



Title	花粉稔性回復遺伝子との相互作用の型に基づくてん菜雄性不稔細胞質の異型性の検定
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), 85-95
Issue Date	1976-08-10
Doc URL	<a href="https://hdl.handle.net/2115/11886">https://hdl.handle.net/2115/11886</a>
Type	departmental bulletin paper
File Information	10(1)_p85-95.pdf



# 花粉稔性回復遺伝子との相互作用の型に基づく てん菜雄性不稔細胞質の異型性の検定<sup>1)</sup>

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51年3月19日受理)

## Identification of male sterile cytoplasm based on the pattern of interaction with pollen restoring genes in sugar beets

Tetsuo MIKAMI, Toshiro KINOSHITA  
and Man-emon TAKAHASHI

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

(Received March 19, 1976)

### 緒 言

雄性不稔を誘起する細胞質型に遺伝的変異の存する事はコムギやトモロコシで既に知られており、その進化的意義や育種の利用が論議の対象となっている (KIHARA 1967, TSUNEWAKI and ENDO 1973, BECKETT 1971)。てん菜に於いてもかかる変異性に関する報告 (OLDEMEYER 1957) はあるが、遺伝機構に就いての検討は未だなされていない。

一方、放射線処理により人為的に誘起された雄性不稔細胞質 (KINOSHITA and TAKAHASHI 1969) の遺伝的変異性に関する解析 (三上・木下・高橋 1976) から、1) 誘起型不稔細胞質には1対乃至2対の花 pollen 稔性回復核遺伝子が作用を有し、2) 稔性回復遺伝子の作用様式は自然集団起源の  $S$  細胞質下とは明らかに相違し、また作出系統間でも異なる、更に 3) 稔性回復遺伝子の種類は  $S$  細胞質に対応する  $r_{f1}$ ,  $r_{f2}$  とは異なる可能性もあり得る、4) 故に、誘起細胞質は既知の  $S$  とは異型の少なくとも  $S_{i-1}$ ,  $S_{i-2}$ ,  $S_{i-3}$  及び  $S_{i-4}$  の4型に類別出来る事が明らかとなった。

本研究はその続報として自然発見及び人為誘起の各不稔細胞質に就いて、夫々に作用する稔性回復遺伝子間の異同を調べ、同時に細胞質間の異型関係を稔性回復遺伝

子との相互作用性から確めようとしたものである。即ち或る細胞質  $S_A$  に対応する回復遺伝子  $Rf_A$  が異種起源の  $S_B$  には作用力を有さず、また  $S_B$  に対する  $Rf_B$  が  $S_A$  には働かないと云う相互作用関係があれば、 $Rf_A$  と  $Rf_B$  は異種遺伝子であり  $S_A$  及び  $S_B$  も互いに異型細胞質と看做して良いと考えられる。細胞質型と稔性回復遺伝子との間にかかる特異的な関係が存するなら不稔系統の各々に対応する不稔維持親 (O型) や稔性回復親 (Rf型) 系統を将来育成する事も可能となろう。

著者等は特定の花粉親系統を用いて稔性回復遺伝子に関する遺伝子分析を行うと共に、誘起不稔細胞質に対する稔性回復系統の選抜も試みた。選抜実験は現在継続中であるがその成績の一部も併せ、得られた結果を取纏めて報告する。

本文に入るに先立ち、検定系統の一部を御恵与下さった農林省北海道農業試験場てん菜部に対し深謝申上げる。

### 実験材料及び方法

供試した雄性不稔系統は、 $S$  細胞質型の不稔系統 W 162-A : 4 並びに放射線誘起の細胞質突然変異系統 7-60, 7-114, 7-130 及び 7-165 の5種であり、前3者の細胞質型は各々  $S$ ,  $S_{i-3}$ ,  $S_{i-4}$  また後2者は共に  $S_{i-3}$  と

1) 北海道大学農学部作物育種学教室業績

記号付けられた。

検定交雑に当たっては各不稔系統より完全不稔型個体を選び母本とし、これ等に検定系統 H-2002 及び S 細胞質型系統に対する O 型検定系統 W 162-6 並びに TK 81-O を花粉親として配した。W 162-6 は自家受精遺伝子及び母根茎葉の着色に関する遺伝子を、また TK 81-O は単胚遺伝子を夫々保有する検定系統であるが、これ等を含めて供試系統の起源や遺伝的諸特性に関しては前報(三上・木下・高橋 1976)に記載してある。

尚、本論考に於いては稔性回復核遺伝子に対して、 $Rf$  に一連のアラビア数字を付した記号を新たに与える事にし、既知の  $X, Z$  もこれに倣って各々  $Rf_1, Rf_2$  とした。

供試材料は全て北海道大学農学部実験圃場で栽植され雌性不稔型の分類は従来の規準 (NAGAO and KINO-SHITA 1962) に拠った。また花粉稔率はコットンブルー染色により検鏡調査し、百分率を以て示した。

実験結果

1. 稔性回復核遺伝子の同定

$S_{i-2}$  及び  $S_{i-3}$  細胞質を夫々保有する完全不稔型 (C.S.) 個体と O 型個体 W 162-6:1 との交雑結果は Table 1 に示す如くであり、次代 ( $F_1$ ) には C.S. 型の

