



Title	‘ boro ’ 型雄性不稔細胞質に係わる新しい花粉稔性回復遺伝子 : 稲の交雑に関する研究 第 L 報
Author(s)	前川, 雅彦; 木下, 俊郎; 高橋, 萬右衛門
Citation	北海道大学農学部邦文紀要, 12(2), 89-100
Issue Date	1980-10-24
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/11942
Type	bulletin (article)
File Information	12(2)_p89-100.pdf



[Instructions for use](#)

'boro' 型雄性不稔細胞質に係わる新しい 花粉稔性回復遺伝子

— 稲の交雑に関する研究 第 LXXII 報¹⁾ —

前川 雅彦・木下 俊郎・高橋 萬右衛門

(北海道大学農学部作物育種学教室)

(昭和 55 年 4 月 1 日受理)

New pollen fertility-restoring genes interacting with 'boro' type cytoplasm for male sterility of rice plant

— Genetical studies on rice plant, LXXII —

Masahiko MAEKAWA, Toshiro KINOSHITA
and Man-emon TAKAHASHI

(Plant Breeding Institute, Faculty of Agriculture,
Hokkaido University, Sapporo, Japan)

緒 論

イネの細胞質雄性不稔性は *Oryza sativa* 内のインド型品種の細胞質と日本型品種の核との組合せを始めとして、*Oryza spontanea* 細胞質と日本型品種の核、あるいは日本型品種の細胞質と *Oryza glabberima* の核の組合せなどによっても発現される^{9,15,16)}。なかでもインド型品種「Chinsurah Boro II」由来の不稔細胞質 (*cms-boro*) と仮称) に関しては、配偶体的に作用する花粉稔性回復遺伝子の Rf_1 や Rf_2 が確認されている^{12,13)} が、それ以外にも日本型品種やインド型品種の中に作用力の弱い稔性回復遺伝子の存在することも報告されてい

る^{10,11)}。著者らもこれまでに遺伝分析に供用してきた検定系統中から Rf_1 よりは作用力の弱い花粉稔性回復遺伝子を含む系統を発見した⁵⁾。また、かかる系統を用いた F_2 代における花粉稔性回復様式は、花粉稔性が連続変異を示し Rf_1 による場合とは明らかに異った。今回は、その続報として F_3 以降 F_5 代に至るまでの遺伝分析結果を総合して、ここに新しい花粉稔性回復遺伝子の存在することを認めた経緯を報告する。

実験材料および方法

供試系統は Table 1 に示す 5 系統である。表中の I-127 MS と I-130 は新城博士が育成した雄性不稔稲とそ

Table 1. List of strains used in this experiment

Strain	Name	Type of cytoplasm and genotype	Source
H-103			Progeny from the selected lines of the cross, H-69×Garumbalay
H-406			Progeny from the selected lines of the cross, A-5×H-121 (linkage marker bred true from A-13×Pirurutong)
I-127 MS	Taichung 65 (male sterile line)	(<i>cms-boro</i>) $rf_1 rf_1$	(Chinsurah Boro II×Taichung 65)×Taichung 65 $B_{11} F_1$
I-128	Taichung 65 (maintainer)	(N) $rf_1 rf_1$	
I-130	Taichung 65 (pollen fertility restorer)	(<i>cms-boro</i>) $Rf_1 Rf_1$	(Chinsurah Boro II×Taichung 65)×Taichung 65 $B_9 F_3$

1) 北海道大学農学部育種学教室業績

の花粉稔性回復遺伝子 (Rf_1) を保有する系統である。花粉稔性の調査にあたっては穎花を開花前日に採取し、室温で乾燥後葯から花粉を取り出して、IKI 溶液 (I_2 : 0.3 g, KI_2 : 1.0 g, H_2O : 100 ml) で染色した。

花粉稔性は 300~500 粒の花粉について、大きさと染色程度から稔と不稔に分け、健全花粉粒数/全花粉粒数の百分率で表示した。

F_3 以後の選抜実験は 1975 年より開始したが、各世代の種子を保存しておき、1978 年に $F_1 \sim F_5$ 代を同時に栽培・調査し、同一の環境条件下で各世代の花粉稔性を比較した。

実験結果

1) 花粉稔性回復遺伝子の非対立性

1977 年から 1979 年の 3 年間に亘る各供試系統の花粉稔性を Table 2 に示した。I-127 MS は年次によっては若干の健全花粉を生ずることがあったが、葯は常に不裂開であった。次に、I-127 MS と各検定系統を交雑した 3 種の F_1 の花粉稔性を比較すると、花粉稔性回復能力は $I-130 > H-406 > H-103$ の順となった (Table 3)。また、交雑 I-127 MS \times I-130 の F_1 では (*cms-boro*) $Rf_1 r f_1$ なる遺伝子型となるので、花粉稔性は理論的には 50% の筈である¹²⁾。1978 年は環境条件が良好なため 50% に近い実測値を示した。ここで、I-130 ((*cms-boro*) $Rf_1 Rf_1$) の有する Rf_1 と H-103, H-406 の有する花粉稔性回復遺伝子に対立関係にあるものとすれば、I-130 \times H-103 あるいは I-130 \times H-406 の各交雑 F_1 では、(*cms-boro*) 細胞質を有し $r f$ を有する雄性配偶子を生じないので 100% に近い花粉稔性を期待できる筈である。しか

Table 2. Pollen fertility of parental strains

Starin	Pollen fertility (%)		
	1977	1978	1979
H-103	82.58	97.88	83.74
H-406	70.79	97.55	86.65
I-127 MS	—	0.60	0.34
I-128	90.97	97.93	87.75
I-130	89.02	99.99	91.25

