組み合わせ個体の選抜により、表現型として現われ、その最も著しい形質表現を示すと思われる個体を得ることに成功した。J. D. MOHLER (1962, '63, '64, '65)<sup>45)46)47)48)</sup>は、キイロシヨウジヨウバエの *crossveinless-like-line* を用いて、すべての染色体が、主動遺伝子による *cul* の特異性やその浸透率、表現度などの変異に微働遺伝子的な影響を与えることを明らかにし、さらに、S. G. SPICKETT と J. M. THODAY (1966)<sup>69)</sup>は、キイロシヨウジヨウバエの *sternopleural chaeta* の数に関するポリゾーン相互の関係を調べた。これらの研究は、ある形質発現に対する主動遺伝子および微働遺伝子の貢献度を究明したものである。

また、亜麻の大粒と小粒種子の交雑により、小粒種子を母親にした場合、顕著な *maternal-effect* が現われたことは、量的形質に関して、細胞質遺伝が存在することを示唆するものである (W. E. SMITH, J. E. FITZSIMMONS—1965)<sup>65)</sup>。著者の実験においては、相反交雑を試みてはいない。しかし、叢粒性に関しては、交雑方向による歪みは生じないことを前提とした。得られた結果からも、そのような考慮は不必要なものと思われた。なお、ほかの作物についての叢粒性に関しては、P. E. PAWLISH ら (1964)<sup>59)</sup>が、えん麦の交雑後代中に、突然変異個体として、叢生小花を有する個体を発見したという報告を行なっている。

稲の叢粒性の発現に関与する主動遺伝子と微働遺伝子の効果が、交雑  $F_1$  の表現型にいかに関わったかについては、叢生系統間で、表現度に関して、差異があったことをすでに述べた。交雑に用いられた叢生型7系統が、3セット共通に用いられて

いることから、後代に及ぼす遺伝変異もまた同じようであると考えられるものとするならば、そこに得られた3セット間の差異なるものは、一方の交雑親たる正常型3系統間の差異であると考えてよいであろう。交雑結果から、 $N-44 > A-5 > A-58$ の順序で、叢粒性の表現度を増加の方向に変更する遺伝子を多く持っているものと推定される。さらにまた、同一の正常型交雑親のセット内では、用いた叢粒性系統の表現度に比例したところの  $F_1$  表現度が得られた。これは表現度に関与する主動遺伝子に加えて、微働遺伝子も働き、その表現度を変えたことを示唆するものである。J. M. THODAY (1962)<sup>75)</sup>は、キイロシヨウジヨウバエを用いて、選抜が相加的な遺伝子に関する、正と負の方向のものであったことを明らかにしている。

また、叢粒性の  $F_1$  の変異が、 $F_2$  にどの程度受け継がれるであろうか。  $F_1$  において表現度の高い組み合わせは、 $F_2$  においても同様に高い表現度の個体を分離することがわかった。2種の表現度表示法、すなわち、a (%) と b (%) はきわめて高い相関関係をもつ。  $F_2$  の正常個体群と叢生個体群の平均粒数に差異がないことからみて、叢粒性とは、一定の粒数が枝梗上に配分される、その様式の1つであり、この様式の相異により様々な表現度が示されるものと解してよい。なお、粒数については差異は得られなかったが、1次枝梗長の平均値において、ある程度の差異が示されている。とくに2次枝梗の差異が顕著である。2粒を有する2次枝梗についてみると、枝梗の基部から最初の着粒節位までの長さは、両者間に差異はないが、次の着粒節位については、正常型では再び同間隔で着粒しているのに対し、叢生型では同じ節位に着粒している。これは、穂の器官形成過程で、穎花は両者ともに正常に分化発育するが、叢粒性個体においては、*C1* 遺伝子により枝梗の伸長がさまたげられ、そこに叢生節位が形成されたものと考えられる。穎花長、その変異係数、不稔歩合、粒重につき、枝梗の先端から4粒を調べた結果では、正常と叢生の差が認められたものは、枝梗先端の伸長の異常のみであった。このことは、叢生部位が、維管束を通じての養分供給に、とく

に不利な形態の条件とはいいい難いことを示している。しかしながら、高表現度で、1節位に7および8粒が密着すると、開花授粉やその後の発育にとって不利な形態となるためか、不稔歩合は正常個体に比べ非常に高くなり、とくに成熟後は脱粒の傾向さえ示したことは注目される。

微働遺伝子に関する選抜実験につき、遺伝獲得量から得た遺伝力をその指標に用いて、 $F_2$ から $F_3$ に至る間で、 $h^2=0.512$ ,  $0.662$ ,  $F_4$ から $F_5$ の間で、 $h^2=0.25$ ,  $F_5$ から $F_6$ の間で、 $h^2=0.21$ なる結果を得たが、これは明らかに穀粒性の表現度が微働遺伝子に影響を受けていることを示唆するものである。M. DRUGER (1962)<sup>12)</sup>は、ウスグロシヨウジヨウバエの長翅と短翅に関して、種々な温度下での選抜を行ない、選抜効果を得たし、J. HARDING と R. W. ALLARD (1965)<sup>13)</sup>は、リママメを用いて、交雑後代において、組換が高度に進むに連れて、非常に強い連鎖関係にあった遺伝子座においても組換が生じ、一時的な相関反応が打破されることを明らかにした。これは、量的変異が個々の遺伝子の組換により生ずることを意味していると考えられる。また、J. D. MOHLER (1967)<sup>49)</sup>は、crossveinless-like の形質表現に関与する遺伝子の相互作用の研究から、量的形質の累積効果を明らかにした。