外に正常型 (N), 部分不稔-a 型 (S.S.a) 及び部分不稔-b 型 (S.S.b) の各々を分離析出した。

W 162-6:1 は S 細胞質を有する C.S. 型個体と交雑するならば次代は全て完全不稔型となり、S 細胞質型系統に対する O 型 ( $Nrf_1rf_1rf_2rf_2$ ) であった (三上・木下・高橋 1976)。また、得られた  $F_1$  個体は皆花粉親由来の優性着色遺伝子を有し、母根・茎葉共に着色をみた。故に花粉稔性の回復は異種花粉の混入に起因するものではなく、W 162-6:1 にヘテロで保持されていた遺伝子、即ち  $Rf_1$  や  $Rf_2$  とは別種の遺伝子の分離に因ると看做される。

次いで、これ等の遺伝子の対数や作用の仕方を確める為に、 $F_1, F_2$  両代での雄性不稔型の分離様式を調べた。先ず、 $\gamma-60-213:69 \times W 162-6:1$  の組合せをみると  $F_1$  では  $N+S.S.a:S.S.b:C.S.=3:1:4$ 、また  $F_2$  に於いては、N 型の  $F_1$  個体の自殖により  $9:3:4$ 、C.S. 型と N 型の姉妹交雑によって  $1;1:2$  なる分離を夫々生じ (Table 1-a)、従って  $S_{i-2}$  細胞質には少なくとも 2 対の回復遺伝子  $Rf_4, Rf_5$  が作用し、これ等 2 因子の内一方の劣性アレーレ ( $rf_4$ ) が他方の優性アレーレ ( $Rf_5$ ) に対して上位に働いている事が判る。因に、 $F_2$  に分離した N 型個体の自殖により  $F_3$  系統を育成したところ、得られた系統比は期待される理論比、即ち稔性回復型 (N 及び

Table 1.  $F_1$  and  $F_2$  segregations of male sterility in the crosses between C.S. type plants from  $\gamma$ -lines and a 'O' type plant, W 162-6:1

a) Cross:  $\gamma-60-213:69(S_{i-2})^* C.S. \times W 162-6:1$

Male sterility		N+S.S.a	S.S.b	C.S.	Total	Goodness of fit			
Genotype		$Rf_4 Rf_5$	$Rf_4 rf_5$	$rf_4 Rf_5$ $rf_4 rf_5$		$\chi^2$	d.f.	P	
$F_1$	Obs.	38	15	40	93	2.17	2	0.3-0.5	
	Cal. (3:1:4)	34.88	11.63	46.50	93.01				
$F_2$	$N \otimes^{**}$	Obs.	159	63	100	322	7.54	2	0.02-0.05
		Cal. (9:3:4)	181.13	60.38	80.50	322.01			
	$N \otimes$	Obs.	268	87	107	462	0.88	2	0.5-0.7
		Cal. (9:3:4)	259.88	86.63	115.50	462.01			
	$N \otimes$	Obs.	206	81	128	415	9.02	2	0.01-0.02
		Cal. (9:3:4)	233.44	77.81	103.75	415.00			
	C.S. $\times$ N	Obs.	41	40	116	197	6.23	2	0.02-0.05
		Cal. (1:1:2)	49.25	49.25	98.50	197.00			

b) Cross: 7-165-461:203( $S_{t-3}$ ) C.S.×W 162-6:1

Male sterility		N+S.S.a	S.S.b	C.S.	Total	Goodness of fit			
Genotype		$Rf_6 rf_7$		$rf_6 rf_7$		$\chi^2$	d.f.	P	
F <sub>1</sub>	Obs.	26	1	22	49				
	Cal. (1:0:1)	27 24.50		24.50	49.00	0.51	1	0.3-0.5	
F <sub>2</sub>	N⊗	Obs.	212	22	97	331			
		Cal. (3:0:1)	234 248.25		82.75	331.00	3.27	1	0.05-0.1
	C.S.×N	Obs.	112	17	123	252			
		Cal. (1:0:1)	129 126.00		126.00	252.00	0.14	1	0.7-0.8

\* Type of cytoplasm.      \*\* Selfed.

**Table 2.** Segregation of F<sub>3</sub> lines produced from self-fertilization of male fertile (N or S.S.a) plants which were selected in the F<sub>2</sub> of the cross '7-60-213:69(C.S.)×W 162-6:1'

Types of segregation	Ratio	No. of lines observed	No. of lines expected
N+S.S.a : S.S.b : C.S.			
1 : 0 : 0	1/9	6	5.33
3 : 0 : 1	2/9	7	10.67
3 : 1 : 0	2/9	12	10.67
9 : 3 : 4	4/9	23	21.33
Total		48	48.00

$\chi^2=1.64$ , d.f.=3,  $0.5 < P < 0.7$ .