し、実際には Table 3 の如く 58.7% または 67.7% にとどまった。従って H-103, H-406 には Rf_1 とは対立関係を有さない新しい遺伝子の含まれる可能性が考えられた。いま仮に、 Rf_1 とは独立の関係にある花粉稔性回復遺伝子が H-103 と H-406 に含まれているとみなし、あわせて Rf_1 による稔性回復能力と H-103, H-406 に含まれる稔性回復能力に相加性が成立するものとすれば I-130 \times H-103 F_1 や I-130 \times H-406 F_1 における花粉稔性は、 Rf_1 単独による花粉稔性 (I-127 MS \times I-130 F_1) に H-103 あるいは H-406 の花粉稔性 (I-127 MS \times H-103 F_1 , I-127 MS \times H-406 F_1) の半分が加算されることになる。次式に示す如く、以上に基づいて組立てられた理論値に実測値はよく一致する。

$$\begin{aligned} \overline{F_1(I-130 \times H-103)} (58.68) &= \overline{F_1(I-127 MS \times I-130)} \\ &+ \frac{\overline{F_1(I-127 MS \times H-103)}}{2} = 47.34 + \frac{23.06}{2} = 58.87 \\ \overline{F_1(I-130 \times H-406)} (67.70) &= \overline{F_1(I-127 MS \times I-130)} \\ &+ \frac{\overline{F_1(I-127 MS \times H-406)}}{2} = 47.34 + \frac{37.87}{2} = 66.28 \end{aligned}$$

Table 3. Pollen fertility of F_1 plants of the crosses between I-127 MS and the tester strains and between I-130 and tester strains

Cross	Pollen fertility (%)		
	1977	1978	1979
I-127 MS \times H-103	0.53 \pm 1.77	36.60 \pm 9.49	23.06 \pm 7.77
I-127 MS \times H-406	9.06 \pm 9.02	43.43 \pm 11.00	37.87 \pm 7.58
I-127 MS \times I-130		56.10 \pm 5.49	47.34 \pm 4.70
I-130 \times H-103			58.68 \pm 7.39
I-130 \times H-406			67.70 \pm 2.07

2) 遺伝子仮定と F_2 分離

1978 年に I-127 MS \times H-103 および I-127 MS \times H-406 の F_2 における花粉稔性の変異を調べた (Table 4),

I-127 MS \times I-130 F_2 は両親の有する遺伝子型から Rf_1 に基づく分離が考えられ、稔:部分稔=1:1の比が期待されたが、稔性型 (81~100%):部分稔 (30~80%)=141:

Table 4. Pollen fertility in F_2 populations of the crosses, I-127 MS×H-103, I-127 MS×H-406 and I-127 MS×I-130

Cross	Pollen fertility (%)										Total	Mean±S.D.
	-10	-20	-30	-40	-50	-60	-70	-80	-90	-100		
I-127 MS×H-103	8	6	14	36	72	32	7	6	16	120	317	65.27±28.69
I-127 MS×H-406			5	7	26	46	34	27	21	178	344	80.15±21.52
I-127 MS×I-130				4	56	52	9	1	1	140	263	76.73±24.81

122 ($\chi^2=1.37$, d. f.=1, $0.10 < P < 0.25$) なる分離となり、部分稔性型にかなりの変異幅があったものの、ほぼ理論値と一致した。しかし、他の2交雑における花粉稔性の変異は高稔性に偏る連続変異を示し、3交雑間での分離型の不均一性が認められた (Homogeneity $\chi^2=185.68$, d. f.=18, $P < 0.0005$)。3種の交雑を通して完全不稔個体は見出されなかったため、H-103とH-406の有する稔性回復遺伝子は Rf_1 と同様に配偶体的に作用すると推定された。前報⁵⁾で述べた如く、沖縄に比べて北海道における環境変異の影響が大きいことを考慮に入れ、かつ F_1 の花粉稔性が50%以下であったことから複数の花粉稔性回復遺伝子が作用していると推定し、少なくとも F_1 および F_2 における花粉稔性変異を説明できる遺伝子仮定を設定した。即ち、稔性回復遺伝子の作用が配偶体的であるならば、 F_1 の花粉稔性はまず雄性配偶子の遺伝子型により規定されねばならない。ここで I-127 MS×H-103 と I-127 MS×H-406 の各 F_1 の花粉稔性36.60%と43.43%の説明にあたり、以下の3つの場合が考えられる。

- (1) 配偶体的作用を有する複数組の重複遺伝子による場合 (遺伝子 A, B があり ab の遺伝子型を有する配偶子が退化する)。
 F_1 花粉稔性は3組で $(3/4)^3=0.4219$ または4組で $(3/4)^4=0.3164$ となる。
- (2) 配偶的体作用を有する2遺伝子の補足作用による場合 (遺伝子 A, B の如き2種の優性遺伝子の補足作用により正常花粉となる)。
 - (a) A, B, C が関与し、 AB, AC の遺伝子型を有する雄性配偶子が正常花粉となる場合、 F_1 の花粉稔性は $3/8=0.375$ となる。
 - (b) A, B, C, D が関与し、 AB, AC, AD の遺伝子型を有する雄性配偶子が正常花粉となる場合、 F_1 の花粉稔性は $7/16=0.4375$ となる。
 - (c) A, B, C, D が関与し、 AB, CD なる遺伝子型

の雄性配偶子のみが正常花粉となる場合、 F_1 の花粉稔性は $7/16=0.4375$ となる。

(1) の仮定は岡⁶⁾が雑種不稔性に関して提示した重複配偶子発育遺伝子の例であるが、配偶体作用を有する重複遺伝子 ($s_1 s_2$) が k 組ある場合 F_1 の花粉稔性は $(3/4)^k$ で表わされる。これを不稔細胞質と稔性回復遺伝子との相互作用に適用すると I-127 MS×H-103 の場合にはほぼ4組 (8遺伝子) が、I-127 MS×H-406 の場合にはほぼ3組 (6遺伝子) の重複遺伝子が関与していると考えられる。しかし、この仮定によっては中間程度の花粉稔性を示す個体の頻度が高く、実際の F_2 における頻度分布の説明が不可能であった。