著者の交雑実験では、 $F_1$ 程度で遺伝力が急激に小さくなった。このことは、本形質がそれほど多数の微働遺伝子によるものではないことを暗示し、比較的少ない世代数でも、そこに関与する微働遺伝子の同型接合化が進んだのであろう。J. M. THODAY, J. B. GIBSON および S. G. SPICKETT (1964)<sup>76)</sup>は、原株から選抜系統への移行過程を、対立遺伝子の同型化で説明している。また、K. G. BATEMAN (1959)<sup>4)</sup>の Fully assimilated stock では、関与する遺伝子座が、すべて同型接合化することを意味している。前記の BATEMAN (1959)<sup>4)</sup>の実験では、主働遺伝子の存在を示唆しながらも、「その上更に、数個の遺伝子によっても、それが矛盾なく説明可能であるが、それは無数の遺伝子というわけではない。それ故、assimilation とは、十数個の主働遺伝子からなる浸透率変更因

子の選抜といえる。」と述べている。

1回の交雑の後代では、比較的早く同型接合化が進む半面、ある程度以上の表現型個体の出現は期待できないが、さらに変異を拡大することになった  $C1-4 \times C1-7$  の交配を通じて、高表現度の個体を高い頻度で得た。このような再交雑による変異の拡大については、D. S. FALCONER と J. W. B. KING (1953)<sup>16)</sup>が、ハツカネズミを用いて、大型 (big body) の選抜を行ない、J. C. KING (1955)<sup>26)</sup>は、キイロシヨウジヨウバエを用い、DDT 抵抗性系統を選抜し、再交雑により、それぞれの抵抗性系統が独立な組み合わせによって達成されたことを明らかにしたという例がある。また、J. M. THODAY と J. B. BOAM (1961)<sup>74)</sup>は、キイロシヨウジヨウバエを用いて、再組換による選抜効果を明らかにした。しかし、反面、D. MARIEN (1958)<sup>29)</sup>は、ウスグロシヨウジヨウバエの生長率に関して、多くの分離する遺伝子が含まれているような複雑な遺伝学的構成の下では、選抜の結果は、均一性の条件下においても、再交雑などによらずとも、なお変化することを示している。

組み合わせによっては、 $F_2$ の正常型個体群の穂の先端部に異常着粒がみられ、その表現度についても、選抜により、遺伝的差異が明らかになったことは、既述したところである。交雑に用いた正常型3系統についても、このような異常な出現頻度の高い系統ほど、その $F_1$ の表現度が高かった。これは、主働遺伝子がなくとも、微働遺伝子のみによっても、異常形態を表現することが可能であり、これら遺伝子が集積された結果によるものと推定してよいであろう。事実、高い表現度をもつこのような、いわゆる擬似穀粒性個体が選抜されたのである。これと同じような微働遺伝子による表現型模写については、J. D. MOHLER (1956, '62, '63, '64, '65)<sup>45)(46)(47)(48)</sup>, K. G. BATEMAN (1959)<sup>3)(4)</sup>, R. D. MILKMAN (1966)<sup>42)(43)</sup>らにより、キイロシヨウジヨウバエの crossveinless-like phenocopy に関して、多くの研究がなされている。著者もまた、その例を加えたといつてよいであろう。

穀粒性の主働遺伝子が関与する場合の表現度は、ある程度の環境の変化にもかかわらず、その

遺伝子型により、安定したものであることが知られたが、微働遺伝子による場合でも、ほぼ同様であることが明らかとなった。しかしながら、環境いかによっては異常が多く出現する場合も認められた。S. G. SPICKETT (1963)<sup>67)</sup>が、「たとえ類似した表現でも、その表現型の形成原因が全く異なっている場合もある。」として、主に形態学的効果を究明したように、主働遺伝子による枝梗先端の異常と擬似叢粒性の異常とは、その成因を異にする場合もあるであろうが、著者の叢粒性に関しては、主働遺伝子による叢粒性と微働遺伝子によるそれとは相似した作用のものと考えてよいであろう。各種の処理試験では、異なる窒素条件による差異はみられず、遮光、冷水、恒温、変温など下では、枝梗の先端の發育異常が多くみられたことは、これらの異常の原因に温度が大きく関係していることを示唆するものと考えてよいであろう。温度による形質の変異については、いずれもショウジョウバエを用いた、K. G. BATEMAN (1959)<sup>34)</sup> R. D. MILKMAN (1960, a, b, '61)<sup>35)36)37)</sup>, M. DRUGER (1962, '63)<sup>12)13)</sup>, J. H. SANG および B. BURHET (1963)<sup>64)</sup>らの報告があり、いずれも熱処理などによって表現型模写に関する浸透率や表現度に変化した。また、幼虫への化学物質処理により、変異を拡大した例もある (J. H. SANG, J. M. McDONALD—1954)<sup>63)</sup>。

放射線は、遺伝変異を大きくすると同時に、その変異を用いて量的形質の発現機構を究明することなどに用いられている。ここでは、20kr~30krの $\gamma$ 線を用いた。低い照射量では、何ら変異を生じないことも事実であるし (R. D. MILKMAN—1964 b, <sup>40)</sup> I. M. LERNER et al.—1964)<sup>27)</sup>、その反面、他系交配程度にまで変異を拡大するためには、致死量をさらに上まわる照射量が必要であるともされている (G. A. CLAYTON, A. ROBERTSON—1964)<sup>11)</sup>。また、照射により遺伝力や表現型の分散が増加しても、生殖力が落ちるので、かえって負の効果になることも指摘されている (A. C. BARTLETT, A. E. BELL および V. L. ANDERSON—1966)<sup>2)</sup>。

