



Title	放射線誘起のてん菜雄性不稔細胞質にみられた遺伝的変異性
Author(s)	三上, 哲夫; MIKAMI, Tetsuo; 木下, 俊郎 他
Citation	北海道大学農学部邦文紀要, 10(1), 1-12
Issue Date	1976-08-10
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/11881
Type	departmental bulletin paper
File Information	10(1)_p1-12.pdf



放射線誘起のてん菜雄性不稔細胞質に みられた遺伝的変異性¹⁾

三上哲夫・木下俊郎・高橋萬右衛門

(北大農学部作物育種学教室)

(昭和50年5月24日受理)

Genetic variation among the male sterile cytoplasm induced by gamma irradiation in sugar beets

Tetsuo MIKAMI, Toshiro KINOSHITA
and Man-emon TAKAHASHI

Plant Breeding Institute, Faculty of Agriculture,
Hokkaido University, Sapporo

(Received May 24, 1975)

緒 言

高等植物の多くの種に於て、その自然集団中に細胞質雄性不稔が見出され、EDWARDSON (1970) に拠れば25属80種に及ぶと言う。不稔性を惹起する細胞質は一般には一種一型と看做されているが、中にはトウモロコシの如く同一種内に遺伝的に異なる数種の不稔細胞質が含まれている事例もある (BECKETT 1971)。また、コムギでは近縁種の細胞質をパンコムギ或はマカロニコムギ等に導入する事によって雄性不稔を誘起し、種属間での細胞質の遺伝的分化と種分化との関連性を究明する試みもなされている (TSUNEWAKI and ENDO 1973)。

一方、先に KINOSHITA and TAKAHASHI (1969, 1972) はてん菜を材料に放射線処理による細胞質雄性不稔の人為誘起に成功し、併せてそこに得られた不稔細胞質の下での花粉稔性回復機構は、自然発見の不稔細胞質(S)に於るものとは異なると推論した。若しも、この新しい不稔細胞質が既知のS細胞質とは異なり、更に世代を重ねてもその違いが母系的に維持されるなら、それは遺伝的な細胞質変異が新たに人為的手段によって生起せしめられた事の裏付けとなり、また同時にその事は細胞質遺伝子も核遺伝子と同様な変異性を有し、且つその変異性が人為突然変異によって拡大され得る可能性をも示すものと言って良い。

本試験はガンマー線照射によって作出した複数の雄性不稔系統を用いて、不稔性の伝達様式を調べ、更に自然集団起源の不稔系統をも含めて各系統間に存在する稔性回復機構の変異性をも検討したものである。得られた結果は、作出系統の維持する雄性不稔が何れも安定な細胞質変異に基くものであり、しかも夫々の細胞質が自然のSとも、また作出系統間でもその型を異にする可能性を示唆していた。尚、花粉稔性回復核遺伝子の同定については既存の雄性不稔維持系統を用いて詳細な分析を重ねているが、ここにはその一部のみを報告するに止めた。

本文に入るに先立ち、検定用系統として農林省北海道農業試験場てん菜部の保存系統の一部を戴いた事をここに記し、同部の御厚意に対して謝意を表する次第である。

実験材料及び方法

本実験に供試した細胞質雄性不稔系統及び検定花粉稔系統を一括してTable 1に示した。表中の雄性不稔系統 γ -60, γ -114, γ -130及び γ -165は何れも正常型細胞質(N)を有する複胚系統H-2002の乾燥種子に総線量50kRを以てガンマー線照射し作出されたものである。即ち、先ず照射種子よりの個体(M₁個体)の夫々について、開放受粉下で採種を行いM₂用とした。雄性不稔性の選抜はM₂個体で行われたが、ここに得られた4種の γ -系

1) 北海道大学農学部作物育種学教室業績

Table 1. List of strains used in the experiments

Strain	Type of crop	Type of cytoplasm**	Germ type
γ -60*	Sugar beet	S_{i-2}	Multigerm
γ -114*	do	S_{i-4}	do
γ -130*	do	S_{i-3}	do
γ -165*	do	S_{i-3}	do
H-19	do	N	Monogerm
H-19MS	do	S	do
H-2002	do	N	Multigerm
K-strain	do	S	do
TK-81-O	do	N	Monogerm
TK-81-CMS	do	S	do
SLC-129 CMS	do	<i>do</i>	do
SLC-133 CMS	do	<i>do</i>	do
TA-1-CMS	do	<i>do</i>	do
W 162-6	Table beet	N	Multigerm
W 162-A : 4	do	S	do

* Cytoplasmic male sterile line induced by gamma irradiation.

** N; Normal or fertile. S; Sterile.

統は何れも M_1 で部分不稔-b 型を示した個体の後代である。

また、自然の不稔細胞質 (S) を保有する検定系統としては、てん菜 H-19MS, K, SLC-129 CMS, SLC-133 CMS, TK-81 CMS 及び同一年生系統 TA-1-CMS 並びにテーブルビート W 162 A : 4 の計 7 系統を用いたが、各系統の諸特性もまた Table 1 にみられる如くである。

検定交雑に当っては、雄性不稔系統より選んだ完全不稔型或は部分不稔-b 型個体を母体とし、これらに花粉親系統 H-2002, H-19, TK-81-O 及び W 162-6 を配したが、その内 H-19 及び TK-81-O は共に単胚遺伝子を、また W 162-6 は自家受精遺伝子並びに着色形質に関する優性の標識遺伝子を保有する検定系統である。

供試材料はすべて北海道大学農学部実験圃場で栽植され、雄性不稔型の分類は従来の規準 (NAGAO and KINOSHITA 1962) に拠った。即ち正常型 (N), 部分不稔-a 型 (S.S.a), 部分不稔-b 型 (S.S.b), 及び完全不稔型 (C.S.) の 4 階級の仕分けである。

