

I. 緒 論

(I) 研究実施の背景

1. 北海道においても一代雑種の育成が進み、実用の段階に入った。

とうもろこしの一代雑種の利用が本格的に実用化されたのは、アメリカにおいて、1933 年ころからであった (SPRAGUE¹⁴⁹) -1955)。わが国における一代雑種の育成は比較的早く、1942 年には土井健治郎氏が品種間交雑種「真交 13 号」(飼料用) を発表したのが最初であろう (土井³¹) -1942)。和田忠雄氏が 1945 年に、品種間交雑種「札交 130 号」(子実用) の育成をしたが、これらの交雑種は、本格的採種が行なわれず、普及されなかったといわれている。

長野県桔梗原試験地において育成された品種間交雑種「長交 160 号」および「長交 202 号」の採種が、長野県において、1949 年に、約 24 ha 実施されたのが、わが国における本格的交雑種の最初である (浦野¹⁷³) -1956)。北海道においても、1952 年に、系統品種間交雑種 2 種、複交雑種 3 種の育成をみてより (中村、長谷川¹²⁴) -1952)、複交雑種三系交雑種、単交雑種、単交雑品種間交雑種など、主として自殖系統間一代雑種が多く育成された。(館、及川¹⁶⁶) -1954、館、田辺、桑品¹⁶⁸) -1958、戸田ほか¹⁷²) -1958)。これらの組合せは、現在、北海道内において約 100 ha の採種圃が経営されており、年間約 20 万 kg 以上の種子の生産が行なわれ、年ごとに増加の傾向をたどっている (館¹⁶⁵) -1961)。

2. 一代雑種の採種における最大の隘路は、除雄作業である。

複交雑種の採種には、自殖系統間と単交雑種間との 2 段階の交配操作が必要であり、除雄作業はもっぱら人力に依存している。特に、複交雑種圃場においては、草丈が高く、人力の作業は非常に困難をとまうものである。除雄は、通常、1 つの圃場では、2 週間内外の夏季短期間に集中的に実施せざるを得ず、その期間に降雨があった後の高温多湿の条件のもとでは、とうもろこしの開

花は急激に増加し、ために、除雄作業はさらに困難を加えるのが通例であり、種子の品質を低下させる原因ともなっている。また、除雄にともなつて、1~2 枚の生葉も引抜かれる場合も多く、種子収量に対してかなりの減収を与えていることも多くの報告がある (LEONARD & KIESELBACH¹¹⁴) -1932, DANGAN & WOODWORTH³²) -1935, BORGESON¹⁰) -1943, KIESELBACH¹⁰⁴) -1945) そのうえ、除雄による損傷部位に黒穂病などの発生により、収量の半減した場合も観察されている (JENSEN & CHRISTENSEN⁹⁴) -1935, KIESELBACH¹⁰⁴) -1945)。

3. 除雄作業の単純化の研究や薬剤による雄性不稔の誘発に関する研究はよい成果をあげなかった。

一代雑種の本格的採種が始められるにあつて、多くの研究者は、除雄をしないで交雑種子を得ようとし、交雑種子と自殖種子の比重差により分離しようとする試み、または、種皮の色彩の濃淡による分類を試みたが、よい結果は得られなかった (JONES, D. F. & MANGELSDORF⁷³) -1951)。化学薬剤により花粉機能を失わせる研究は、一応の目的は達したが、植物体に与える傷害が大きく、実用にならなかった (JONES, D. F. & MANGELSDORF⁷³) -1951)。近年になり maleichydrazide によって雄性不稔を誘発する実験は、新しい希望を与えたが、植物体の生長過程における特定のごく短い期間に集中処理することは、個体変異の大きいとうもろこしにおいては、大量の採種圃に利用することはむづかしく、実用性は低いものであった (NYLOR¹²⁶) -1950, BRASFIELD & ZUKEL¹¹) -1957, 館、広瀬¹⁶⁷) -1957)。トマトなどの園芸作物で実用化されている核遺伝子に起因する雄性不稔を利用する試みは、多くの不稔遺伝子は、ほかの形質に関与する遺伝子と連鎖関係にあり、不稔遺伝子のみを分離利用するのは困難であった (JUNGENHEIMER¹⁰²) -1951)。

4. 細胞質雄性不稔の利用が除雄の根本的な解決策として登場した。

植物において、形質の発現に細胞質が関与することを最初に注目したのは CORRENS, C. (1908) であるといわれている。亜麻において細胞質の支

配が遺伝子と共存して存在することを証明してより、多くの植物においても細胞質不稔は注目を浴びるようになった (BATESON & GAIRDNER³⁾ -1921, CHITTENDEN²⁸⁾ -1927, GAIRDNER⁵⁶⁾ -1929)。とうもろこしにおいては、1931年に RHOADES, M.M.により発見されてより (RHOADES^{136), 137)} 1931, 1933), 多くの起源から細胞質雄性不稔個体が発見された。RHOADESの材料は消失したが、その後1937年に JENKINS, M.T.が LINDSTROM, E.W.から分譲を受けた「iojapstock」×「teopod」より分離育成した材料を「S型」と称し、1944年に ROGERS, J.S.がテキサス州において Mexanjune より発見し、MANGELSDORF, P.C.が育成したのを「Texas型」または「T型」と称し、1948年に BRIEGER, F.G.が South-American 品種より発見したのを、JONES, D.F.が育成した系統を「B型」と称している (RHOADES¹³⁸⁾ -1952, JONES, D.F. (ほか⁸⁰⁾ -1957-a)。その後、各地において、続々と発見され、現在報告されているものだけでも30種におよぶに至った (SCHWARZ¹⁴³⁾ -1952, LENG & BAUMAN¹¹³⁾ -1955, JONES, D.F.⁸²⁾ -1957-a, b, BRIGGLE¹³⁾ -1957, STINSON¹⁵³⁾ 154) -1960, -a, b, DUVICK³⁶⁾ -1958-a, GROSMAN⁵⁹⁾ 60) 61) -1959-a, b, c)。かくして、細胞質雄性不稔の一代雑種への利用が、除雄に対する決定的な解決策として登場した。しかし、実用過程においては、不稔性が種子親によって受け継がれるため、採種過程では好都合であるが、最終段階である一般栽培圃場においては、花粉が飛散しないことになる。すなわち、たまねぎ、てんさいなどの栄養生長器官を利用の対象とする作物では、問題にならないのであるが、子実を対象とする作物では花粉の飛散がなければ受精は行なわれず、子実の生産ができないことになる。JONES, D.F.は細胞質雄性不稔を回復する核遺伝子の存在に注目し、細胞質遺伝子 (Plasmogene) と核遺伝子 (Chromogene) の相互の関係を重視する研究の成果を多く発表した (JONES, D.F.⁷²⁾ 74) 75) 76) 77) 78) 79) -1950, 1951-a, b, 1952, 1954, 1956-a, b), この稔性を回復する核遺伝子と不稔細胞質をあわせ利用すること、すなわち、採種過程では雄穂を不稔とし、一般栽培過程では核遺伝子の働きによって花

粉を飛散するような組合せを育成することが可能であり、子実を対象とする作物の一代雑種育種へ不稔細胞質を利用することができると考えられた。このような過程を経て、稔性回復能力をもつ材料の検出が活発に行なわれた。主として、アメリカの育種計画に組み入れられている北方系デント種には、稔性回復能力をもつ材料に乏しく (FINDLEY⁵⁰⁾ -1953, EDWARDS⁴⁷⁾ -1955, ECKHARDT⁴⁸⁾ -1956, THOMAS & JOHNSON¹⁷⁰⁾ -1956, BUCHERT²²⁾ 23) -1959-e, f, JOSEPHSON⁹⁸⁾ 99) -1960, BROOK¹⁴⁾ -1961), 一方、アメリカ以外の地域に在来する南方系品種には、これが数多く見いだされている (SUTO¹⁶⁴⁾ -1958, BIANCHI & MARCHESOI⁶⁾ -1958, CORNU³⁰⁾ -1958, JOSEPHSON⁹⁸⁾ 99) -1960, 農技研生理遺伝部¹³⁰⁾ 131) -1961, 1962, MERCADO & JOSENA¹¹⁷⁾ -1961, GOMEZ & MERCADO⁵⁷⁾ -1962-a, 町田, ほか¹¹⁶⁾ -1963)。

一方、ある細胞質に対しては稔性を回復する能力をもつ系統は、必ずしもほかの細胞質不稔にも稔性回復するとは限らず、細胞質間で差異があることが見いだされた (JONES & MANGELSDORF⁷³⁾ -1951)。上述の30種に余る材料のうち、どの材料が一番安定し、実用性があるかについて検討されつつあり、細胞質間の類型化が試みられているが、いまだ全材料について究明されているわけではない (JONES⁷⁹⁾ 84) -1956-b, 1958-a, BRIGGLE¹²⁾ 13) -1956, 1957, CORNU³⁰⁾ -1958, JONES, D.F. (ほか⁸⁰⁾ -1957-a, BUCHERT¹⁷⁾ 20) 25) -1958, 1959-c, 1961, JOSEPHSON & JENKINS⁹⁶⁾ 97) -1957-a, b, JOSEPHSON⁹⁸⁾ 99) -1960-a, b, DUVICK³⁶⁾ -1958-a, GROSMAN⁶¹⁾ -1959-c, STINSON¹⁵³⁾ 154) 155) 156) 157) 158), 1960-a, b -1961-a, b, c, 1962-a, MERCADO & GOMEZ¹¹⁸⁾ -1963)。現状において、JONES, D.F. & STINSON⁸⁰⁾ (1960)は、大部分がS型かT型に類型され、そうでない型は、起源を teosint の細胞に求めることができることを示唆している。目下のところ、Texas型が一番実用性が高いのではないかと多くの意見が多い。

(Ⅱ) Texas 型雄性不稔に関する研究の展望

上述のように、多くの不稔細胞質のうち最も育種への利用の可能性が高いと判断され、実用化されつつあるのはT型である。本研究と関連する事

項の文献を展望する。

稔性回復遺伝子の遺伝行動に関する研究は多く、単純優性遺伝子の行動をとるとの事例 (ROGERS & EDWARDSON¹⁴⁰⁾-1952, ROGERS¹⁴¹⁾-1954, ECKHARDT⁴⁵⁾-1954, EDWARDSON⁴⁷⁾-1955, JONES, D. F.⁷⁸⁾-1956-a, BLICKENFAST (ほか⁷⁾ ⁸⁾ ⁹⁾-1956-a, b, 1958, JONES, D. F. (ほか⁸⁰⁾-1957-a, THOMAS & JOHNSON¹⁷⁰⁾-1956, BUCHERT¹⁸⁾ ¹⁹⁾-1959-a, b), 優性遺伝子2対により支配されるとする補足遺伝子説 (BRUNSON¹⁶⁾-1954, SNYDER¹⁴⁷⁾ ¹⁴⁸⁾-1954, 1955, ANDERSON & DUVICK¹⁾-1956, DUVICK³³⁾-1956, DUVICK³⁴⁾ ³⁵⁾ ³⁸⁾ ³⁹⁾-1957-a, b, 1959-a, b, GROSMAN⁵⁹⁾ ⁶⁰⁾-1959-a, b, BECKETT⁴⁾ ⁵⁾-1959, 1962, JOSEPHSON⁹³⁾-1960-a), 重複遺伝子の行動をとる事例 (JONES, D. F.⁷⁸⁾ ⁸²⁾ ⁸³⁾-1956-a, 1957-a, b, GROSMAN⁵⁹⁾ ⁶⁰⁾-1959-a, b), 生育環境のよい季節には1つの優性遺伝子の働きで稔性を回復するが、不良環境においては2つの優性遺伝子を必要とすると唱える説 (JONES, D. F. (ほか⁸⁰⁾-1957-a) など、種々雑多な事例や説が提唱されてい、統一した説明を与えることができない。これら多くの実験結果の不一致は、一部においては、実験の不備を指摘することができる場合もあるが、主として、稔性回復遺伝子の発現が生育環境によって変更されること、少数ではあるが分離集団内に発生する部分回復個体の取扱いが研究者により異なっていること、あるいは、検定親となる種子親の遺伝子型を無視している傾向、逆に、稔性回復系統の表現型は常に稔性であるために育成過程において、稔性回復遺伝子についての選抜がされていないことが考えられ、個々の供試材料の同型接合度 (Homozygosis) に関する疑問などのいくつかの原因が考えられる。

不稔細胞質の雄穂の稔性以外の農業形質におよぼす影響に関する研究は、主として、米国の研究者が行なってきたのであるが、収量に関しては、T型不稔組合せが正常細胞質の組合せに比べて多収であるとの報告 (ROGERS & EDWARDSON¹⁴⁰⁾-1952, ROGERS¹⁴¹⁾-1954, JONES (ほか⁸⁰⁾-1957-a, CHINWUBA (ほか²⁷⁾-1961) もあり、差異なしとの報告 (JONES & MANGELSDORF⁷³⁾-1951, JONES, D. F.⁷⁵⁾-1951-b, NEAL & STROMEN¹²⁷⁾-1956) もあり、収量に関しては、T型細胞質は影響がないかむしろ多収であるとする

事例が多い。しかし不利な影響を与えていると判断される場合も見出され (DUVICK³⁷⁾-1958-b, MEYER & COX¹¹⁹⁾-1960), 一方、細胞質と地域、年、組合せなどの交互作用が有意であった事例を DUVICK³⁷⁾ (1958-b) は報告している。すなわち、子実収量に関してはT型細胞質の影響はないかまたはむしろ有利であるとする報告が多い。収量以外の形質については、2~3の形質について、T型が不利とする報告が見出されている (NEAL & STROMEN¹²⁷⁾-1956, JONES, L. M.⁹²⁾-1957, DUVICK³⁷⁾-1958-b, GOMEZ & MERCADO⁵⁷⁾-1962, LANTICAN (ほか¹¹¹⁾-1963)。稔性回復遺伝子の農業形質におよぼす影響に関しては、T型細胞質で稔性回復個体は、稔性を回復しない個体よりも強勢である場合を2~3の研究者が一致して報告しているが、T型および正常細胞質と稔性回復遺伝子との交互の関係については相反する知見も報告され、一定の傾向をうかがうことができない (STRINGFIELD¹⁶²⁾-1958, JONES⁸⁸⁾ ⁸⁹⁾-1960-a, b, MEYER & COX¹¹⁹⁾-1960, JONES, L. M.⁹³⁾-1960, EVERETT⁴⁹⁾-1960, JOSEPHSON & KINGER¹⁰⁰⁾-1961, STEPHEN & RUSSELL¹⁵¹⁾-1962)。

(Ⅲ) 研究の目的

(Ⅰ)に述べた情勢のもとで、著者の育成した複交雑種に細胞質雄性不稔の導入を計画するにあたって、T型細胞質が育種の場面に有効に利用できるか否かを、早急に検討する必要がある。地域的にみて、北海道はとうもろこし栽培の北限であり、生育反応はアメリカの場合とかなり相異していることは、品種の導入にあたってしばしば経験したところであった。

本研究は、

- (1) 北海道の栽培環境において、T型細胞質および稔性回復遺伝子の安定性を検討する
- (2) 稔性回復遺伝子の遺伝行動を究明し、不稔系統、稔性回復系統の効率の育成のための知見をうる
- (3) 稔性回復遺伝子の遺伝機構に統一的な説明を与える
- (4) T型細胞質が本道の栽培環境において、農業形質に対する影響がないかどうかを、稔性

回復遺伝子の存在との関連において究明するを目的として出発した。この実験は、1954年より1963年にわたって行なったのであるが主としてアメリカ合衆国における実験の結果とかなりの点において相異なる結果が得られた。この報告は、稔性回復遺伝子の行動に対する統一的な説明を与え、T型細胞質および稔性回復遺伝子の農業形質に与える影響とその相互の関係を明らかにしたものである。

(IV) 実験の構成と表現記号

1. 実験材料

この研究に使用した雄性不稔細胞質は、1952年にアメリカ合衆国 Cornell University の Dr. R. G. WIGGANS より、(C-106^{Ts} × Oh 26) Oh 26 および (I 205^T × minA-71) と表記されていた Texas 型不稔材料の分譲をうけ、また同年 Connecticut 農試の Dr. D. F. JONES より「WF 9^T」と表記されていた Texas 型の不稔系統を「WF 9」とともに分譲をうけた材料を素材としている。1952～1953年に、北海道札幌市の道立農試の圃場において栽培し、上記の材料は、全個体完全不稔型を示した。1952年以来、著者は戻し交配により多数の自殖系統にT型不稔細胞質を導入し、1959年には B₁F₁ に達した。

T型以外の材料は、以前には各所より分譲をうけたものであるが1950年以降、著者によって、袋かけにより自殖維持してきた自殖系統または品種を使用し、自殖系統においては、いずれも自殖10代以上を確実に経過したものである。

供試材料の各種組合せなどは、実験ごとに詳細記載する。

2. 実験の構成

この実験構成は、大きく2部に分けた。第Ⅱは、稔性回復遺伝子の遺伝機構の解析であり、第Ⅲは、T型細胞質および稔性回復遺伝子の農業形質におよぼす影響である。

遺伝機構の解析に先だち稔性回復能力をもつ系統の探索、表現型の分類をどうするか、稔性回復花粉と正常細胞質個体の花粉の間に、受精力の差異がないかなどを究明する必要があった。これら

の予備実験は、主として、不稔系統は「WF 9^T」を使用した。1953年～1956年の期間に、数多くの自殖系統のうちから、稔性回復能力をもつ系統を探索し、完全稔性回復系統として「Ia 153」, 「W 153」, 「T 6」を、部分稔性回復系統として「M 14」, 「A 34」などを見いだした。1957年より1959年にわたって、それらの稔性回復系統を使用して、多くの分離集団を育成し、不稔葯の発生の頻度、葯の小穂よりの抽出の有無、葯の裂開の有無、葯内の正常花粉率、花粉の細胞組織学的観察結果を総合して、表現型の分類を試み、一方、受粉試験および交雑試験によって、花粉の受精力の差異の有無を確認した。

遺伝子分析は、当初は「WF 9^T」を材料として、上記稔性回復系統の遺伝子の分析を試みたが、著者のもとであらたに導入した不稔系統は、「B₁F₁」に達したので、1960～1963年にわたって、それらの材料を使用して、組織的に遺伝子の分析を行なった。

不稔細胞質および稔性回復遺伝子の農業形質におよぼす影響は、すべて圃場試験で行なわれた。不稔細胞質の影響は、雑種強勢をとまなわない自殖系統と、雑種強勢をとまなう交雑種において、主として、1960～1962年に3か年にわたり実施した。稔性回復遺伝子の影響はT型細胞質で稔性を回復する個体と稔性を回復しない個体との比較を、1960～1962年の2か年において、T型細胞質の稔性回復個体と正常細胞質の稔性個体の比較を、1960～1962年に実施し、稔性回復系統の遺伝子型による影響力の差異の検出を1962年に実施した。