著者の結果でも、照射量に比例して、異常の表現度や発現頻度が増加した。これは、叢粒性の発

現に関与する微働遺伝子が、放射線により変異したためと一応は考えられるが、実証は後代検定をまたなければならない。

異常発現頻度と標識遺伝子との関係につき興味深いことは、 $d_2$  および  $Ur$  が擬似叢粒性の浸透率や表現度と高い表現型相関を示したことである。とくに  $d_2$   $Ur$  遺伝子型の場合に、表現度が高まっている。M. DRUGER (1963)<sup>13)</sup> は、ポリジーンによる浸透率と表現度は、遺伝子系を異にするものであることを示唆している。E. L. BREESE および K. MATHER (1960)<sup>6)</sup> は、染色体部分の多面発現効果は、その部分に存在する2つの形質に関する異なった遺伝子系間の連鎖と考えた方がよいと述べているが、 $d_2$ ,  $Ur$  それぞれを含む数個の標識系統が、必ずしも常に浸透率や表現度が高いとは限らないことから、著者の得た結果が、いわゆる  $d_2$ ,  $Ur$  の多面発現によるものとは考えられない。むしろ  $d_2$  や  $Ur$  の座の近くに存在するポリジーンにより、その叢粒性が支配され、これら非対立遺伝子の交互作用によって、高い表現度が得られたものではなからうか。非対立遺伝子の交互作用に関する報告としては、A. H. MOHAMED および A. HANNA (1964)<sup>44)</sup> が、水稻の草丈の有効因子数を POWERS の方法で分析し2対の非対立遺伝子の相互作用の存在を認め、また、V. L. HOUSE (1953)<sup>20)</sup> は、3種の突然変異の相互作用として、キイロショウジョウバエの翅脈 ( $L_1$ ) に、欠損を生じることを明らかにした。これは、それぞれの突然変異が、1つの形質発現に対して、準閾 (subthreshold) の役目を有するためだと結論づけた。E. L. BREESE および K. MATHER (1957)<sup>5)</sup> は、ポリジーンの効果として、染色体間の遺伝子の相互作用を強調し、R. D. MILKMAN (1960 a, b)<sup>35)36)</sup> も、染色体間のポリジーンの相加的な効果を、E. L. KELLER および D. F. MITCHELL (1962)<sup>25)</sup> は、ポリジーンの非対立遺伝子間のエピステーシスを報告している。なお、R. D. MILKMAN (1966)<sup>42)43)</sup> は、ポリジーンの染色体地図作成のため、S. G. SPICKETT および T. M. THODAY (1963, '66)<sup>67)68)</sup> は、連続変異の研究のため、いずれも標識遺伝子の有用性を示唆している。

前記のように、著者の実験において、交雑とその後の選抜により、また栽培条件により、あるいは、放射線処理などにより様々な変異が生じ、しかも選抜の効果が認められる上に、特定の標識遺伝子と叢粒性の異常性との間に、正の相関が示されたことは、一貫してこの形質に、微働遺伝子も関与していることを示唆するものである。

しからば、これらの遺伝子が、実際の栽培品種中にどの程度分布しているだろうか。R. D. MILKMAN (1964 a, '65)<sup>39)41)</sup> は、キイロシロウジョウバエの野生集団で、表現型は類似していても異なる遺伝子系から成立していることを報告しているが、著者の叢粒性に関しても、異なる微働遺伝子系による枝梗の先端の異常が可能であることは、前述のとおりである。北海道外の品種は非常に整った穂を有し、先端の異常はほとんど見られないが、道内の品種には、比較的多くの異常がみられ、とくに旧品種にその頻度が高かった。系統発生ないしは、生理生態的に、それがいかなる意味を含むかは、目下のところ明らかではないが、これに関連して、K. MATHER (1941)<sup>30)</sup>のいう「微働遺伝子の機構と体制は、環境の変化に応じて、最も適した遺伝子頻度に変化するものと考えられ、これが質的形質の遺伝子と連鎖している場合には、地域的な変異を生ずる原因ともなりうる」という見解は注目に値する。著者の得た前記の結果が、選抜の場を異にするため生じたものであるとするならば、北海道のような冷涼な気候条件下においては、元来が道内品種にみられるように、環境適応性に関与する遺伝子群と叢生化に関与する遺伝子群とが、ある連鎖関係にあったものが、その後の育種が進むにつれて、連鎖関係が破れ、異常を示す表現型が消えつつあるものといえるかも知れない。しかし、これを論ずるためには、なお多くの観察が必要であろう。

*Cl* 遺伝子とほかの形質との関係については、正常型×叢生型の  $F_2$  世代を対象として述べたが、さらに世代を重ねた  $F_4$  において、叢粒性個体群と正常個体群の稈長の平均値の差につき、3.7cm なる値を得た。C. O. QUALSET, C. W. SCHALLAR および J. C. WILLIAMS (1965)<sup>60)</sup> は、atlas 大麦