実験結果

1. 雄性不稔性の伝達様式と変異性

H-2002 より作出された 4 種の雄性不稔系統 γ -60, γ -114, γ -130 及び γ -165 について、 M_2 から M_3 へ、更に M_3 から M_4 への雄性不稔性の伝達様式を調査した。Table 2, 3 にみられる如く、何れの系統に於ても雄性不稔性 (S.S.b 型及び C.S. 型) は比較的に高率で母系伝達

Table 2. Phenotypic distributions of male sterility in M_3 lines

Line	Phenotype of M_2 plant	Phenotype of M_3 line**				Total	Seed setting (%)	
		N	S.S.a	S.S.b	C.S.		mean	range of var.
γ - 60:206	C.S.	2 (2)*	14 (13)	52 (49)	39 (36)	107 (100)	66.5	30-96
γ -114:778	C.S.	3 (3)	10 (9)	29 (26)	68 (62)	110 (100)	64.3	15-94
γ -130:419	C.S.	19 (24)	14 (18)	21 (27)	25 (32)	79 (101)	76.4	45-94
γ -165:465	C.S.	0 (0)	2 (3)	45 (75)	13 (22)	60 (100)	66.4	35-93

Homogeneity: $\chi^2=82.31$, d.f.=6, $P<0.01$.

* The percentage is given in parenthesis.

** N: Normal, S.S.a: Partial fertile, S.S.b: Sterile and C.S.: Complete sterile.

N and S.S.a were pooled in the calculation of chi-square.

Table 3. Phenotypic distributions of male sterility in M₄ lines

Line	Phenotype of M ₃ plant	Seed fert. of M ₃ plant (%)	Phenotype of M ₄ line				Total	Seed setting (%)	
			N	S.S.a	S.S.b	C.S.		mean	range of var.
<i>γ</i> -60-206:598	C.S.	91	11(13)*	4(5)	23(26)	50(57)	88(101)	74	23-97
:617	C.S.	76	12(31)	6(15)	9(23)	12(31)	39(100)	68	31-90
:628	C.S.	86	9(18)	6(12)	20(41)	14(29)	49(100)	72	53-86
:645	C.S.	89	5(16)	4(13)	10(32)	12(39)	31(100)	69	42-91
:650	C.S.	87	9(13)	7(10)	19(28)	32(48)	67(99)	70	26-88
<i>γ</i> -114-778:727	C.S.	75	7(19)	2(5)	12(32)	16(43)	37(99)	67	38-96
:736	C.S.	73	6(10)	2(3)	32(54)	19(32)	59(99)	73	40-97
:750	C.S.	77	10(13)	6(8)	27(36)	33(43)	76(100)	81	28-89
:763	C.S.	81	22(23)	16(17)	30(32)	27(28)	95(100)	68	23-95
:773	C.S.	85	20(27)	5(7)	35(47)	14(19)	74(100)	75	35-89
:775	C.S.	74	18(35)	8(16)	7(14)	18(35)	51(100)	79	50-98
<i>γ</i> -130-419:544	C.S.	87	32(42)	7(9)	13(17)	25(32)	77(100)	64	43-89
:546	C.S.	83	7(20)	4(11)	8(23)	16(46)	35(100)	75	40-93
:556	C.S.	83	7(15)	2(4)	20(43)	18(38)	47(100)	72	23-97
:557	C.S.	83	7(12)	4(7)	14(24)	33(57)	58(100)	67	35-81
:560	C.S.	83	14(28)	2(4)	13(26)	21(42)	50(100)	73	49-92
<i>γ</i> -165-465:681	C.S.	68	16(18)	7(8)	35(39)	31(35)	89(100)	75	45-93
:682	C.S.	65	1(4)	2(9)	13(57)	7(30)	23(100)	66	32-91
:695	C.S.	70	6(6)	5(5)	47(47)	43(43)	101(101)	69	42-83
:698	C.S.	62	1(2)	2(5)	20(48)	19(45)	42(100)	69	27-95

Homogeneity: $\chi^2=142.98$, d.f.=40, $P<0.001$.

* The percentage is given in parenthesis.

N and S.S.a were pooled in the calculation of chi-square.

されている事が判る。即ち、M₂からM₃へは59~97%、M₃からM₄へは49~93%と共に高い伝達率が示されており、従ってここに維持されている雄性不稔性は遺伝的変異に因るものと看做して良い。

EKBERG (1969) はオオムギの人為誘起による不稔の成因を、1) 転座や 2) 逆位、3) 25%の種子不稔或いは 4) 50%の種子乃至配偶体不稔及び 5) 劣性ホモ接合型の生存不能、の5種に分類した。これらの内、第5の型には遺伝子雄性不稔が含まれているが、細胞質雄性不稔については言及されていない。また、てん菜では先にX線処理によって、遺伝子雄性不稔が誘起された事例 (OWEN 1952) があり、本実験に於てもM₁集団中には各種の不稔性が含まれていた可能性は充分にある。併し、ここに取扱った雄性不稔性は何れもM₁で発現をみ、以後M₄迄母系伝達されており、加えて世代更新に当っては種子

着粒率の高い個体が選抜されている事をも勘案するならば、これらの不稔は核遺伝子突然変異や染色体的異常に因るものではなく、寧ろ細胞質変異に起因するとみて良いであろう。尚、*γ*-165の維持する雄性不稔に関しては先に正常型細胞質を有する原系統 H-2002 との相反交雑実験により細胞質遺伝が確かめられている (KINOSHITA and TAKAHASHI 1969)。