S.S.a) に固定する系統…1, N+S.S.a:C.S.=3:1なる分離を示す系統…2, N+S.S.a:S.S.b=3:1なる分離を示す系統…2, 9:3:4型の分離系統…4の比率に概ね一致し、上述の遺伝子仮説の妥当性が確認された (Table 2)。著者等は、7-60に就いて別に行った交雑試験に於いても同様のF<sub>2</sub>分離比を認めており、かかる仮定に基づくならば花粉親 W 162-6:1の遺伝子型は  $Rf_4 rf_4 Rf_5 rf_5$ であったとしなければならない。

一方、7-165-461:203×W 162-6:1の組合せに於いてはF<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>両代を通じて少数の部分不稔-b型個体の析出がみられたものの、これ等を稔性回復型(N及びS.S.a)と併せるならば、単遺伝子分離と看做して良い成績が得られた (Table 1-b)。7-165に関しては先に行った試験

でN+S.S.a:S.S.b:C.S.=12:3:1型のF<sub>2</sub>分離、即ち2因子分離が得られているが、これ等2因子( $Rf_6$ ,  $Rf_7$ )の内上位に作用する座  $Rf_6$ にのみ遺伝子分離が生じた場合、換言すればW 162-6:1が  $Rf_6 rf_6 rf_7 rf_7$ なる遺伝子型の場合には当然単因子分離が期待される筈であり、既往の2因子仮説の下で矛盾なく今回の結果を説明し得る。

尚、基本遺伝子の分離からは期待されない若干のS.S.b型個体がここに析出した原因に就いては、F<sub>3</sub>分析や適当な検定交雑等に基づく詳細な検討に俟たねばならないが、微小な作用を有する変更遺伝子の集積、或は環境要因の影響等を予想する事は出来よう。

以上の遺伝子仮定に拠るなら、W 162-6:1にヘテロ型

**Table 3.** Combined segregations between the gene for plant coloration and the gene for pollen restoration

Cross:  $\gamma$ -60-213:69( $S_{i-2}$ )\* C.S. $\times$ W 162-6:1  $F_2$

Type of cross	Plant color Male sterility	Colored		Colorless		Total	Fitness for ind. ratio			Linkage phase	R.C.V. (%)
		N-S.S.b	C.S.	N-S.S.b	C.S.		$\chi^2$	d.f.	P		
N $\otimes$ **	Obs.	161	78	61	22	322	7.56	3	0.05-0.1	c	54.2
	Cal. (3:1) (3:1)	181.13	60.38	60.38	20.13	322.02					
N $\otimes$	Obs.	252	78	103	29	462	4.19	3	0.2-0.3	c	51.3
	Cal. (3:1) (3:1)	259.88	86.63	86.63	28.88	462.02					
N $\otimes$	Obs.	209	98	78	30	415	8.43	3	0.02-0.05	c	52.8
	Cal. (3:1) (3:1)	233.44	77.81	77.81	25.94	415.00					
C.S. $\times$ N	Obs.	64	90	17	26	197	7.28	3	0.05-0.1	c	48.4
	Cal. (1:1) (3:1)	73.88	73.88	24.63	24.63	197.02					

Cross:  $\gamma$ -165-461:203( $S_{i-1}$ ) C.S. $\times$ W 162-6:1  $F_2$

Type of cross	Plant color Male sterility	Colored		Colorless		Total	Fitness for ind. ratio			Linkage phase	R.C.V. (%)
		N-S.S.b	C.S.	N-S.S.b	C.S.		$\chi^2$	d.f.	P		
N $\otimes$	Obs.	192	76	42	21	331	9.80	3	0.02-0.05	c	46.7
	Cal. (3:1) (3:1)	186.19	62.06	62.06	20.69	331.00					
C.S. $\times$ N	Obs.	104	100	25	23	252	4.91	3	0.1-0.2	c	50.8
	Cal. (1:1) (3:1)	94.50	94.50	31.50	31.50	252.00					

\* Type of cytoplasm.      \*\* Selfed.

で保持されていた  $Rf_4$ ,  $Rf_5$  及び  $Rf_6$  は  $S$  細胞質に作用する  $Rf_1$ ,  $Rf_2$  とは種類が異なり、加えてこれ等3種の遺伝子は  $S$  細胞質の下では稔性回復作用を示さないと考えられる。従って  $S_{i-2}$  及び  $S_{i-3}$  が  $S$  とは異型細胞質である事はこの様な稔性回復遺伝子との特異的な対応関係からも確められた事になる。更に、 $S_{i-2}$ ,  $S_{i-3}$ 、両細胞質に就いても作用遺伝子の内少なくとも1対は種類を異にしており、互いに異型であるとする仮説と矛盾しない。また、両交雑組合せで分離をみた回復遺伝子は何れも茎葉及び母根に関する着色遺伝子とは独立関係にあった (Table 3)。

かかる細胞質間の異型関係は  $S_{i-1}$  と  $S$  の両者間にも確認された。Table 4 に示す如く、O 型個体 TK 81-O:1 ( $Nrf_1 r f_1 r f_2 r f_2$ ) は  $S_{i-1}$  細胞質を保有する完全不稔型個体に対して O 型となっておらず、 $\gamma$ -114-778:1 $\times$ TK 81-O:1 の  $F_1$ ,  $F_2$  両代にみられた雄性不稔型の分離