の *isogenic line* を用い、芒性と収量との相関反応を述べ、A. R. CHOWDHRY および R. E. ALLAN (1966 a, b)<sup>39)</sup> は、小麦の *isogenic line* を用い、稈長と葉の分化の間に、高い関連性を示唆している。また、稈長、子葉鞘長および地中葉節間長間には、正の相関がみられたと報告している。著者の実験の稈長についての平均値の差を、さらに、詳しく分けて、各系統内で正常個体群の稈長平均値が 1 m 以上のもの、1 m~90cm のもの、および 90cm~80cm のものを群別し、それぞれの叢粒性個体群のそれとの差を求めてみると、6.2cm, 3.0cm, および 1.2cm となった。これは、稈長がある程度以上に長くなる場合には、*Cl* 遺伝子がある程度以上に長くなる場合には、その伸長を抑制する働きがあることを示唆するものといえよう。この場合、ある特定の節間の伸長が阻害されるのか、全体を通じて抑制されるのか、興味深いところである。このような相関反応に関して、J. HARDING および R. W. ALLARD (1965)<sup>19)</sup> は、最初表現型の上からは、多面発現のように思われる形質も、世代を進めることにより、その関係は次第に破れ、実は連鎖関係であったことを報告した。*Cl* 遺伝子と稈長との関係は、そのいずれであるかは、今回の調査の範囲では判断としないが、いずれにしても、両形質の間で表現型相関が認められたことは、事実として興味深い。用いた系統では、*Cl* 遺伝子が表現型の上からは、稈長を抑制しているように思われるが、J. M. RENDEL (1963)<sup>61)</sup> が述べたように、Total Resource が変わるにより、それが限定された場合には、2 形質それぞれへの配分の問題から負の相関になるが、高水準の下では、両者に十分に配分されるため、相関は正になることがあるとすれば、ほかの遺伝子型の場合には、叢生型と正常型の稈長に何らの差異も認め難いということもあり得るかも知れない。しかし、一般的に形質相関は、温度などの環境の差異により変化することも十分考えられる (A. O. TANTAWY, G. S. MALLAH および H. R. TEWFIK-1964)<sup>71)</sup>。

輪枝の分離に関しては叢粒性と同様に、主働遺伝子と微働遺伝子の相互作用により、種々な表現度の個体が、 $F_2$  において得られたものと考えら

れる。輪枝の表現度が高くなるほど、穂長が短くなる傾向にあることは、丁度、叢粒性が枝梗先端の伸長に関係しているのと同様に、輪枝という形態は、穂の主軸の伸長と関係し、*ri* 遺伝子により正常の着枝が乱された結果と考えられる。*Cl*, *ri* 両遺伝子が共存する場合に、高い輪枝性を表わす個体が得られたことは、*Cl* 遺伝子が、主軸の節間伸長にも何らかの関係をもつことを示唆するものである。なお、作物の相関反応については、小安を用いて、R. E. ALLAN, O. A. VOGEL および J. PETERSON (1962)<sup>1)</sup>, A. R. CHOWDHRY および R. E. ALLAN (1963)<sup>2)</sup> が、またショウジョウバエを用いて、A. FRASER (1963)<sup>18)</sup>, A. O. TANTAWY および M. R. EL-HELW (1966)<sup>72)</sup>, S. R. THOMPSON (1967)<sup>77)</sup> などが、種々な報告を行なっている。*Cl* および *ri* 遺伝子は、枝梗(すなわち、広義には節間)の伸長に関係したものであるといえるが、稲の突然変異遺伝子である *sp* 遺伝子(short panicle-短穂性)のように一次枝梗の下位のものが退化して、痕跡のみになり、上位の枝梗は、正常型のそれと何ら変らないが、枝梗数に変化なく (Table 34) すべての穂の節間を短くするものもある。

Table 34. Comparisons of some characters between short panicle and normal plants in  $F_2$

Cross-65-18

	No. of Mean panicle plants length (cm)		No. of rachises	
			Total	lst * degenerating *
sp	11	14.8	9.1 (6.3	+ 2.8)
sp <sup>+</sup>	64	20.2	9.6 (9.5	+ 0.1)

Cross-65-22

sp	22	13.2	9.1 (4.9	+ 4.2)
sp <sup>+</sup>	119	19.0	9.7 (9.6	+ 0.1)

\* : per panicle

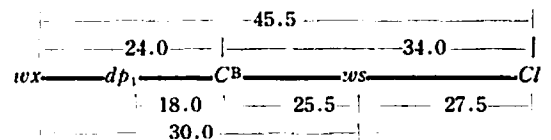
K. WASANO および K. I. SAKAI (1966, '67)<sup>81,82)</sup> は、稲の *sp* 遺伝子による枝梗欠如の特徴として、I) 枝梗の分化は正常に行なわれるが、発育の過程で、穂首に近い下部の枝梗の発育が、とくに抑制される。II) 表現度は、それぞれの個体の遺伝子的背景により影響され、欠失率は、38%~77%である。III) 表現度とほかの量的形質との遺伝相関は、とくに穂長、第1節間長と高い値を示す。

IV) 正常型×欠如型の  $F_2$  集団から得られた表現度に関する高・低両方向への選抜効果は、 $h^2=0.52$  であった、などを報告しているが、これは *sp* 遺伝子も、*Cl* 遺伝子と同様に、枝梗や節間の伸長に強い関係を持つ形質であることを示すものといえる。また著者の観察により、外国稲 (ソビエト) のある系統では、高い浸透率で、穂の上部を退化させる特性を有することが知られている。