また、JINKS (1964) はインゲンマメで知られている永続変異 (Dauermodification) を不安定な細胞質変異と看做しているが、各*γ*-系統の雄性不稔性はM₄に至る迄、比較的高い伝達率を維持しており、従ってここに誘起された細胞質変異は、寧ろ安定性の高い型と看する事が出来る。

尚、Table 2 及び 3 に示した如く、M₃ 或は M₄ 系統はすべて完全不稔型個体の次代であるにも拘らず、雄性不

稔各型の出現頻度は、母系間で可成異なっていた。これは、開放受粉下の採種では花粉についての制御がなされていない為に生じた現象とも考えられるが、別に放射線処理に因り、細胞質遺伝子と核遺伝子の相互作用に新たな遺伝的変異が誘起された事による可能性もあり、この点に関して次項で検討を加えた。

2. 雄性不稔細胞質と稔性回復核遺伝子との関係

各雄性不稔系統について花粉稔性回復性の遺伝機構を明かにする為に、各系統の M_2 に生じた部分不稔-b型及び完全不稔型個体を母本とし、これらに4種の花粉親個体 H-2002:1, H-2002:2, H-19:1 及び H-19:2 を交雑した。何れの組合せに於ても F_1 には雄性不稔型 (S.S.b 及び C.S.) の外に稔性回復型 (N 或は S.S.a) の分離をみたが、これは後述の如く花粉親個体が稔性回復核遺伝子についてヘテロであった為と解される。続いて F_1 の稔性回復型個体間で姉妹交雑を行い F_2 集団を養成した。

尚、S細胞質を有する検定系統 H-19MS についても

H-2002:1 或は H-2002:2 との交雑により F_1 及び F_2 での遺伝子分析を行って、作出系統に於ける場合との比較対照に資した。

S細胞質の下では花粉稔性の回復に2対の補足遺伝子 X, Z が関与し、X は単胚遺伝子 m と連鎖関係にある (NAGAO, TAKAHASHI and KINOSHITA 1962)。本実験に於ても H-19MS:822×H-2002:1 の F_2 分離をみると、N+S.S.a:S.S.b:C.S.=9:6:1 の理論比を略満足する成績が得られ (Table 4), 更に X と m との間には相引で 23.4% なる組換価が算出された (Table 5)。また、花粉親 H-2002:1 及び H-2002:2 の遺伝子型を共にヘテロ型 ($XxZz$) と仮定するならば、 F_1 での分離も N+S.S.a:S.S.b:C.S.=1:2:1 なる期待比に適合し、以上の結果はすべて NAGAO 等の遺伝子仮説を全面的に支持するものとなった。

これに対して、新たに誘起された雄性不稔に於ては花粉稔性の回復に不稔細胞質と2対の核遺伝子の相互作用

Table 4. F_1 and F_2 segregations of male sterility in the crosses between H-19MS and specific pollen parents

Cross combination		Generation	Male sterility			Total	Goodness of fit			
Female	Male		N+S.S.a	S.S.b	C.S.		χ^2	d.f.	P	
H-19MS:822	H-2002:1	F_1	Obs.	5	8	3	16	0.33	1*	0.5-0.7
			Cal. (1:2:1)	4.00	8.00	4.00	16.00			
do	do	F_2	Obs.	102	73	26	201	15.53	2	<0.001
			Cal. (9:6:1)	113.06	75.38	12.56	201.00			
do	H-2002:2	F_1	Obs.	10	20	15	45	1.67	2	0.3-0.5
			Cal. (1:2:1)	11.25	22.50	11.25	45.00			

* S.S.b and C.S. were pooled in the calculation of chi-square.

Table 5. Linkage relation between the gene m , for monogerm and the gene X, for pollen restoration in coupling phase

Cross: H-19MS:822 (C.S.)×H-2002:1 F_2

Germ type	Multigerm		Monogerm		Total
	Male fertile (N, S.S.a)	Male sterile (S.S.b, C.S.)	Male fertile (N, S.S.a)	Male sterile (S.S.b, C.S.)	
Genotype	XZM	XzM, xZM, xzM	XZm	Xzm, xZm, xzm	
Obs.	89	62	13	37	201
Cal. (R.C.V.=23.4%)	97.51	53.24	15.55	34.70	201.00

Recombination value = $23.4 \pm 5.63\%$.

$\chi^2 = 2.74$, d.f. = 3, $0.3 < P < 0.5$.

が認められる点では従来とかわりないが、2遺伝子の作用の仕方についてはS細胞質下とは明かに異なる場合がみられた。即ち γ -60:213×H-2002:1のF₂分離はN+S.S.a:S.S.b:C.S.=9:3:4の比となり、2対の稔性回復核遺伝子の内一方の劣性アレーレが他方の優性アレーレに対して上位性を示す事が判る (Table 6)。

更に γ -130及び γ -165の2系統を用いた交雑組合せでは、Table 8及び9に示す如くN+S.S.a:S.S.b:C.S.=12:3:1なるF₂分離が得られたが、これは2遺伝子の内

の一方の優性アレーレが他方の劣性アレーレに対し上位に働く場合の理論比である。かかる遺伝子仮定の妥当性は各組合せのF₁分離からも確かめられた如く、花粉親個体H-2002:1、H-2002:2及びH-19:2が各々2対の回復遺伝子をヘテロに有し、母本の完全不稔型個体が二重劣性型であると仮定するならば、F₁ではN+S.S.a:S.S.b:C.S.=2:1:1の分離が得られる筈である。また、部分不稔-b型個体を母本とした交雑では、母本の遺伝子型が下位に作用する座について優性ホモの場合に1:1:0、これ

