

能力をもつ系統または組合せを花粉親に利用した交雑種を育成するか、その系統の稔性回復遺伝子が必要な花粉親に導入利用する必要がある。

上述のことから、T型不稔系統の育成にあたっては、同時に、稔性回復遺伝子の導入も行ない、不稔系統を利用する時期には、同じ遺伝子型の稔性回復系統も利用できるように、育種の場面で配慮する必要がある。

IV. 摘 要

著者は、とうもろこしの栽培の北限である北海道の栽培環境において、Texas型細胞質雄性不稔の稔性回復遺伝子の遺伝機構を解析し、あわせて、その不稔細胞質、稔性回復遺伝子の収量およびその他の農業形質への影響を明らかにしようとした。

(I) 稔性回復遺伝子の遺伝機構

1. T型細胞質雄性不稔個体の葯の外部形態と花粉不稔率には密接な関係がある。すなわち、扁平小型葯の不稔率は100%，中型葯および変型葯は80~20%，正常葯はほとんど0%であり、低倍率の拡大鏡を使用しての葯の外部形態の観察により、その葯の花粉不稔率の判定が可能である。

2. 部分稔性回復雄穂内の不稔葯の分布は、一定の傾向を認めない。小穂内では、不稔葯は第一小花より第二小花に多い傾向はあるが、小穂内通常6個の葯は、いずれの位置でも不稔葯が発生している。

3. 不稔葯の雄穂内の発生比率、葯の形態、小穂よりの葯の抽出の有無、抽出した葯の裂開の有無などより、雄穂の稔性の表現型を次の5段階に分類した。完全不稔型(S)，不完全不稔型(S')，部分稔性回復型(P)，不完全稔性型(F')および完全稔性型(F)である。

4. T型細胞質完全稔性回復個体(WF9^T × Ia 153^F)の花粉粒の発達過程は、正常細胞質の場合と細胞組織学的観察および葯の大きさの測定では、差を認めない。

5. T型細胞質完全不稔個体(WF9^T × B8)の

花粉粒の退化の過程は、第一収縮期ころより、タペート細胞が異常肥大し、周縁原形質塊を形成するか、または、原形質の葯胞内吐出をともしない崩壊し、葯胞内には、退化した小胞子と原形質塊の残骸が残存する。葯の大きさは明瞭に小型化している。

6. T型細胞質部分稔性回復個体(WF9^T × M14^P)においては、同一の葯内でも、葯胞により、健全花粉粒を包含するもの、健全花粉と不稔花粉粒が部位により偏在するものなど雑多な様相を示し、葯の形態は、中型か変型している。葯胞または葯胞内の一部が崩壊する場合のタペート細胞組織は、周縁原形質塊を形成しないで、肥大したままの状態で染色度が薄れ、各所に空胞を生じ、葯胞内壁に付着したままで退化消失する点が不稔個体の場合と異なる。

7. T型完全回復花粉と正常細胞質花粉との受粉試験の結果は種子親、年、交配の日時と花粉親との交互作用は認められるが、両者間に受精力の差異は認められない。

8. T型完全回復花粉とT型部分稔性回復個体の花粉の間にも受精力の差異は認めない。

9. T型不稔系統と、稔性回復遺伝子をヘテロに保有するT型稔性単交雑との正逆交雑における不稔個体の出現頻度にも差異はなかった。7, 8, 9の結果は、正常細胞質花粉、T型稔性回復花粉およびT型部分稔性回復個体の花粉の間に受精力の差異がないことを示している。

1~9の事項を確認したうえで、T型不稔系統としては、「WF9^T」、「B8^T」および「ww^T」の3系統、稔性回復系統としては、「Ia 153^F」、「W 153^F」および「T6^F」の3系統と部分稔性回復系統として「M14^P」を使用して、稔性回復遺伝子の遺伝機構を調べた。

10. 「WF9^T × Ia 153^F」では、F₁および「Ia 135^F」を戻し交雑した場合(BC₁)は、全個体が完全稔性であり、「WF9」を戻し交雑した場合(BC₂)は、F型(完全稔性個体およびごく一部の部分稔性個体を含む)対S型(完全不稔個体)は、1:3の比率で分離し、F₂は、9:7の比率で分離した。一方、「B8^T × Ia 153^F」および「ww^T × Ia 153^F」は