*Cl*, *ri* および *sp* の各遺伝子の穂の形成過程におけるそれぞれ単独の働き、また相互作用に関しては、未だ予備実験の段階をでないが、今までの結果により、突然変異に見出された叢粒性、輪枝性および短穂性が、質的には主働遺伝子によるとしても、形質表現程度において、それが、それぞれの主働遺伝子のほかに、微働遺伝子による相互作用を同時に受けていることが知られたわけである。またこれらの遺伝子が、いずれも枝梗あるいは節間の伸長に関与する遺伝子とみなすことができ、したがってこのような研究は、そのまま穂の形成機構を知る上にも役立つものであるといえよう。

## VI 結論および要約

1. 高等植物の1形質としての稲の叢粒性は、質的には、不完全優性遺伝子 "*Cl*" により表現される。
2. "*Cl*" は、第1連鎖群 (*wx* 群) に属し、得られた同群所属の各遺伝子との組換え価は、下記のとおりである。



3. 叢粒性は、質的には、その遺伝子座の判明している主働遺伝子により支配されつつも量的形質として、かなりの変異性を含み、その変異は、微働遺伝子(変更遺伝子)によるものであることが明らかになった。
4. この両遺伝子系の相互作用は、定向的であり、種々の表現型が、交雑後代で得られた。
5. 主働遺伝子に関係なく、微働遺伝子のみに



よっても、叢粒性に形態的に似た枝梗先端の異常（擬似叢粒性）が見られた。

6. 主働遺伝子 *Cl* を含む表現度 および微働遺伝子による表現度に関する選抜が有効であった。これは、選抜による微働遺伝子の集積により表現度が高まったものと推定された。しかしながら、多数の微働遺伝子によるものではなく、これらの変異には、比較的少数の変更遺伝子が関与しているものと考えられた。

7. 叢粒性は、形態的には、枝梗の先端の伸長抑制による形質とみなし得る。

8. 擬似叢粒性に関与する微働遺伝子は既存の品種に広く分布し、これらの品種の擬似叢粒性の表現度には、かなりの変異が存在する。

9. この表現度は、放射線や、冷水および遮光処理などによっても、変化することを知った。

10. 擬似叢粒性発現に関与する微働遺伝子の座については、まだ明らかではないが、標識遺伝子  $d_2$  および *Ur* を含む遺伝子型  $d_2 Ur$  においてとくに、その表現度を増したことは注目に値する。

11. 主働遺伝子 *Cl* による叢粒性と、稈の節間伸長との間に、相関反応が得られた。

12. この *Cl* 遺伝子と輪枝性に関与する *ri* 遺伝子との間には、相互作用が存在するものと推定された。

13. 稲の枝梗欠如に関与する *sp* 遺伝子は、枝梗数に何ら影響を与えないが、下位の枝梗の退化を起し、穂長の著しい短小化を生じさせる。

14. これら、穂の形成に関与するいくつかの突然変異遺伝子 (*Cl*, *ri*, *sp*) による形態的特徴の調査において、枝梗の伸長と稈の節間の伸長とが、相関を示し、また、遺伝子間において相互作用が認められた。これは、稈および穂の伸長が異質のものではなく、節間の伸長という点で、器官形成上似たような意義を持つことを示すものと考えられる。

15. 穂の形成や、節間伸長に対する、これら遺伝子の貢献度を究明することにより、最終的な形質としての着粒性に関する発育遺伝学的な側面が、明らかになるであろう。

## 参 考 文 献

- 1) ALLAN, R.E., O.A. VOGEL and C.J. PETERSON, 1962; Seedling emergence rate of fall sown wheat and its association with plant height and coleoptile length. *Agron. J.* 54 : 347-350.
- 2) BARTLERR, A.C., A.E. BELL and V.L. ANDERSON, 1966; Changes in quantitative traits of *Tribolium* under irradiation and selection. *Genetics* 54 : 699-713.
- 3) BATEMAN, K.G., 1959; The genetic assimilation of the dumpy phenocopy. *J. Genetics* 56 : 341-352.
- 4) ———, 1959; The genetic assimilation of four venation phenocopies. *J. Genetics* 56 : 443-474.
- 5) BREESE, E.L. and K.MATHER, 1957; The organization of polygenic activity within a chromosome in *Drosophila*. I Hair characters. *Heredity* 11 : 373-395.
- 6) ——— and ———, 1960; The organization of polygenic activity within a chromosome in *Drosophila*. II Viability. *Heredity* 14 : 375-400.
- 7) CHOWDHRY, A.R. and R.E. ALLAN, 1963; Inheritance of coleoptile length and seedling height and their relation to plant height of four winter wheat crosses. *Crop Sci.* 3 : 53-58.
- 8) ——— and ———, 1966 - a; Culm length and differential development of three foliar leaves of near isogenic wheat lines. *Crop Sci.* 6 : 28-31.
- 9) ——— and ———, 1966 - b; Culm length and differential development of the coleoptile, root and subcrown internode of near isogenic wheat lines. *Crop Sci.* 6 : 49-51.
- 10) CLARKE, C.A. and P.M. SHEPPARD, 1963; Interactions between major genes and polygenes in the determination of the mimetic patterns of *Papilio pardanus*. *Evolution* 17 : 404-413.
- 11) CLAYTON, G.A. and A.ROBERTSON, 1964; The effects of X-rays on quantitative characters. *Genet. Research* 5 : 410-422.
- 12) DRUGER, M. 1962; Selection and body size in *Drosophila pseudoobscura* at different temperatures. *Genetics* 47 : 209-222.
- 13) ———, 1963; Genetic potential for an extra crossvein in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 48 : 745-754.
- 14) DUN, R.B. and A. S. FRASER, 1958; Selection for an invariant character - Vibrissa Number - in the House mouse. *Nature* 181 : 1018-1019.
- 15) EAST, E. M. 1915; Studies on size inheritance in *Nicotiana*. *Genetics* 1 : 164-176.
- 16) FALCONER, D. S. and J.W.B. KING, 1953; A study of selection limits in the mouse. *J. Genetics* 51 : 561-581.
- 17) ———, 1964; Introduction to Quantitative Genetics. (Oriver and Boyed)
- 18) FRASER, A. 1963; Variation of scutellar bristles in *Drosophila*. I. *Genetics* 48 : 497-514.