(2-b) の仮定において I-127 MS×H-406 F_1 の場合、 F_1 の花粉稔性には適合するが、この仮説も理論的には中間程度の花粉稔性を示す個体の頻度が高く、 F_2 の頻度分布を説明するには十分でなかった。従って、I-127 MS×H-103 の場合には (2-a) の仮説により、I-127 MS×H-406 の場合には (2-c) の仮説により F_2 以後を含めて仮説の妥当性を検討した。即ち、ここで H-103 との交雑では $Rf_a Rf_b Rf_c$ なる遺伝子を仮定し*、 $Rf_a Rf_b$ 或いは $Rf_a Rf_c$ の遺伝子型を有する配偶子が稔性花粉に発育する事、また H-406 の場合には $Rf_a' Rf_b' Rf_c'$ 、 Rf_a' の4遺伝子を仮定し、 $Rf_a' Rf_b'$ あるいは $Rf_c' Rf_a'$ の補足作用の下で稔性花粉が得られるものとした (Table 5)。次に配偶子発育遺伝子⁷⁾の場合に仮定せられる如く、遺伝子型の相違により受精能力に差を生ずることを仮定した。 F_2 の頻度分布から受精能力 (s) につき I-127 MS×H-103 では $s=0.774$ 、I-127 MS×H-406 では $s=24.529$ を算出した。いずれも優性遺伝子がすべて揃う場合に高い受精能力を有するものとして、 F_2 分離が高稔性に偏ることを説明できた。このような仮定の下に I-127 MS×H-103 F_2 と I-127 MS×H-406 F_2 における各種の遺伝子型を有する理論的花粉稔性ならびにそれらの理論的頻度を算出した (Table 6)。もし、環境変異

* 註 Rf に付した a, b, c 並びに a', b', c', d' はそれぞれ異なる組を意味する仮りの記号である。

Table 5. Genic hypothesis of pollen fertility restoration; genotype of fertile pollen, theoretical pollen fertility and relative fertilizing capacity in F₁ s

Cross	Genotype of fertile pollen	Theoretical pollen fertility in F ₁	Relative fertilizing capacity (s)
I-127 MS×H-103	<i>Rf_a Rf_b Rf_c</i>		1
	<i>Rf_a Rf_b rf_c</i>	(1+p)×100/4=36.60	0.774
	<i>Rf_a rf_b Rf_c</i>	p=0.464*	0.774
I-127 MS×H-406	<i>Rf_a' Rf_b' Rf_c' Rf_d'</i>		24.529
	<i>Rf_a' Rf_b' Rf_c' rf_d'</i>		1
	<i>Rf_a' Rf_d' rf_c' Rf_d'</i>		1
	<i>Rf_a' Rf_b' rf_c' rf_d'</i>	7×100/16=43.75	1
	<i>Rf_a' rf_b' Rf_c' Rf_d'</i>		1
	<i>rf_a' Rf_b' Rf_c' Rf_d'</i>		1
	<i>rf_a' rf_b' Rf_c' Rf_d'</i>		1

* Recombination value between *Rf_b* and *Rf_c*.

Table 6. Theoretical frequencies of different genotypes on pollen fertility restoration in F₂s of the crosses, I-127 MS×H-103 and I-127 MS×H-406

I-127 MS×H-103				I27 MS×H-406			
Theoretical pollen fertility (%)	Genotype <i>Rf_a Rf_b Rf_c</i>	Frequency p=0.464 s=0.774		Theoretical pollen fertility (%)	Genotype <i>Rf_a' Rf_b' Rf_c' Rf_d'</i>	Frequency s=24.529	
(1) 100	++(+* * *)	1-p ² +2sp	0.2994	(1) 100	(++ ++ ** **)	24+7s	0.4007
(2) 76.8	++ +- +-	2sp ²	0.0669	(2) 75	(+- ++)(+- ++)	8+4s	0.2172
(3) 73.2	++ +- +-	(1-p) ²	0.0573	(3) 62.5	(+- ++)(+- +-)	16+4s	0.2336
(4) 50	++(+-- --)	1-p ² +4sp	0.3758	(4) 50	(+- ++)(-- **)	28	0.0573
(5) 38.4	+-(+* * *)	-2sp ²	0.0669	(5) 43.75	(-- **)(+- ++)	6+s	0.0625
(6) 36.6	+- +- +-	(1-p) ²	0.0573	(6) 25	(-- **)(-- **)	14	0.0287
(7) 25	+-(+-- --)	2sp(1-p)	0.0764		(-- **)(-- **)		

* Dominant or recessive gene.
+ Dominant gene.
- Recessive gene.

により花粉稔性が正規分布を示すと仮定すれば, SOKAL and ROHLF¹⁴⁾の方法に従い F₂における花粉稔性の理論的頻度分布 (Table 7) を求めることができる。花粉稔性を高・中・低の3段階に分類して理論値と実測値の適合度を検定したところ, I-127 MS×H-103 F₂では適

合度が低く実測値が理論値より高稔性に偏ったものの, I-127 MS×H-406 においてはほぼ適合する結果が得られた。環境変異の影響のために必ずしも満足した結果とはならなかったものの, ほぼ仮説の妥当性は保持されたといつてよい。

Table 7. Theoretical distributions of pollen fertility in F₂ and the comparison with the observed numbers

I-127 MS×H-103

Theoretical pollen fertility (%)	Pollen fertility (%)										Total
	-10	-20	-30	-40	-50	-60	-70	-80	-90	-100	
(1) 100								0.41	5.01	89.49	94.91
(2) 76.8					0.01	0.22	2.05	6.73	8.07	4.13	21.21
(3) 73.2					0.03	0.47	3.04	6.91	5.76	1.95	18.16
(4) 50			0.51	6.29	28.71	48.10	28.71	6.29	0.51		119.12
(5) 38.4		0.14	1.54	5.94	8.45	4.28	0.80	0.06			21.21
(6) 36.6	0.01	0.20	1.81	5.84	6.92	2.92	0.45	0.03			18.18
(7) 25	0.42	3.14	8.55	8.55	3.14	0.40	0.02				24.22
Total	0.43	3.48	12.41	26.62	47.26	56.39	35.07	20.43	19.35	95.57	317.01
Calculated numbers	16.32		130.27				170.42				
Observed numbers	8	6	14	36	72	32	7	6	16	120	317
	28			140			149				

$\chi^2=11.77$, d. f.=2, $0.001 < P < 0.01$.