Table 6. F₁ and F₂ segregations of male sterility in the crosses between γ -60 and specific pollen parents

Cross combination		Generation	Male sterility			Total	Goodness of fit		
Female	Male		N+S.S.a	S.S.b	C.S.		χ^2	d.f.	P
γ -60:213 (C.S.)	H-2002:1	F ₁ Obs.	21	21	4	46	10.46	1*	0.001-0.01
		Cal. (1:1:2)	11.50	11.50	23.00	46.00			
		Cal. (3:1:4)	17.25	5.75	23.00	46.00			
do	do	F ₂ Obs.	286	95	110	491	1.77	2	0.3-0.5
		Cal. (9:3:4)	276.19	92.06	122.75	491.00			
do	H-19:1	F ₁ Obs.	6	6	8	20	0.80	2	0.5-0.7
		Cal. (1:1:2)	5.00	5.00	10.00	20.00			
		Cal. (3:1:4)	7.50	2.50	10.00	20.00			

* S.S.b and C.S. were pooled in the calculation of chi-square.

Table 7. F₁ and F₂ segregations of male sterility in the crosses between γ -114 and specific pollen parents

Cross combination		Generation	Male sterility			Total	Goodness of fit		
Female	Male		N+S.S.a	S.S.b	C.S.		χ^2	d.f.	P
γ -114:783 (S.S.b)	H-19:2	F ₁ Obs.	23	24	8	55	0.90	2	0.5-0.7
		Cal. (3:4:1)	20.63	27.50	6.88	55.01			
γ -114:775 (C.S.)	H-19:1	F ₁ Obs.	29	28	0	57	0.02	1	0.8-0.9
		Cal. (1:1:0)	28.50	28.50	0.00	57.00			
do	do	F ₂ Obs.	66	31	4	101	3.40	1*	0.05-0.1
		Cal. (9:6:1)	56.81	37.88	6.31	101.00			
do	H-19:2	F ₁ Obs.	12	31	4	47	0.01	1*	>0.9
		Cal. (1:2:1)	11.75	23.50	11.75	47.00			

* S.S.b and C.S. were pooled in the calculation of chi-square.

Table 8. F₁ and F₂ segregations of male sterility in the crosses between 7-130 and specific pollen parents

Cross combination		Generation	Male sterility			Total	Goodness of fit			
Female	Male		N+S.S.a	S.S.b	C.S.		χ^2	d.f.	P	
7-130:424 (S.S.b)	H-2002:1	F ₁	Obs.	8	11	0	19	0.47	1	0.3-0.5
			Cal. (1:1:0)	9.50	9.50	0.00	19.00			
do	H-2002:2	F ₁	Obs.	15	26	0	41	2.95	1	0.05-0.1
			Cal. (1:1:0)	20.50	20.50	0.00	41.00			
do	H-19:2	F ₁	Obs.	28	8	0	36	11.11	1	<0.001
			Cal. (1:1:0)	18.00	18.00	0.00	36.00			
7-130:425 (C.S.)	H-2002:1	F ₁	Obs.	10	8	7	25	1.08	2	0.5-0.7
			Cal. (2:1:1)	12.50	6.25	6.25	25.00			
do	do	F ₂	Obs.	35	14	6	55	3.79	1*	0.05-0.1
			Cal. (12:3:1)	41.25	10.31	3.44	55.00			
do	H-2002:2	F ₁	Obs.	19	12	10	41	0.41	2	0.8-0.9
			Cal. (2:1:1)	20.50	10.25	10.25	41.00			
do	H-19:2	F ₁	Obs.	10	6	0	16	1.00	1*	0.3-0.5
			Cal. (2:1:1)	8.00	4.00	4.00	16.00			
do	do	F ₂	Obs.	30	9	1	40	0.00	1*	1.0
			Cal. (12:3:1)	30.00	7.50	2.50	40.00			

* S.S.b and C.S. were pooled in the calculation of chi-square.

がヘテロの場合には4:3:1のF₁分離が期待されるが、この様な分離型は、実際に各種の組合せで認められた(Table 8, 9)。尚、7-165:461×H-19:1及び7-165:478×H-19:1のF₁分離が共に1:1:0の比となったのは、花粉親個体H-19:1に於ては上位の座がヘテロで他方が優性ホモであったと推定される。

唯、以上の交雑実験を通じて理論値に対する適合度の必ずしも高くない成績が一部にある事が指摘されよう。これは供試個体数が少い事にも因ろうが、寧ろ花粉稔性の回復には環境要因や、基本遺伝子以外の種々の遺伝要因、例えば変更遺伝子等が影響を及ぼしている事を示している。併し、3系統の何れに於ても2対の稔性回復核遺伝子の作用の仕方が既存系統(H-19 MS)の場合と明かに異なる事はここに結論出来る。

一方、7-114に於てはN+S.S.a:S.S.b:C.S.=9:6:1なるF₂分離比が得られ、2対の回復遺伝子の作用様式は

S細胞質の場合と同様であった(Table 7)。但し、7-114:775を母本とした2組合せのF₁分離が1:1:0及び1:2:1と異なったのは花粉親H-19:1に於ては一方の回復遺伝子座が優性ホモ、他方がヘテロであり、H-19:2では二座共にヘテロであったと考えられる。以上の様に当該系統では関与遺伝子の作用の仕方が既知のX、Zの場合と等しいとみられるが、併しその種類は必ずしも同一であるとは言えず、これに関しては次項に論ずる如くである。