圃場試験は、すべて、北海道立農業試験場種芸部(札幌市)の実験圃場において実施し、圃場試験および調査の方法は、とくに記載してあるほか、北海道立農業試験場の農事試験および調査方法⁶⁷⁾(1953)、耕種法は、農業試験場種芸部の一般耕種基準⁶⁸⁾(1952)に準拠して行なわれた。

3. 表現記号

本課題に関する研究は、主としてアメリカ合衆国において最近の10年内外より経過していないため、表現記号も統一されていない。アメリカ合

衆国の Northeastern Corn Improvement Conference と South Corn Improvement Conference の合同会議が 1956 年に催され、表現記号についての統一が討議されたが、統一見解が示されないままに今日におよんでいる。RHOADES, M. M.¹³⁹⁾ (1957) の提案を参考とし、本報告には、次の記号を使用する。

細胞質	T型不稔細胞質	T
核遺伝子	正常の稔性細胞質	N
	稔性回復遺伝子	
	優性遺伝子	Rf ₁ , Rf ₂ ...
	劣性遺伝子	rf ₁ , rf ₂ ...
細胞質と核遺伝子の関係	T型細胞質で、Rf 遺伝子をもつ稔性型	T-Rf
	T型細胞質で、Rf 遺伝子をもたない不稔型	T-rf
	正常細胞質で、Rf 遺伝子をもつ稔性型	N-Rf
	正常細胞質で、Rf 遺伝子をもたない稔性型	N-rf
雄穂および葯の表現型	完全稔性	F
	部分稔性	P
	完全不稔性	S
自殖系統	正常細胞質の自殖系統は系統名をそのまま記入する。	WF9
	T型細胞質で不稔系統は系統名の右上にTをつける。	WF9 ^T
	T型細胞質で稔性回復能力をもつ系統は系統名の右上にTFをつける。	WF9 ^{TF}
	正常細胞質で、稔性回復能力をもつ系統は、系統名の右上にFをつける。	Ia 153 ^F
	正常細胞質で部分稔性回復能力をもつ系統は、系統名の右上にPをつける。	M 14 ^P

稿をはじめにあたり、本報告の校閲の労をとられた、北海道大学名誉教授長尾正人博士に深甚の謝意を表する。

また、本報告をまとめるにあたり、多くの助言と多大の便宜を与えられた、北海道大学教授細川定治博士、田口啓作博士、高橋万右衛門博士、助教津田周弥博士、農林省

農業技術研究所河合武博士、村上寛一博士ならびに元北海道農業試験場作場部第一研究室長（現農林省農業技術研究所）岡部四郎技官に厚くお礼申し上げる。

この研究は、北海道立農業試験場種芸部の圃場で行なわれたのであるが、その大部分は、圃場試験であり、多大の経費と労力が使用された。その間、多年にわたり終始変わらざる便宜と協力を与えられたのは、元種芸部長（現てん菜研究所栽培部長）桑原武司氏、前種芸部長（現道立中央農試特別研究員）浜浪夫氏ならびに合同酒精株式会社購買部長十川和次郎氏であり、また、本研究遂行にあたっては、道立農業試験場種芸部普通作物課の一同には、多年にわたって調査の分担を願った。これらの方々に、深く感謝の意を表します。

さらに、細胞学的観察を煩わし、写真、図版の作成などにとくに協力を頂いた、畏友広瀬昌平氏に厚くお礼申し上げます。

Ⅱ．稔性回復遺伝子の遺伝機構

（Ⅰ）稔性回復力の表現型の同定

1956年以前の観察によると「WF 9^T」に対して稔性を回復する能力のある系統として「Ia 153」, 「M 14」, 「A34」が見出され、「WF 9^T」との交配後代の分離集団に完全不稔個体、完全稔性回復個体のほかに不稔葯が混在したり、葯内の花粉の稔性が異なる場合を含む部分稔性回復個体などが観察され、表現型を単純に分類することは困難であった。したがって表現型を分類する以前に不稔葯の分布、形態、花粉不稔率などの基礎的調査の必要を認め以下の観察を行なった。

1. 葯の形態と花粉不稔率

（1）材料と方法

（i）供試材料

T型細胞質と正常細胞質

系統または組合せ	雄穂の稔性	葯の稔性	供試個体数		
			1957	1958	計
WF 9	F	F	5	—	5
WF 9 ^T	S	S	5	—	5
WF 9×B 8	F	F	5	—	5
WF 9 ^T ×B 8	S	S	5	—	5

系統または 組合せ	雄穂の 稔性	葯の 稔性	供試個体数		
			1957	1958	計
WF 9 × Ia153 ^F	F	F	3	5	8
WF 9 ^T × Ia153 ^F	F	F	3	5	8
WF 9 × M14 ^P	F	F	3	3	6
WF ^T × M14 ^P	P	F	3	3	6
		P	3	3	6
		S	3	3	6

T型細胞質の稔性回復個体と非回復個体

組 合 せ	雄穂の 稔性	葯の 稔性	供試個体数		
			1957	1958	計
WF9 ^T × Ia 153 ^F ~F ₂	F	F	3	0	3
	P	$\left\{ \begin{array}{l} F \\ P \\ S \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} 1 \\ 1 \\ 1 \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} 3 \\ 3 \\ 3 \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} 4 \\ 4 \\ 4 \end{array} \right\}$
	S	S	3	0	3
WF 9 ^T × M14 ^P ~F ₂	F	F	2	0	2
	P	$\left\{ \begin{array}{l} F \\ P \\ S \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} 2 \\ 2 \\ 2 \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} 2 \\ 2 \\ 2 \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} 4 \\ 4 \\ 4 \end{array} \right\}$
	S	S	2	0	2
WF 9 ^T × A34 ^P	P	$\left\{ \begin{array}{l} F \\ P \\ S \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} 1 \\ 1 \\ 1 \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} 3 \\ 3 \\ 3 \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} 4 \\ 4 \\ 4 \end{array} \right\}$

(ii) 実験方法

各雄穂の主軸より無作為に20個の小穂を採り、第一小花内の1個の葯を調査葯として、葯の長さ、幅をMicrometerで測定し、その葯の花粉をヨードヨードカリ溶液で染色し、検鏡して花粉稔性率を測定した。P型の雄穂については主軸より多数の小穂を採り第一小花内の葯について測定し、花粉稔性を検鏡した後に、F型、P型、S型に分類した。葯の大きさを評価する指数として長さ×幅=mm²をもって表わした。

(2) 実験結果

第1表は、遺伝型は同じにして、T型細胞質で稔性を回復しない場合(WF 9^T, WF 9^T × B 8), 稔性を完全に回復する場合(WF 9^T × Ia 153^F), および稔性を部分的に回復する場合(WF 9^T × M14^P)の稔性葯, 不稔葯, 部分不稔葯の形態を、それぞれ

の正常細胞質の個体と比較した(写真1~7)。表に示すように、正常細胞質の葯は、健全花粉粒は約90%以上であったが、完全不稔個体においては0%であった。葯の大きさは、幅、長さ、長さ×幅ともに非常に小型化している(写真8~9)。一方、完全回復個体の場合は、葯の大きさは正常細胞質に比べて差異を認めない。一方、部分的に稔性を回復する場合には、完全に回復した葯は、健全花粉粒も90%以上であり、葯の形態も正常細胞質に比べて差異を認めない。しかし、部分回復の葯は健全花粉粒の比率も変異が大きく、平均値で1957年は36 ± 2.0%, 1958年は49 ± 15.9%であり、葯の形態も正常細胞質、T型細胞質の稔性を完全に回復した葯と比べて小型化した(写真10~11)。完全不稔葯においては、さらに小型化していることが明瞭である。すなわちこの程度の差異は、圃場において低倍率の拡大鏡を使用した観察で十分判定しうるものであった(写真12~13)。

次にT型細胞質に対して、稔性を回復する系統を交配した後代に現われる稔性雄穂の稔性葯, 部分稔性雄穂に含まれている完全稔性葯, 部分稔性葯, 不稔葯および完全不稔雄穂に含まれる不稔葯の形態の比較を第2表に示した。

葯の大きさを測定したのちに葯の健全花粉粒率を80%以上のものを稔性葯とし、健全花粉粒1%より80%のものを部分稔性葯とし、0%のものを不稔葯として分類し、形態比較をした。T型細胞質と正常細胞質の比較した場合と同じ結果を得た。すなわち、稔性雄穂の稔性葯と部分稔性雄穂の稔性葯は、大きさ、形態ともに差異はないが、部分稔性雄穂に含まれる部分不稔葯は、前者に比べて小型化し、比較的花粉稔性が高いものでも、葯の形態は、変型または奇型なものが大部分であった。一方不稔葯は、部分稔性雄穂に含まれるものも、完全に不稔雄穂に含まれるものも差異は認められない。第1図は、代表的な2~3の事例について、健全花粉率と葯の大きさ(長さ×幅mm²)の相関図を示した。同図においてとくに注目したいことは、「WF 9^T × Ia 153^F」F₂における部分稔性葯の形態は、比較的通常の形態をして小型化しているものが大部分であるに比べて、

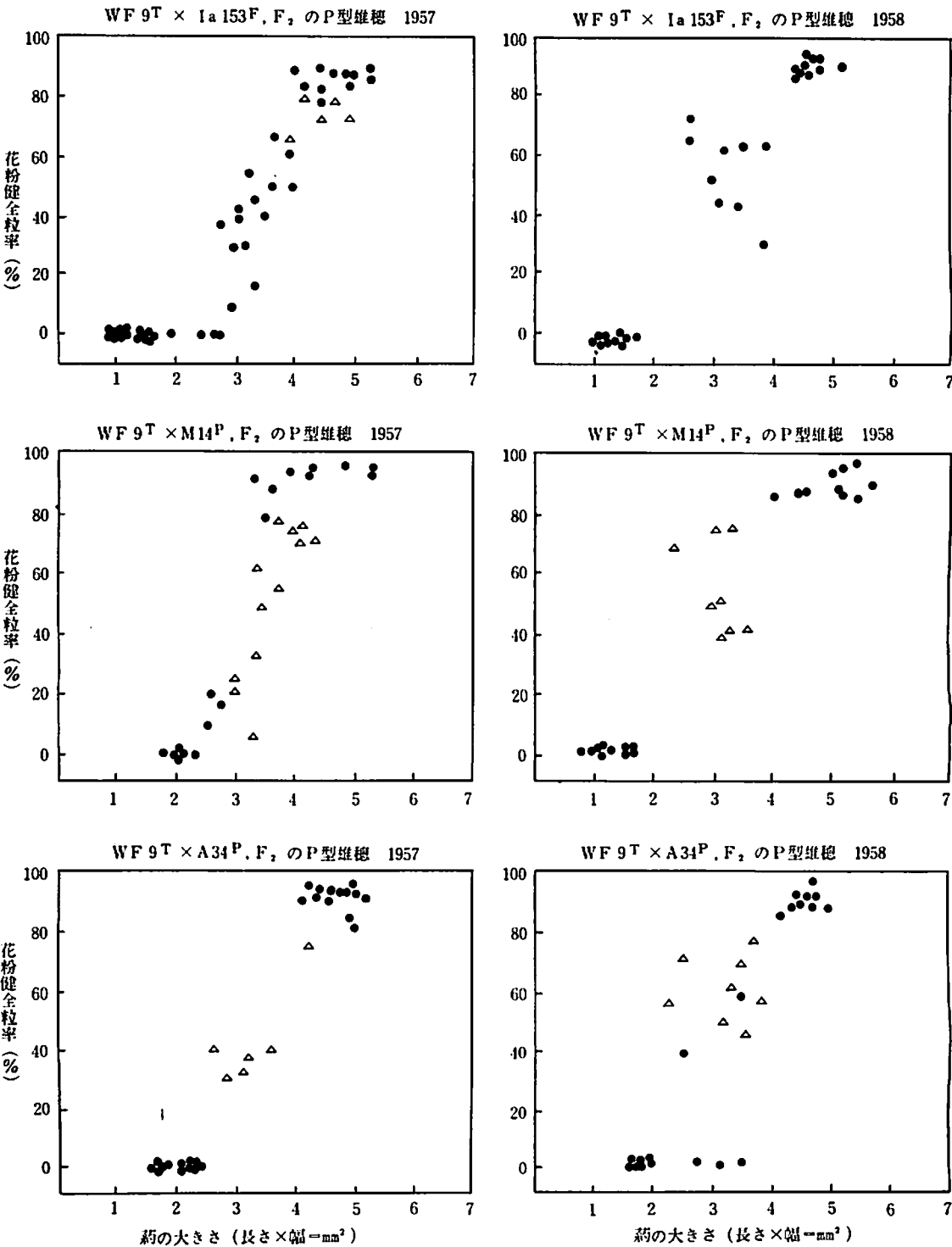
「WF 9^r × M 14^p」F₂, 「WF 9^r × A 34^p」にお とである。
 いては、大部分の葯は変型または奇型であったこ

第 1 表 T型細胞質と正常細胞質の葯の形態と花粉稔性率

系 統 名 ま た は 組 合 せ 名	細 胞 質	雄 穂 型	葯 型	項			目	
				葯の長さ (mm)	葯 の 幅 (mm)	葯の長さ×幅 (mm ²)	花粉稔性率 (%)	供 試 個 体 数
WF 9	1957							
	N	F	F	6.18±0.07	0.85±0.01	5.26±0.06	95±0.9	5
	T	S	S	3.81±0.01	0.38±0.01	1.46±0.01	0±0	5
WF 9×B 8	1957							
	N	F	F	3.82±0.01	0.31±0.01	1.18±0.02	95±0.2	5
	T	S	S	2.71±0.08	0.29±0.01	0.78±0.03	0±0	5
WF 9×Ia 153	1957							
	N	F	F	6.91±0.11	0.86±0.01	5.97±0.15	95±1.0	3
	T	F	F	6.86±0.15	0.87±0.01	6.05±0.17	94±1.5	3
	1958							
	N	F	F	7.45±0.17	0.75±0.01	5.59±0.11	93±1.0	5
	T	F	F	6.77±0.40	0.78±0.02	5.25±0.21	92±2.4	5
WF 9×M 14	1957							
	N	F	F	5.74±0.10	0.76±0.02	4.41±0.17	91±1.3	3
	T	P	F	5.62±0.18	0.81±0.03	4.61±0.23	93±1.8	3
			P	4.73±0.11	0.77±0.01	3.61±0.12	36±2.0	
			S	4.21±0.11	0.65±0.01	2.66±0.01	0±0	
			1958					
	N	F	F	6.49±0.14	0.80±0.01	5.20±0.10	92±0.6	3
	T	P	F	6.14±0.83	0.78±0.05	4.79±0.80	92±1.5	3
			P	4.81±0.45	0.62±0.04	2.96±0.37	49±15.9	
			S	4.15±0.42	0.37±0.02	1.53±0.25	0±0	

第 2 表 T 型細胞質の同一雄穂内の葯の形態と花粉稔性率

系 統 名 ま た は 組 合 せ 名	細 胞 質	雄 穂 型	葯 型	項			目	
				葯 の 長 さ (mm)	葯 の 幅 (mm)	葯の長さ×幅 (mm ²)	花粉稔性率 (%)	供 試 個 体 数
(WF 9×In 153)F ₂	1 9 5 7							
	T	F	F	6.51±0.14	0.89±0.01	5.86±0.13	91±0.7	3
	T	P	F	5.55	0.82	4.57	85	1
			P	4.52	0.75	3.41	45	
			S	3.34	0.41	1.42	0	
	T	S	S	4.27±0.14	0.48±0.03	2.01±0.12	0±0	3
	1 9 5 8							
	T	E	F	—	—	—	—	—
	T	P	F	6.09±0.30	0.80±0.01	4.86±0.28	90±3.2	3
			P	4.49±0.28	0.60±0.09	2.77±0.46	56±3.1	
			S	3.98±0.30	0.34±0.02	1.33±0.09	0±0	
	T	S	S	—	—	—	—	—
(WF 9×M 14)F ₂	1 9 5 7							
	T	F	F	5.72±1.60	0.79±0.03	4.53±0.32	88±0.0	2
	T	P	F	4.90±0.05	0.83±0.02	4.10±0.05	88±1.6	3
			P	4.30±0.05	0.72±0.01	3.16±0.08	38±4.9	
			S	4.06±0.18	0.48±0.04	1.90±0.12	0±0	
	T	S	S	3.56±0.01	0.41±0.01	1.45±0.05	0±0	2
	1 9 5 8							
	T	F	F	6.11±0.18	0.77±0.05	4.87±0.19	90±0.2	3
	T	P	F	5.91±0.28	0.81±0.01	4.76±0.29	91±1.4	2
			P	4.82±0.18	0.66±0.01	3.17±0.21	47±9.2	
			S	4.39±0.74	0.38±0.13	1.69±0.70	0±0	
	T	S	S	3.72±0.04	0.27±0.04	1.01±0.14	0±0	3
WF 9×A 34	1 9 5 7							
	T	P	F	6.05	0.77	4.86	90	1
			P	5.00	0.62	3.07	36	
			S	4.57	0.44	2.00	0	
	1 9 5 8							
	T	F	F	—	—	—	—	—
	T	P	F	6.41±0.81	0.78±0.01	4.99±0.59	89±0	3
			P	5.22±0.87	0.64±0.02	3.36±0.39	51±8.7	
			S	4.92±0.89	0.49±0.05	2.44±0.63	0±0	



注 1) 「●」 正常型の葯、扁平小型葯
2) 「▲」 変型または奇型葯

第 1 図 葯の大きさと花粉健全粒率の関係 1957, 1958.