F_1 , BC_1 は全個体完全稔性であり, BC_2 は, F 型対 S 型は, 1:1, F_2 は, 3:1 の比率に分離した。

11. 「 $W 153^F$ 」の場合は, 「 $Ia 153^F$ 」とまったく同じ分離様式を示した。

12. 「 $T6^F$ 」の場合は, 部分稔性個体の出現頻度が「 $Ia 153^F$ 」および「 $W 153^F$ 」の場合より若干多い傾向があったが, それらを F 型に包含すると「 $Ia 153^F$ 」とまったく同じ分離様式を示した。

13. 「 $Ia 153^F \times W 153^F$ 」および「 $Ia 153^F \times T6^F$ 」を花粉親とし, 「 $WF 9^T$ 」, 「 $B8^T$ 」および「 ww^T 」に交配した三系交雑は, 「 $Ia 153^F \times W 153^F$ 」の場合は, 全個体が F 型であり, 「 $Ia 153^F \times T6^F$ 」の場合は, F 型対 S 型は 3:1 の比率で分離した。これらのことから, 「 $Ia 153^F$ 」と「 $W 153^F$ 」の稔性回復遺伝子は, 同一の対立遺伝子関係であると判断され, 「 $T6^F$ 」は, 上記 2 系統の稔性回復遺伝子とは異なる対立性を示すと推定された。

14. 「 $Ia 153^F$ 」, 「 $W 153^F$ 」および「 $T6^F$ 」のいずれかの 1 系統を含む T 型単交雑と, その単交雑に含まれていない不稔系統との三系交雑の 14 組合せ検定結果は, いずれも, F 型対 S 型は 1:1 の比率に分離した。

15. 数年にわたって実施した実験であったが, 年および雌穂間において分離比の異常は認められず, 等質性の χ^2 検定の結果は, 期待分離比よりの偏差は有意なものでなかった。

16. 10~15 の分離比より, 完全稔性回復には, 基本的には, 3 対の優性遺伝子が関与し, そのうちの 1 対はほかの 2 対との間では, いずれも補足関係が示されたが, 後者の 2 対の相互間の関係は同義的であると推定された。すなわち, 「 $Ia 153^F$ 」および「 $W 153^F$ 」は同じ遺伝子型で, 2 対の優性補足遺伝子をホモに保有し, 「 $T6$ 」は, 上記系統と共通する 1 対の優性遺伝子と補足関係にある第 3 の優性遺伝子との 2 対をホモに保有すると仮定することによって説明される。

17. 部分稔性回復系統「 $M 14^P$ 」は, T 型不稔系統との F_1 は, 不稔葯の出現率, 年および不稔系統の遺伝子型により変動を示すが, F_1 は全個

体が部分稔性個体である。 F_2 , BC_1 , BC_2 には, 完全稔性個体 (F 型) および完全不稔個体のほかに, かなりの頻度で部分稔性個体 (P 型) を分離する。

18. 「 $WF 9^T \times M 14^P$ 」の F_1 は, 全個体が部分稔性個体であり, 「 $WF 9$ 」を戻し交配すると, F 型対 P 型対 S 型が 1:1:6 の比率で分離し, 「 $M 14^P$ 」を戻し交配すると, 0:1:1 の比率に, F_2 は, 9:18:37 の比率で分離した。

「 $B8^T \times M 14^P$ 」および「 $ww^T \times M 14^P$ 」の場合は, 「 $B8$ 」, 「 ww 」を戻し交配すると, F 型対 P 型対 S 型は, 1:1:2, 「 $M 14^P$ 」を戻し交配すると, 0:1:1, F_2 は, 3:6:7 の比率で分離した。

19. 「 $B8^T \times M 14^P$ 」および「 $ww^T \times M 14^P$ 」の T 型単交雑を種子親とし「 $Ia 153^F \times W 153^F$ 」を交配した次代は, S 型の分離をみないで, F 型対 P 型が, 1:1 に分離するものと推定された。ただし, 圃場の観察では, F 型と F' 型の区別が判然としないために F 型が P 型より多い傾向を示した。