3. 稔性回復核遺伝子の同定

4種の誘発雄性不稔系統に於ては、その花粉稔性の回復には例外なく少くも2対の核遺伝子が関与しているが、それら2遺伝子の作用の仕方は系統間で、またS細胞質下での場合とも異なる事が前項で明かとなった。花粉稔性回復機構に生じたかかる遺伝的変異については以下の3種の成因を想定する事が出来よう。

1) 放射線処理によってX、Zの相互作用の仕方のみ

Table 9. F₁ and F₂ segregations of male sterility in the crosses between γ -165 and specific pollen parents

Cross combination		Generation	Male sterility			Total	Goodness of fit			
Female	Male		N+S.S.a	S.S.b	C.S.		χ^2	d.f.	P	
γ -165:471 (S.S.b)	H-2002:1	F ₁ Obs.	24	14	9	47	2.42	2	0.2-0.3	
		Cal. (4:3:1)	23.50	17.63	5.88	47.01				
	do	H-2002:2	F ₁ Obs.	14	10	8	32	0.50	1*	0.3-0.5
do	H-19:2	F ₁ Cal. (4:3:1)	16.00	12.00	4.00	32.00				
		F ₁ Obs.	23	9	4	36	2.78	1*	0.05-0.1	
		F ₁ Cal. (4:3:1)	18.00	13.50	4.50	36.00				
γ -165:478 (S.S.b)	H-2002:1	F ₁ Obs.	29	32	4	65	0.75	1*	0.3-0.5	
	do	F ₁ Cal. (4:3:1)	32.50	24.38	8.13	65.01				
	do	H-2002:2	F ₁ Obs.	13	13	3	29	0.31	1*	0.5-0.7
	do	H-19:1	F ₁ Cal. (4:3:1)	14.50	10.88	3.63	29.01			
do	H-19:2	F ₁ Obs.	17	10	1	28	1.29	1*	0.2-0.3	
do	H-19:2	F ₁ Cal. (1:1:0)	14.00	14.00	0.00	28.00				
		F ₁ Obs.	38	19	1	58	5.59	1*	0.01-0.02	
		F ₁ Cal. (4:3:1)	29.00	21.75	7.25	58.00				
γ -165:461 (C.S.)	H-2002:1	F ₁ Obs.	9	5	0	14	1.14	1*	0.2-0.3	
	do	F ₁ Cal. (2:1:1)	7.00	3.50	3.50	14.00				
	do	do	F ₂ Obs.	257	77	18	352	2.75	2	0.2-0.3
	do	H-19:1	F ₂ Cal. (12:3:1)	264.00	66.00	22.00	352.00			
	do	do	F ₁ Obs.	15	5	0	20	5.00	1	0.02-0.05
	do	do	F ₁ Cal. (1:1:0)	10.00	10.00	0.00	20.00			
	do	H-19:2	F ₂ Obs.	179	66	20	265	8.03	2	0.01-0.02
do	do	F ₂ Cal. (12:3:1)	198.75	49.69	16.56	265.00				
do	do	F ₁ Obs.	28	8	1	37	9.76	1*	0.001-0.01	
do	do	F ₁ Cal. (2:1:1)	18.50	9.25	9.25	37.00				
		F ₂ Obs.	159	56	20	235	6.84	2	0.02-0.05	
		F ₂ Cal. (12:3:1)	176.25	44.06	14.69	235.00				

* S.S.b and C.S. were pooled in the calculation of chi-square.

新たな変化が生じ、一方得られた不稔細胞質はSと同型であった。

2) 先ずSとは異型の不稔細胞質が誘起され、これに対

応してX, Zの相互作用様式も変化した。

3) Sとは異型の不稔細胞質が誘起され、各細胞質の下ではX, Zと異なる新たな核遺伝子が稔性回復に必要と

なった。

これらの何れが最も妥当性を有するかを検討する為に既存の不稔性維持遺伝子型系統(O-型)を用いて検定交雑を行った。即ち、若しも誘起不稔細胞質にX或はZ以外の核遺伝子が作用しているならば、これらのO型は γ -系統に対して維持系統として作用しない場合もあって良い。

Table 10 に示す如く、S細胞質を有する検定系統より

の完全不稔型個体を母本とし、2種のO型系統W162-6及びTK-81-Oとの交雑を行った処、次代ではH-19MS:821×W162-6の組合せに1個体、K-2×W162-6:4の組合せに2個体の部分不稔-b型が例外的に分離した以外は、完全不稔型のみを生じ、従って供試したO型個体は何れもX、Zを劣性ホモ型(xzz)で有する事が確められた。これに対して、 γ -60、 γ -114、 γ -165の3系統よりの完全不稔型個体を母本とした場合には、次代に完全

Table 10. Frequencies of the male sterile types in the crosses between C.S. type plants from different sources and type 'O' plants

C.S. type	Type-O	Phenotype of male sterility				Total
		N	S.S.a	S.S.b	C.S.	
γ -60-213:1	W162-6:4	2	3	5	15	25
γ -60-213:2	do	4	2	4	12	22
γ -60-213:3	TK-81-O:1	3	5	24	104	136
γ -60-213:4	do	2	1	2	3	8
γ -60-213:69	W162-6:1	14	24	15	40	93
γ -114:775	W162-6:2	1	7	12	30	50
do	W162-6:3	3	7	13	20	43
γ -114-778:1	TK-81-O:1	19	4	12	54	89
γ -165-461:203	W162-6:1	25	1	1	22	49
γ -165-465:2	W162-6:4	0	0	6	8	14
γ -165-465:3	TK-81-O:1	0	2	23	49	74
H-19MS:818	W162-6:3	0	0	0	25	25
H-19MS:821	do	0	0	1	30	31
H-19MS:822	do	0	0	0	34	34
H-19MS:822:2063	W162-6:1	0	0	0	32	32
H-19MS:826	W162-6:2	0	0	0	19	19
W162A:4	do	0	0	0	50	50
do	W162-6:3	0	0	0	50	50
K:1	W162-6:4	0	0	0	82	82
K:2	do	0	0	2	162	164
TK-81-CMS:1	do	0	0	0	45	45
TK-81-CMS:2	do	0	0	0	11	11
TK-81-CMS:5	TK-81-O:1	0	0	0	17	17
TA-1-CMS:1	W162-6:4	0	0	0	14	14
TA-1-CMS:2	do	0	0	0	6	6
TA-1-CMS:4	TK-81-O:1	0	0	0	65	65
SLC-129CMS:10	do	0	0	0	5	5
SLC-133CMS:1	W162-6:4	0	0	0	12	12
SLC-133CMS:2	do	0	0	0	21	21