- 19) HARDING, J. and R.W. ALLARD, 1965 ; Genetic variability in highly inbred isogenic lines of the Lima bean. *Crop Sci.* 5 : 203-206.
- 20) HOUSE, V.L. 1953 ; The interaction of mutants affecting venation in *Drosophila melanogaster*. I Interaction of hairless, engrailed and cubitus interruptus. *Genetics* 38 : 199-215.
- 21) JODON, N.E. 1947 ; A linkage in rice between clustered spikelets and awned, *Proc. La. Acad. Sci.* 10 : 32-34.
- 22) ———, 1948 ; Summary of rice linkage data. U.S. Dept. Agr., Bur. Plant Indus., Soils, and Agr. Engineering Div., *Cereal Crops and Dis.* 34.
- 23) ———, 1957 ; Inheritance of some of the more striking characters in rice. *J. Heredity* 58 : 181-192.
- 24) JOHANNSEN, W. 1909 ; *Elemente der exacten Erbkchkeiteslehre.* (Fischer, Jena)
- 25) KELLER, E.C. and D.F. MITCHELL, 1962 ; Interchromosomal genotypic interaction. I An analysis of morphological characters. *Genetics* 47 : 1557-1571.
- 26) KING, J. C. 1955 ; Integration of the gene pool as demonstrated by resistance to D.D.T.. *The American Naturalist* 89 : 39-46.
- 27) LERNER, I. M., H. A. DOROTHY, C. LOWRY and E. R. DEMPSTER, 1964 ; Selection for egg number with X ray-induced variation. *Genetics* 50 : 1083-1100.
- 28) ———, 1958 ; *The Genetic Basis of Selection.* (wiley)
- 29) MARIEN, D. 1958 ; Selection for developmental rate in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 43 : 3-15.
- 30) MATHER, K. 1941 ; Variation and selection of polygenic characters. *J. Genetics* 41 : 159-193.
- 31) ———, 1942 ; The balance of polygenic combinations. *J. Genetics* 43 : 309-336.
- 32) ———, 1943 ; Polygenic inheritance and natural selection. *Biol. Rev.* 18 : 32-64.
- 33) ———, 1943 ; *Statistical Analysis in Biology.* (Methuen, London)
- 34) ———, 1949 ; *Biometrical Genetics.* (Methuen, London)
- 35) MILKMAN, R.D. 1960-a ; The genetic basis of natural variation. I Crossveins in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 45 : 35-48.
- 36) ———, 1960 - b ; The genetic basis of natural variation. II Analysis of a polygenic system in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 45 : 377-392.
- 37) ———, 1961 ; The genetic basis of natural variation. III Developmental lability and evolutionary potential. *Genetics* 46 : 25-38.
- 38) ———, 1962 ; The genetic basis of natural variation. IV On the natural distribution of *cve* polygenes of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 47 : 261-272.
- 39) ———, 1964 - a ; The genetic basis of natural variation. V Selection for crossveinless polygenes in new wild strains of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 50 : 625-632.
- 40) ———, 1964 - b ; The genetic basis of natural variation. VI Selection of a crossveinless strain of *Drosophila* by phenocopying at high temperature. *Genetics* 51 : 87-96.
- 41) ———, 1965 ; The genetic basis of natural variation. VII The individuality of polygenic combinations in *Drosophila*. *Genetics* 52 : 789-799.
- 42) ———, 1966-a ; The genetic basis of natural variation. VIII Synthesis of *cve* polygenic combinations from laboratory strains of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 53 : 863-874.
- 43) ———, 1966 - b ; The genetic basis of natural variation. IX Comparative studies on *cve* phenocopy sensitivity in *Drosophila*. *Genetics* 54 : 793-803.
- 44) MOHAMED, A. H. and A.S. HANNA, 1964 ; Inheritance of quantitative characters in rice. I Estimation of the number of effective factor pairs controlling plant height. *Genetics* 49 : 81-93.
- 45) MOHLER, J.D. 1962 ; Gene action in polygenic systems of *Drosophila*. *Genetics* 47 : 972.
- 46) ———, 1963 ; The influence of some crossveinless-like genes on the crossveinless phenocopy sensitivity in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 50 : 329-340.
- 47) ——— and G. S. SWEDBERG, 1964 ; Wing vein development in crossveinless-like strains of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 50 : 1403-1419.
- 48) ———, 1965 ; Preliminary genetic analysis of crossveinless-like strains of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 51 : 641-651.
- 49) ———, 1967 ; Some interactions crossveinless-like genes in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 57 : 65-77.
- 50) MORIMURA, K. and K. I. SAKAI, 1965 ; Genetical studies on clustered spikelets in rice. *National Institute of Genetics, Japan. Annual Report* 16 : 73.
- 51) 森村克美・高橋万右衛門, 1968 ; 稲の叢粒性の発現に關与する主働遺伝子と微働遺伝子の相互關係, 北海道大学農学部邦文紀要, 6 : 391-400.
- 52) ———・———, 1968 ; 稲の微働遺伝子による擬似叢粒性の発現様式, ならびに叢粒性形質と他の形態的形質との間の相関反応, 北海道大学農学部邦文紀要, 6 : 401-411.
- 53) NAGAO, S. and M. TAKAHASHI, 1963 ; Trial construction of twelve linkage groups in Japanese rice. *J. Faculty Agr., Hokkaido Univ.*, Japan 53 : 72-130.
- 54) ———, ——— and T.KINOSHITA, 1964 ; Present status of rice linkage studies and some intriguing associated problems. *J. Faculty Agr., Hokkaido Univ.*, Japan 54 : 29-41.
- 55) 長尾正人・高橋万右衛門・森村克美, 1964 ; 稲の交雑に關する研究 XXVIII 報, 主として外国稲より導入された数種の形態的形質とそれに関与する遺伝子ならびにその連鎖關係, 北海道大学農学部邦文紀要, 5 : 89-96.
- 56) NAGANATSU, T. and T. OHMURA, 1962 ; Linkage study of the genes belonging to the first chromosome in