I-127 MS×H-406

Theoretical pollen fertility (%)	Pollen fertility (%)										Total
	-10	-20	-30	-40	-50	-60	-70	-80	-90	-100	
(1) 100							0.10	1.50	10.38	125.86	137.84
(2) 75				0.01	0.23	2.33	10.98	23.80	23.80	13.55	74.70
(3) 62.5			0.02	0.47	3.99	15.46	27.54	22.65	8.59	1.62	80.34
(4) 50		0.01	0.21	1.48	4.72	6.84	4.72	1.48	0.21	0.01	19.68
(5) 43.75		0.10	0.86	3.60	7.14	6.50	2.73	0.53	0.05		21.51
(6) 25	0.34	1.45	3.15	3.15	1.45	0.31	0.03				9.88
Total	0.34	1.56	4.24	8.71	17.53	31.44	46.10	49.96	43.03	141.04	343.95
Calculated numbers	14.85			95.07			234.03				
Observed numbers		5	7		26	46	34	27	21	178	344
	12			106			226				

$\chi^2=2.13$, d. f.=2, $0.25 < P < 0.50$.

3) F₃ 以後における後代検定

1975年にF₂における高稔性個体を選抜し、1978年にF₃系統を養成し花粉稔性の変異を調べた (Table 8, 9)。稔性回復遺伝子が配偶体的作用を有すれば、F₂での高稔性個体は稔性回復遺伝子に関してホモ化した個体が多いと考えられる。従って、もし花粉稔性回復遺伝子の対数が少ないとすれば、F₃では殆ど高稔性個体のみ出現してもよいと考えられる。また、岡⁸⁾によれば、不稔

性に関する遺伝子が配偶体的作用を有する場合、集団の不稔性は世代の経過と共に急速に消失し、例えばF₃代では少くともその親であるF₂個体より平均稔性が高くなると考えてよい。しかしながら、I-127 MS×H-103およびI-127 MS×H-406のF₂とF₃の親子相関はそれぞれ $r=-0.0348$, $r=-0.0423$ で有意な相関が認められなかった。これは、花粉稔性が環境条件により大きく影響されたためと推定される。従って、F₂個体が如何

Table 8. Variation of pollen fertility in F₃ lines of the cross, I-127 MS×H-103

Line	Pollen fertility (%) in F ₂	Pollen fertility (%)									Total	Mean	C. V.*	
		-10	-20	-30	-40	-50	-60	-70	-80	-90				-100
7	90			1		2	2	1	3	1	9	19	78.95	29.97
9	90										19	19	98.03	3.58
13	90				1	2	4	2			11	20	77.90	31.78
1	80									1	19	20	98.34	2.94
2	80										20	20	99.58	0.85
3	80					1	7	2			9	19	76.31	30.69
4	80					5	5				9	19	73.92	34.26
5	80										19	19	98.66	2.28
6	80									1	17	18	97.52	7.14
10	80	1				1			1	1	15	19	89.81	25.03
11	80										20	20	99.89	0.38
14	80									1	19	20	98.69	3.38
15	80					4	4	2	1		8	19	74.66	30.74
16	80					3	4	4	2		7	20	73.32	28.46
18	80									1	16	17	98.94	2.89
19	80										19	19	99.73	0.81
20	80										19	19	98.46	2.34
8	70										19	19	98.18	2.37
17	70				3	7	4				3	17	55.17	38.22
12	60										19	19	99.08	2.29

* Coefficient of variation.

Table 9. Variation of pollen fertility in F₃ lines of the cross, I-127 MS×H-406

Line	Pollen fertility (%) in F ₂	Pollen fertility (%)									Total	Mean	C. V.*		
		-10	-20	-30	-40	-50	-60	-70	-80	-90				-100	
2	90								1	3	14	18	94.62	6.25	
4	90					1			1	6	12	20	89.23	14.35	
7	90	1	2	1	2	2	3	2	2		2	17	51.22	54.19	
9	90		1						2	3	3	4	13	77.69	29.68
12	90								1	5	9	15	91.88	6.73	
13	90					1	1	1	2	6	5	16	81.08	20.08	
14	90	5	2	3		1		1	3	3	2	20	45.65	74.28	
16	90									1	16	17	93.41	3.31	
17	90	2	1	3	2	3	2		1	1	2	17	46.07	62.87	
19	90				1	4	1	1	3	2	8	20	74.13	29.05	
8	80			1		6	2	3	1	3	4	20	65.43	34.14	
11	80					1	2	1			7	11	80.84	27.61	
15	80				1	1	1	3	4	3	7	20	76.50	24.10	
18	80				1	1	2	1	3	3	5	16	75.84	25.44	
20	80				4	2	1				12	19	75.37	36.07	
1	70								1	4	15	20	93.09	7.46	
3	70						1	4	2	3	10	20	83.17	16.51	
5	70		1					2	2	2	1	10	66.73	35.92	
6	70			1	1	4	2	2	3	2	5	20	68.29	34.56	
10	70				1	3	3	1	2	2	3	15	67.61	30.20	

* Coefficient of variation.

Table 10. Theoretical frequency distributions of pollen fertility in F₃ generation of the cross, I-127 MS×H-103