不稔型と共に正常型、部分不稔-a型、及び部分不稔-b型の全て或はそれらの何れかを分離析出した。故にここでは花粉親 W162-6 或は TK-81-O には誘起不稔細胞質に対応する稔性回復核遺伝子が一對以上ヘテロ型で保有されていた事が予想される。

W162-6 は茎葉及び母根の着色に関する優性の標識遺伝子を有しており、これとの交雑の F₁ 個体はすべて着色型となったから、異種花粉の混入に因る稔性回復の可能性は考慮する必要がない。また、TK-81-O との検定交雑は完全な隔離交雑によるものであり、その意味での実験上の問題はない。従ってここに認められた稔性回復型の析出は O 型花粉親個体にヘテロで保持されていたところの X、Z 以外の核遺伝子の分離に基くものと考えるのが至当である。

各誘起不稔細胞質に夫々作用を現わす稔性回復遺伝子

と既知の X 及び Z との相互間での遺伝子同定実験は現在遂行中である。併し、花粉稔性回復の遺伝機構が作出系統と既存系統との間で異なっている事は略確実であり、特に γ -60、 γ -114 及び γ -165 の不稔細胞質は S とは異型で、それらには X、Z 以外の新たな稔性回復核遺伝子が作用を現わすと予想する事は可能であろう。

一方、以上の推定を支持する成績が単胚遺伝子 m との連鎖分析から得られた。即ち従来より S 細胞質に作用する X は m と連鎖関係にある事が知られているが、今回もまた両遺伝子間に 23.4% の組換え価を以て連鎖が確かめられた (Table 5)。ところが、これに反して、 γ -系統を用いた交雑の F₂ では Table 11 の如く γ -114:775 × H-19:1 の組合せて弱い連鎖 (組換え価, 43.9%) が示された外は寧ろ独立と看做して良い結果となった。

Table 11. Combined segregations between the gene for monogerm character and the gene for pollen restoration

Cross combination	Germ type Male sterility	Multigerm		Monogerm		Total	Fitness for ind. ratio			Linkage phase	R.C.V. (%)
		Fertile	Sterile	Fertile	Sterile		χ^2	d.f.	P		
γ -114:775 × H-19:1	Obs. Cal. (9:7) (3:1)	48 42.61	27 33.14	18 14.20	8 11.05	101 101.00	3.68	3	0.2-0.3	r	43.9
γ -130:425 × H-19:2	Obs. Cal. (3:1) (3:1)	23 22.50	5 7.50	7 7.50	5 2.50	40 40.00	1.24	2*	0.5-0.7	r	>60
γ -165:461 × H-19:1	Obs. Cal. (15:1) (3:1)	195 186.33	13 12.42	50 62.11	7 4.14	265 265.00	1.72	2*	0.3-0.5	r	>60
γ -165:461 × H-19:2	Obs. Cal. (15:1) (3:1)	157 165.23	15 11.02	58 55.08	5 3.67	235 235.00	2.16	2*	0.3-0.5	r	48.2

1) In first and second crosses, 'Sterile' class contains S.S.b and C.S., while S.S.b is included in 'Fertile' class in the other crosses.

2) * Male sterile types in 'Monogerm' were pooled in the calculation of chi-square.

以上の成績に基くならば、細胞質突然変異に因って N 型細胞質から S とは異型の複数種の不稔細胞質が誘起され、これらには X 或は Z とは異なる新たな稔性回復核遺伝子が作用を現わすとする遺伝仮説をここに採用するのが妥当のようである。

論 議

核と同様に細胞質中にも自律的な遺伝担荷体が存し、たとえ種・属間で細胞質置換を行ってもその恒常性が

保持される事は MICHAELIS (1954) のアカバナ属を用いた一連の研究によって明かにされた。他方、コムギ属に於ては近縁種と栽培コムギとの核置換により雄性不稔性を示す種々の核細胞質雑種が作出され (KIHARA 1951, 1967), 更に遺伝的類縁度に基づく異種細胞質の分化の問題が研究されている (TSUNEWAKI and ENDO 1973)。

また、高等植物の多くの種では屢々自然集団から雄性不稔細胞質が見出されて育種的利用に供されているが、中にはトウモロコシの如く同一種内に遺伝的に異型の 3

種の不稔細胞質が含まれ、夫々が互いに異なる稔性回復核遺伝子と特異的に対応している事例も知られている (BECKETT 1971)。

一方、てん菜に於ては、細胞質雄性不稔が放射線処理によって誘起され得る事が KINOSHITA and TAKAHASHI (1969) によって初めて示され、先ず単胚性の正常型細胞質系統 H-19 より γ -20, γ -27 及び γ -54 の 3 系統が、次いで複胚性正常型細胞質系統 H-2002 より γ -60, γ -114, γ -130 及び γ -165 の 4 系統が作出された。本研究ではこれらの内 H-2002 起源の 4 系統を取扱ったが、夫々の保持する雄性不稔が何れも安定度の高い細胞質変異に因るものである事は母系を通じての伝達率が M_4 迄高いままに維持されている事実 (Table 2, 3) から明かである。