2. 部分回復個体の稔性葯の小穂内分布

(1) 材料と方法

(i) 供試材料

組 合 せ	調 査 年	調 査 個 数
WF 9T × M 14P	1958	44
WF 9T × A 34P	1957	51
(WF 9T × M 14P) × M 14P	1958	17
(WF 9T × A 34P) × A 34P	1957	63
(WF 9T × A 34P) × WF 9	1957	21
WF 9T × Ia 153P F ₂	1958	37
WF 9T × M 14P F ₂	1958	10
WF 9T × A 34P F ₂	1957	40
計		283

(ii) 実験方法

上記の分離集団の中から部分不稔個体 (P型) について、1穂中より無作為に10個の小穂を採取し、第一小花と第二小花と区別して小花内稔性葯数を観察により調査分類した。一小花内には通常3個の葯が存在するのが大部分であるが、3個以上の葯があった場合は3個までは稔性葯を優先的に数え、それ以上は除外した。

(2) 実験結果

小穂の中には、通常2個の小花があり、1つの小花には3個の葯があるが、一般に第一小花が早く成熟し、第二小花はやや遅れて成熟する。したがって、葯の抽出、裂開もその順序にしたがう。この実験においては、(1) 不稔葯の出現は雄穂中の分枝の部位によって異なるか、(2) 不稔葯の小穂内の出現頻度は、小穂によって異なるか、(3) 不稔葯の出現頻度は、第一小花と第二小花で異なるかの3点について観察した。(1) の場合は最初に花粉飛散後7日目と14日目とに雄穂の主軸と分枝とに区別して観察したが、不稔葯の分布は、主軸と分枝とに顕著な差があるとは認められなかった。ただし、分枝の小穂においては、葯は稔性であっても、抽出しないままに、小穂内で萎縮してしまう場合は多く認められた。(2) および(3) の場合は、小穂内の6個の葯のうち不稔葯の出現が何個の場合がもっとも多く、第一小花と第二小花の間で不稔葯出現に差異があるかどうかについて観察したのが第3表である。前述の供試材料8つ

第3表 部分稔性回復雄穂における、稔性葯の小穂内の分布

稔 性 葯 の 数				小穂の数	%
総数	第一小花	第二小花			
6			3 - 3	611	21.6
5			3 - 2	71	2.5
			2 - 3	29	1.0
	計			100	3.5
4			3 - 1	54	1.9
			2 - 2	7	0.3
			1 - 3	9	0.3
	計			70	2.5
3			3 - 0	806	28.5
			2 - 1	9	0.3
			1 - 2	6	0.2
			0 - 3	34	1.2
	計			855	30.2
2			2 - 0	52	1.8
			1 - 1	3	0.1
			0 - 2	8	0.3
	計			63	2.2
1			1 - 0	44	1.6
			0 - 1	14	0.5
	計			58	2.1
0			0 - 0	1,073	37.9
合 計				2,830	100.0

注 1) 「|」 稔性葯

2) 「0」 不稔葯

の分離集団の中から、部分不稔雄穂 283 個体をえらび、2,830 個の小穂について、第一小花と第二小花を区分して調査した。8つの分離集団の部分稔性雄穂の平均稔性葯率は、25%~58%に分布し、平均39%であった。

小穂内6個の葯中、全部が不稔の場合(0~0型)および3個が不稔の場合のうち3-0型が、それぞれ、全体の37.9%および28.2%を占め、かなり高い頻度で不稔葯が出現しているが、その他の型においても、頻度は低いが全面的に不稔葯が出現し、とくに、第一小花が不稔であっても、第二小花が稔性葯をもっている場合、すなわち、0-3, 0-2, 0-1などの型も存在していることは葯の成熟過程に応じて必ずしも第一小花が優位を保っているとは限らないことを示しているし、また

成熟過程における不稔葯の発生の時期および部位が必ずしも限定されているとは限らないことを示していると思われる。しかし、第 4, 5 表に示すように、不稔葯の発生の頻度は第二小花の方が第一小花よりもかなり高いことが認められた（写真 14～19）。

第 4 表 部分稔性回復雄穂における、稔性葯の
第一小花と第二小花の発生頻度

稔性葯の数	第一小花		第二小花		合 計	
	小花数	%	小花数	%	小花数	%
	1,179	39.9	1,975	69.8	3,104	54.8
	62	2.2	80	2.8	142	2.5
	97	3.4	92	3.3	189	3.4
	1,542	54.5	683	24.2	2,225	39.3
合 計	2,830	100.0	2,830	100.0	5,660	100.0

第 5 表 部分稔性回復雄穂における、稔性葯、不稔
葯の第一小花と第二小花の発生頻度

第一小花		第二小花		合 計	
不稔 葯数	稔性 葯数	不稔 葯数	稔性 葯数	不稔 葯数	稔性 葯数
3,608	4,882	6,177	2,313	9,785	7,195
(%) 42.5	57.5	72.8	27.2	57.6	42.4
					100.0

3. 稔性回復力の外部形態による表現型の同定

(1) 材料および方法

1, 2 の調査に併行して、「WF 9^T × Ia 153^F」, 「WF 9^T × M 14^P」, 「WF 9^T × A 34^P」の F₁,

F₂, 戻し交雑などで、雄穂内の不稔葯の比率、葯の形態、葯の小穂よりの抽出程度および裂開の有無などを観察し、表現型の分類を試みた。

(2) 実験結果

前述の実験で明らかにしたように、完全不稔雄穂、完全稔性雄穂は単純な可視的形質として同定することができるが、部分回復雄穂においては不稔葯は、雄穂に全面的に分布し、かつ、小穂内においても稔性葯と不稔葯が共存している場合が多い。したがって、雄穂の稔性回復力の評価は、不稔葯の出現比率と葯が小穂より抽出するかどうか、抽出した葯が裂開するかどうか、および葯内の健全花粉粒の比率などの総合的に評価すべきである。

1956～1958 年に、多くの分離集団により観察した結果を次のように分類した。

(i) 不稔葯の比率により分類すると

- I 型 完全不稔雄穂……どの部位の小穂にも稔性葯はなく、葯の抽出もしない。
- II 型 不完全不稔雄穂……特定の部位、主として、雄穂の主軸または分枝の頂部にごく一部（1%以内）の稔性葯がある。
- III 型 部分稔性雄穂……雄穂の全面的部位に、20～80%の不稔葯がある。
- IV 型 不完全稔性雄穂……外観は完全稔性型と差異はないが、ごく一部（1%以内）に不稔葯がある。
- V 型 完全稔性雄穂……どの部位の小穂にも、不稔葯がなく、葯は抽出する。

(ii) 葯の形態およびその他の形質により分類すると

葯の形態	健全花粉粒率 %	葯の小穂よりの抽出	葯の裂開	備 考
正常型	80～100	完全に抽出する	完全に裂開する	
変型型 奇型葯	20～80	大部分は抽出する 一部は小穂内でそのまま萎縮する	大部分は裂開しないが一部は裂開する 裂開なし	F ₁ が部分稔性になる、M14 ^P , A 34 ^P の場合に多くに多い
小型葯	20～80	大部分は小穂内でそのまま萎縮する 一部は抽出する	裂開なし 大部分は裂開しないが、一部は裂開することもある	F ₁ が完全稔性になる Ia 153 ^F の場合に見うける
扁平小型	0	大部分は、小穂内でそのまま萎縮する ごく一部抽出する場合もある	裂開なし	

低倍率の拡大鏡を使用することにより、圃場において判定可能な同定をするために、(i) (ii)の

結果を総括し、次のように表現型を分けた。

記号	表現型	雄穂の外部形態による 判定基準	雄穂の内部形態との関係				
			稔性葯の 比率 %	葯の外部 形態	花粉健全 率 %	葯の抽出 の有無	葯の裂開 の有無
S	完全不稔性	絹糸が萎凋する時期まで葯の抽出をみない	0	扁平小型	0	なし	なし
S'	不完全 不稔性	絹糸が萎凋する時期までにごく一部の葯が抽出し、裂開する葯もある	1%以内	扁平小型 ごく一部は、変型、正常型	0 20~80	なし 不完全	なし ごく一部
P	部分稔生	絹糸が萎凋する時期までに葯は抽出し、裂開するが、不稔葯を同時に抽出したり、小穂内に残存したりしている	20—80	扁平小型 変型 正常型	0 20—80 80—100	一部 不完全 完全	なし ごく一部 裂開 完全
F'	不完全 稔性	絹糸が抽出する時期には、葯は全面的に抽出、裂開しているが、ごく一部に、不稔葯や、変型葯が混在している	99%以上	正常型 ごく一部は扁平小型 正常型 変型	80—100 0 80—100 20—80	完全 一部 完全 不完全	完全 なし 完全 ごく一部 裂開
F	完全稔性	絹糸が抽出する時期には、葯は全面的に抽出し、裂開する	100	正常型	80—100	完全	完全

(写真 20—27)

4. 考 察

稔性回復遺伝子の遺伝機構を調べる場合に、最初に必要なのは、表現型を分類、同定することであるが、圃場において大量の個体を時期的に制約された期間中に調査するためには、単純でかつ明瞭な基準による判定が必要である。

JONES, D.F.⁷²⁾(1950)は、研究の当初は雄穂の小部分から、小穂を採取し、顕微鏡によって3葯の平均健全花粉率をもって稔性の尺度とした。しかし、この方法は、大量の個体を調査するには不適當であるばかりでなく、葯が裂開するか否か、また、有効な受精能力をもつ花粉であるか否かに対しては、知識を与えない。著者の実験によると、同一雄穂の葯はいずれも同じ花粉不稔率ではなく、完全不稔葯、部分不稔葯、完全稔性葯が全面的に分布しているので、葯の花粉稔性率でその個体の稔性の尺度とすることは、誤りを犯す危険が非常に高く、したがって不稔葯率をもって評価す

る方がよいと思われる。実際に、著者の経験では無作為の抽出した3つの葯の平均花粉稔性率と、不稔葯率との間は無相関であった。

ROGERS & EDWARDSON¹⁴⁰⁾(1952), EDWARDSON¹⁷⁾(1955)は Fertile, Partially fertile, Trace, Sterile の4階級とし、BRIGGLE¹²⁾(1956)は、1953, 1954年の実験では、花粉稔性率で分類し、1955年の実験では、葯の抽出と、裂開との組合せによって、5階級に分類した。Duvick³³⁾(1956)は、花粉の稔性、抽出葯の比率によって、13階級に分類を試みたけれども、実際に遺伝子分析に利用したのは、Fertile, Partially fertile, Sterile の3階級であった。その後 JONES, D.F.ほか⁸⁰⁾(1957, a)は4階級に、BLCKENSTAFF ほか⁹⁾(1958)は3階級と5階級としてそれぞれに分類をして、研究が行なわれた。このように、表現型の同定は各研究者によりそれぞれ異なり統一を欠いている。

不稔花粉の発達および、崩壊の過程の細胞組織的研究は、GABERMAN⁵³⁾ (1949), SUTO¹⁶⁾ (1955), JONES, D. F. ほか⁸¹⁾ (1957-b) らにより明らかにされているが、不稔雄穂の発達過程の形態学的差異についての観察は少ない。BRIGGLE¹²⁾ (1956) は「M148×M14」の細胞質雄性不稔個体と逆交雑の「M14×M184」の稔性個体とにおいて、小穂、葯の形態の比較を行ない、不稔葯は稔性葯に比し、減数分裂以後小型化する傾向を認めている。著者は、Texas 型細胞質不稔の稔性回復遺伝子の遺伝機構を研究するにあたって、交雑後代に現われる各種の表現型を同定するに必要な、葯の形態、花粉不稔率、不稔葯の分布の調査を行った。

実験の結果は、成熟した小穂における葯の外部形態の観察によって、葯内に含まれる花粉の稔性率が判定しうること、部分不稔雄穂においては、稔性葯の雄穂内および小穂内の分布は全面的に分布していること、葯の形態により、小穂よりの抽出および裂開に差があることなどが明らかになった。また、一見完全不稔型であっても、内部にごく少量の稔性葯または変型葯を含む場合には、出穂後長い期間の後においても葯の抽出および裂開をみる場合があり、一方、一見完全稔性型であっても、雄穂内部には、不稔葯または部分不稔葯が明らかに存在する場合も多いことが観察された。

上述の雄穂の内部形態の内容を分析し、外部形態と内部形態との関連から完全不稔型(S)、部分稔性型(P)、完全稔性型(F)に加えて、不完全不稔型(S'), および不完全稔性型(F') の 5 つの型に分類した。

(Ⅱ) 細胞組織学的観察

1. 材料と方法

(1) 供試材料

完全回復型は「WF9^T×Ia 153^P」、完全不稔型として「WF9^T×B8」部分不稔型として「WF9^T×M14^P」の各T型単交雑の個体およびそれぞれの正常細胞質の同じ単交雑個体を供試した。

(2) 方 法

1957~1959 年の 3 か年において、毎年、調査

材料は、雄穂の主枝および分枝の小穂を開花前約 2 週間前から採取し、ホルマリン醋酸アルコールで固定した。1960, 1961 年に通常のパラフィン法により約 15 μ の厚さに切片を作り、ハイデンハインの鉄明ばんヘマトキシリン液で染色し、花粉の発達の各期ごとに、正常細胞質と対比しながら検鏡した。

2. 実験結果

(1) 完全回復型

完全回復型の花粉の発達の形態は、正常細胞質の場合とまったく同じ経過をたどった。開花前約 14 日の未発達葯では、花粉母細胞を包んでいる葯壁は 4 層の細胞よりなり、その一番内層がタペート組織を形成している。この組織は、ヘマトキシリン液で濃染し、ほぼ矩形で、葯胞内側に向かって配列している。花粉母細胞は正常の分裂をし、4 分子を形成する(写真28)。この時期には、タペート細胞はやや放射状に伸び、細胞核は 2 核となるものが多い。その後、小孢子は独立し(写真29)、第一収縮期に入り(写真30)、球形復帰期にかけて、発芽孔が形成され、細胞膜も二重となる(写真31)。ほぼ球形に復帰した小孢子は、葯壁のタペート細胞に付着してならび第二収縮期に入る(写真32)。この時期の小孢子は、一時ヘマトキシリンで染色されず内容物が消失したかに見えるが、その後部分的に濃染するとともに、粒形は増大する。一方、タペート細胞はこの時期より退化消失し始め、小孢子が再び球形に復帰し始めるころには葯壁の内側に細い带状となりわずかに残存する程度となり、花粉粒が形成される時期には消失する(写真33, 34, 35)。

(2) 完全不稔型

4 分子形成後の小孢子独立期までは、正常細胞質および完全回復型と変わりなく経過するが、第一収縮期よりタペート細胞の異常肥大が認められる。この肥大には、細胞全部が肥大するもの、また、ある一部の細胞のみが肥厚するものなどがある(写真36)。これらのタペート細胞は、やがてその周辺がこわれて、周縁原形質塊(Periplasmodium)を形成し、葯胞内に巨大な原形質吐出をし、タペート細胞は崩壊する(写真37, 38)。これ

らの吐出原形質は、小胞子を包み葯胞内に拡がり、小胞子も破壊され、葯胞は収縮し、退化した小胞子と原形質塊の残骸が凝縮して残存するに至る(写真39)。

(3) 部分稔性回復型

この型の稔性の回復は、同一小花に稔性回復花粉をもつ葯と不稔葯とが混在するもの、同一葯内でも葯胞により回復花粉をもつもの、さらには、同一葯胞内でも、その部位により回復花粉を含む部分と、不稔葯を含む部分が存在するもの(写真44, 45)などがある。この型における花粉退化とタペート細胞との関係は、完全不稔型のそれとは、様相はかなりの相異がある。すなわち、タペート細胞は、小胞子独立期まではとくに差異を認めないが、ある葯においては、タペート細胞は第一収縮期ころから正常型に比べやや肥大の徴候を現わすが、完全不稔型に認めるような異状肥大ではなく、わずかに全細胞が肥厚する程度である。これらの葯が、不稔になると推定されるのであるが、その後に、肥大したタペート細胞は染色度が薄れ各所に空胞を生じ(写真40)、やがてタペート全体が空虚の様相を呈するに至るが(写真41)、その形態は崩れないで一時この状態を持続する。その後タペート細胞は、萎縮しはじめ葯胞内壁に付着凝縮し、退化消失する。小胞子の発達は、第一収縮期以後の球形復期の時期で発達を中止するが、発芽孔と二重の薄い花粉膜が認められず、やがて変型した不稔花粉として葯胞内に残存する(写真42)。一方、同一の個体でも、正常葯および同一葯内でも、葯胞により正常に発達している場合には、タペート細胞の異常は認められず、正常細胞質の場合とまったく同じ経過をたどり、稔性花粉を形成するに至るが、わずかに正常細胞質より遅延する傾向が認められる(写真43)。

3. 考 察

花粉不稔とタペート組織の異常に関連した報告は、ARTSCHWAAGER²⁾ (1947), 細川ほか⁷⁰⁾ (1954), NAGAO & KINOSHITA¹²³⁾ (1962) らは、てんさいで、建部¹⁶⁹⁾ (1952) はたまねぎ, SINGH & HADLEY¹⁴⁶⁾ (1961) のソルガム, GABELMAN⁵⁵⁾ (1949), SUTO¹⁶⁴⁾ (1958) のとうもろこし、徳増¹⁷¹⁾ (1957)

のだいこん、さらには、いねの低温障害に関係した酒井¹⁴²⁾ (1949), 干ばつ障害に関係した島崎¹⁴⁵⁾ (1952) その他多くの報告がある。タペート細胞が異常肥大し、Periplasmodium を形成し、崩壊する型に属するのは、てんさい、たまねぎ、また須藤が報告したとうもろこし、いねにおける冷害による不稔などであり、タペート細胞が肥大するが原形質吐出は見られず肥大したタペート細胞は多核状態となり、間もなく退化消失すると報告したのは、ソルガムの細胞質不稔である。いねにおける乾燥処理の場合は、ソルガムと似ているが、花粉粒が壊疽を起こしている。一方、徳増の報告しただいこんの場合は、タペート組織の未発達によるものもある。

著者の観察結果によると、完全不稔型の場合には、須藤らの観察した、とうもろこしの例とほぼ同様であり、各種のタペート細胞の肥大が認められたが、その時期は、第一収縮期以後であり、須藤らのいう小胞子独立期よりかなり遅れている。

不完全回復型においては、前述のように、その回復の状態は多様であるが、不稔葯の崩壊の過程は、SINGH & HADLEY¹⁴⁶⁾ のソルガムと似た経過をたどった。

正常のタペート組織は、葯胞内の小胞子に栄養を供給し、正常な花粉発達を可能にする機能をもつものといわれているが、不完全回復型に見られる異常肥大は、タペート細胞からの小胞子への養分供給が順調に行なわれず、タペート原形質への過度の栄養および栄養貯蔵物の蓄積が、やがて葯胞への原形質吐出をもたらすものとすれば、不完全回復型における葯の崩壊の過程は、SINGH & HADLEY¹⁴⁶⁾ も示唆したように、タペート細胞がある種の物質の不足により、正常な栄養の供給が小胞子に移行せず、そのために、花粉の正常な発達を不可能にしているものと推論される。上述のように、完全不稔型と、不完全回復型とにおいて、葯の崩壊の過程が、明らかに相異していることは、稔性回復機能に関与する核遺伝子型の相異を示唆していると思われ、また、完全回復型の遺伝子型と「M 14^P」の部分稔性回復型の遺伝子型の構成とは、明確に区別して考える必要を認めた。

(Ⅲ) 稔性回復花粉の受精力

JONES, D. F.⁷²⁾ (1950) は、部分稔性回復花粉は、受精力はあるが、正常細胞質の花粉と競争すると非常に受精力が低下すると述べており、BRIGGLE¹³⁾ (1957) は Ky 21 を稔性回復系統とした場合に上記の受精力の差がありそうだと述べている。また BUCHERT^{20) 25)} (1959-c, 1961) は、S 型細胞質の雄性不稔を観察し、部分稔性葯において稔性回復の優性遺伝子をもった花粉は正常な機能をもつが、劣性遺伝子をもつ花粉は配偶子致死によって不稔花粉となる場合を報告した。しかし、この場合と同じ系統を T 型細胞質雄性不稔に試みた場合は、かかる現象は認めなかった。

著者が供試する材料において、そのような現象があれば、遺伝行動を究明するに、各種の交雑を行なう場合に非常に不都合なことが多いことを考慮し、正常細胞質花粉と稔性回復花粉、完全稔性回復個体の花粉と部分稔性回復個体の花粉との間に、受精力に差異があるかどうかを受粉試験と、交雑試験および部分不稔葯の細胞学的観察により調査した。