	Genotype <i>Rfa Rfb Rfc</i>	Frequency	Pollen fertility (%)									
			-10	-20	-30	-40	-50	-60	-70	-80	-90	-100
(1)	$\begin{pmatrix} ++ & ** \\ ** & ++ \end{pmatrix}$	0.4185 -0.3783**								0.0043 -2.3665	0.0528 -1.2774	0.9429 -0.0255
(2)	$\begin{pmatrix} ++ & +- & +- \\ +- & ++ & +- \\ +- & +- & ++ \end{pmatrix}$	0.0935 -1.0292			0.0006 -3.2219	0.0078 -2.1079	0.0356 -1.4486	0.0635 -1.1972	0.0677 -1.1694	0.1002 -0.9991	0.1264 -0.8983	0.5982 -0.2232
(3)	$\begin{pmatrix} ++ & +- & +- \\ +- & ++ & +- \\ +- & +- & ++ \end{pmatrix}$	0.0799 -1.0975			0.0007 -3.1549	0.0082 -2.0862	0.0378 -1.4225	0.0669 -1.1746	0.0675 -1.1707	0.0919 -1.0367	0.1160 -0.9355	0.6109 -0.2140
(4)	$\begin{pmatrix} +- & -- \\ -- & +- \\ +- & ** \\ ** & ++ \end{pmatrix}$	0.3686 -0.4334			0.0022 -2.6576	0.0264 -1.5784	0.1205 -0.9190	0.2019 -0.6949	0.1205 -0.9190	0.0286 -1.5436	0.0286 -1.5436	0.4715 -0.3265
(5)	$\begin{pmatrix} +- & +- & +- \\ +- & ++ & +- \\ +- & +- & ++ \end{pmatrix}$	0.0227 -1.6440	0.0113 -2.8861	0.0107 -1.9706	0.0383 -0.4168	0.0835 -1.0783	0.1495 -0.8254	0.1776 -0.7506	0.1093 -0.9614	0.0644 -1.1911	0.0632 -1.1993	0.3021 -0.5198
(6)	$\begin{pmatrix} +- & +- & +- \\ +- & ++ & +- \\ +- & +- & ++ \end{pmatrix}$	0.0150 -1.8239	0.0013 -2.8861	0.0109 -1.9626	0.0392 -1.4067	0.0839 -1.0762	0.1491 -0.8265	0.1779 -0.7498	0.1107 -0.9559	0.0644 -1.1911	0.0610 -1.2147	0.3015 -0.5207
(7)	$\begin{pmatrix} +- & -- \\ -- & +- \\ +- & ** \\ ** & ++ \end{pmatrix}$	0.0019 -2.7212	0.0044 -2.3566	0.0324 -1.4895	0.0905 -1.0434	0.1147 -0.9404	0.1529 -0.8156	0.2061 -0.6859	0.1207 -0.9183	0.0275 -1.5607	0.0154 -1.8125	0.2357 -0.6276

* Dominant or recessive gene. ** Common logarithm. + Dominant gene. - Recessive gene.

Table 11. Theoretical frequency distributions of pollen fertility in F₃ generation of the cross, I-127 MS×H-406

	Genotype <i>Rfa' Rfb' Rfc' Rfa'</i>	Frequency	Pollen fertility (%)									
			-10	-20	-30	-40	-50	-60	-70	-80	-90	-100
(1)	$\begin{pmatrix} ++ & ++ & ** & ** \\ ** & ** & ++ & ++ \end{pmatrix}$	0.4424 -0.3542**							0.0007 -3.1549	0.0109 -1.9626	0.0753 -1.1232	0.9131 -0.0395
(2)	$\begin{pmatrix} +- & +- \\ +- & +- \end{pmatrix} \begin{pmatrix} +- & ++ \\ ++ & +- \end{pmatrix}$	0.2390 -0.6216			0.0002 -3.6990	0.0012 -2.9208	0.0047 -2.3279	0.0134 -1.8729	0.0412 -1.3851	0.0889 -1.0511	0.1352 -0.8690	0.7155 -0.4154
(3)	$\begin{pmatrix} +- & ++ \\ ++ & +- \end{pmatrix} \begin{pmatrix} +- & +- \\ +- & ++ \end{pmatrix}$	0.2435 -0.6135	0.0001 -4.0000	0.0005 -3.3010	0.0016 -2.7959	0.0044 -2.3566	0.0155 -1.8097	0.0432 -1.3645	0.0864 -1.0635	0.1207 -0.9183	0.1354 -0.8684	0.5920 -0.2277
(4)	$\begin{pmatrix} +- & ++ \\ ++ & +- \end{pmatrix} \begin{pmatrix} -- & ** \\ ** & -- \end{pmatrix}$	0.0426 -1.3706			0.0004 -3.3979	0.0055 -2.2596	0.0377 -1.4237	0.1198 -0.9215	0.1736 -0.7605	0.1202 -0.9201	0.0432 -1.3645	0.4570 -0.3401
(5)	$\begin{pmatrix} +- & +- & +- & +- \\ +- & ++ & +- & +- \\ +- & +- & ++ & +- \end{pmatrix}$	0.0315 -1.5017	0.0010 -3.0000	0.0045 -2.3468	0.0123 -1.9101	0.0253 -1.5969	0.0509 -1.2933	0.0915 -1.0386	0.1340 -0.8729	0.1453 -0.8377	0.1251 -0.9027	0.4100 -0.3872
(6)	$\begin{pmatrix} +- & +- \\ +- & +- \end{pmatrix} \begin{pmatrix} -- & * \\ * & -- \end{pmatrix}$	0.0011 -2.9586	0.0086 -2.0655	0.0372 -1.4295	0.0852 -1.0696	0.1174 -0.9303	0.1566 -0.8052	0.1814 -0.7414	0.1208 -0.9179	0.0404 -1.3936	0.0243 -1.6144	0.2287 -0.6407

* Dominant or recessive gene. ** Common logarithm. + Dominant gene. - Recessive gene.