様式は  $S_{i-1}$  に作用する2対の補足遺伝子  $Rf_8$  及び  $Rf_9$  が同花粉親個体にヘテロ型 ( $Rf_8 r f_8 Rf_9 r f_9$ ) で含まれていた事、従ってこれ等2因子は共に  $Rf_1$  或は  $Rf_2$  とは種類を異にする事が示唆された。尚、ここに用いた交雑集団は何れも隔離採種に基づくものであり、更に  $F_2$  では花粉親起源の単胚遺伝子 ( $m$ ) の分離に因って複胚:単胚=3:1の期待比に良く適合する分離が得られたから、先の交雑試験の場合と同様、異種花粉の混入等の実験精度上の問題はない。

一方、同組合せの  $F_2$  に於いて稔性回復性と胚数性との間に  $S$  細胞質下で検出される如き顕著な連鎖関係 (NAGAO, TAKAHASHI and KINOSHITA 1962) が認められなかった事は、 $Rf_8$  及び  $Rf_9$  が  $m$  と連鎖する  $Rf_1$  とは別種の遺伝子である事を裏付ける証左と云えよう (Table 5)。唯、両形質の関係に就いては ROUNDY and THEURER (1974) によってテーブルビート 'Ruby

**Table 4.** F<sub>1</sub> and F<sub>2</sub> segregations of male sterility in the cross between a C.S. type plant from 7-114 and a 'O' type plant, TK 81-O:1

Cross: 7-114-778:1(S<sub>i-1</sub>)\* C.S.×TK 81-O:1

Male sterility		N+S.S.a	S.S.b	C.S.	Total	Goodness of fit		
Genotype		Rf <sub>8</sub> Rf <sub>9</sub>	Rf <sub>8</sub> rf <sub>9</sub> rf <sub>8</sub> Rf <sub>9</sub>	rf <sub>8</sub> rf <sub>9</sub>		χ <sup>2</sup>	d.f.	P
F <sub>1</sub>	Obs.	32	68	60	160	13.40	2	0.01-0.001
	Cal. (1:2:1)	40.00	80.00	40.00	160.00			
N×N	Obs.	26	16	6	48	0.08	1**	0.7-0.8
	Cal. (9:6:1)	27.00	18.00	3.00	48.00			
F <sub>2</sub> C.S.×N	Obs.	36	65	40	141	1.09	2	0.5-0.7
	Cal. (1:2:1)	35.25	70.50	35.25	141.00			
C.S.×N	Obs.	14	27	16	57	0.30	2	0.8-0.9
	Cal. (1:2:1)	14.25	28.50	14.25	57.00			

\* Type of cytoplasm.

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

**Table 5.** Combined segregations between the gene for monogerm and the gene for pollen restoration in F<sub>2</sub> populations of the cross '7-114-778:1 C.S.×TK 81-O:1'

Type of cross	Germ type	Multigerm		Monogerm		Total	Fitness for ind. ratio			Linkage phase	R.C.V. (%)
	Male sterility	Fertile	Sterile	Fertile	Sterile		χ <sup>2</sup>	d.f.	P		
N×N	Obs.	17	14	9	8	48	2.91	3	0.3-0.5	r	51.9
	Cal. (9:7) (3:1)	20.25	15.75	6.75	5.25	48.00					
C.S.×N	Obs.	70	28	31	12	141	3.13	3	0.3-0.5	r	49.5
	Cal. (3:1) (3:1)	79.31	26.44	26.44	8.81	141.00					
C.S.×N	Obs.	28	12	13	4	57	1.21	2*	0.5-0.7	r	45.3
	Cal. (3:1) (3:1)	32.06	10.69	10.69	3.56	57.00					

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

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

Queen'の交雑後代或は黄葉突然変異体系統より由来した稔性回復遺伝子 (Rf<sub>2</sub> 及び Rf<sub>3</sub>) は夫々単胚遺伝子と独立関係にある事が報告されている。併し、著者等がこれ迄に用いた S 細胞質に関しては未だ単純優性の稔性回復遺伝子は見だされておらず、今回扱った S, S<sub>i-2</sub>, S<sub>i-3</sub> 及び S<sub>i-4</sub> に対する稔性回復遺伝子も全てこれ等の

Rf<sub>2</sub> 及び Rf<sub>3</sub> とは異なるものであろう。

各回復遺伝子間の相違性に就いては、複胚系統 H-2002 を花粉親とした交雑試験からもこれを裏付ける成績が得られた。Table 6 に示す如く、S 細胞質型の完全不稔型個体 W 162-A:4 を母本として H-2002:5 との検定交雑を行ったところ、次代には部分不稔-b 型と完

全不稔型が略等頻度で分離し、故に H-2002:5 は  $Rf_1$  座或は  $Rf_2$  座の何れか一方が劣性ホモ型で他方がヘテロ型 ( $Rf_1 rf_1 rf_2 rf_2$  或は  $rf_1 rf_1 Rf_2 rf_2$ ) なる遺伝子構成であった事が判る。然るに  $S_{i-1}$  型の完全不稔型個体 7-130-419:581 或は 7-165-465:473 を母本とした場合には次代 ( $F_1$ ) の分離は N+S.S.a:S.S.b=1:1 となり、また  $F_2$  に於いては N 型同士の姉妹交雑により N+