1. 受粉試験

(1) 材料と方法

i 方 法

(i) 同一遺伝子型の正常細胞質および T 型雄性不稔で稔性を回復した黄色粒の花粉を、それぞれ受粉の直前に正常細胞質の白色粒の花粉とほぼ等量に混合し、この 2 種の混合花粉を同一条件のもとで、白色粒の新鮮な絹糸に、それぞれ別個に受粉をした。成熟後、黄色粒と白色粒の比率を比較することにより、間接的に正常細胞質花粉と稔性回復花粉の受精力の比較を行なった。

(ii) 稔性回復個体のうち、完全に回復した個体の花粉と部分的に回復した個体の花粉の比較も、(i) と同じ方法で行なった。

(iii) 供用したそれぞれの花粉の受精力を検定するために、上記花粉を混合する直前に、それらの花粉を別個に同じ種子親に受粉し、成熟後の調査によって、供試した花粉が正常の受精力をもつことを確認し、受精力が劣っていた場合は成熟期

における調査時に除外した。

(iv) 種子親と花粉親の遺伝子型による受精力の交互作用を考慮し、受粉ごとに同じ種子親を使用した。

ii 試供材料

年次別受粉組合わせは第 6 表のとおりである。

(2) 実験結果

白色花粉と黄色花粉との間に粒色 (Y 因子) による受精競争は考えられないが、その系統のもつ固有の遺伝子型の差による競争、また検定親と、2 つの花粉親の遺伝子型間の相互の受精選択性の差異は考えられる。それらの遺伝子型の差異に起因する受精力の差異のほか、環境の変化により影響される場合もあろう。

それらの条件によって影響される部分を除去して、正常細胞質の花粉と稔性回復花粉の受精力の差を検出しなければならない。

実験は、1957 年～1959 年の 3 か年に行なわれ、第 7 表は、稔性回復花粉と正常細胞質の花粉との受精力の差を (実験 I-V)，第 8 表は、完全稔性回復個体の花粉と、不完全稔性回復個体の花粉との受精力の差を (実験 VI-VII)，それぞれ検定した結果である。

もし、上記の条件による影響がないならば、白色粒と黄色粒の比率は、ほぼ 1 対 1 となるであろうが、実験の結果は、予期のとおり、個々の場合で非常に異なっていた。第 9 表、第 10 表、第 11 表は、細胞質差異をこみにして、種子親、年次、交配日時と花粉親による受精力の差異の交互作用の X^2 -検定および細胞質の差の X^2 -値による独立性の検定を示している。交互作用の X^2 -値は非常に高い値を示している場合が多く、種子親は、特定の遺伝子型の花粉を多く選択受精する傾向が明らかであり、同様に環境 (年、日時) は、特定の遺伝子型の花粉の受精を容易にする傾向が明らかである。一方、それぞれの場合における細胞質差異に起因する受精力の差異の独立性の検定における X^2 -値は低い値を示し、特定の条件のもとでは、細胞質を異にする花粉の受精力は同じ反応を示していることが明らかである。

第6表 受粉試験供試材料

実験 番号	花 粉 親	1) 細 胞 質	2) 粒 色	種 子						親		
				A 188 × A 171 (N-w)	エバー グリーン (N-w)	丘 珠 白 (N-w)	マンモス ホワイト デント (N-w)	白 色 行 八 (N-w)	カントリー ジェント マン (N-w)			
				一 粒 一 粒 一 粒	一 粒 一 粒 一 粒	一 粒 一 粒 一 粒	一 粒 一 粒 一 粒	一 粒 一 粒 一 粒	一 粒 一 粒 一 粒	一 粒 一 粒 一 粒	一 粒 一 粒 一 粒	一 粒 一 粒 一 粒
I	A 34 P Ia 153 F	N N	w y	*5)	*	*	*	*	*			
	A 34 P Ia 153 T F	N T	w y	*	*	*	*	*	*			
II	A 188 × A 171 WF 9 × Ia 153 F	N N	w y		*			*	*	*		
	A 188 × A 171 WF 9 T × Ia 153 F	N T	w y		*			*	*	*		
III	A 188 × A 171 B 8 × Ia 153	N N	w y					*	*	*		*
	A 188 × A 171 B 8 T × Ia 153 F	N T	w y					*	*	*		*
IV	トロピカルフリント WF 9 × Ia 153 F	N N	w y	*								
	トロピカルフリント WF 9 T × Ia 153 F	N T	w y	*								
V	A 188 × A 171 WF 9 × M 14 P	N N	w y		*							
	A 188 × A 171 WF 9 T × M 14 P (P) ³⁾	N T	w y		*							
VI	A 188 × A 171 (WF 9 T × Ia 153 F) F ₂ -(F) ⁴⁾	N T	w y		*							
	A 188 × A 171 (WF 9 T × Ia 153 F) F ₂ -(P)	N T	w y		*							
VII	A 188 × A 171 (WF 9 T × w 22) 岩在 F ₂ -(F)	N T	w y				*	*	*	*		*
	A 188 × A 171 (WF 9 T × w 22) 岩在 F ₂ -(P)	N T	w y				*	*	*	*		*
VIII	A 188 × A 171 (WF 9 T × B 8) 青在 F ₂ -(F)	N T	w y						*	*		*
	A 188 × A 171 (WF 9 T × B 8) 青在 P ₂ -(P)	N T	w y						*	*		*

注. 1). N - 正常細胞質, T - T型不稔細胞質 2). w - 白色, y - 黄色 3). (P) - 一部分稔性回復個体
4). (F) - 完全稔性回復個体 5). 受粉試験実施

第 7 表 正常細胞質花粉と T 型雄性回復個体の花粉の受精競争の総括

細胞質		N				T				T			
花粉親の粒色		w				y				y			
交雑種子粒色		y	w	計	穂数	w	y	計	穂数	y	w	計	穂数
種子親の粒数	実 験 I	% 0	1,722	1,722	13	1,553	0	1,553	13	1,603	0	1,603	13
		% 0	100	100		100	0	100		100	0	100	
	実 験 II	% 0	2,935	2,935	14	2,741	0	2,741	15	2,472	0	2,472	16
		% 0	100	100		100	0	100		100	0	100	
	実 験 III	% 0	1,181	1,181	6	1,296	0	1,296	6	1,370	0	1,370	6
		% 0	100	100		100	0	100		100	0	100	
種子親の粒数	実 験 IV	% 0	614	614	3	1,178	0	1,178	4	734	0	734	4
		% 0	100	100		100	0	100		100	0	100	
	実 験 V	% 0	183	183	1	215	0	215	2	156	0	156	2
		% 0	100	100		100	0	100		100	0	100	
	計	% 0	6,635	6,635	37	6,983	0	6,983	40	6,335	0	6,335	41
		% 0	100	100		100	0	100		100	0	100	
細胞質		N				T				T			
花粉親の粒色		w				y				y			
交雑種子粒色		y	w	計	穂数	y	w	計	穂数	y	w	計	穂数
種子親の粒数	実 験 I	% 3,137	4,418	7,555	51	4,823	5,767	10,590	61	0.096			
		% 42	58	100		45	55	100					
	実 験 II	% 2,660	4,691	7,621	38	2,569	4,339	6,918	33	0.220			
		% 35	65	100		37	63	100					
	実 験 III	% 2,996	3,014	6,010	21	2,577	2,422	4,999	22	0.301			
		% 50	50	100		52	48	100					
種子親の粒数	実 験 IV	% 1,781	159	1,940	5	2,874	96	2,970	8	0.286			
		% 92	8	100		97	3	100					
	実 験 V	% 1,008	2,314	3,322	12	1,068	2,234	3,302	12	0.611			
		% 30	70	100		32	68	100					
	計	% 11,582	14,866	26,448	127	13,911	14,918	28,829	136	0.561			
		% 44	56	100		48	52	100					

第 8 表 T 型細胞質の完全雄性回復個体と部分雄性回復個体の花粉の受精競争の総括

細胞質		N				T				T			
花粉親の粒色		w				y				y			
交雑種子粒色		y	w	計	穂数	y	w	計	穂数	y	w	計	穂数
種子親の粒数	実 験 VI	% 0	183	183	1	377	0	377	2	746	0	746	2
		% 0	100	100		100	0	100		100	0	100	
	実 験 VII	% 0	979	979	8	891	0	891	7	812	0	812	7
		% 0	100	100		100	0	100		100	0	100	
種子親の粒数	実 験 VIII	% 0	563	563	4	409	0	409	4	352	0	352	4
		% 0	100	100		100	0	100		100	0	100	
	計	% 0	1,725	1,725	13	1,677	0	1,677	13	1,910	0	1,910	13
		% 0	100	100		100	0	100		100	0	100	
細胞質		N				T				T			
花粉親の粒色		w				y				y			
交雑種子粒色		y	w	計	穂数	y	w	計	穂数	y	w	計	穂数
種子親の粒数	実 験 VI	% 944	697	1,641	5	479	524	1,003	3	0.001			
		% 58	42	100		48	52	100					
	実 験 VII	% 2,583	2,037	4,620	28	2,262	1,498	3,760	27	0.802			
		% 56	44	100		60	40	100					
種子親の粒数	実 験 VIII	% 1,610	2,312	3,922	11	1,643	1,793	3,436	22	0.314			
		% 41	59	100		48	52	100					
	計	% 5,137	5,046	10,183	44	4,384	3,815	8,199	52	0.121			
		% 50	50	100		53	47	100					

第 9 表 混合した 2 種類の花粉受精力の種子親間差異の独立性の検定と交互作用の検定

実験 番号	年次	種 子 親	混合した花粉親	独立性の検定		交互作用の検定	
				X ² 値	P 値	X ² 値	P 値
1	1957	A 188 × A 177 対 エバグリーン	Ia 153 • A 34	0.460	0.50	95.764	>0.001
1	1959	白色 8 行 対 マンモスホワイトデント	Ia 153 • A 34	0.817	0.50 > 0.30	2.979	0.10 > 0.05
3	1959	白色 8 行 対 マンモスホワイトデント	A 188 × A 171 • WF 9 × Ia 153	0.004	0.95	1037.438	>0.001
7	1959	白色 8 行 対 カントリージェントルマン	A 188 × A 171 • (WF 9 ^T × W 22) × 岩在*	0.002	0.90 > 0.95	21.658	>0.001
8	1958	白色 8 行 対 カントリージェントルマン	A 188 × A 171 • (WF 9 ^T × B 8) × 青在 F ₂	1.054	0.30 > 0.25	0.101	0.75

第 10 表 混合した 2 種類の花粉受精力の交配年次間差異の独立性の検定と交互作用の検定

実験 番号	年次	種 子 親	混合した花粉親	独立性の検定		交互作用の検定	
				X ² 値	P 値	X ² 値	P 値
2	1958 対 1959	白色 8 行	A 188 × A 171 • WF 9 × Ia 153	0.986	0.70 > 0.50	57.000	>0.001
7	1957 対 1959	マンモスホワイトデント	A 188 × A 171 • (WF 9 ^T × W 22) × 岩在	1.115	0.30 > 0.25	20.758	>0.001

第 11 表 混合した 2 種類の花粉受精力の交配月日間差異の独立性の検定と交互作用の検定

実験 番号	年次	交配月日	種 子 親	混合した花粉親	独立性の検定		交互作用の検定	
					X ² 値	P 値	X ² 値	P 値
1	1959	8 月 7 日 対 8 月 10 日	白色 8 行	Ia 53 • A 34	0.969	0.30 > 0.25	4.069	0.05 > 0.03
1	1959	8 月 7 日 対 8 月 10 日	マンモスホワイトデント	Ia 153 • A 34	2.405	0.20 > 0.10	607.942	>0.001
2	1959	8 月 7 日 対 8 月 10 日	白色 8 行	A 188 × A 171 • WF 9 × Ia 153	0.359	0.30 > 0.25	193.288	>0.001
2	1959	8 月 7 日 対 8 月 10 日	マンモスホワイトデント	A 188 × A 171 • WF 9 × Ia 153	0.285	0.70 > 0.50	510.992	>0.001

i 稔性回復花粉と正常細胞質花粉との受精力の差異

第7表に示すように実験Ⅰにおいて、正常の細胞質の白色粒花粉 (Nw) は、13 個体に交配し、100 % 白色粒であり、同様に Ny 花粉もそれぞれ 13 個体の交配の結果は、白色粒、黄色粒ともに 100 % であり、この実験に使用した花粉は正常の機能をもつものであった。正常細胞質の白色粒と黄色粒の花粉を混合した花粉 (Nw-Ny) は、51 個体に配し黄色粒対白色粒は 3137 (42%) : 4418 (58%) であり、正常細胞質の白色粒と T 細胞質の稔性回復個体の黄色粒の混合花粉 (Nw-Ty) は 61 個体に交配し、黄色粒と白色粒は、4823 (45%) : 5767 (55%) であり、 X^2 -値は 0.096 で低値であり等質であることを示している。実験ⅢⅣⅤにおいてもまったく同じ傾向を示している。実験Ⅴに使用した「WF9^T × M14^P」は部分稔性回復個体であるが、完全回復個体の場合と同じ傾向を示している。実験Ⅰ-Ⅴの総括によってみると、Nw-Ny の混合花粉 127 個体の黄色粒対白色粒の比率は、11,582 : 14,866 (44% : 56%) であり、Nw-Ty 混合花粉の場合は、黄色粒対白色粒の比率は、13,911 対 14,918 (48% : 52%) であり、 X^2 -値は 0.5606 であった。すなわち、N-花粉と T-花粉の間に受精力の差がないことを示している。

ii 完全回復個体と部分回復個体の花粉の受精力の比較

第8表に示すように、実験Ⅵ-Ⅷの総計で、供

ii 供 試 材 料

種 類 組合せ番号	S-Trf × F-T (Rf × rf)	F-T (Rf × rf) × F-Nrf
1	WF9 ^T × (WF9 ^T × Ia 153 ^F)	(WF9 ^T × Ia 153 ^F) × WF9
2	B8 ^T × (B8 ^T × Ia 153 ^F)	(B8 ^T × Ia 153 ^F) × B8
3	ww ^T × (ww ^T × Ia 153 ^F)	(ww ^T × Ia 153 ^F) × ww
4	WF9 ^T × (WF9 ^T × T6 ^F)	(WF9 ^T × T6 ^F) × WF9
5	B8 ^T × (B8 ^T × T6 ^F)	(B8 ^T × T6 ^F) × B8
6	ww ^T × (ww ^T × T6 ^F)	(ww ^T × T6 ^F) × ww
7	WF9 ^T × (WF9 ^T × M14 ^P)	(WF9 ^T × M14 ^P) × WF9
8	B8 ^T × (B8 ^T × M14 ^P)	(B8 ^T × M14 ^P) × B8
9	ww ^T × (ww ^T × M14 ^P)	(ww ^T × M14 ^P) × ww

(2) 実験結果

本試験は、1962、1963年に行なわれた。「WF9^T」

試した花粉の受精機能は正常なものであり、Nw 花粉と、完全回復個体の Ty 花粉の混合花粉により交配した。44 穂の受精粒 10,183 粒中、黄色粒は 5,137 (50%) 対白色粒は 5,046 粒 (50%) であった。一方、Nw 花粉と、不完全回復個体の花粉の混合花粉により、交配した 52 穂の受精粒 8,199 粒中、黄色粒は 4,384 (53%) に対し、白色粒は 3,815 粒 (47%) であった。 X^2 -値による独立性の検定は $X^2=0.121$ で低い値を示した。

実験Ⅵ、Ⅶ、Ⅷの X^2 値は、それぞれ 0.001、0.802 および 0.314 と非常に低い値であり、完全回復個体と部分回復個体の花粉間に有意な差異のないことを示している。

2. 交 雑 試 験

(1) 材料と方法

i 方 法

T 型細胞質不稔系統 (S-T(rf)) に Rf 因子をヘテロに保有する稔性回復単交配 (F-T(Rf-rf)) の交雑種と、その正逆交雑、すなわち、Rf 因子をヘテロに保有する稔性回復単交雑 (F-T(Rf × rf)) と正常細胞質の同じ遺伝子型稔性系統 F-N (rf) を交配した交雑種に現われる不稔個体の出現率を比較することにより、Rf 遺伝子保有花粉と、rf 遺伝子保有花粉の受精力の差異を検定した。あわせて葯内の不稔花粉粒の分布を細胞学的に観察し、rf 遺伝子保有花粉の致死の有無を検査した。

「B8^T」「ww^T」は、T 型細胞質に対して連続戻し交雑により育成した不稔系統であり、育成期間

に稔性個体を出していないことから、反復親である「WF 9^T」,「B 8^T」,「ww^T」などは稔性回復力をもたない。したがって例えば,「WF 9^T × Ia 153^F」は, T (rf × Rf) 型であり, 稔性を回復しているが, 花粉は稔性回復遺伝子をもつ花粉とそうでない花粉がある比率で混合していることになる。これらの材料は, 自然状態で完全に受精しているので, 雌性不稔は考えられない。それ故に T(rf × Rf)

× Nrf 型と, Trf × T (rf × Rf) 型との遺伝子型は同じであり, 稔性回復能力のもつ花粉とそうでない花粉との間に受精競争があれば, 不稔個体の出現頻度が異なる筈である。

i 完全回復系統

組合せ番号 1 ~ 6 の組合せは, 完全回復系統の場合であり, 第 12 表は, 正逆交雑の不稔個体の出現頻度および X^2 -値による等質性の検定を示し

第 12 表 完全回復系統, Ia 153^F T6^F, を稔性回復系統とした場合の正逆戻し交配における不稔個体の出現頻度と X^2 -検定

	TrRf × T (rf × Rf)			T(rf × Rf) × Nrf			X^2	P
	F	S	計	F	S	計		
1	WF 9 ^T × (WF 9 ^T × Ia 153 ^F)			(WF 9 ^T × Ia 153 ^F) × WF 9			0.151	0.70
	64	187	251	67	216	283		
2	B 8 ^T × (B 8 ^T × Ia 153 ^F)			(B 8 ^T × Ia 153 ^F) × B 8			0.059	0.90-0.80
	109	111	220	231	223	454		
3	ww ^T × (ww ^T × Ia 153 ^F)			(ww ^T × Ia 153 ^F) × ww			0.771	0.50-0.30
	116	98	214	227	225	452		
計	289	396	685	525	664	1,189	0.605	0.50-0.30
4	WF 9 ^T × (WF ^T × T 6 ^F)			(WF 9 ^T × T 6 ^F) × WF 9			2.561	0.20-0.10
	92	366	458	49	138	187		
5	B 8 ^T × (B 8 ^T × T 6 ^F)			(B 8 ^T × T 6 ^F) × B 8			0.009	0.95-0.90
	30	29	59	239	205	444		
6	ww ^T × (ww ^T × T 6 ^F)			(ww ^T × T 6 ^F) × ww			0.784	0.50-0.30
	40	34	74	113	126	237		
計	162	429	591	401	469	870	0.030	0.90-0.80