- rice. Japanese J. of Breeding 12 : 231-236.
- 57) OKA, H.I., J. HAYASHI and I. SHIOJIRI, 1958 ; Induced mutations of polygenes for quantitative characters in rice. The Journal of Heredity 49 : 11-14.
- 58) NILSSON-EHLE, H. 1909 ; Kreuzungsuntersuchungen an Hofer und Weizen. Lund.
- 59) PAWLISH, P.E., I. M. ATKINS and J. R. JUSTIN, 1964 ; A new spikelet variation in oats. Crop Sci. 4 : 229.
- 60) QUALES, C.O., C.W. SCHALLER and J.C. WILLIAMS, 1965 ; Performance of isogenic lines of Barley as influenced by awn length, linkage blocks and environment. Crop Sci. 5 : 489-494.
- 61) RENDEL, J. M. 1963 ; Correlation between the number of scuteller and abdominal bristles in *Drosophila melanogaster*. Genetics 48 : 391-408.
- 62) RICHHARIA, R.H. and S. GOVINDASUWAMI, 1966 ; Rice of India (Scientific Book Company. Patna-4. India)
- 63) SANG, J. H. and J. M. McDONALD, 1954 ; Production of phenocopies in *Drosophila* using salts, particularly sodium metaborate. J. Genetics 52 : 392-412.
- 64) ——— and B. BURNET, 1963 ; Environmental modification of the eyeless phenotype in *Drosophila melanogaster*. Genetics 48 : 1683-1699.
- 65) SMITH, W. E. and J. E. FITZSIMMONS, 1965 ; Maternal inheritance of seed weight in Flax. Canad. J. Genetics and Cytology 7 : 658-662.
- 66) SNEDECOR, G.W. 1956 ; Statistical Methods.
- 67) SPICKETT, S. G. 1963 ; Genetic and environmental studies of a quantitative character. Nature 199 : 870-873.
- 68) ——— and J.M. THODAY, 1966 ; Regular responses to selection 3. Interaction between located polygenes. Genetical Research 7 : 96-121.
- 69) TAKAHASHI, M. and K.MORIMURA, 1968 ; Preliminary report on the inheritance of clustering habit of spikelets in Rice plant. J. Faculty of Agr., Hokkaido Univ. 56 : 67-77.
- 70) TANTAWY, A.O. 1961 ; Effects of temperature on productivity and genetic variance of body size in populations of *Drosophila pseudoobscura*. Genetics 46 : 227-238.
- 71) ———, G. S. MALLAH and H. R. TEWFIK, 1964 ; Studies on natural populations of *Drosophila* II. Genetics 49 : 935-948.
- 72) ———, and M. R. EL - HELW, 1966 ; Studies on natural populations of *Drosophila* V. Correlated response to selection in *Drosophila melanogaster*. Genetics 53 : 97-110.
- 73) THODAY, J. M. 1961 ; Location of polygenes. Nature 192 : 368-370.
- 74) ———, and T. B. BOAM, 1961 ; Regular responses to selection I. Description of response. Genetical research 2 : 161-176.
- 75) ———, and J.B. GIBSON, 1962 ; Isolation by disruptive selection. Nature 193 : 1164-1166.
- 76) ———, ——— and S.G. SPICKETT, 1964 ; Regular responses to selection II. Recombination and accelerated response. Genetical Research 5 : 1-19.
- 77) THOMPSON, S.R. 1967 ; The effect of temperature on crossvein formation in crossveinless - like strains of *Drosophila melanogaster*. Genetics 56 : 13-22.
- 78) WADDINGTON, C. H. 1953 ; Genetic assimilation of an acquired character. Evolution 7.
- 79) ———, 1956 ; Genetic assimilation of the Bithorax phenotype. Evolution 10.
- 80) ———, 1960 ; Experiments on canalizing selection. Genetical Research I.
- 81) WASANO, K. and K.I. SAKAI, 1966 ; Biometric-genetic study on rachis deficiency in rice. National Institute of Genetics, Japan. Annual Report 16 : 74.
- 82) ——— and ———, 1967 ; Major gene and polygenes governing the rachis deficiency in rice. National Institute of Genetics, Japan. Annual Report 17 : 26-27.