S.S.a:S.S.b:C.S.=12:3:1, N 型と S.S.b 型の交雑によって 4:3:1 の比が夫々得られ、共通の花粉親個体 H-2002:5 の遺伝子型は上位の座 ( $Rf_6$ ) がヘテロで他方 ( $Rf_7$ ) が優性ホモ ( $Rf_6 rf_6 Rf_7 Rf_7$ ) と推定された。即ち先に述べた  $Rf_6$  に加え  $Rf_7$  に就いても  $Rf_1$  及び  $Rf_2$  とは別種の遺伝子と看做された訳である。

同様の成績は H-2002:6 を特定花粉親とした交雑に

**Table 6.**  $F_1$  and  $F_2$  segregations of male sterility in the crosses between C.S. type plants with different cytoplasm, and a pollen parent, H-2002:5

a) 7-130-419:581 ( $S_{i-1}$ )\* C.S.×H-2002:5

Generation		Male sterility			Total	Goodness of fit			
		N+S.S.a	S.S.b	C.S.		$\chi^2$	d.f.	P	
$F_1$	Obs.	39	33	0	72	0.50	1	0.3-0.5	
	Cal. (1:1:0)	36.00	36.00	0.00	72.00				
$F_2$	N×N	Obs.	35	10	4	49	0.33	1**	0.5-0.7
		Cal. (12:3:1)	36.75	9.19	3.06	49.00			
	S.S.b×N	Obs.	40	33	13	86			
		Cal. (4:3:1)	43.00	32.25	10.75	86.00			

b) 7-165-465:473 ( $S_{i-1}$ ) C.S.×H-2002:5

Generation		Male sterility			Total	Goodness of fit			
		N+S.S.a	S.S.b	C.S.		$\chi^2$	d.f.	P	
$F_1$	Obs.	30	26	0	56	0.29	1	0.5-0.7	
	Cal. (1:1:0)	28.00	28.00	0.00	56.00				
$F_2$	N×N	Obs.	49	19	15	83	22.14	2	<0.001
		Cal. (12:3:1)	62.25	15.56	5.19	83.00			

c) W 162 A : 4 (S) C.S.×H-2002:5

Generation		Male sterility			Total	Goodness of fit		
		N+S.S.a	S.S.b	C.S.		$\chi^2$	d.f.	P
$F_1$	Obs.	2	67	46	115	4.60	1***	0.02-0.05
	Cal. (0:1:1)	0.00	57.50	57.50	115.00			

\* Type of cytoplasm.

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

\*\*\* N, S.S.a and S.S.b were pooled in the calculation of chi-square.

**Table 7.** F<sub>1</sub> and F<sub>2</sub> segregations of male sterility in the crosses between C.S. type plants with different cytoplasm, and a pollen parent, H-2002:6

a) 7-114-778:727 (S<sub>i-1</sub>)\* C.S.×H-2002:6

Generation	Male sterility			Total	Goodness of fit			
	N+S.S.a	S.S.b	C.S.		χ <sup>2</sup>	d.f.	P	
F <sub>1</sub>	Obs.	6	53	38	97	4.55	1**	0.02-0.05
	Cal. (0:1:1)	0.00	48.50	48.50				

b) 7-130-419:544 (S<sub>i-3</sub>) C.S.×H-2002:6

Generation	Male sterility			Total	Goodness of fit				
	N+S.S.a	S.S.b	C.S.		χ <sup>2</sup>	d.f.	P		
F <sub>1</sub>	Obs.	72	31	14	117	11.17	2	0.001-0.01	
	Cal. (2:1:1)	58.50	29.25	29.25					117.00
F <sub>2</sub>	N×N (12:3:1)	Obs.	85	41	10	136	12.52	2	0.001-0.01
		Cal.	102.00	25.50	8.50				
	S.S.b×N (4:3:1)	Obs.	22	19	3	44	0.00	1***	1.0
		Cal.	22.00	16.50	5.50				
	C.S.×N (2:1:1)	Obs.	79	47	56	182	4.05	2	0.1-0.2
		Cal.	91.00	45.50	45.50				

c) W 162-A:4(S) C.S.×H-2002:6

Generation	Male sterility			Total	Goodness of fit			
	N+S.S.a	S.S.b	C.S.		χ <sup>2</sup>	d.f.	P	
F <sub>1</sub>	Obs.	5	23	21	49	1.00	1**	0.3-0.5
	Cal. (0:1:1)	0.00	24.50	24.50				

\* Type of cytoplasm.

\*\* N, S.S.a and S.S.b were pooled in the calculation of chi-square.

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

於いても得られており、この場合には S と S<sub>i-3</sub> 及び S<sub>i-4</sub> と S<sub>i-5</sub> との間で夫々少なくとも 1 対の Rf 遺伝子が種類を異にする可能性が示唆された (Table 7)。

各雄性不稔細胞質型及び稔性回復核遺伝子に関して、これ迄に明らかとなった異同の関係を括めて図示すると Fig. 1 の如くなる。

## 2. 花粉稔性回復型の選抜

前項では主に S 細胞質型系統に対する O 型 W 162-6

及び TK 81-O を検定親として稔性回復 遺伝子の分析を試みたが、ここで推定された遺伝子仮説の妥当性を確める為には実際に各細胞質型に対応し期待される遺伝子型の O 型乃至 Rf 型を育成する事が必要である。著者等は現在 N 細胞質型の集団中よりこれ等の O 型或は Rf 型を選抜すべく検定交雑を進めているが、これとは別に 7-60-213:69×W 162-6:1 の交雑組合せの F<sub>3</sub> 集団から S<sub>i-2</sub> 型に対する 6 種の Rf 型系統 (S<sub>i-2</sub> Rf<sub>4</sub> Rf<sub>4</sub> Rf<sub>5</sub> Rf<sub>5</sub>)