前川・木下・高橋：'poro'型不稔細胞質の新しい花粉雄性回復遺伝子

なる遺伝子型を有するかを F₃ 系統の花粉稔性頻度分布から推定することは必ずしも妥当ではない。そこで、まず F₂ 代で設定した遺伝子仮定に基づき、Table 6 における各種の遺伝子型を有する個体が F₃ 代で花粉稔性について如何なる分離を示すかを求めた (Table 10, 11)。更に岡⁷⁾ が配偶子発育遺伝子において算出したと同様に、F₃ 系統の花粉稔性頻度分布から F₂ 個体の有する遺伝子型の確率を算出した (Table 12, 13)。例えば、Table 8 の系統番号 7 は遺伝子型 (4) (*Rfa Rfa Rfb rfb rfc rfc*, *Rfa Rfa rfb rfb Rfc rfc*, *Rfa rfa Rfb Rfb*..., *Rfa rfa*...*Rfc Rfc*) か (5), (6) (*Rfa rfa Rfb rfb Rfc rfc*) を有する確率が最も高かった。なお、I-127 MS×H-103 および I-127 MS×H-406 の F₂ 選抜個体における各種の遺伝子型の期待値は両交雑とも Table 7 において花粉稔性

50% 以上を示した遺伝子型の頻度より求めた。I-127 MS×H-103 F₃ の場合には Table 12 の如く (1) の遺伝子型、即ち高稔性を示す遺伝子型を有する確率は期待値より稍高かったものの、ほぼ適合するとみてよい確率となった。一方、I-127 MS×H-406 F₃ では、Table 13 の如く (1), (2), (3) の遺伝子型を有する確率が低く、逆に F₂ で低稔性を示した遺伝子型を有する確率が高く期待値に適合しなかった。これらの原因としては、系統数の過少や他の遺伝的要因によることも考えられ、今後なお検討を続ける必要がある。

次に、F₃ から F₄ 代へ、F₄ から F₅ 代への選抜を試みたところ (Table 14)、I-127 MS×H-103 では F₄ 代で、I-127 MS×H-406 では F₅ 代における 1 系統を除きすべて高稔性に固定した。選抜系統数は少なかったものの

Table 12. Probability of the genotypes in the F₃ lines of the cross, I-127 MS×H-103

Line	Genotype*							
	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	
7		0.17	0.18	0.38	0.16	0.11		
9	1.00							
13				1.00				
1	1.00							
2	1.00							
3				1.00				
4				1.00				
5	1.00							
6	1.00							
10					0.62	0.38		
11	1.00							
14	1.00							
15				0.99				
16				0.98	0.01	0.01		
18	1.00							
19	1.00							
20	1.00							
8	1.00							
17				0.28	0.38	0.25	0.08	
12	1.00							
Total (probability)	12.00	0.17	0.18	5.63	1.17	0.75	0.08	(19.98)
Theoretical ratio	8.37	1.87	1.60	7.37	0.45	0.30	0.04	(20.00)

$\chi^2 = 6.62$, d. f. = 6, $0.25 < P < 0.50$.

* Estimated in F₂ plants based on the genic hypothesis.

Table 13. Probability of the genotypes in the F₃ lines of the cross, I-127 MS×H-406

Line	Genotype*						
	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	
2	0.92		0.08				
4			1.00				
7						1.00	
9			0.53		0.47		
12	0.30		0.70				
13			0.83		0.17		
14						1.00	
16	1.00						
17						1.00	
19			0.02	0.43	0.55		
8				0.82	0.16	0.02	
11			0.16	0.80	0.04		
15			0.29		0.71		
18			0.21	0.02	0.77		
20				1.00			
1	1.00						
3			0.96		0.04		
5			0.08		0.91		
6				0.30	0.69	0.01	
10				0.70	0.30	0.01	
Total (probability)	3.22	0	4.86	4.07	4.81	3.04	(20.00)
Theoretical ratio	8.85	4.78	4.87	0.85	0.63	0.02	(20.00)

$\chi^2=504.31$, d. f.=5, $P<0.005$.

* Estimated in F₂ plants based on the genic hypothesis.

両交雑間で固定の世代数に差を認めたのは、関与遺伝子数の相違や他の遺伝的要因に起因することが考えられる。

以上の結果から、H-103とH-406は配偶体的作用が

Table 14. Selection experiments up to F₄ or F₅ generations for high pollen fertility

Cross	Generation	Number of lines	
		Fixed in high fertility	Segregated
I-127 MS× H-103	F ₄	5	0
	F ₅	7	1
I-127 MS× H-406	F ₄	5	4
	F ₅	7	1

互いに補足関係にある3乃至4個の花粉稔性回復遺伝子を保有していると推定した。

4) 花粉稔性回復遺伝子と標識遺伝子との相関関係

花粉稔性と標識形質との遺伝的相関関係を2種のF₂集団を用いて検討した(Table 15)。供試された標識遺伝子は、A(花青素アクチベーター: III群), *nl*(穂首苞葉: IX群), *gl*(無毛茸: XII群), *Pl^w*(葉着色: II群), *I-Bf*(穎縦筋褐色抑制: V群)の5種で、F₂ではすべて3:1の単因子分離を生じた。I-127 MS×H-406においてはAA+Aaの集団とaaの集団の間で分散の大きさに有意差が認められたものの、各種の遺伝子について優性型と劣性型の間で花粉稔性の平均値に有意差を生ぜず、明らかな遺伝的相関関係は見出されなかった。

Table 15. Genetic relationships between pollen fertility restoring genes and marker genes in F_2 of the crosses, I-127 MS×H-103 and I-127 MS×H-406

Cross	Marker gene	Pollen fertility (%)										Total	Mean±S. D.	t-value
		-10	-20	-30	-40	-50	-60	-70	-80	-90	-100			
I-127 MS× H-103	<i>A</i>	6	4	9	20	57	17	5	2	14	85	219	66.07±28.77	0.74
	<i>A</i> ⁺	2	2	5	16	15	15	2	4	2	35	98	63.48±28.59	
	<i>+</i>	7	5	13	28	56	24	4	4	15	87	243	64.15±28.90	1.26
	<i>nl</i>	1	1	1	8	16	8	3	2	1	33	74	68.95±27.89	
I-127 MS× H-406	<i>+</i>	6	5	9	23	57	24	6	5	10	91	236	65.72±28.53	0.48
	<i>gl</i>	2	1	5	13	15	8	1	1	6	29	81	63.94±29.32	
	<i>A</i>			2	3	18	36	28	18	18	137	260	81.27±20.59	*
	<i>A</i> ⁺			3	4	8	10	5	9	4	41	84	76.68±23.99	
I-127 MS× H-406	<i>P^{lw}</i>			1	2	12	30	18	12	12	104	191	81.67±20.44	0.53
	<i>+</i>			1	1	6	6	10	6	6	33	69	80.14±21.09	
	<i>I-Bf</i>			5	6	20	37	28	19	16	135	266	79.36±21.95	1.25
	<i>I-Bf</i> ⁺			1	6	9	6	7	6	43	78	82.83±19.89		

* Significant at 5% level in F-test.