併し、ここに誘起された不稔細胞質は自然集団由来の S 細胞質と同一であるとは言えぬのみならず、寧ろ異なるものである事を示す結果が花粉稔性回復性の遺伝子分析 (Table 6-9) より得られた。即ち、NAGAO and KINOSHITA (1962) に拠れば、S 細胞質の下では花粉稔性の回復に 2 対の補足遺伝子 X, Z が関与するとされており、この仮説の妥当性は本試験に於ても確められたところである (Table 4)。然るに、放射線誘起の不稔細胞質の下では 2 対の花粉稔性回復核遺伝子の相互作用が認められたものの、2 遺伝子の作用の仕方は S 細胞質下のそれとも、また系統間でも異なる場合がみられたのである。更に S 型細胞質系統に対する O 型個体 ($Nxxzz$) を花粉親に用いた検定交雑の結果 (Table 10) は γ -60, γ -114 及び γ -165 の有する不稔細胞質に X 及び Z 以外の新たな稔性回復核遺伝子が作用を現わしている可能性を示唆す

るものであった。尚、各不稔細胞質に対応する夫々の回復核遺伝子間の同定は今後の詳細な解析に俟たねばならないが、単胚遺伝子との間に連鎖の認められない場合もあり (Table 11)、これらに於ては X 座の遺伝子の関与はないと推察される。

Fig. 1 は H-19 より作出された雄性不稔系統 γ -20 及び γ -27 に関する成績 (KINOSHITA and TAKAHASHI 1969, 木下・高橋 1972) をも併せて、花粉稔性回復核遺伝子の作用様式の相違より推定される不稔細胞質間の異型性を図示したものである。ここに仮定した 4 種の不稔細胞質 (S_{i-1} , S_{i-2} , S_{i-3} 及び S_{i-4}) は、いずれも人為突然変異によって誘起されたものであるが、異型性に係わる仮説の妥当性を検証するには現在の処、稔性回復核遺伝子の分析に基く間接的な方法に拠らざるを得ない。併し、若しこの様な細胞質型の変異が正常型細胞質からの突然変異過程で生起しているとするなら、細胞質遺伝子の本性を解明する上で一つの興味深い知見を得た事になる。

またトウモロコシでは、従来広汎に用いられてきた T 型不稔細胞質が胡麻葉枯病菌の T レースに対し特異的に罹病性を示す事が判明し、その為に他型の不稔細胞質で置換える必要性が生じている。現在、トウモロコシ育種に於ては、不稔細胞質の探索やこれの人為的作出法が新たな課題となり (DUVICK 1972)、他方ではこれ迄の育種方式に代わるものとして異型の不稔細胞質の混合使用 (Multiplasm 方式) も提起された (GROGAN 1971)。従って、今回の研究の如く、放射線処理により複数の異型不稔細胞質が誘起され得る可能性が示唆された事は、育種的にも少なからぬ意義があると考えらる。

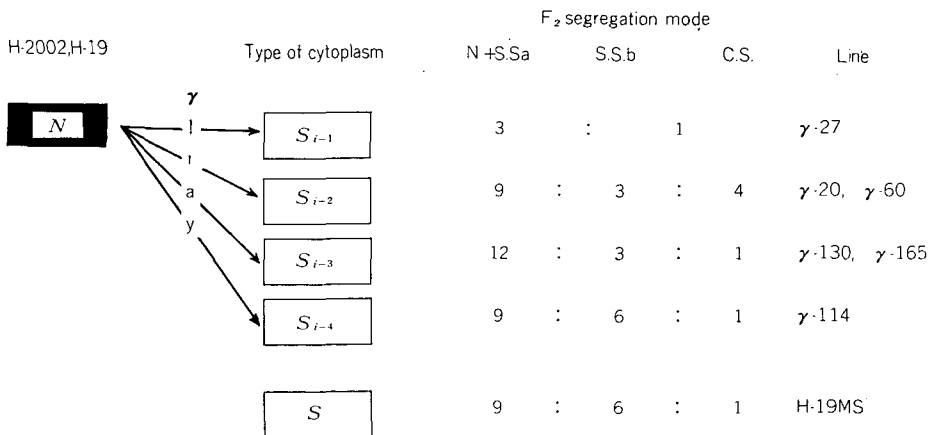


Fig. 1. Genetic scheme showing the different cytoplasm types induced from the normal cytoplasm by means of gamma irradiation.

摘 要

1) てん菜に於ては、放射線処理によって細胞質雄性不稔が人為的に誘起された。本研究は正常型細胞質を有する系統 H-2002 から作出された4種の雄性不稔系統 γ -60, γ -114, γ -130 及び γ -165 を用いてこれらの維持する不稔性の伝達様式を確かめると共に、花粉稔性回復の遺伝機構を調べ、自然発見の不稔系統との対比の下に新たに誘起された不稔型細胞質の異型性を検討したものである。

2) 4種の作出系統の何れに於ても雄性不稔性は M_4 に至る迄安定して母系伝達されており、これらの不稔性は安定度の高い細胞質突然変異に起因すると推定された。

3) 何れの系統に於ても花粉稔性の回復には2対の核遺伝子の関与が認められたが、2遺伝子の作用の仕方は夫々異なり、 γ -60を用いた交雑では $N+S.S.a:S.S.b:C.S.=9:3:4$, γ -130 及び γ -165を用いた場合には $12:3:1$, また γ -114 に関しては従来の S 型細胞質系統に於ける如く $9:6:1$ なる F_2 分離が得られた。