「 $Ia 153^F \times T6^F$ 」を花粉親として交配次代は, 7:7:2 の比率で, F 型, P 型, および S 型が分離し, S 型が全体の 1/8 の出現が明らかに認められた。

20. 17~19 の分離比および「 $M 14^P$ 」, 「 $Ia 153^F$ 」を含めたほかの検定交配の分離比を参考とし, 「 $M 14^P$ 」の稔性回復機構は, 「 $Ia 153^F$ 」と同じ 2 対の優性補足遺伝子と 1 対の劣性抑制遺伝子を仮定することにより説明できる。

上記の 10~20 において記載した総計 72 の組合せの分離比 (第 28 表に総括) より, 著者の供試した 7 系統の遺伝子型をつぎのように同定した。

「 $WF 9$ 」 $rf_1 rf_1 rf_2 rf_2 rf_3 rf_3 lrr lrr$

「 $B8$ 」 $Rf_1 Rf_1 rf_2 rf_2 rf_3 rf_3 lrr lrr$

「 ww 」 $Rf_1 Rf_1 rf_2 rf_2 rf_3 rf_3 lrr lrr$

「 $Ia 153^F$ 」 $Rf_1 Rf_1 Rf_2 Rf_2 rf_3 rf_3 lrr lrr$

「 $W 153^F$ 」 $Rf_1 Rf_1 Rf_2 Rf_2 rf_3 rf_3 lrr lrr$

「 $T6^F$ 」 $Rf_1 Rf_1 rf_2 rf_2 Rf_3 Rf_3 lrr lrr$

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

Rf_1 , Rf_2 , Rf_3 は優性稔性回復遺伝子。

Rf_1-Rf_2 , Rf_1-Rf_3 は補足関係。

Rf_2-Rf_3 は、同義的に働く重複遺伝子。

irr は、稔性回復を抑制する単純劣性遺伝子。

$irr\ irr$ は、ほぼ完全に稔性回復力を抑制する。

$Irr\ irr$ は、不完全抑制効果をもつ。

$Irr\ Irr$ は、抑制効果がない。

(II) T型細胞質および稔性回復遺伝子が農業形質におよぼす影響

21. T型細胞質の自殖系統におよぼす影響(雑種強勢をとまわらない場合)は、正常自殖系統とT型不稔系統($B_3F_1 \sim B_3F_1$)をそれぞれ7系統について、23形質の調査を連続3か年、圃場における比較試験で行なった。生長量に関する形質では、N型>T型が有意性を示したのは、草丈(96%)、稈長(95%)、最上葉位(96%)、最上節位(95%)、着穂高(92%)などであり、雄穂長、葉数は差異を認めなかった。従属的に、雄穂抽出程度(74%)、葉密度(97%)、平均節間長(96%)もN型>T型の関係を示した。

22. 収量においては、一株雌穂重(89%)、a当たり子実重(88%)において、N型>T型の関係は有意性を示した。収量を構成する諸要素(雌穂長、雌穂径、穂芯長、粒列数、一粒粒数、一穂粒数、千粒重、1ℓ重)は、平均値で92~98%であり、N型>T型ではあるが、有意差を示さない場合が多かった。収量における有意な差異は、それぞれの収量を構成する要素の低い減少率の相乗効果として現われる。

23. 抽雄期、抽雌期、生育日数などの生育期間には、T型とN型の差異を認めない。

24. 細胞質×系統、細胞質×年および細胞質×系統×年の交互作用は、収量を構成する要素のなかには有意性を示した場合もあるが、明らかに弱勢化した形質においては、1~2の例外を除けば、有意性を認めなかった。すなわち、T型細胞質の弱勢化の傾向は、比較的安定していた。

25. T型細胞質に対する戻し交雑の過程において、抽雌日数は B_3F_1 世代よりN型の回復系統に一致してくるが、草丈、稈長、着穂高は、正常細胞質では雑種強勢が示される B_3F_1 世代こ

ろにすでに弱勢化し、 B_3F_1 世代におよんでも回復することがなかった。

26. T型に対する戻し交雑の3代、5代および反復親である正常細胞質の自殖系統とを、反復をとまう圃場試験により、10形質の比較をした。稔性を回復しない系統では、 $T-B_3F_1 > N$ 型自殖系統 $> T-B_3F_1$ の関係があり、稔性を回復する系統では、 $T-B_3F_1 > T-B_3F_1 > N$ 型自殖系統の関係が認められ、T型細胞質による弱勢化は、不稔系統と稔性回復系統とは様相を異にする。