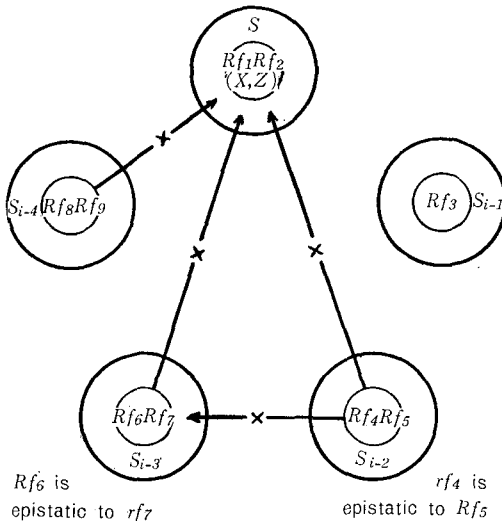


Fig. 1. Genic scheme and identification of pollen restoring genes in relation to different types of cytoplasm.

を选拔し得た。唯、ここに得られた6系統は何れも  $S_{i-2}$  型の不稔細胞質を保有するものであり、加えて系統内の花粉稔性変異をみるなら Table 8 の No. 191 や No. 195 の如く既往の2遺伝子仮説からは出現が期待されない様な低稔性個体を僅か乍ら分離した系統も認められた。これは花粉稔性回復には主働遺伝子以外にも各種の変更遺伝子や環境要因等が影響を及ぼしている為と考えられ、特に遺伝的純度の高いO型やRf型を选拔育成する際にはこれ等の点にも充分な考慮が払われるべき事を示している。

尚、前項に於い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みられ、また  $r-114-778:727 \times H-2002:6$  及び  $W 162 A:4 \times H-2002:6$  の両交雑組合せで基本遺伝子の分離からは原則的に出現が期待されない高稔性個体が若干析出したが、これも上述の理由に因ると看做される。

一方、 $F_3$  中には No. 185 や No. 230 の如く花粉稔率が60%以上に固定している系統も同時に得られた。これ等は今後 Rf 型の検定系統として利用出来る。

Table 8. Frequency distribution of pollen fertility in six  $F_3$  lines showing partial or complete pollen restoration in the cross '7-60-213:69 (C.S.) $\times$ W 162-6:1'

F <sub>3</sub> line	Pollen fertility (%)										Total
	99-90	89-80	79-70	69-60	59-50	49-40	39-30	29-20	19-10	9-0	
131	33 (83)*	3 (8)	1 (3)	2 (5)	0 (0)	1 (3)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	40
182	15 (42)	3 (8)	3 (8)	5 (14)	2 (6)	3 (8)	3 (8)	1 (3)	0 (0)	1 (3)	36
185	17 (94)	0 (0)	1 (6)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	18
191	13 (62)	3 (14)	2 (10)	1 (5)	0 (0)	0 (0)	1 (5)	0 (0)	0 (0)	1 (5)	21
195	15 (50)	4 (13)	3 (10)	4 (13)	2 (7)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (3)	1 (3)	30
230	18 (72)	3 (12)	3 (12)	1 (4)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	25

\* The percentage was given in the parenthesis.

論 議

著者等は先に放射線誘起の各雄性不稔細胞質と夫々に対応する稔性回復核遺伝子との相互作用様式から、誘起細胞質が何れも自然発見のS細胞質とは異型で、 $S_{i-1}$ 、 $S_{i-2}$ 、 $S_{i-3}$ 、及び  $S_{i-4}$  なる4型に類別され得る事を推論した。

本論考では以上の遺伝子仮説の妥当性を検証し、更に各稔性回復遺伝子間の異同関係を検討したが、ここに扱った  $S_{i-2}$ 、 $S_{i-3}$ 、及び  $S_{i-4}$  に関する限り各々の細胞質に作用を現わす稔性回復遺伝子の組はS細胞質に対する  $Rf_1$  及び  $Rf_2$  の組とは異なっていた。即ち検定花粉親として用いたO型個体 W 162-6:1 は  $S_{i-2}$  に対応する  $Rf_4$  及び  $Rf_5$  並びに  $S_{i-3}$  に対する  $Rf_6$  を、また TK

81-O:1は $S_{i-4}$ に作用する $Rf_8$ 及び $Rf_9$ を夫々ヘテロ型で保持しており (Table 1, 4), これ等の回復遺伝子は同花粉親に劣性ホモ型で維持されているところの $Rf_1$ 及び $Rf_2$ とは種類を異にしている。従って同O型個体はS細胞質以外に対してはO型としての作用を示さぬ訳であった。

更にH-2002を花粉親とした検定交雑 (Table 6, 7) や、単胚遺伝子との連鎖分析の結果 (Table 5) よりも誘起型細胞質には $Rf_1$ 以外の稔性回復遺伝子の関与する事を示す傍証が得られた。これ等の成績に基づくならば、少なくとも $S_{i-2}$ ,  $S_{i-3}$ 及び $S_{i-4}$ がSとは異型の細胞質であるとするのが稔性回復遺伝子との対応性からも妥当と考えられよう。