注. F の中には部分回復個体を含めた。

た。「Ia 153^F」を稔性回復系統とした場合, (組合せ番号 a 1~3)の合計では, Trf × T (rf × Rf) の不稔個体は 685 個体中 396 個体であり, T (rf × Rf) × Nrf の場合は, 1,189 個体中不稔個体は, 664 個体であった。等質性の X^2 値による検定は 0.605 で低い値であり, 両者の不稔個体の出現頻度に有意な差のないことを示した。組合せ番号 1, 2, 3 おいても, 同様の結果を示し, X^2 値は, 0.151, 0.059, 0.771 といずれも低い値である。T 6^F を稔性回復系統とした場合 (組合せ番号 4~6) の場合

も同様の結果を示し 3 組合せ合計値で, X^2 値は 0.030, また組合せ 4, 5, 6 はそれぞれ X^2 値は, 2.561, 0.009, 0.784 といずれも低い値であり有意な差を示さない。

ii 部分稔性回復系統

組合せ番号 7 ~ 9 の組合せは, 部分稔性回復系統「M14^P」の場合であり, 第 13 表は, 正逆交雑の不稔個体の出現頻度および X^2 値による等質性の検定結果を示した。完全回復系統の場合と同じく, 7 ~ 9 の合計で, Trf × T (rf × Rf) は 970 個

第 13 表 不完全回復系統 M 14^P を稔性回復系統とした正逆戻し交配における不稔個体の出現頻度と X^2 -検定

	Trf × T (rf × Rf)			T(rf × Rf) × Nrf			X^2	P
	F	S	計	F	S	計		
7	WF 9 ^T × (WF 9 ^T × M 14 ^P)			(WF 9 ^T × M 14 ^P) × WF 9			0.973	0.50-0.30
	37	329	366	33	221	254		
8	B 8 ^T × (B 8 ^T × M 14 ^P)			(B 8 ^T × M 14 ^P) × B 8			0.499	0.70-0.50
	92	113	205	188	153	341		
9	ww ^T × (ww ^T × M 14 ^P)			(ww ^T × M 14 ^P) × ww			0.690	0.50-0.30
	201	198	399	237	230	467		
計	330	640	970	458	604	1,062	0.001	0.98

注. F の中には部分回復個体を含めた。

体中、不稔個体は 640 個体であり、T (rf × Rf) × Nrf は 1,062 個体中 604 個体であり、 X^2 値は、0.0012 であった。7, 8, 9 はいずれも X^2 値は、低い値であり、0.973, 0.499, 0.690 と計算された。すなわち、正逆交雑により、不稔個体の出現頻度は有意な差のないことを示している。

「WF 9^T × M 14^P」の部分回復の葯の細胞学的観察によると (写真 44, 45), 部分稔性回復葯内における正常花粉率が葯内に均等に分布しているのではなく、特定の部位に集中して存在している。もし、稔性回復遺伝子をもたない花粉が致死するとすれば、成熟葯内においても、不稔花粉は葯内に均等に分布しているはずである。このことは、BUCHERT²⁵⁾ (1961) のいう稔性回復遺伝子の劣性遺伝子をもつ花粉の配偶子致死の現象がないことを示していると判断できる。

3. 考 察

受粉試験および交雑試験の結果は、稔性回復花粉と正常細胞質花粉の間に、また、完全に稔性を回復した個体の花粉と部分的に稔性を回復した個体の花粉との間にも受精能力の差異のないことを明らかにしている。また、部分稔性回復個体において、BUCHERT^{18) 19) 20) 24)} (1959 a, b, c, g) が S 型不稔において観察したような、稔性回復力をもつ花粉 (Rf を保有する花粉) とそうでない花粉 (rf を保有する花粉) との間に受精競争や、配偶子致死の存在も起きていないことを明らかにした。

JONES, D. F.⁷²⁾ (1950) の行なった実験材料では、著者の使用した材料とは異なるが、部分稔性回復個体の黄色花粉と、正常細胞質の白色花粉とを混合受粉しているが、両者の遺伝子型は異なっているし、種子親と花粉親との交互作用または、交配時の環境と遺伝子型の間の交互作用の存在を重要視していないといわなければならない。正常花粉の遺伝子型の差異による選択受精の現象は、JONES, D. F.⁷¹⁾ (1920), HOFMEYR^{63) 64)} (1958), (1959), HOFMEYR & GEERTSEN⁶⁵⁾ (1959) らが交配育種における組合せ能力との関連において観察しているところであり、著者の実験結果も、遺伝子型および環境の交互作用が非常に高いことを示している。前述のように BUCHERT は S 型において、JOSEPHSON⁹⁹⁾ (1960-b) は 33-16 型において交雑試験における不稔型と稔性型の分離比の異常から選択受精を推定しているが、T 型においては、JONES, D. F.⁸⁷⁾ (1959-a), JOSEPHSON¹⁰¹⁾ (1962) も、観察している。しかし、JOSEPHSON の場合は、不稔型に、稔性回復系統と非回復系統との花粉を混合受粉して、不稔型と稔性型の出現頻度を比較している。すなわち、上述の遺伝子型や環境と交互作用が無視されていると考えられる。また、JONES, D. F. の実験は、その後、STINSON^{158) 159)} (1962-b, c) によって、多くの相反交雑および混合花粉の実験の結果、訂正され、Rf 花粉と rf 花粉との間の競争は、有意でないことが証

明され、著者の使用した材料の結果と一致した。

(IV) 完全回復系統の遺伝行動

1952年に、「WF9^T」の分譲をうけてより、多くの自殖系統の稔性回復力を検定した結果、完全に回復する系統のうちより同じ起源から育成した

「Ia153^F」, 「W153^F」と、異なる起源より育成した「T6^F」の3系統を使用した。また、不稔系統としては「WF9^T」のほか、著者の手もとで戻し交配によって育成した「B8^T」および「ww^T」を使用し、1955～1963年にわたって実験を行った。

1. 材料および方法

(1) 供試系統の来歴

系統名	細胞質	表現型 稔性	稔性回 復能力	来歴	育成場所
WF9 ^T	T	S	なし	Texas型にWF9を戻し交配	Conn. Agric. Exp. sta.
B8 ^T	T	S	なし	WF9 ^T にB8を戻し交配	北海道立農試
ww ^T	T	S	なし	WF9 ^T にwwを戻し交配	同上
WF9	N	F	なし	Wilson Farm Reid (品種)より育成	Conn. Agric. Exp. sta.
B8	N	F	なし	Early Yel. 4. Co 63×Golden Kingより育成	Iowa Agric. Exp. sta.
ww	N	F	なし	不明(道立農試保存系統)	不明
Ia153 ^F	N	F	あり	U.S.Sel. 133より育成	Iowa Agric. Exp. sta.
W153 ^F	N	F	あり	U.S.Sel. 133より育成	Wisc. Agric. Exp. sta.
T6 ^F	N	F	あり	イタリア原産品種 mais petaより育成	北海道農試

供試不稔系統「WF9^T」は1952年以来、稔性を回復したことはなかった。「B8^T」, 「ww^T」は、戻し交雑の期間を通じ、稔性を回復しなかった。また「WF9」, 「B8」, 「ww」との間のT型単交雑も稔性を回復することなく、実験期間を通じ安定していた。稔性回復系統も「WF9^T」との交雑で毎年安定して稔性を回復していた。

(2) 供試材料

第14表に示した。

(3) 試験方法

稔性回復遺伝子の遺伝機構の解析は、それぞれのF₁, F₂, BC₁, BC₂の分離比より推定した。回復遺伝子相互間の対立性⁽¹⁾の検定は、不稔系統に対して2つの稔性回復系統の単交雑を交配した三系交雑種の分離比より推定をする。さらに、T(rf×Rt)×Nrfの三系交雑の分離比を検定し、

不稔系統、正常系統および稔性回復系統の稔性回復遺伝子に関する遺伝子型を決定しようとした。

1959年までは、90 cm×30 cmに1本立てに栽植したが、1960年以降は、90 cm×15 cmに2本立てに栽植し、単位面積当たり個体数の増加をわかった。

調査にあたっては、雄穂の開花後、2日ごとに観察し、その個体の最上葉にマジックインキにて符号をつけるとともに野帳に記入した。しかし、開花後、数日を経過し、S型→S'型やS'型→P型に移行する場合はしばしばあるので、絹糸が萎凋する時期まで観察を継続し、発見次第訂正記入することにし、一方、F型は判定できしだい雄穂を抜きとり再度数えることのないように特に注意をはらった。基本型(F型, F'型, P型, S'型, S型)の5群に分類し記帳した。

(1) ここにいう「対立性」は、Allelismのことである。すなわち本報では、「関与遺伝子が対立遺伝子の関係にあるかどうか」を意味する用語として用いた。

第 14 表 供試組合せ、実験年次および供試雌雄数

	WF 9	B 8	ww	la 153 ^F	W 153 ^F	T 6 ^F	WF 9 ^T × la 153 ^F	B 8 ^T × la 153 ^F	ww ^T × la 153 ^F	WF 9 ^T × W 153 ^F	ww ^T × W 153 ^F	WF 9 ^T × T 6 ^F	B 8 ^T × T 6 ^F	ww ^T × T 6 ^F	la 153 ^F × W 153 ^F	la 153 ^T × T 6 ^F
WF 9 ^T							3 62-1			15 57-1		22 62-1			32 62-b	36 62-b
B 8 ^T								7 62-1					26 62-1		33 62-2 63-2	37 62-b 63-b
ww ^T									11 62-1					30 62-1	34 63-b	38 62-b
WF 9 ^T × la 153 ^F	2 57-1 58-1 60-2 61-1 62-1	40 62-1	41 62-1	1 57-b 58-b 59-b 60-b 61-b 62-b 63-b			4 57-1 58-1 59-1 60-6 61-1 62-3									63-b
B 8 ^T × la 153 ^F	42 62-1	6 62-1	43 62-1	5 60-b 61-b 62-b				8 59-5 62-3								
ww ^T × la 153 ^F	44 62-1	45 62-1	10 62-1	9 62-b					12 62-3						35 63-b	39 63-b
WF 9 ^T × W 153 ^F	14 57-1 58-1 62-1	46 62-1	47 62-1		13 57-b 58-b 59-b					16 57-1 58-1 62-3						
ww ^T × W 153 ^F			18 57-1 58-1 62-1		17 59-b 63-b						19 59-1 60-1 63-3					
WF 9 ^T × T 6 ^F	21 62-1	48 62-1	49 62-1			20 60-b 61-b 63-b						23 62-3				
B 8 ^T × T 6 ^F	50 62-1	25 62-1	51 62-1			24 60-b 61-b 62-b							27 62-3			
ww ^T × T 6 ^F	52 62-1	53 62-1	29 60-3 62-1			28 59-b 62-b								31 59-1 60-2 62-1		

注. 1). () 内の数字は、組合せ番号

2). 表中、左の数字は、供試年、右の数字は、供試雌雄、「b」は数穂の混合集団、例えば、57-1は、1957年に1雌穂を供試したこと。

第 15 表 $T \times Ia 153^F$ の戻し交雑および F_2 の不稔個体の分離数と X^2 検定

組合せ 番 号	組 合 せ	年および 雌 雄 数	個 体 数					期待 比	X^2 値	P 値
			F	F'	P	S'	S			
1	$(WF 9^T \times Ia 153^F) \times Ia 153^F$	1957-b ¹⁾								
		'58-b								
		'59-b								
		'60-b	383	0	0	0	0	383	1:0	0.00
		'61-b								1.0
		'62-b								
2	$(WF 9^T \times Ia 153^F) \times WF 9$	'63-b								
		1957-1								
		'58-1								
		'60-2	187	0	27	1	605	820	1:3	1.885
		'61-1								0.20-0.10
3	$WF 9^T \times (WF 9^T \times Ia 153^F)$	'62-1								
		1962-1	59	0	5	0	187	251	1:3	0.299
4	$(WF 9^T \times Ia 153^F) F_2$	'62-1								
		1957-1								
		'58-1								
		'59-1	1,394	3	129	12	1,113	2,651	9:7	3.359
		'60-6								0.10-0.05
		'61-1								
5	$(B 8^T \times Ia 153^F) \times Ia 153^F$	'62-3								
		1960-b								
		'61-b	210	0	0	0	0	210	1:0	0.000
6	$B 8^T \times Ia 153^F) \times B 8$	'62-b								1.0
		1962-1	223	0	6	2	223	454	1:1	0.141
7	$B 8^T \times (B 8^T \times Ia 153^F)$	'62-1								0.70-0.50
		1962-1	104	5	0	0	111	210	1:1	0.018
8	$(B 8^T \times Ia 153^F) F_2$	'62-1								0.90-0.80
		1959-5	751	0	6	3	249	1,009	3:1	0.056
9	$(ww^T \times Ia 153^F) \times Ia 153^F$	1962-3								0.80-0.75
		1962-b	90	0	0	0	0	90	1:0	0.000
10	$(ww^T \times Ia 153^F) \times ww$	'62-b								<0.90
		1962-1	212	15	0	0	225	452	1:1	0.009
11	$ww^T \times (ww^T \times Ia 153^F)$	'62-b								0.95-0.90
		1962-1	116	0	0	0	0	98	1:1	0.429
12	$(ww^T \times Ia 153^F) F_2$	'62-1								0.50-0.30
		1962-3	473	0	5	5	165	648	3:1	0.074
		'62-3								0.80-0.75

注. 1). 年の次の数字は、雌雄数、「b」は数總の混合集団。

2. 実験結果

(1) 「 $Ia 153^F$ 」の回復遺伝子の行動

「 $WF^T \times Ia 153^F$ 」, 「 $B 8 \times Ia 153^F$ 」および「 $ww^T \times Ia 153^F$ 」の F_1 は、1956 年から毎年検定したが、いずれの年においても、全個体が F 型であり、その他の型は 1 個体も出現しなかった。また $Ia 153^F$ を反復親とした戻し交雑にお

いても、 F 型以外は現われず、「 $Ia 153^F$ 」の稔性回復力はきわめて安定したものであった。不稔系統 (Nrf) を反復親とした戻し交雑および F_1 においては、組合せにより差はあったが、 F 型、 S 型のほかに、部分稔性型 (F' 型、 P 型および S' 型) が 1~5 % 程度出現しているが、出現頻度が少ないので、分離比の検定には、 F 型に包含して計算

した。第 15 表は、 F_1 , F_2 , BC_1 , BC_2 の分離個体数を年次、供試雌穂数をこみにして記載してある。第 15 表に示すように、「WF 9^T × Ia 153^F」の場合の、「WF 9^T」を反復親とした戻し交雑は、F 型対 S 型が 1:3 に分離し（組合せ番号 2）、「B 8^T × Ia 153^F」および「ww^T × Ia 153^F」の場合には、F 型対 S 型が 1:1 に分離している（組合せ番号 6, 10）。一方、 F_2 は、「WF 9^T × Ia 153^F」の場合は、F 型対 S 型が 9:7 に（組合せ番号 4）、「B 8^T × Ia 153^F」および「ww^T × Ia 153^F」の場合は、3:1 の分離比によく合致してしている（組合せ番号 8, 12）。すなわち、「Ia 153^F」の稔性回復力は「WF 9^T」を種子親とした場合は 2 つの優性補足遺伝子による分離を示し「B 8^T」および「ww^T」を種子親とした場合は、1 つの優性遺伝子による分離の様式

を示している。

(2) 「W 153^F」の回復遺伝子の行動

「WF 9^T」と「ww^T」を不稔親として検定した。「Ia 153^F」の場合と同様に、 F_1 および「W 153^F」を反復親とした戻し交雑はすべて F 型であり、非常に安定した回復力を示した。第 16 表に示すように「WF 9^T × W 153^F」の場合の戻し交雑（組合せ番号 14）の F 型対 S 型は、1:3 であり、「ww^T × W 153^F」の場合は 1:1 であった。（組合せ番号 18）。また、 F_2 は「WF 9^T × W 153^F」は、F 型対 S 型が 9:7（組合せ番号 16）であり、「ww^T × W 153^F」は、3:1（組合せ番号 19）であり、その遺伝行動は「Ia 153^F」の場合とまったく一致している。

第 16 表 T × W 153^F の戻し交雑および F_2 の不稔個体の分離数と X^2 -検定

組合せ番号	組 合 せ	年および雌穂数	個 体 数						期待比	X^2 値	P 値
			F	F'	P	S'	S	計			
13	(WF 9 ^T × W 153 ^F) × W 153 ^F	1957-b) '58-b '59-b	175	0	0	0	0	175	1:0	0.000	1.00
14	(WF 9 ^T × W 153 ^F) × WF 9	1957-1 '58-1 '62-1	145	0	17	4	431	597	1:3	2.506	0.20-0.10
15	WF 9 ^T × (WF 9 × W 153 ^F)	1957-1	42	0	5	0	143	190	1:3	0.009	0.90-0.98
16	(WF 9 ^T × W 153 ^F) F_2	1957-1 '58-1 '62-3	667	5	29	1	527	1,229	9:7	0.378	0.70-0.50
17	(ww ^T × W 153 ^F) × W 153 ^F	1959-b '63-b	236	0	0	0	0	236	1:0	0.000	1.00
18	(ww ^T × W 153 ^F) × ww	1957-1 '58-1 '62-1	241	1	7	0	211	460	1:1	2.817	0.10-0.05
19	(ww ^T × W 153 ^F) F_2	1959-1 '60-1 '63-3	901	2	24	8	274	1,219	3:1	4.137	0.05-0.03

注. 1). 年の次の数字は供試雌穂数, 「b」は数穂の混合集団

(3) 「T 6^F」の回復遺伝子の行動

「WF 9^T」, 「B 8^T」, 「ww^T」を不稔親として検定した。「WF 9^T × T 6^F」は、1961 年, 1962 年

の両年ともそれぞれ 120 個体を検定し、全部 F 型であった。「B 8^T × T 6^F」は、1961 年に 120 個体中、F' 型が 10 個体、S 型が 3 個体出現し、1962

年には120個体中、F'型が5個体出現し、S型は出現しなかった。一方「ww^T × T6^F」においては、1961年に120個体中、F'型が10個体、P型が3個体、S型が1個体出現し、1962年には120個体中、F'型4個体、P型、S型は出現しなかった。

「T6^F」は、「Ia 153^F」、「W 153^F」に比べると、稔性回復能力は、やや安定性が低いと考えられる。第17表に示すように、不稔系統を反復親とした戻し交雑の場合、F型、S型のほかに、部分回復型（F'、P、S'型）は、「WF 9」および「B 8」の場合で4—5%（組合せ番号21、22、25、26）出現し、「ww」の場合は（組合せ番号29、30）約25%であった。また、F₂においては、「WF 9」、「B 8」の場合（組合せ番号23、27）は、5—7%、「ww」の

場合（組合せ番号31）には、約35%を占め、部分回復型の出現頻度は高い傾向があった。「Ia 153^F」、「W 153^F」と同様、部分稔性個体をF型に包含して分離比の検定を行なった場合（第17表）は、「Ia 153^F」、「W 153^F」とまったく同じ分離比と判断された。すなわち、「WF 9^T」の場合は、BCがF型対S型は1:3、F₂は9:7、であり、一方「B 8^T」、「ww^T」の場合は、それぞれ1:1および3:1であった。しかし、前述のように、部分稔性個体の出現頻度が高いことは、「T6^F」の遺伝子型が、「Ia 153^F」や「W 153^F」と同じであると判断することは疑わしい。