27. T型細胞質の交雑種におよぼす影響(雑種強勢をとまう場合)は、系統品種間交雑、単交雑、複交雑を含めた26の組合せについて、T型不稔組合せ($S-Trr$ 型)と正常細胞質の稔性組合せ($F-Nrr$ 型)の比較試験を、3年にわたって行なった。T型細胞質の影響を受けた形質および受けなかった形質は、自殖系統の場合とほとんど一致した。すなわち、雑種強勢をとまう場合も、T型細胞質は収量を含む多くの形質に弱勢化の影響をおよぼしている。

28. T型交雑種の収量の減少は、収量を構成する諸要素の低い減少率の相乗効果のほかに、個々の形質の有意差に起因する場合も認められる。また、細胞質と年、組合せとの交互作用の有意な事例が、自殖系統の場合より多く認められた。

29. T型単交配の F_2 集団および戻し交雑次代内に分離する稔性回復個体($F-Trr$ 型)と不稔個体($S-Trr$ 型)の形質を比較した。上述のT型細胞質の影響を認めない形質(生育期間、雄穂長、葉数など)は、 $F-Trr$ 型= $S-Trr$ 型であり、T型細胞質の影響を認めた形質(草丈、稈長、最上葉位、最上節位、雄穂抽出程度、一株雌穂重など)は、 $F-Trr$ 型 $> S-Trr$ 型の関係が認められた。すなわち、上記形質においては、T型細胞質で稔性を回復しない個体は、稔性を回復した個体より弱勢化していることを示し、稔性回復遺伝子の影響を認めることができる。

30. T型不稔単交雑に対して、稔性回復能力をヘテロに保有する品種および単交雑を交配した交雑種に発現する稔性回復個体($F-Trr$ 型)、不稔個体($S-Trr$ 型)および同じ組合せで正常細胞質の

稔性個体 (F-N_{rr} 型と F-N_{rr} 型の混合集団) を比較し、T 型細胞質の影響を受けた 7 つの形質を調査した。

(F-N_{rr} 型, F-N_{rr} 型混合集団) = F-T_{rr} 型 > S-T_{rr} 型の関係が成り立った。この結果は、29 の追証とともに、T 型の稔性回復個体と正常細胞質の稔性回復個体との間に差異がないことを示している。

31. F-N_{rr} 型と F-T_{rr} 型の関係を知るために、「WF 9」, 「B 8」, 「ww」の 3 自殖系統の T 型と N 型を種子親とし、稔性回復系統「Ia 153^F」, 「T 6^F」, 「M 14^P」を花粉親とした単交雑種 18 組合せについて、8 形質の比較を行なった。全体をこみにした平均値の比較において、草丈、稈長、着穂高では、F-N_{rr} 型 > F-T_{rr} 型の関係が有意性を示し、最上葉位、最上節位、雄穂抽出程度、一株雌穂重、子実重では F-N_{rr} 型 = F-T_{rr} 型の関係が成立した。

32. 上記の 3 形質における F-N_{rr} 型 > F-T_{rr} 型の関係は、「M 14^P」を花粉親とした単交雑種における有意差に起因していることを、花粉親ごとに分割比較することにより証明した。すなわち、「Ia 153^F」, 「T 6^F」を花粉親とした組合せでは細胞質間の差異は認めず「M 14^P」を花粉親とした組合せにおいて差が顕著であった。

33. 21-32 の結果を総合して、一般的に F-N_{rr} 型 = F-N_{rr} 型 = F-T_{rr} 型 > S-T_{rr} 型の関係が成立する。ただし、「M 14^P」の場合には、一部の形質においては、F-N_{rr} 型 = F-N_{rr} 型 > F-T_{rr} 型 > S-T_{rr} 型の関係も認められた。