# GENETICAL STUDIES ON CLUSTERING HABIT OF SPIKELETS IN RICE PANICLES

by

Katsuyoshi MORIMURA

## Summary

The present study was carried out to clarify the genic system responsible for the appearance of a morphological character called clustering habit expressed as the clumped arrangement of spikelets in the periferal part of rice panicles.

This character is principally governed by an incomplete dominant major gene *C1* which belongs to the first linkage group. Quantitatively, however, the character expressivity shows a considerable variation. Therefore, the degree of clustering should be expressed as a term of metric measure. The experiment was focussed on its genetic behavior and morphological characteristics with special reference to the interaction of the major gene and the minor genes which cause the degree of character expression, to alter its direction in a positive or negative manner.

Originally this morphological trait was said to be found out in the Indian varieties, but in the present work the character dealt with were introduced into the germplasm of U. S. varieties and further into Japanese varieties. As for the actual material used in this experiment, "F1-strain" (bred true by the Dept. of Agronomy, Kyushu Univ.) was used for conventional genic and linkage analysis, while "L-strain" (bred true by Mr. JODON, and has been kept in the Dept. of Agronomy, Hokkaido Univ.) was used for metrical analysis. In addition, for a detailed and genealogical studies relating to the selection experiment, hybrid progenies of crosses between three gene stocks of normal type (N-44, A-5, A-58 ; bred true by the Dept. of Agronomy, Hokkaido Univ.) and seven clustered lines (sampled at F<sub>1</sub> of N-44 × L-16) were used.

For the actual procedure of the investigation, and in obtaining a measure of each individual, at least five panicles per individual plant were sampled. The expressivity, a measure of the character expression was given through the following formulation.

For the clustering habit :

$$\frac{\text{No. of spikelets indicating the clustering habit}}{\text{total spikelet number}} \times 100$$

For the pseudoclustering<sup>1)</sup> habit :

$$\frac{\text{No. of spikelets indicating the pseudoclustering habit}}{\text{total spikelet number}} \times 100$$

For the whorled habit<sup>2)</sup> of panicle branches :

$$\frac{\text{No. of branches at the whorl formation site}}{\text{No. of primary branches}} \times 100$$

For the short panicles<sup>3)</sup> :

$$\frac{\text{No. of degenerate branches}}{\text{No. of primary branches}} \times 100$$

A summation of the deduction and conclusion in the present studies are as given below.

1. The clustering habit of spikelets which is one of striking morphological characters in rice plants, which primarily or qualitatively being controlled by a single major gene of a known gene locus, when viewed quantitatively, retains a considerable variation and it was clarified that this variation is due to the presence of the minor genes.

2. The interaction of these two kinds of genes, the major and minor, act in the same character expression and various phenotypic and genotypic plants were segregated in the hybrid progenies of crosses, involving clustered plants as one of the cross parents.

3. Regardless of the major gene, by the minor genes alone abnormalities at the tip of the branches which showed a morphological resemblance to the clustering habit, appeared. This is tentatively called as pseudoclustering habit.

4. The selection related to the expressivity controlled by both a major gene, *Cl*, and some minor genes was effective. It was summarized that this was due to the increasing of degree of expressivity arising from the accumulation of the concerning genes by selection. However, the number of minor genes accumulated was assumed to be not so large, since it was conjectured that a rather small number of minor genes with modifying effect were involved.

5. The clustering habit, morphologically speaking, may be considered as a character brought about by an inhibition or stumping of proper growth at the tip of the branch.

6. The minor genes related to the pseudoclustering habit, are distributed widely in many varieties. As regards these varieties the expressivity of the pseudoclustering habit shows considerable variation.

7. It was also found out that the expressivity varied by irradiation, application of cold irrigation water and interception of sun light.

8. The locus of these minor genes which exert their effect on the appearance of pseudoclustering habit is not known as yet, but it seems worthy of note that at a genotypic plant including *d<sub>2</sub>* and *Ur* genes, well known linkage markers of the second and the sixth linkage groups respectively, a noticeable increase of character expression in the pseudoclustering habit was recognized.

9. A correlation response was seen between the clustering habit arising from the major gene *Cl* and the growth of the internode in stem.

10. It was also conjectured that a kind of a genic interaction existed between the *Cl* and a gene *ri* which is connected with the whorled arrangement of primary branches of a panicle in the recessive phase.

11. The gene symbol "*sp*" stands for "short panicle" and this gene has been considered as a causal gene for short panicle character. To get on to its detailed function, it was revealed that the *sp*, while not showing any influence on the number of branches, causes an atrophy of lower branches and brings about a remarkable shortening of the length of the panicle.

12. In the study of morphological characteristics brought about by three genes, *Cl*, *ri* and

*sp*, all of which are related to panicle formation, it was noted that a certain correlation existed between the growth of the panicle branches and the growth of the stem internode, and further some indication of an interaction among the said genes was obtained. As a whole, it may be considered that the growth of the stem and panicle, with special regard to a pattern of plant tissue growth, shows a similar significance or role from a view point of developmental genetics.

13. The method employed in the present experiment will be a valuable approach in clarifying the degree of contribution of these kinds of genes on the formation of plant tissue or organs, the final and important morphological characteristics.

- 
- 1) clustered-like-spikelets expressed without *Cl*-gene and with very low degree of clustering.
  - 2) verticillate arrangement of primary branches.
  - 3) a very short panicle compared with a normal one and having a few degenerate branches at lower part of a panicle.