(4) 「Ia 153^F」、「W 153^F」、「T6^F」の回復遺伝子の対立性

これらの稔性回復系統の稔性回復遺伝子の遺伝

第17表 T × T6^F の戻し交雑および F₂ の不稔個体の分離数と X² 検定

組合せ番号	組 合 せ	年および雌穂数	個 体 数						期待比	X ² 値	P 値
			F	F'	P	S'	S	計			
20	(WF 9 ^T × T6 ^F) × T6 ^F	1960-b) '61-b '63-b	449	5	24	0	0	478	1:0	0.000	1.0
21	(WF 9 ^T × T6 ^F) × WF 9	1962-1	42	0	6	1	138	187	1:3	0.433	0.70-0.50
22	WF 9 ^T × (WF 9 ^T × T6 ^F)	1962-1	80	2	10	0	366	458	1:3	5.880	0.02-0.01
23	(WF 9 ^T × T6 ^F) F ₂	1962-3	227	0	29	0	206	462	9:7	0.132	0.50-0.70
24	(B 8 ^T × T6 ^F) × T6 ^F	1960-b '61-b '62-b	222	2	5	0	0	230	1:0	0.000	1.00
25	(B 8 ^T × T6 ^F) × B 8	1962-1	217	0	11	0	217	444	1:1	0.225	0.50-0.75
26	B 8 ^T × (B 8 ^T × T6 ^F)	1962-1	28	1	1	0	29	59	1:1	0.017	0.90-0.95
27	(B 8 ^T × T6 ^F) F ₂	1962-3	824	0	72	3	283	1,182	3:1	0.705	0.25-0.50
28	(ww ^T × T6 ^F) × T6 ^F	1959-b '62-b	439	7	52	0	0	498	1:0	0.000	1.00
29	(ww ^T × T6 ^F) × ww	1960-3 '62-1	109	3	96	13	252	483	1:1	0.913	0.25-0.50
30	ww ^T × (ww ^T × T6 ^F)	1962-1	15	0	13	3	34	74	1:1	0.487	0.25-0.50
31	(ww ^T × T6 ^F) F ₂	1959-1 '60-2 '62-1	241	10	180	34	180	645	3:1	0.633	0.25-0.50

注. 1). 年の次の数字は、供試雌穂数、「b」は、数穂の混合集団

機構は、基本的には同じ行動を示したが、部分回復型の出現頻度の差異は、供試年の環境との差異に起因するのか、遺伝子型の差異に起因するかが不明である。対立性の検定および三系交雑検定の結果を第 18 表および第 19 表に示した。「Ia 153^F

× W 153^F」を花粉親とし、「WF 9^T」、「B 8^T」および「ww^T」に交雑した場合（組合せ番号 32, 33, 34, 35）は、全個体が F 型であり、F 型：S 型は 1：0 であった。一方、「Ia 153^F × T 6^F」を花粉親とした交雑では（組合せ番号 36, 37, 38）は、い

第 18 表 T × (Ia 153^F × W 153^F) および T × (Ia 153^F × T 6^F) の三系交雑種の不稔個体の分離数と X² 検定

組合せ 番 号	組 合 せ	年および 雌 穂 数	個 体 数						期待 比	X ² 値	P 値
			F	F'	P	S'	S	計			
32	WF 9 ^T (Ia 153 ^F × W 153 ^F)	1962-b ¹⁾	273	0	0	0	0	273	1:0	0.000	1.00
33	B 8 ^T × (Ia 153 ^F × 153 ^F)	1962-2 '63-2	1,019	0	0	0	0	1,019	1:1	0.000	1.00
34	ww ^T × (Ia 153 ^F × W 153 ^F)	1963-b	262	0	0	0	0	262	1:0	0.000	1.00
35	ww ^T × (Ia 153 ^F) × (Ia 153 ^F × W 153 ^F)	1963-b	477	0	0	0	0	473	1:0	0.000	1.00
36	WF 9 ^T × (T 6 ^F × Ia 153 ^F)	1962-b	246	0	9	0	87	342	3:1	0.035	0.80-0.90
37	B 8 ^T × (T 6 ^F × Ia 153 ^F)	1962-b '63-b	399	32	39	2	141	613	3:1	1.306	0.25-0.30
38	ww ^T × (T 6 ^F × Ia 153 ^F)	1962-b '63-b	285	3	34	1	94	417	3:1	1.344	0.10-0.25
39	(ww ^T × W 153 ^F) × (T 6 ^F × Ia 153 ^F)	1963-b	420	2	43	5	53	523	7:1	2.677	0.10-0.25

注. 1). 年の次の数字は、供試雌穂数、「b」は、数穂の混合集団

第 19 表 「Ia 153^F」、「W 153^F」、「T 6^F」を含む単交雑種と不稔系統との三系交雑の不稔個体の分離数と X² 検定

組合せ 番 号	組 合 せ	年	個 体 数						期待 比	X ² 値	P 値
			F	F'	P	S'	S	計			
40	(WF 9 ^T × Ia 153 ^F) × B 8	1962	135	0	23	11	179	314	1:1	1.834	0.10-0.20
41	(WF 9 ^T × Ia 153 ^F) × ww	1962	184	8	56	10	248	506	1:1	0.198	0.50-0.70
42	(B 8 ^T × Ia 153 ^F) × WF 9	1962	100	0	5	1	103	209	1:1	0.388	0.50-0.70
43	(B 8 ^T × Ia 153 ^F) × ww	1962	213	0	16	1	205	435	1:1	1.437	0.20-0.25
44	(ww ^T × Ia 153 ^F) × WF 9	1962	111	0	7	4	92	214	1:1	4.206	0.03-0.05
45	(ww ^T × Ia 153 ^F) × B 8	1962	169	1	17	16	168	371	1:1	3.302	0.05-0.10
46	(WF 9 ^T × W 153 ^F) × B 8	1962	207	0	31	5	208	451	1:1	2.716	0.05-0.10
47	(WF 9 ^T × W 153 ^F) × ww	1962	143	12	54	8	198	416	1:1	0.962	0.30-0.50
48	(WF 9 ^T × T 6 ^F) × B 8	1962	199	0	37	4	225	465	1:1	0.484	0.50-0.70
49	(WF 9 ^T × T 6 ^F) × ww	1962	195	6	46	4	238	489	1:1	0.346	0.50-0.70
50	(B 8 ^T × T 6 ^F) × WF 9	1962	24	0	0	0	19	43	1:1	0.581	0.03-0.05
51	(B 8 ^T × T 6 ^F) × ww	1962	122	2	110	9	221	464	1:1	1.043	0.25-0.50
52	(ww ^T × T 6 ^F) × WF 9	1962	60	0	21	0	67	148	1:1	1.324	0.20-0.25
53	(ww ^T × T 6 ^F) × B 8	1962	141	0	44	14	160	359	1:1	4.237	0.03-0.05

れも S 型が出現し、F 型対 S 型はほぼ 3:1 に分離している。また (ww^T × W 153^F) (T 6^F × Ia 153^F) の場合 (組合せ番号 39) は、F 型対 S 型がほぼ 7:1 に分離した。すなわち、「Ia 153^F」と「T 6^F」の遺伝子型は異なっていることを示した。

第 19 表に示した各種三系交雑は全組合せにおいて、F 型対 S 型は、1:1 の分離比を示した。

(5) 年、雌穂間における分離比の変異性

第 20 表および第 21 表は、同一組合せで年を異にして行なわれた場合および、同一組合せで、いくつかの雌穂が別個に検定された場合について、こみにして計算された場合に期待された分離比に基づいて、等質性の X^2 値および P 値を求めた。表に示すように、いずれの場合も、 X^2 値が有意性を示した事例は認められず、S 型の出現頻度

第 20 表 年次間の分離比の変異性の X^2 検定

組合せ 番 号	組 合 せ	年 次	年数	期 待 比	自由 度	X^2 値	P 値
2	(WF 9 ^T × Ia 153 ^F) × WF 9	1957 '58 '60 '61 '62	5	1 : 3	4	1.741	0.75-0.80
4	(WF 9 ^T × Ia 153 ^F) F ₁	1957 '58 '59 '60 '61 '62	6	9 : 7	5	5.743	0.30-0.50
8	(B 8 ^T × Ia 153 ^F) F ₁	1959 '62	2	3 : 1	1	0.420	0.50-0.70
14	(WF 9 ^T × W 153 ^F) × WF 9	1957 '58 '59	3	1 : 3	2	2.555	0.25-0.30
16	(WF 9 ^T × W 153 ^F) F ₂	1957 '58 '62	3	9 : 7	2	2.208	0.30-0.50
18	(ww ^T × W 153 ^F) × ww	1957 '58 '62	3	1 : 1	2	3.315	0.10-0.20
19	(ww ^T × W 153 ^F) F ₁	1959 '60 '63	3	3 : 1	2	0.919	0.50-0.70
29	(ww ^T × T 6 ^F) × ww	1960 '62	2	1 : 1	1	0.678	0.30-0.50
31	(ww ^T × T 6 ^F) F ₁	1959 '60 '62	3	3 : 1	2	1.441	0.30-0.50

第 21 表 雌穂間の分離比の変異性の X^2 検定

組合せ 番 号	組 合 せ	年	雌穂 数	期 待 比	自由 度	X^2 値	P 値
2	(WF 9 ^T × Ia 153 ^F) × WF 9	1960	2	1 : 3	1	0.075	0.75-0.80
4	(WF 9 ^T × Ia 153 ^F) F ₂	1960	6	9 : 7	5	3.364	0.50-0.70
		'62	3	9 : 7	2	2.335	0.30-0.50
8	(B 8 ^T × Ia 153 ^F) F ₂	1959	6	3 : 1	4	0.578	0.95-0.98
		'62	3	3 : 1	2	0.830	0.95-0.98
12	(ww ^T × Ia 153 ^F) F ₂	1962	3	3 : 1	2	1.199	0.50-0.70
16	(WF 9 ^T × W 153 ^F) F ₂	1962	3	9 : 7	2	1.347	0.50-0.70
19	(ww ^T × W 153 ^F) F ₂	1963	3	3 : 1	2	0.131	0.90-0.95
23	(WF 9 ^T × T 6 ^F) F ₂	1962	3	9 : 7	2	1.502	0.30-0.50
27	(B 8 ^T × T 16 ^F) F ₂	1962	3	3 : 1	2	2.715	0.25-0.30
29	(ww ^T × T 6 ^F) × ww	1960	3	1 : 1	2	5.349	0.05-0.10
31	(ww ^T × T 6 ^F) F ₂	1960	2	3 : 1	1	1.002	0.30-0.50

は比較的安定し、環境による変異が少ないことを示している。

3. 考 察

実験結果の示した一般的な結論は、

(1) 供試した 3 つの稔性回復系統の、稔性回復遺伝子の遺伝様式は基本的に一致している。すなわち「WF 9^T」を種子親とした場合に、回復系統を反復親とした戻し交雑は、F 型 : S 型は 1 : 0 であり、稔性系統を反復親とした戻し交雑は 1 : 3 に、また、F₂ は 9 : 7 に分離し、2 つの優性補足遺伝子の分離様式をとる。一方、「B 8^T」および「ww^T」を種子親とした場合には、戻し交雑は、F 型 : S 型は、1 : 0 および 1 : 1 に分離し、F₂ は 3 : 1 の分離を示し、単純優性遺伝子の分離様式をとる。

(2) 稔性回復遺伝子に関する対立性は、「Ia-153^F」と「W 153^F」は同一であるが、「Ia 153^F」と「T 6^F」は同じ対立関係にない。

(3) 数年にわたって行なわれた実験であったが、年間の分離比の等質性の検定結果は、期待分離比よりの偏差は有意な差を示さなかったし、同一年以内における雌穂間においても同様であった。

以上の一般的結論を基礎とし、各種の検定交雑の結果を参考とし、各供試系統の稔性回復遺伝子の遺伝子型の推定を試みた。

2 つの優性補足遺伝子を AA および BB とすると、(1)の結果より、「Ia 153^F」は AA BB、「WF 9」は aa bb、「B 8」および「ww」は、aa BB または AA bb である。もし、「B 8」が aa BB であり、「ww」が AA bb、または、その逆の場合は、「B 8^T × ww」または「ww^T × B 8」の遺伝子型は、Aa Bb となり完全稔性となるはずである。この組合せは、完全不稔であることは著者は確認しているので、「B 8」、「ww」は上記のように、2 つの優性遺伝子のうちいずれか 1 つだけとホモに保有する系統である。「Ia 153^F」と「W 153^F」は同一の遺伝行動をとり、かつ、両系統間に対立性は認められないので、「W 153^F」も AA BB であろう。

一方、「T 6^F」の場合は、「Ia 153^F」と同じ遺伝行動であるが、両系統間に対立性が示されない。いま、「Ia 153^F」と異なる 2 つの優性補足遺伝子 CC, DD を仮定すると、A-B および C-D は、それぞれ別個に行動する 2 組の補足遺伝子であるので、「Ia 153^F」は AA BB cc dd、「T 6^F」は aa bb CC DD、「WF 9」は aa bb cc dd、「B 8」および「ww」は aa BB cc DD または、AA bb CC dd とならなければならない。その場合、「WF 9^T」× (Ia 153^F × T 6^F) … (組合せ番号 36) は、理論的に F 型 : S 型が 9 : 7 に、また、「B 8^T」× (Ia 153^F × T 6^F) および「ww^T」× (Ia 153^F × T 6^F) … (組合せ番号

37, 38) は, F 型 : S 型は 5:3 に分離しなければならない。実験結果はいずれも 3:1 であったので 2 つの別個の補足遺伝子を推定することは無理である。つぎに 2 つの補足遺伝子のうち 1 つだけを共通した場合を仮定し, 「Ia 153^F」は AA BB cc, 「T 6^F」は AA bb CC とし, B と C とは同義的關係にあると仮定すると, 上記の組合せはいず

れも理論比が F 型対 S 型 3:1 となり, 実験結果とよく一致する。

つぎに, 「B 8」および「ww」が補足遺伝子の 1 つをホモに保有するのであるから, AA bb cc, aa BB cc または aa bb CC かの問題が残される。下表は, それぞれの場合を仮定した各種組合せの理論分離比を示した。

組合せ 番 号	組 合 せ	AA bb cc F 型対 S 型	aa BB cc F 型対 S 型	aa bb CC F 型対 S 型
37	B 8 ^T × (Ia 153 ^F × T 6 ^F)	3 : 1	1 : 0	1 : 0
23	(B 8 ^T × T 6 ^F) F ₂	3 : 1	49 : 19	3 : 1
8	(B 8 ^T × Ia 153 ^F) F ₂	3 : 1	3 : 1	49 : 19
43	(B 8 ^T × Ia 153 ^F) × ww	1 : 1	1 : 1	1 : 1
42	(B 8 ^T × Ia 153 ^F) × WF 9	1 : 1	1 : 1	3 : 5
51	(B 8 ^T × T 6 ^F) × ww	1 : 1	1 : 1	1 : 1
50	(B 8 ^T × T 6 ^F) WF 9	1 : 1	3 : 5	1 : 1

となるはずであり, 実験結果は, AA bb cc の場合と完全に一致している。

以上の結果と総括すると, 供試系統の遺伝子型はつぎのように推定される。

「WF 9」…aa bb cc 「Ia 153^F」…AA BB cc
 「B 8」…AA bb cc 「W 153^F」…AA BB cc
 「ww」…AA bb cc 「T 6^F」…AA bb CC

であり, 3 つの優性遺伝子 (A, B, C) が関与し, A-B, A-C は互に補足関係にあり, B-C は同義的な関係にある場合を仮定した分離比の行動と実験結果は一致している。

(V) 部分回復系統の遺伝行動

著者の検定した数多くの自殖系統のうちで, F₁において部分的に稔性回復する系統として, 「M 14」, 「A 34」, 「A 71」などが見出されたが, 北海道の生育環境で安全に種子の採種ができるのは, 「M 14」と「A 34」であった。「A 34」は, 耐倒伏性が低く, 多数個体の育成には不適当であったので, その「M 14」を「M 14^P」と名づけ, 遺伝機構追跡の材料とした。不稔系統は, (N) と同じく「WF 9^T」, 「B 8^T」, 「ww^T」の 3 系統を使用し, 1955 年より 1963 年にわたって実験を行なった。

1. 材料と方法

(1) 供試系統の来歴

「M 14^P」は, 1945 年以前に, 当時の札幌玉蜀黍試験地主任の中村直彦氏が, Iowa 農試より分譲をうけた自殖系統を, 1951 年に著者が同氏より分譲をうけたもので, 以来, 著者の手もとで毎年人工自殖によって維持されてきた系統である。

(2) 供試材料

第 22 表のとおり。

(3) 実験の方法

「M 14^P」の場合は, F₁において部分不稔を示すことおよび, 不稔葯の形態や分布, 細胞学的観察など, 「Ia 153^F」などの完全回復系統と明らかに異なっていることより, 完全回復系統と別個の遺伝行動をとることが推測された。検定交雑は, (N) と同様に F₁, F₂, BC₁, BC₂ より遺伝子行動を推定し, 遺伝子型の同定は, 「Ia 153^F」, 「T 6^F」を含めたいくつかの検定組合せの分離比より推定することにした。分離個体数は, 基本の 5 群にもとづいて調査し, 完全稔性型 (F), 部分稔性型 (F', P, S') および完全不稔型 (S) の 3 型に分類した。調査の方法は, (N) と同じく, 時期的に経過を追って観察した。

第 22 表 供試組合せ、実験年次および供試雌穂数

$\delta \searrow \text{♀}$	WF 9	B 8	ww	Ia 153F	M14P	WF 9T × M 14P	B 8T × M 14P	wwT × M 14P	Ia 153F × W153F	Ia 153F × T 6F	B 8 × M14P
WF 9T × M 14P	54 57-1 58-1 60-2	70 57-1		71 57-1	55 57-1 58-1 60-2	56 57-2 58-1 60-3					68 60-4
B 8T × M 14P		57 63-1			58 63-1		59 63-3		63 63-b	65 63-b	
wwT × M 14P			60 63-1		61 63-1			62 63-3	64 63-b	66 63-b	
WF 9T × B 8											69 60-4
WF 9T × Ia 153F					72 57-1						67 60-5

注. 第 14 表と同じ

2. 実験結果

(1) 「M 14P」の稔性回復力の年変動

「WF9T × M14P」に表現する回復能力を 1956, 1957, 1958, 1960, 1963 の 5 か年にわたり, 同一地域における調査結果を第 23 表に示した。いずれの年においても, F および S 型は 1 個体も出現しなかったが, 不稔葯の全体の比率はやや異なっている。1956, 1957 年の両年は, 1 穂内に含まれる不稔葯の出現頻度が高い個体が多かったが, 1960, 1963 年の両年においては, 不稔葯の少ない個体の出現頻度が比較的高かった。一方 1963 年には, 「WF 9T」, 「B 8T」, 「wwT」の 3 不稔系統の F₁ を調査した結果では, 「WF 9T × M 14P」は P 型が大部分であるが, 「B 8T × M 14P」, 「wwT × M14P」は, F' 型が多く出現している。しかしいずれの場合も, F および S 型が F₁ において出現しないことは共通している。このことは, 部分優性の遺伝子の関与する場合, 部分不稔遺伝子が存在するかまたは稔性を抑制する遺伝子の存在などを示唆していると思われた。