誘起不稔細胞質に $Rf_1$ 及び $Rf_2$ 以外の新たな稔性回復核遺伝子の組が対応し、細胞質型と回復遺伝子間の相互作用関係に特異性の存する事は先にコムギやトウモロコシ (KIHARA 1951, 1967, BECKETT 1971) で見出された事例に類似している。併しコムギやトウモロコシに於いては細胞質や稔性回復核遺伝子に関する遺伝変異を専ら異属, 異種, 或は異品種に求めており、てん菜の場合とはその点で様相を異にしている。即ち、てん菜ではガンマ線照射を施し細胞質突然変異を誘起せしめる事によって、N細胞質型の同一品種内から異型細胞質を得る事が出来た訳であり、しかも夫々に作用する稔性回復遺伝子も原系統を含む既存系統中に広く保持されていた。

従って、各細胞質に対応する稔性回復遺伝子の各々の組に就いて、劣性型或は優性型を固定せしめれば、各不稔細胞質型に対するO型 (雄性不稔維持親) 或はRf型 (稔性回復親) を育成出来る筈であり、実際に $\gamma$ -60-213:69×W 162-6:1のF<sub>3</sub>集団よりは $S_{i-2}$ 型に対するRf型が選抜された (Table 2)。

併し、花粉稔性の回復性は恒に少数の主働遺伝子間の相互作用のみに基づいているとは云えない。例えばNIELSON等 (1967) は遺伝的純度の高い完全不稔型系統を育成せんとする場合に完全不稔型とO型の夫々が保有する変更遺伝子間の相互作用が問題となる事を指摘しており、本実験に於いても遺伝解析に当たっては主働遺伝子に加えて、かかる変更遺伝子や環境要因に因る変異を無視し得ぬ事が示された (Table 8)。また、KNAPP (1969) は4種の異なる雄性不稔個体と複数の花粉親とのpair-crossを行って、次代に於ける各雄性不稔型の出現頻度が顕著に異なる結果を得、それが雄性不稔に関する遺伝子構成の多様性に因ると推論している。従って、各不稔細胞質に対する稔性回復遺伝子に就いてのより精度

の高い遺伝分析には所謂 isoplasmic な系統を育成して検定系統として用いる事も一法であろう。

また、細胞質の異型性が認められた誘起不稔細胞質はトウモロコシで提起されている複数の異型不稔細胞質の混合使用 (Multiplasm 方式) を将来てん菜に適用する場合には欠くべからざる育種材料とならう。

## 摘 要

1) 放射線誘起の雄性不稔細胞質型 $S_{i-2}$ ,  $S_{i-3}$ 及び $S_{i-4}$ に就いて自然発見のS細胞質型との異同関係を検証し、併せて夫々に作用する稔性回復核遺伝子の同定を行う為に、S細胞質型系統に対するO型W 162-6及びTK 81-Oを用いた検定交雑を行った。その結果、ここに供試したO型個体 ( $Nrf_1rf_1rf_2rf_2$ ) は、 $S_{i-2}$ に作用を現わす2遺伝子 $Rf_4$ 及び $Rf_5$ ,  $S_{i-3}$ に対応する2遺伝子の内の上位の遺伝子 $Rf_6$ 、並びに $S_{i-4}$ に対する2対の補足遺伝子 $Rf_8$ 及び $Rf_9$ の何れかの組をヘテロ型で保有していた事が示された。従ってこれ等の回復遺伝子は同O型に劣性ホモ型で保持されていたところの $Rf_1$ 及び $Rf_2$ とは種類を異にし、しかもS細胞質に対しては稔性回復作用を有さぬ故に $S_{i-2}$ ,  $S_{i-3}$ 及び $S_{i-4}$ はSとは異型の細胞質であると推定された。また、 $S_{i-2}$ と $S_{i-3}$ 間でも稔性回復遺伝子の種類が少なくとも1対は異なっており、両細胞質は互いに異型である可能性が高い。

2) かかる稔性回復遺伝子の相違に就いては検定系統H-2002を花粉親とした交雑実験からも傍証が得られ、更に胚数性との連鎖分析に於いても、少なくとも $Rf_8$ 或は $Rf_9$ と単胚遺伝子 ( $m$ ) との間には $Rf_1$ と $m$ の間に見出される如き顕著な連鎖関係は認められなかった。

3) 交雑組合せ $\gamma$ -60-213:69 (C.S.)×W 162-6:1のF<sub>3</sub>集団から $S_{i-2}$ 細胞質型に対する稔性回復型 ( $S_{i-2}$ ,  $Rf_4Rf_4Rf_5Rf_5$ ) が選抜された。これ等のRf型中には系統内に低稔性個体を僅かF<sub>2</sub>分離するものも含まれており、稔性の回復にはここに解析を試みた主働遺伝子の外に変更遺伝子や環境要因が影響を及ぼしている可能性が考えられた。特にこれ等の要因は今後各不稔細胞質型に対するO型やRf型を選抜育成せんとする場合に問題とならうが、一方花粉稔率60%以上に固定したRf型系統も今回同時に得られており、これは直ちに細胞質型の異型性判別の為の検定系統として用いられよう。