4) S 細胞質系統に対する O 型系統 ($Nxxxz$) を用いた検定交雑の結果、これらが少くとも γ -60, γ -114 及び γ -165 の3系統に対しては O 型としての機能を有さず、従って上記3系統の不稔細胞質には X 及び Z とは異なる稔性回復核遺伝子も作用を現わすものと考えられた。また、 S 細胞質の下で認められた単胚遺伝子と稔性回復遺伝子の一つ X との連鎖関係は、 γ -114, γ -130 及び γ -165 を用いた交雑組合せでは認められず、故にこれらの誘起型細胞質には X 座の遺伝子は作用を有しないと推察された。

5) 正常型細胞質から人為突然変異によって S とは異型の少くも4種の雄性不稔細胞質が誘起された可能性が稔性回復核遺伝子の作用様式の相違より間接的に検証された。

引用文献

- BECKETT, J. B. (1971): Classification of male-sterile cytoplasm in maize (*Zea mays* L.). *Crop sci.* **11**: 724-727.
- DUVICK, D. N. (1972): Potential usefulness of new cytoplasmic male steriles and sterility systems. *27th Annual Corn & Sorghum Res. Confer. Proceed.* pp. 10.
- EDWARDSON, J. R. (1970): Cytoplasmic male sterility. *Bot. Rev.* **36**: 341-420.
- EKBERG, I. (1969): Different types of sterility induced in barley by ionizing radiations and chemical mutagens. *Hereditas* **63**: 257-278.
- GROGAN, C. D. (1971): Multiplasm, a proposed method for the utilization of cytoplasm in pest control. *Plant Disease Reporter* **55** (5).
- JINKS, J. L. (1964): Extrachromosomal inheritance. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, New Jersey. pp. 177.
- KIHARA, H. (1951): Substitution of nucleus and its effects on genome manifestations. *Cytologia* **16**: 177-193.
- KIHARA, H. (1967): Cytoplasmic male sterility in relation to hybrid wheat breeding. *Zuchter* **37**: 86-93.
- KINOSHITA, T. and TAKAHASHI, M. (1969): Induction of cytoplasmic male sterility by gamma ray irradiation in sugar beets. *Japan J. Breeding* **19**: 445-457.
- 木下俊郎・高橋萬右衛門 (1972): 放射線処理によって生じたてん菜の細胞質雄性不稔性における花粉稔性回復の遺伝様式について。てん菜研究報告, 補巻, **14**: 63-67.
- MICHAELIS, P. (1954): Cytoplasmic inheritance in *Epilobium* and its theoretical significance. *Adv. Genet.*, **6**: 288-401.
- NAGAO, S. and KINOSHITA, T. (1962): Causal genes and character expression of male sterility in beets. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, **52**: 51-69.
- NAGAO, S., TAKAHASHI, M. and KINOSHITA, T. (1962): A basic gene for mono-germ character in beets. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, **52**: 246-255.
- OWEN, F. V. (1952): Mendelian male sterility in sugar beets. *Proc. Am. Soc. Sugar Beet Tech.* **7**: 371-376.
- TSUNEWAKI, K. and ENDO, T. (1973): Genetic relatedness among five cytoplasm in *Triticum* and *Aegilops*. *Proc. IV Int. Wheat Genet. Symp.*: 391-397.

Summary

In this report, a follow up of the genetic nature of cytoplasmic male sterility induced by gamma irradiation of seeds of a strain H-2002 with normal cytoplasm is presented.

The results obtained are summarized as follows.

1. Four kinds of male sterile mutants, γ -60, γ -114, γ -130 and γ -165 transmitted male sterility up

to M_4 lines through mother plants at relatively high frequencies. This shows that male sterility was caused by cytoplasmic mutation.

2. The mode of segregation in male sterile types differed among the M_3 and M_4 lines produced from the completely sterile plants under open pollination. It may be partly caused by the genetic variation in the cytoplasm of mother plants.

3. The inheritance mode of the pollen restoration was investigated in four mutant lines. It may be said that two major genes were responsible for pollen restoration in all types of male sterility. Further, the modes of segregation in three F_2 populations from the mutant lines differed from the 9:6:1 ratio for male fertile (N & S.S.a), sterile (S.S.b) and complete sterile (C.S.) which was manifested in the presence of *S* cytoplasm.

4. Namely, in F_2 populations of the crosses between γ -60 and H-2002, the recessive allele in one locus was epistatic to the dominant allele in the other locus, while in the case of γ -130 or γ -165, the dominant allele in one locus was epistatic to

the recessive allele in the other locus, showing 9:3:4 and 12:3:1 ratios respectively.

5. In the cross between γ -114 and H-19, the 9:6:1 ratio was confirmed in F_2 population. From the results of the test crossing with type 'O' strains of table beet, W162-6 and sugar beet, TK-81-O, however, a different nuclear gene or genes other than *X* and *Z* genes for *S* cytoplasm, seemed to be required for the pollen restoration in the male sterilities of γ -60, γ -114 and γ -165.

6. In addition, an independent relation was indicated between the genes for pollen restoration and monogerm character under the cytoplasm of γ -114, γ -130 and γ -165, suggesting that the gene of *X* locus is not responsible for the pollen restoration in these cytoplasm.

On the basis of the results mentioned above, it may be surmised that the new genetic interrelations between nuclear genes and genetic factors of the sterile cytoplasm were established as a consequence of the cytoplasmic mutations induced by the gamma irradiation as shown in Fig. 1.