第 23 表 T × M 14P の年による稔性回復力の変動

組 合 せ	年	個 体 数						計
		F	F'	P ₋₁ ¹⁾	P ₋₁ ²⁾	S'	S	
WFT × M14P	1956	0	0	0	42	5	0	47
	'57	0	0	0	45	0	0	45
	'58	0	2	6	16	0	0	24
	'60	0	0	128	18	0	0	146
	'63	0	0	21	85	0	0	106
	計	0	2	155	206	5	0	368
B 8T × M14P	1963	0	146	31	0	0	0	117
wwT × M14P	1963	0	142	45	0	0	0	187

注 1). P₋₁ は, 稔性率 50%以上
2). P₋₁ は, 稔性率 50%以下

(2) 「M 14P」の回復遺伝子の行動

完全回復系統と同じ方法によって, F₁, F₂, BC, BC₂ の分離を示したのが第 24 表である。F₂ において, 完全稔性個体 (F) 型がかなりの頻度で出現することが明らかになり, 部分稔性回復遺伝子に起因する分離様式とは考えられず, また,

第24表 T×M14^Pの戻し交雑およびF₂のF型対P型対S型の分離数とX²検定

組合せ 番号	組 合 せ	年および 雌穂数	個 体 数					期待比	X ² 値	P 値
			F	F'	F S'	S	計			
54	(WF 9 ^T ×M14 ^P)×WF 9	1957-1	32	3	56	0	341	432	1:1:6	10.320
		'58-1			59				1:3	0.408
		'60-2								0.50-0.75
55	(MF 9 ^T ×M 14 ^P)×M 14 ^P	1957-1	19	96	192	1	280	588	0:1:1	2.200
		'58-1			289					0.100-0.25
		'60-2								
56	(WF 9 ^T ×M 14 ^P) F ₂	1957-2	170	96	202	54	792	1,314	9:18:37	3.394
		'58-1			352				27:37	3.264
		'60-3								0.05-0.10
57	(B 8 ^T ×M14 ^P)B 8	1963-1	91	20	72	5	153	341	1:1:2	3.804
					97				1:1	3.590
										0.05-0.10
58	(B 8 ^T ×M14 ^P)×M14 ^P	1963-1	17	93	133	4	230	477	0:1:1	0.647
					230					0.25-0.50
59	(B 8 ^T ×M14 ^P)F ₂	1963-3	216	43	346	6	479	1,090	3:6:7	1,133
					395				9:7	0.017
										0.90-0.95
60	(ww ^T M14 ^P)×ww	1963-1	109	5	119	4	230	467	1:1:2	1.651
					128				1:1	0.105
										0.50-0.75
61	(ww ^T ×M14 ^P)×M14 ^P	1963-1	21	101	136	8	207	473	0:1:1	7,359
					245					0.005-0.01
62	(ww ^T ×M 14 ^P) F ₂	1963-3	189	28	339	9	418	983	3:6:7	0.605
					376				9:7	0.602
										0.25-0.50

注. 1). 年の次の数字は、供試雌穂数

「WF 9^T」は、Rf 因子を保有していないことを (N) 節で示したのであるが、その戻し交雑においても、完全回復個体の出現をみていることは、部分優性因子の組換えによって完全回復個体が表現するとも考えることができない。したがって、これらの遺伝子の構成を考えるに当たって、F₁において部分不稔個体のみを出現するのは、なんらかの抑制効果をもつ遺伝子の効果であり、F₂または、BCにおいて、F型が出現するのは、それらの遺伝子の組換えにより、抑制力をもたない個体が出現するものと推定された。第24表の結果は上述の考えから、1つの抑制因子を想定すると、その分離比がよく説明された。

P型とF型の両型と一括して稔性回復個体と考えると、F₂において、「WF 9^T」の場合は、

F:S が 27:37、「B 8^T」、「ww^T」の場合は、9:7であり、稔性回復遺伝子に関しては、少なくとも2つ以上の遺伝子が関与していることは明らかである。しかし、実際には、部分回復個体の出現頻度が非常に多く、「Ia 153^F」の場合とは、はなはだしく分離の様相を異にしている。いま1つの劣性抑制遺伝子と2つの優性補足遺伝子を想定すると、「M 14^P」は、「Ia 153^F」と同じく、2つの優性遺伝子-AA BBおよび1つの抑制因子iiを保有するとし、iiの場合は、稔性回復効果を抑制し、Iiの場合は、部分的に抑制すると考えると、前表の分離が説明できる。表に示すように「M 14^P」を戻し交雑すると、「WF 9^T」の場合には、588個体中19個体、「B 8^T」、「ww^T」の場合には、それぞれ、477個体および473個体中、17個体およ

び 21 個体の F 型個体が出現した。これは、圃場観察において、F 型と F' 型の区別は見誤りやすいために F 型と記帳されたものと思われる。このような場合は、完全回復個体と部分回復個体をこみにして X^2 を検定した。

すなわち、「WF9^T × M14^P」の場合は、F₂ は F:P:S が 9:18:37 に、BC で 1:1:6 および 0:1:1 に分離し、「B8^T」,「ww^T」の場合には、F₂ が 3:6:7, BC では、1:1:2 および 0:1:1 に分離していると判断された。

以上の結果より、M14^P 遺伝子型は、2 つの優性補足遺伝子と 1 つの劣性の抑制遺伝子を保有す

る AA BB ii 型の構成をとるものと推定された。

(3) 「M14^P」とほかの稔性回復系統の遺伝子構成との関係

上述の作業仮設に基づいて、「Ia 153^F」,「T6^F」および「M14^P」の遺伝子構成の相互の関係を明らかにするために、第 25 表に示す組合せ（組合せ番号 63~72）の分離比を調査した。組合せ番号、63, 64, は (B8^T × M14^P) および (ww^T × M14^P) に対して、(N) で同定し、同一の対立性を示したところの (Ia 153^F × W153^F) を交雑した場合であり、M14^P が部分回復遺伝子や、部分優性

第 25 表 Ia 153^F, W153^F, T6^F および M14^P を含む各種検定交雑の F 型対 P 型
対 S 型の分離数と X^2 検定

組合 せ番号	組 合 せ	年および 雌 穂 数	個 体 数					期待比	X ² 値	P 値	
			F	F'	P	S'	S				計
63	(B8 ^T × M14 ^P) × (Ia 153 ^F × W153 ^F)	1963-b	250	210	13	0	0	473	1:1:0 1:0	1.541 0.000	0.30-0.50 >0.99
64	(ww ^T × M14 ^P) × (Ia 153 ^F × W153 ^F)	1963-b	288	190	0	0	0	478	1:1:0 1:0	20.092 0.000	>0.001
65	(B8 ^T × M14 ^P) × (Ia 153 ^F × T6 ^F)	1963-b	234	109	56	1	84	484	7:7:2 7:1	21.350 10.432	>0.001 0.001-0.005
66	(WW ^T × M14 ^P) × (Ia 153 ^F × T6 ^F)	1963-b	241	108	73	1	56	479	7:7:2 7:1	8.600 0.287	0.01-0.02 0.50-0.70
67	(WF 9 ^T × Ia 153 ^F) × (B8 × M14 ^P)	1960-5	237	94	101	0	137	564	3:3:2 3:1	3.388 0.151	0.10-0.20 0.70-0.75
68	(WF 9 ^T × M14 ^P) × (B8 × M14 ^P)	1960-4	115	40	145	7	202	509	3:6:7 9:7	5.938 3.417	0.05-0.10 0.05-0.10
69	(WF 9 ^T × B8) × (B8 × M14 ^P)	1960-4	143	11	110	5	283	552	1:1:2 1:1	1.402 0.355	0.30-0.50 0.50-0.70
70	(WF 9 ^T × M14 ^P) × B8	1957-1	10	5	5	1	25	46	1:1:2 1:1	0.391 0.532	0.80-0.90 0.30-0.50
71	(WF 9 ^T × M14 ^P) × Ia 153 ^F	1957-1	35	25	0	0	0	60	1:1:0 1:0	1.667 0.000	0.10-0.20 1.00
72	(WF 9 ^T × Ia 153 ^F) × M14 ^P	1957-1	5	35	12	7	0	59	0:1:0 1:0	0.000 0.000	1.00 1.00

注. 1). 年の次の数字は、雌穂数、「b」は穂数の混合集団

因子をもつものであれば、部分不稔個体の出現は見ないはずである。部分不稔個体が出現しているのは、「M14^P」抑制因子の効果である。しかしながら組合せ番号63では、F:P:S が 1:1:0 と

なり理論比と一致するが、組合せ 64 においては、P 型個体の出現が少ない傾向を示していることは、上述の F と F' 型の区別が困難なためと思われる。組合せ番号、64、65 は、花粉親として、

 第 26 表 年次間の分離比の変異性の X^2 検定

組合せ 番 号	組 合 せ	年	年数	期 待 比	自由度	X^2 値	P 値
54	(WF9 ^T × M14 ^P) WF9	1957	3	1:1:6	4	1.130	0.80-0.90
		'58 '60		1:3	2	1.304	0.50-0.70
55	(WF9 ^T × M14 ^P) × M14 ^P	1957 '58 '60	3	0:1:1	2	0.725	0.50-0.70
56	(WF9 ^T × M14 ^P) F ₂	1957	3	9:18:37	4	3.531	0.30-0.50
		'58 '60		27:37	2	1.537	0.30-0.50

 第 27 表 雌穂間の分離比の変異性の X^2 検定

組合せ 番 号	組 合 せ	年	雌穂数	期 待 比	自由度	X^2 値	P 値
54	(WF9 ^T × M14 ^P) × WF9	1960	2	1:1:6 1:3	2 1	0.770 0.541	0.50-0.70 0.30-0.50
55	(WF9 ^T × M14 ^P) × M14 ^P	1960	2	0:1:1	1	0.145	0.50-0.70
56	(WF9 ^T × M14 ^P) F ₂	1957	2	9:18:37 27:37	2 1	0.696 0.671	0.70-0.75 0.30-0.50
		1960	3	9:18:37 27:37	4 2	7.178 8.518	0.10-0.20 0.01-0.02
59	(B8 ^T × M14 ^P) F ₂	1963	3	3:6:7 9:7	4 2	2.592 1.797	0.50-0.75 0.25-0.50
62	(ww ^T × M14 ^P) F ₂	1963	3	3:6:7 9:7	4 2	1.921 0.940	0.75 0.50-0.75
67	(WF9 ^T × Ia 153 ^F) × (B8 × M14 ^P)	1960	5	3:3:2 3:1	8 4	8.324 2.544	0.25-0.50 0.75-0.90
68	(WF9 ^T × M14 ^P) × (B8 × M14 ^P)	1960	4	3:6:7 9:7	6 3	4.085 2.026	0.50-0.75 0.50-0.75
69	(WF9 ^T × B8) × (B8 × M14 ^P)	1960	4	1:1:2 1:1	6 3	1.099 0.173	0.98-0.99 >0.995

(Ia 153^F × T 6^F) を交雑した場合であり (「Ia 153^F」 と「T 6^F」とは同じ遺伝型ではない)、理論比は、 $F:P:S$ が 7:7:2 である。組合せ番号 65 の場合は、 X^2 値が高いが、66 の組合せでは、 X^2 値も低く、比較的一致している。交配番号 67, 71, 72, は、「Ia 153^F」と「M14^F」を含む組合せであるが、理論比に比較的一致していると思われる。交配番号 68, 69, 70 は、「WF 9」, 「B 8」, 「M14^P」を含む組合せであり、完全稈性個体を出現し、「M14^P」の回復遺伝子と、抑制遺伝子の組替えによって出現したことを示している。しかしながら、上述の組合せにおいては、いずれも、圃場においては F 型と F' 型の判然とした区別がうけにくいために、分離比はやや理論比と一致しない場合もあるが、「M14^P」が稈性回復遺伝子および抑制遺伝子を同時に保有しているとの仮説を否定するものではなかった。

(4) 雌穂、年次間の分離比の変異性

同一年内において、いくつかの雌穂を検定した場合、または、同一の組合せを数年にわたって検定した組合せについて、分離比の変異性の検定を行なったのが、第 26 表および第 27 表である。いずれの場合も、 X^2 値は低く、年次および雌穂によって、異常な分離を示すことはなかった。

3. 考 察

JONES, D. F. ほか⁸⁰⁾ (1957-a) は、部分回復系統として、「M14」, 「Oh 29」, 「Oh 41」, 「A 171」などをあげ、BLICKENSTAFF ほか⁹⁾ (1958) もいくつかの系統をあげた。JONES, D. F. の場合は、 F_1 において、完全回復個体、部分回復個体および不稈個体が分離していることが多かった。また「M14」では、副次系統を育成し、またほかの地域で長期間維持してきた「M14」を集め、T型に対して検定した結果、稈性回復の反応が異なる場合のあることを報告している。著者の使用した「M14^P」は、著者のもとで自殖を続けたもので、年によって不稈率の変動はあったが、 F_1 において、 F 型や S 型の出現は認めなかった。

BLICKENSTAFF らの実験では、 F_1 は部分稈性であり、 F_2 , BC において、完全回復型および完全不稈型の出現を観察しているが、分離比の一定

の傾向を認めないと報告している。

著者は、1つの劣性抑制遺伝子を仮定して説明を試み、劣性ホモの場合に抑制効果を表わし、不稈になるとした。組合せ番号 55, 56, 58, 59, 61, の不稈個体のなかには、このような遺伝子型も含まれているはずである。55, 59 を除くと、 S 型の出現頻度は、期待値よりやや少ない傾向があった。これは、劣性ホモの抑制効果が、やや不完全のために S' 型または P 型が多く出現しているものと考えられる。

(VI) 論議および結論

細胞質雄性不稈は、属間交雑、または遠縁の同一種内交雑やその後代において、多く発見されている。例えば、属間交雑では、*Aegilops* × *Triticum* (KIHARA¹⁰⁵⁾-1951), *Triticum* × *Secale* (LEIN¹¹²⁾-1948) など、種間交雑では、*Aegilops* (KIHARA¹⁰⁵⁾-1951, FUKASAWA⁵³⁾ 54) - 1953, 1955), *Begonia* (VILLETS¹⁷⁴⁾-1942), *Solanum* (KOOPMANS¹⁰⁹⁾ 110)-1952, 1954) などにおいて発見されている。遠縁の種内交雑においては、*Oryza* (NINATA & OKA¹²⁹⁾-1962, 北村¹⁰⁶⁾ 107)-1962, a, b), *Sorghum* (STEPHENS & HOLLAND¹⁵⁰⁾-1954, MAUNDER & PICKETT¹¹⁵⁾-1959), *Nicotiana* (EAST⁴⁴⁾-1934, CLAYTON²⁹⁾-1950), *Zea* (JOSEPHSON & JENKINS⁹⁵⁾ 96) 97) -1948, 1957, a, b) などと報告されている。本研究に使用したT型細胞質不稈材料は、偶発的に、テキサス農試において品種の中で発見されたものである。この場合のように、偶然に圃場で発見された場合も、たまねぎ、てん菜などで多く見出されている。これらの研究に関しては EAST⁴⁴⁾ (1934), CASPARI²⁶⁾ (1948), 深沢⁵²⁾ (1951), KLEY¹⁰⁸⁾ (1954), MICHAELS¹²⁰⁾ (1954), EDWARDSON⁴⁸⁾ (1956), NIELSEN¹²⁸⁾ (1962) などが抄録している。

とうもろこしにおける、T型不稈細胞質の稈性を回復する核遺伝子の存在は、JONES, D. F. により示唆されたが、その稈性の回復の様相は、 F_1 において、完全に回復する場合と部分的にしか回復しない場合があり、両者の遺伝行動は、明らかに区別されるものであった。著者は、完全回復系統として、「Ia 153^F」, 「W 153^F」, 「T 6^F」の3

系統を、部分回復系統として「M14^P」, をとりあげ、T型不稔系統として、「WF9^T」, 「B8^T」, 「ww^T」の3系統を使用して、それぞれの稔性回復の遺伝機構を明らかにしようと試みた。

遺伝子の行動を追跡するに先だち、表現型の同定、細胞学的観察および受精競争の有無の検討を行なった。

完全回復系統の F₁ および BC において、常に少数ではあるが、部分稔性型が出現することを多くの研究者は一致して指摘しているのであるが、遺伝子分析にあたっては、部分稔性型を稔性に分類する研究者と、不稔に分類する研究者とがある。これらの部分不稔型の出現は、いくつかの変異遺伝子と環境による交互作用に起因するとされているが、部分稔性型の取扱いの差異は、部分稔性型の出現は、完全稔性型が変異したものか不稔型が変異したものかの観念の差によるものであろう。著者は、稔性回復能力の遺伝機構を明らかにする立場より、部分的に稔性を回復した。場合も含めて稔性回復個体として分類した。完全回復系統の分離世代に現われる部分稔性個体は、前述のように比較的少数であるが、部分稔性回復系統の場合は F₁ の全個体が部分稔性であるとともに、分離世代における出現頻度も高く、不稔葯の形態的特徴、細胞学的観察結果も、明らかに完全回復系統の場合と区別されるものであった。したがって、「M14^P」の稔性回復機構の解析に当たっては、部分稔性型を重要視し、完全稔性型、完全不稔型のほかに部分稔性回復型を加えて3つの表現型に分類した。(Ⅲ)において考察したとおり、稔性回復遺伝子をもつ花粉(Rf花粉)とそうでない花粉(rf花粉)の間に、受精競争や配偶子致死の事例も報告されているので、本研究に使用する材料について、それらの有無を検討し、かかる現象はないことを確認した。

稔性回復遺伝子の遺伝機構は、F₁, F₂, BC₁ および BC₂ を含む72組合せの検定を行なった。第28表は、その分離比を総括して1表にしたものである。

主として、アメリカ合衆国において行なわれた研究によると、ROGERS & EDWARDSON¹⁴⁰⁾ (1952),

ROGERS¹⁴¹⁾ (1954), ECKHARDT¹⁴⁵⁾ (1954) などは、単純優性遺伝子の行動をとると報告している。EDWARDSON¹⁴⁷⁾ (1955) は、Latain America の品種の稔性回復遺伝子を F₂ の分離比より推定し、単純優性遺伝子であると報告している。また BLICKENSTAFF ほか^{7) 8) 9)} (1956, a, b, 1958) は、18の稔性回復系統の対立性の検定を行ない、いずれも同一の遺伝子型であることを証明し、2つの不稔単交雑を検定親とし、F₂, BC 世代を育成し、F₂ においては稔性型対不稔型が3:1, BC では、1:1の分離比を示し、単純優性遺伝子説をとった。彼らの実験において、18の組合せをこみにして観察し、不稔単交雑の遺伝子型を無視していることは疑問を残している。その他、Pop-corn においては、THOMAS & JOHNSON¹⁷⁰⁾ (1956), Sweet corn においては、BUCHERT^{18) 19)} (1959-a, b) が、同じ結果を報告している。