## 引用文献

BECKETT, J. B. (1971): Classification of male-ster-

- ile cytoplasm in maize (*Zea mays* L.). *Crop sci.* **11**: 724-727.
- KIHARA, H. (1951): Substitution of nucleus and its effect 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.
- KNAPP, E. (1969): Zur Genetik der plasmatisch kontrollierten Pollensterilität der Zuckerrübe. *I. I. R. B.* **4**(3): 147-159.
- 三上哲夫・木下俊郎・高橋萬右衛門 (1976): 放射線誘起のてん菜雌性不稔細胞質にみられた遺伝的変異性. 北大農学部邦文紀要. **10**(1): 1-12
- 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.
- NIELSON, K. and NEMAZI, J. (1967): Selection for the type O character in *Beta vulgaris*. *J. Am. Soc. Sugar Beet Tech.* **14**: 368-376.
- OLDEMEYER, R. K. (1957): Sugar beet male sterility. *J. Am. Soc. Sugar Beet Tech.* **9**: 381-386.
- ROUNDY, T. E. and THEURER, J. C. (1974 a): Inheritance of a yellow leaf mutant and a pollen fertility restorer in sugarbeet. *Crop Sci.* **14**: 62.
- ROUNDY, T. E. and THEURER, J. C. (1974 b): Linkage and inheritance studies involving an annual pollen restorer and other genetic characters in sugarbeets. *Crop Sci.* **14**: 230-232.
- TSUNEWAKI, K. and ENDO, T. (1973): Genetic relatedness among five cytoplasmic factors in *Triticum* and *Aegilops*. *Proc. IV Int. Wheat Genet. Symp.*: 391-397.
- irradiation. The present paper dealt with the identification of nuclear genes required for pollen restoration under the three types of induced sterile cytoplasm,  $S_{i-2}$ ,  $S_{i-3}$  and  $S_{i-4}$ .
- The results obtained were as follows.
- 1) A test plant used for pollen parent, W 162-6:1 possessed the genotype of  $Nrf_1rf_1rf_2rf_2$  and was crossed with complete sterile plants from  $\gamma$ -60 ( $S_{i-2}$ ) and  $\gamma$ -165 ( $S_{i-3}$ ). The offsprings of the both crosses segregated into normal (N), partial sterile (S.S.a), sterile (S.S.b) and complete sterile (C.S.), indicating that the pollen parent was heterozygous for restoring genes other than  $Rf_1$  and  $Rf_2$ , which formerly were designated as X and Z and effective in S cytoplasm.
  - 2) Segregation patterns in progenies of the cross,  $\gamma$ -60-213:69 C.S.  $\times$  W 162-6:1, were satisfactorily explained by the postulation of an epistatic relation between genes,  $Rf_4$  and  $Rf_5$  (Table 1-a, 2).
  - 3) In the segregating populations from the cross,  $\gamma$ -165-461:203 C.S.  $\times$  W 162-6:1, it was assumed that the gene  $Rf_6$  which shows the epistasis to  $rf_7$  was responsible for the pollen restoration (Table 1-b). In addition, three sets of pollen restoring genes were revealed to have the specific interaction with three kinds of cytoplasm, S,  $S_{i-2}$  and  $S_{i-3}$ , respectively. Therefore, the genotype of W 162-6:1 was estimated as homozygous recessive for  $Rf_1$ ,  $Rf_2$  and  $Rf_7$ , and heterozygous for  $Rf_4$ ,  $Rf_5$  and  $Rf_6$ , namely,  $Nrf_1rf_1, rf_2rf_2, Rf_4rf_4, Rf_5rf_5, Rf_6rf_6, rf_7rf_7$ .
  - 4) In the crossing experiment between  $\gamma$ -114-778:1 C.S. and TK 81-O:1, it was confirmed that the genes effective in  $S_{i-4}$  cytoplasm were different from those in S cytoplasm and were assigned  $Rf_8$  and  $Rf_9$  (Table 4). Further, an independent association was established between the pollen restoring gene or genes in  $S_{i-4}$  and the gene for monogerm character (Table 5).
  - 5) Different relations between the sets of pollen restoring genes and the cytoplasmic factors were recognized among S,  $S_{i-3}$  and  $S_{i-4}$ , in the progenies of the crossings with specific pollen parents, H-2002:5 or H-2002:6 (Table 6, 7). Based on the above experimental results, the interrelation among the genes and the cytoplasmic factors are indicated diagrammatically as shown in Fig. 1. It was confirmed that the specific set of pollen restoring genes corresponds to the specific cytoplasm both

### Summary

In the previous report, the authors proposed a working hypothesis on the presence of genetic variation in cytoplasm types induced by gamma-

in spontaneous and induced cytoplasm.

6) In the  $F_3$  pedigrees of the crosses between 7-60-213:69 C.S. and W 162-6:1, two lines, No. 185 and No. 230 showed complete pollen restoration under  $S_{i-2}$  cytoplasm, while the restoration in No. 182, No. 191 and No. 195 were imperfect or

insufficient (Table 8). It was considered that the presence of some nuclear gene or genes other than fundamental genes of pollen restoration and the influence of environmental factors might alter the degree of male sterility.