I-127 MS×H-103

A: *A*⁺=3:1, $\chi^2=5.91$, $0.01 < P < 0.025$.

+: *nl*=3:1, $\chi^2=0.46$, $0.25 < P < 0.50$.

+: *gl*=3:1, $\chi^2=0.05$, $0.75 < P < 0.90$.

I-127 MS×H-406

A: *A*⁺=3:1, $\chi^2=0.06$, $0.75 < P < 0.90$.

P^{lw}: *+*=3:1, $\chi^2=0.33$, $0.50 < P < 0.75$.

I-Bf: *+*=3:1, $\chi^2=0.99$, $0.25 < P < 0.50$.

論 議

インド型品種「Chinsurah Boro II」由来の不稔細胞質 (*cms-boro*) には稔性回復遺伝子として *Rf₁* および *Rf₂* が見出されている¹³⁾。一方、弱稔性回復遺伝子 (weak restorer) が、日本稲には19系統(12.7%)、外国稲には28系統 (18.3%) 存在した^{10,11)}。本実験に供試した H-103, H-406 はいずれも外国稲より標識形質を導入した検定系統で、弱稔性回復遺伝子を含むことが知られている⁵⁾。本研究においては、I-127 MS×H-103 F_1 で配偶体的作用の *Rf_a Rf_b Rf_c* が関与し、*Rf_a Rf_b*, *Rf_a Rf_c* の遺伝子型を有する配偶子がそれぞれ稔性花粉となる事、一方、I-127 MS×H-406 では *Rf_a' Rf_b' Rf_c' Rf_d'* が関与し、*Rf_a' Rf_b' Rf_c' Rf_d'* なる遺伝子型を有する配偶子が稔性花粉となると仮定した。I-127 MS×H-103 の場合は $F_1 \sim F_3$ まで上記の遺伝仮説をほぼ満足し、I-127 MS×H-406 ではなお多数の F_3 系統を用いて後代検定をくり返す必要があるものの、かかる補足的に作用する複数の

Rf の存在は認証された。かかる *Rf* の補足遺伝子がもともと外国稲品種に含まれていたものか、配偶子発育遺伝子の如く日本稲と外国稲に分れて存在していたものかは今のところ不明であるが、H-103 および H-406 がかかる補足遺伝子の一部あるいはすべてを保有していたことになる。このような補足作用を有する花粉稔性回復遺伝子は岡⁸⁾ による配偶子発育遺伝子と何らかの関連を有する可能性が考えられる。元来、雑種不稔性の遺伝機構の中には細胞質と稔性回復遺伝子の相互作用が含まれており JENNINGS³⁾ の行った日印間 181 交雑のうち、相反交雑における稔性の差が顕著な例や、日印交雑や野生稲との交雑の F_1 で細胞質が関与する不稔性の報告例^{1,2,4,6,15)} がある。将来、すべてを一貫して説明可能な理論体系の樹立が必要となろうが、本報告における補足作用を有する稔性回復遺伝子の存在は、雑種不稔性における岡⁷⁾ の配偶子発育遺伝子の性状とも一致する所が多いので、細胞質雄性不稔性と雑種不稔性の遺伝体系をあわせて考えていく端緒ともなるであろう。

摘 要

1) 「Chinsurah Boro II」由来の不稔細胞質に対して花粉稔性回復を示す H-103 および H-406 を用いて稔性回復遺伝子に関する遺伝子分析を行った。

2) H-103 は $Rfa Rfb Rfc$, H-406 は $Rfa' Rfb' Rfc'$ Rfa' なる複数の花粉稔性回復遺伝子を有し、その作用性はすべて配偶体的であった。更に、 $I-130 \times H-103 F_1$ および $I-130 \times H-406 F_1$ の花粉稔性を調べたところ、H-103 および H-406 の有する稔性回復遺伝子は Rf_1 とは対立関係のない単または複数の新遺伝子であって、それらの作用性が相加的であるとして計算した理論的花粉稔性と観察値はよく一致した。

3) $I-127MS \times H-103$ の F_1 では $Rfa Rfb$, $Rfa Rfc$ なる遺伝子型の雄性配偶子が稔性花粉に発育し、また $I-127MS \times H-406 F_1$ では $Rfa' Rfb'$, $Rfc' Rfa'$ なる遺伝子型を有する配偶子が成熟花粉になる。また、それらの受精力にも差があると仮定して算出した F_2 の理論値と観察値とは $I-127MS \times H-103 F_2$ で適合度が良くなかったが、 $I-127MS \times H-406 F_2$ では良く適合した。

4) F_2 の高稔性個体を選抜して F_3 系統における花粉稔性の変異を調べた。各遺伝子型を有する F_2 個体の F_3 代での花粉稔性の理論分布を求め、 F_3 系統の観察値との比較から選抜個体の各遺伝子型を有する確率を算出した。そして、 F_2 で花粉稔性 50% 以上に含まれる各遺伝子型の期待値と比較したところ、 $I-127MS \times H-103$ では期待値に良く適合したものの、 $I-127MS \times H-406$ の場合には低稔性を示す遺伝子型の確率が高く期待値とは必ずしも適合しなかった。また、 $I-127MS \times H-103$ においては F_4 代で、 $I-127MS \times H-406$ では F_5 代に至り花粉稔性はほぼ正常型に固定した。