JONES, D. F.¹⁷⁹⁾ (1956, b) は、3つの稔性回復系統のうち、著者と同じ材料である「Ia 153」所属の1つの副次系統において、優性の重複遺伝子の分離行動をとる事例を報告した。同じような事例を、JONES, D. F.^{82) 83)} (1957-a, b), GROBMAN^{59) 60) 61)} (1958, a, b, c) も観察した。

しかし、一方において、補足遺伝子説をとる研究者もあり、緒論において述べたように、BRUNSON¹⁶⁾ (1954), SNYDER^{147) 148)} (1954, 1955), ANDERSON & DUVICK¹⁾ (1956), DUVICK^{34) 35) 38) 39)} (1957-a, b, 1959-a, b), GROBMAN^{59) 60)} (1959-a, b), JOSEPHSON^{98) 99)} (1960, a, b), DUVICK ほか⁴⁰⁾ (1961), BECKETT^{4) 5)} (1959, 1962) など多くの報告がある。DUVICK は、5つの稔性回復系統の対立性の検定をし、同じ遺伝子型であることを確かめ、著者と同じ材料である「WF9^T」を含めたその他の不稔系統を使用して遺伝子分析を行なった。「WF9^T」の場合とその他の系統との場合、F₂ および BC の分離比の異なることを認め、著者の場合と一致している。DUVICK は、これらの実験結果より、(a), 2つの優性補足遺伝子と1つの優性変異遺伝子が関与する、(b), 1つの単純優性遺伝子と1つの優性の変異遺伝子および2つの重複する優性遺伝子の合計4つの優性遺伝子によ

第28表 供試した検定交雑の組

	aa bb cc II WF9	AA bb cc II B8	AA bb cc II ww	AA BB cc II la 153F	AA BB cc II W 153F	AA bb CC II T6F	AA BB cc ii M14P	Aa Bb cc II WF9T × la 153F	AA Bb cc II B8T × la 153F
aa bb cc II WF9T	0-0-1	0-0-1	0-0-1	1-0-0	1-0-0	1-0-0	0-1-0	3 1-0-3	
AA bb cc II B8T	0-0-1	0-0-1	0-0-1	1-0-0	1-0-0	1-0-0	0-1-0		7 1-0-1
AA bb cc II wwT	0-0-1	0-0-1	0-0-1	1-0-0	1-0-0	1-0-0	0-1-0		
Aa Bb cc II WF9T × la 153F	2 1-0-3	40 1-0-1	41 1-0-1	1 1-0-0			72 0-1-0	4 9-0-7	
AA Bb cc II B8T × la 153F	42 1-0-1	6 1-0-1	43 1-0-1	5 1-0-0					8 3-0-1
AA Bb cc II wwT × la 153F	44 1-0-1	45 1-0-1	10 1-0-1	9 1-0-0					
Aa Bb cc II WF9T × W153F	14 1-0-3	46 1-0-1	47 1-0-1		13 1-0-0				
AA Bb cc II wwT × W153F			18 1-0-1		17 1-0-0				
Aa bb Cc II WF9T × T6F	21 1-0-3	48 1-0-1	49 1-0-1			20 1-0-0			
AA bb Cc II B8T × T6F	50 1-0-1	25 1-0-1	51 1-0-1			24 1-0-0			
AA bb Cc II wwT × T6F	52 1-0-1	53 1-0-1	29 1-0-1			28 1-0-0			
Aa Bb cc ii WF9T × M14P	54 1-1-6	70 1-1-2		71 1-1-0			55 0-1-1		
AA Bb cc ii B8T × M14P		57 1-1-2					58 0-1-1		
AA Bb cc ii wwT × M14P			60 1-1-2				61 0-1-1		
Aa Bb cc II WF9T × B8									

注 1). 表中、左上の数字は、組合せ番号、下部の数字は、F型対P型対S型の分離比を示す。

合せ番号と、分離比の総括

AA Bb cc II wwT × Ia 153F	Aa Bb cc II WF9T × W 153F	AA Bb cc II wwT × W 153F	Aa bb Cc II WF9T × T6F	AA bb Cc II B8T × T6F	AA bb Cc II wwT × T6F	Aa Bb cc ii WF9T × M14P	AA Bb cc ii B8T × M14P	AA Bb cc ii wwT × M14P	AA BB cc II Ia 153F × W153F	AA Bb Cc II Ia 153F × T6F	Aa Bb cc ii B8 × M14P
	15 1-0-3		22 1-0-3						32 1-0-0	36 3-0-1	
				26 1-0-1					33 1-0-0	37 3-0-1	
					30 1-0-1				34 1-0-0	38 3-0-1	
											67 3-3-2
12 3-0-1									35 1-0-0	39 7-0-1	
	16 9-0-7										
		19 3-0-1									
			23 9-0-7								
				27 3-0-1							
					31 3-0-1						
						56 9-18-37					68 3-6-7
							59 3-6-7		63 1-1-0	65 7-7-2	
								62 3-6-7	64 1-1-0	66 7-7-2	
											69 1-1-2

- 2). 遺伝子型の記号は、A, B, Cは優性遺伝子、A-B, A-Cは補足関係、B-Cは同義的關係、iは劣性抑制遺伝子とする。

って支配されているとの、2つの作業仮説を提唱した。その後、「WF9」×(WF9^T×Ky21)の三系交雑を1回自殖し、「WF9^T」に交雑した次代が全部不稔であり、「SK2^T」に交雑した次代は、全部稔性である事例をあげて、「Ky21」は2つの補足遺伝子をもち、「WF9^T」はそのいずれもが劣性ホモ、「SK2^T」は、1つの遺伝子は優性ホモであり、1つの遺伝子は劣性ホモであるためであると、種子親の遺伝子型にも注意を払らい、前説の証明とした (Duvick³⁸⁾ 1959-a, b)。

著者の実験においては、「Ia153^F」、「W153^F」、「T6^F」の3稔性回復系統とも、2対の優性補足遺伝子の支配をうけて稔性を回復することが、F₁、F₂およびBCの分離比により明らかにし、Duvickの場合と一致した。しかし、「Ia153^F」と「W153^F」は同じ対立性を示すが、「T6^F」は、「Ia153^F」と同じ対立遺伝子の支配をうけているとは考えられず、さらに別個の遺伝子の存在が明らかになった。この遺伝子は、「Ia153^F」の1つの優性遺伝子と同義的に働く重複遺伝子であり、もう1つの優性遺伝子と補足関係にあるものと想定された。同義的に働く2つの優性遺伝子は、組合せによっては、重複して存在し、重複遺伝子として関与する場面も当然考えられ、Jones, D. F., Grobmanの事例も例外的なことではないといえよう。Grobmanが供試した稔性回復系統は、Peruvian品種およびCaribbean品種であり、著者の供試した「T6^F」は、イタリア原産であり、アメリカ合衆国の育種材料としては、広汎に利用されていない材料である点は一致している。このことは、遠縁の材料を供試することにより、稔性回復に関与する遺伝子の数は、追加される可能性を示唆している。

部分稔性回復系統の場合は、F₂、BC世代で少数の部分稔性個体が出現する場合と異なり、F₁において、部分回復個体のみが現われるのであり、著者の供試した「M14^P」の場合には、1つの劣性抑制遺伝子の支配をうけると想定することにより、すべての分離比が説明された。部分稔性回復系統の遺伝行動に関する研究は少なく、Jones, D. F.⁸²⁾ (1957-a), Blickenstaffほか⁹⁾ (1958)

などであるが、遺伝模型を示していないことは、(V)の考察で述べた。しかし、一方において、Jones, D. F.⁸⁵⁾ 86) (1958-b, c) は、「Hy^T×Ia153」および「W22^T×Ia153」のF₁が完全不稔かまたは部分稔性となることを観察し、「W22」、「Hy」などの自殖系統は、「Ia153」の稔性回復能力を抑制する遺伝子を保有するのではないかと述べている。この事例は、実験をともなった考え方ではないが、「Ia153」の稔性回復遺伝子と「W22」が保有すると考えている抑制遺伝子とを、「M14^P」が共有すると考えることもできよう。Duvick⁴³⁾ (1963-b) は、T型不稔系統×(完全回復系統×部分回復系統)の組合せにおいて、完全回復個体と部分回復個体が、ほぼ1対1に分離することを観察し、完全回復遺伝子と同じ対立遺伝子として部分回復遺伝子の存在を想定している。しかし、F₁において全個体が部分回復個体であり、F₂やBCに不稔個体を分離することは説明できない。この事例は、著者の考え方により説明すれば、Duvickの組合せは、aa bb II × (AA BB II × AA BB ii) であり、花粉には、ABIとABiの遺伝子型となり、Aa Bb II (完全稔性)とAa Bb ii (部分稔性)に分離し、矛盾なく説明できる。また、Duvick⁴³⁾ (1963-b) は、フロリダ州とアイオワ州とで、部分回復個体の出現頻度に差があることから、AA bb型は、通常的环境下では、完全不稔であるが、本質的には、部分不稔であり、環境によって表現型が変わるとの考えも提唱している。この考え方も実証したわけではないし、前述のF₁において部分不稔となる組合せの分離の状態を説明することはできない。

抑制遺伝子の存在は、主に色の発現に見られ、いねの柱頭色の発現を抑制する遺伝子をNAGAO, TAKAHASHI & KINOSHITA¹²²⁾ (1962)が、菜豆の胚軸色の発現を抑制する劣性遺伝子の存在を中山¹²⁵⁾ (1958)などが報告している。須藤¹⁶³⁾ (1956)によれば、とうもろこしにおいても、いくつかの抑制遺伝子の存在を報告している。著者の実験においては、その染色体上の位置についての知見はないが、部分稔性回復機構の解析にあたり、劣性抑制遺伝子を仮定することにより、複雑な分離比が

矛盾なく説明された。

稔性回復遺伝子の行動が明らかになることは、不稔系統および稔性回復系統の育成を効率的に行なうことができるのであるが、それらの形質発現が環境による変動があるとすれば、育種への利用場面で多くの考慮が必要になる。

栽培環境による表現型の変動に関しては、多く報告されている。Duvick³³⁾ (1956) は、冬期フロリダ州の短日条件では、アイオワ州の夏期長日条件では部分不稔を示すものが、完全稔性となるが、不稔個体の比率は変更しないと報告した。一方、Blickenstaff^{ほか^{7) 9)}} (1956-a, 1958) は、冬期フロリダ州では、不稔型の出現頻度は減少し、稔性型が増加すると報告し、Duvick の場合と相反する結果を示した。また、彼らは、圃場においては、完全稔性であった組合せが、温室における長日下では、不稔型や部分不稔型が出現したとも報じている。Rogers¹⁴¹⁾ (1954), Sprague¹⁴⁹⁾ (1955) も、多湿低温の年には、稔性型は多く、高温干ばつ年には、不稔型が多く表現する傾向を指摘している。Jones, D. F. ^{ほか^{80) 81)}} (1957-a, b), は、年によって分離比が明らかに変化し、栽培環境のよい年は、1 遺伝子で稔性を回復し、不良環境では、稔性を回復するには、2 遺伝子の存在を必要とすると述べている。農業技術研究所生理遺伝部の成績^{130) 131)} (1961, 1962) によると、日本在来種の稔性回復力を、国内 2 か所において調査した結果、九州在来種はよく一致したが、四国在来種では、地域間に明らかに不一致の品種が認められる。

上述のように、栽培環境によって、表現型が変動するとすれば、ある地域またはある年に限定した表現型としか理解できないことになる。著者の実験結果は、北海道の札幌市 1 か所において行なわれたのであるが、同一組合せの 2～6 年間における不稔個体の出現頻度は、いずれの組合せにおいても有意な変異性を示していない。このことは北海道の最近の気象条件の年変動は、表現型に影響を与える条件ではなかったともいえようが、この 10 年は、1954, 1960 年の低温寡照年、1955, 1961 年の高温多照年、1956, 1959 年の晴冷干ば

つ年と、かなりの気象変動の激しい期間であった。

Shever¹⁴⁰⁾ (1956) は、36 組合せの複交雑種の不稔型と正常型とを 1 対 1 に混合した集団と、稔性回復遺伝子を導入して理論的に不稔個体と稔性個体が 1 対 1 に分離する集団とを、アメリカ合衆国内 8 か所にて調査し、稔性回復集団と混合集団との稔性個体の出現頻度は非常によく一致し ($r=0.901$), 場所による表現型の変動はないと報告している。

著者は、1952 年に、北海道に導入以後、10 年以上を経過したが、T 型不稔系統および不稔組合せにおいては、稔性を回復した事例を認めず、T 型細胞質も、本道環境においては、安定していると判断された。同様の事例を、イタリーにおいて、Bianchi & Marchesi⁶⁾ (1958) も認めている。また Jones, D. F. (1957-b) は、T 型不稔系統に、稔性回復系統を交雑し、8 代にわたり自殖を続け、T 型細胞質で、稔性を回復する系統を育成し、その系統に、稔性回復力をもたない系統を交配し、その F_2 において、一定の比率で不稔個体と稔性個体が分離することを認め、T 型細胞質と稔性回復遺伝子は、互に影響をしない独立した機能である証明をした。Stinson¹⁵²⁾ (1959) も同様な結果を報告している。

以上のことを総合し、北海道の栽培環境においては、T 型細胞質および稔性回復遺伝子の機能は、非常に安定したものであり、育種場面への高度の利用性を約束するものといえよう。

他植物における、稔性回復遺伝子は、たまねぎにおいて Jones, H. A. & Clarke⁹¹⁾ (1943) が、ソルガムにおいては、Stephens & Holland¹⁵⁰⁾ (1954) などが研究し、1 つの優性遺伝子により支配されていると報告している。一方、てん菜においては、Owen^{132) 133) 134) 135)} (1942, 1945, 1948, 1950), Hogaboam⁶⁶⁾ (1957), Nagao & Kinoshita¹²³⁾ (1962) などは、2 つの優性主動遺伝子と 1 つの変異遺伝子によって説明を与えている。てん菜においては、2 つの優性遺伝子の組合せによって、各種の稔性回復程度を異にする階級に分類しているし、ソルガムにおいても、

MILLER & PICKETT¹²¹⁾ (1964) は、2つの優性遺伝子の対立遺伝子間および対立遺伝子内の働きあいの交互作用により、種々の程度の部分不稔個体が表現するとの考え方も提唱している。とうもろこしの部分稔性個体の出現についても、遺伝子の組合せの型によりさらにいくつかの表現型に細分類も期待できるのであろう。

本実験の結果より、著者の供試した材料について、RHOADES, M. M.¹³⁹⁾ (1957) の提案している記号により表現すると、次のようになる。

「WF9」 $rf_1\ rf_1\ rf_2\ rf_2\ rf_3\ rf_3\ irr\ irr$

「B8」 $Rf_1\ Rf_1\ rf_2\ rf_2\ rf_3\ rf_3\ irr\ irr$

「ww」 $Rf_1\ Rf_1\ rf_2\ rf_2\ rf_3\ rf_3\ irr\ irr$

「Ia 153^F」 $Rf_1\ Rf_1\ Rf_2\ Rf_2\ rf_3\ rf_3\ irr\ irr$

「W 153^F」 $Rf_1\ Rf_1\ Rf_2\ Rf_2\ rf_3\ rf_3\ irr\ irr$

「T 6^F」 $Rf_1\ Rf_1\ rf_2\ rf_2\ Rf_3\ Rf_3\ irr\ irr$

「M 14^P」 $Rf_1\ Rf_1\ Rf_2\ Rf_2\ rf_3\ rf_3\ irr\ irr$

Rf_1, Rf_2, Rf_3 は、優性の稔性回復遺伝子。 Rf_1-Rf_1, Rf_1-Rf_2 は補足関係。

Rf_2-Rf_2 は、同義的に働く重複遺伝子。

irr は、劣性の抑制遺伝子。 $irr\ irr$ はほぼ完全に稔性を抑制し、 $irr\ irr$ は部分的に稔性を抑制し、 $irr\ irr$ は抑制効果がない

と結論された。すなわち、T型細胞質雄性不稔の稔性回復機構は、基本的には、最少3対の優性遺伝子と1対の劣性の抑制遺伝子が関与している。3対の優性遺伝子は、そのうち1対は、ほかの2対との間では、いずれも補足関係にあり、後者の2対の相互の関係は、同義的である。劣性抑制遺伝子は、劣性ホモでは、 Rf 遺伝子の発現をほぼ完全に抑制し、ヘテロの場合は、部分的に抑制し、優性ホモの場合は、抑制効果がない、と結論された。

Ⅲ．細胞質および稔性回復遺伝子の

農業形質におよぼす影響

前章において、雄性不稔個体および稔性回復個体の発現に対する、T型細胞質および Rf 核遺伝子の相互の関係を明らかにした。本章では、T型細胞質および Rf 遺伝子の農業形質に与える影響

を明らかにするために行なった実験結果を報告する。

実験は、(Ⅰ) 雑種強勢をとまなわれない場合(自殖系統)と、(Ⅱ) 雑種強勢をとまなう場合(交雑種)におけるT型細胞質の影響を、同じ遺伝子型のT型細胞質と正常細胞質の系統または交雑種の形質を比較することにより明らかにし、(Ⅲ)、(Ⅳ)においては、T型細胞質不稔個体と稔性回復能力をもつ花粉親との F_2 または戻し交雑集団内の稔性個体と不稔個体の比較、花粉親に稔性回復遺伝子をヘテロに保有する品種または単交雑を使用した交雑種に出現するところの稔性回復個体、不稔個体および同じ遺伝子型の正常細胞質の稔性個体とを比較することにより、 Rf 遺伝子がT型細胞質との相互の関係において、稔性回復以外の農業形質に与えている影響を知ろうと試みた。また、(Ⅴ)においては、遺伝子の構成が明らかになった稔性回復系統(Ia 153^F, T 6^F および M 14^P)のT型交雑種の農業形質に与えている影響力の差異を検出する試みがなされた。この実験は、主として1960～1962年に圃場試験で実施したのであるが、特に均一圃場において、前年度に地均し栽培を行ない、実験の精度を高める努力をはらった。

(Ⅰ) 自殖系統の農業形質におよぼすT型細胞質の影響

著者が1952年以来、戻し支配によって雄性不稔系統の育成を試み、1959年には、一応 B_3F_1 の世代まで進んだ。1においては、1960～1962年の3か年にわたり、7つのT型系統と正常系統(反復親の自殖系統)と形質の比較を行ない、一方、2においては、世代ごとに調査した2～3の形質について比較し、細胞質の影響があるとすれば、何世代よりその差が明らかに認めうるかを調べた。1および2の調査の過程において、特に注目される変化が、戻し交雑3代と5代の間におきていることが明らかになったので、その世代間の変化の様相を詳しく知るために、 B_3F_1, B_3F_1 と正常系統(反復親)とを比較した。