5) 花粉稔性回復遺伝子と 5 種の連鎖群標識遺伝子との間に明らかな相関関係は見出されなかった。

引用文献

- ATHWAL, D. S. and VIRMANI, S. S.: Cytoplasmic male sterility and hybrid breeding in rice, *IRRI annual Report*, 615-620. Los Banos, Philippines, 1970
- ERICKSON, J. R.: Cytoplasmic male sterility in rice (*Oryza sativa* L.), *Agron. Absts.*, p. 6. 1969
- JENNINGS, P. R.: Evaluation of partial sterility in *Indica \times Japonica* rice hybrids, *IRRI Tech. Bull.*, 5: 1-63. 1966
- 勝尾清・水島宇三郎: 稲の細胞質差異に関する研究. I. 栽培稲と野生稲との間の雑種及び戻交雑後代の稔性について, 育雑, 8: 1-5. 1958
- KINOSHITA, T., MORI, K. and TAKAHASHI, M.: Inheritance studies on cytoplasmic male sterility induced by nuclear substitution. —Genetical studies on rice plant, LXX— *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.* 60: 23-41. 1980
- 北村英一: 稲の遠縁品種間雑種における細胞質不稔性に関する研究. I. フィリピン稲と日本稲との交雑による育成系統, 育雑, 12: 81-84. 1962
- 岡 彦一: 稲の品種間雑種不稔性の遺伝子分析と配偶子の組合せによる競争受精. 栽培稲の系統発生的分化, 第 8 報, 育雑, 3: 23-30. 1953
- 岡 彦一: 稲品種間雑種不稔性を支配する配偶子発育因子のポリジーン的性質. 栽培稲の系統発生的分化, 第 12 報, 育雑, 6: 51-55. 1956
- SHINJO, C.: Cytoplasmic-genetic male sterility in cultivated rice, *Oryza sativa* L. II. The inheritance of male sterility, *Japan. J. Genet.*, 44: 149-156. 1969
- SHINJO, C.: Distributions of male sterility-inducing cytoplasm and fertility-restoring genes in rice. I. Commercial lowland-rice cultivated in Japan, *Japan. J. Genet.*, 47: 237-243. 1972
- SHINJO, C.: Distributions of male sterility-inducing cytoplasm and fertility-restoring genes in rice. II. Varieties introduced from sixteen countries, *Japan. J. Breed.*, 22: 329-333. 1972
- SHINJO, C.: Genetical studies of cytoplasmic male sterility and fertility restoration in rice, *Oryza sativa* L., *Sci. Bull. Coll. Agr. Univ. Ryukyus*, 22: 1-57. 1975
- 新城長有・渡辺好郎: Lead rice 雌性不稔細胞質に稔性回復効果を示す 2 遺伝子の同定とその遺伝. 育雑, 27, 別冊, 2: 70-71. 1977
- SOKAL, R. R. and ROHLF, F. J.: *Biometry*, p. 776. Freeman and Company, San Francisco, 1969
- 渡辺好郎・坂口進・工藤政明: ビルマ稲 Lead rice の細胞質を有する雌性不稔稲について, 育雑, 18, 別冊, 2: 77-78. 1968
- YABUNO, T.: Genetic studies on the interspecific cytoplasm substitution lines of *Japonica* varieties of *Oryza sativa* L. and *O. glaberrima* Steud, *Euphytica*, 26: 451-463. 1977

Summary

It is known that the alloplasmic male sterility possessing the cytoplasm introduced from the *Indica* variety 'Chinsurah Boro II' can be utilized for the breeding work of hybrid rice when it is connected with effective pollen fertility restoring genes such as Rf_1 and Rf_2 . In the previous report, the authors found two strains which possess the new gene or genes for pollen fertility restoration of the *boro*-cytoplasm among the tester strains. Accordingly, the authors studied the mode of inheritance on the pollen restoration using the two strains as well as the tester I-130 possessing the gene, Rf_1 . The results obtained are summarized as follows:

(1) The genic identification was carried out using the crossings between I-127 MS (Taichung 65 go) and the three pollen fertility restorers, H-103, H-406 and I-130 (Rf_1). Independent and additive relations were found in the effects of the genes for pollen restoration derived from the said three strains.

(2) To interpret the mode of inheritance on the pollen fertility restoration in F_1 and F_2 generations, the following genic hypothesis was prepared. The gametophytic effect of the different set of pollen fertility restoring genes, such as Rf_a , Rf_b , Rf_c from H-103 and $Rf_{a'}$, $Rf_{b'}$, $Rf_{c'}$, $Rf_{d'}$ from H-406 were postulated for the pollen restoration. The complementary effect of specific genes such as Rf_a and Rf_b , Rf_a and Rf_c was responsible for the development of sound pollens among the genotypes of male gametes in the F_1 plants of the crossing between I-127 MS and H-103. Two sets of combination, $Rf_{a'}$ and $Rf_{b'}$, $Rf_{c'}$ and $Rf_{d'}$ were also effective for the functional pollens in the F_1 of the cross, I-127 MS \times H-406. In addition, the difference of the competitive ability of pollens in

the fertilization were assumed for the genotypes of pollen grains. Based on the genic postulations, theoretical distributions of pollen fertilities in F_2 populations were calculated as shown in Table 7. Although continuous variations were observed both in the crosses, I-127 MS \times H-103 and I-127 MS \times H-406, the variations were grouped in the three grades of pollen fertility (high, middle and low). In F_2 of the cross, I-127 MS \times H-406, the theoretical frequencies fitted satisfactory with the observed one. In contrast to this, the observed frequencies in F_2 of the cross, I-127 MS \times H-103, showed an inclination to higher fertilities. It is probable that the environmental factors also affect the pollen fertility to a considerable extent.

(3) In the most of F_3 pedigrees selected from the high fertility group in F_2 populations, continuous variations of the pollen fertilities were repeated as well as in those of F_2 populations. The given supposition of the plural genes on pollen fertility restoration supported the segregation of the pollen fertilities in the F_3 lines. On the basis of the presence of three or four kinds of pollen fertility restoring genes, the probability of the various genotypes of pollens within F_3 groups were calculated as shown in Table 12 and 13. In comparison with the expected values calculated from the frequencies of pollen fertility in F_3 lines, a close fitness was obtained in the I-127 MS \times H-103 F_3 lines. Through the results up to F_3 generations, it is plausible that the plural genes for pollen fertility restoration may insert the interaction with the *boro*-cytoplasm from *Indica* varieties in the crossings with so-called weak restorers (SHINJO 1972).

(4) No positive correlation was found between the pollen fertility restoring genes and the five linkage markers.