上記の 21~33 の結果より次の結論を得た。

(1) T 型細胞質は、雄穂を不稔とするとともに、草丈、稈長、最上葉位、最上節位、着穂高などの生長量に対し弱勢化の影響を与える。しかし、雄穂長、葉数には影響しない。したがって、従風的に、雄穂抽出程度、葉密度、平均節間長に対しても弱勢化の影響がおよんでいる。

(2) T 型細胞質は、収量に対しても減収の影響を与える。それは、主として、収量を構成する諸形質の個々の低い減少率の相乗効果に帰せられる。

(3) T 型細胞質は、抽雄日数、抽穂日数、生育日数などの生育期間に対しては影響しない。

(4) 稔性回復遺伝子は、T 型細胞質雄性不稔を回復するとともに、T 型細胞質により弱勢化した各種農業形質を、正常細胞質の場合と同じ程度にまで回復する能力をもち、一種の多面発現効果をもっている。

(5) 稔性回復遺伝子の T 型細胞質の弱性回復能力は、稔性回復系統の遺伝子型による差異が一部に認められた。

(6) 北海道において T 型不稔細胞質を、とうもろこしの F₁ 育種に利用することは有効であるが、花粉親に弱勢回復能力をもつ系統を使用するか、または、その遺伝子を導入利用するかに特に配慮を要する。

V 引用文献

(※印は原著書に接していない)

- 1) ANDERSON, E. G., and D. N. DUVICK, 1956: Use of translocations to locate fertility restorer genes. Maize Genet. Coop. Newsletter. 30: 5-6.
- 2) ARTSCHWAGER, E. 1947: Pollen degeneration in male-sterile sugar beets, with special reference to the tapetal plasmodium. J. Agr. Res. 75: 191-197.
- 3) BATESON, W. and A. E. GAIDNER, 1921: Male-sterility in flax subject to two type of segregation. J. Genet. 11: 269-275.
- 4) BECKETT, J. B., 1959: Interaction of fertility-restoring genes. Maize Genet. Coop. Newsletter. 33: 48-49.
- 5) ———, 1962: Location of Rf₁, a fertility-restoring gene for Texas sterile cytoplasm. ditto 36: 31.
- 6) BIANCHI, A. and G. MARCHESI, 1958: T cytoplasm male-sterility in Italy. ditto 32: 14.
- 7) BLICKENSTAFF, J., D. L. THOMPSON and P. H. HARVEY, 1956 a: Number of genes involved in pollen fertility restoration. ditto 30: 103-104.
- 8) ———, ——— and ———, 1956 b: Influence of length of day on pollen fertility restoration. ditto 30: 104.
- 9) ———, ——— and ———, 1958: Inheritance and linkage of pollen fertility restoration in cytoplasmic male sterile of corn. Agron. J. 50: 430-444.
- 10) BORGESON, D., 1943: Methods of detasseling and yield of hybrid corn. J. Amer. Soc. Agron. 35: 919-922.

- 11) BRASFIELD, T. W. and J. W. ZUKEL, 1957: Commercial possibilities of chemical control. Rep. 5th Hybrid Corn Industry Res. Conf., Chicago. 5: 22-25.
- 12) BRIGGLE, L. W., 1956: Interaction of cytoplasm and genes in male-sterile corn crosses involving two inbred line. *Agron. J.* 48: 569-573.
- 13) ———, 1957: Interaction of cytoplasm and genes in group of male sterile corn types. *Agron. J.* 49: 543-547.
- 14) BROOKS, J. S., 1961: Cytoplasmic male-sterility-restoring gametes in varieties of corn in Oklahoma collection. *Crop Science*. 1: 279-280.
- 15) BROWN, W. L. and D. N. DUVICK, 1958: An extreme nuclear-cytoplasmic interaction. *Maize Genet. Coop. Newsletter*. 32: 120-121.
- 16) BRUNSON, A. H., 1954: Fertility restorers. ditto 28: 39.
- 17) BUCHERT, J. G., 1958: Non-segregation in restoration of cytoplasmic male sterility. ditto 32: 15-17.
- 18) ———, 1959 a: Male gametophytic selection as the mechanism for non-segregation in the restoration of cytoplasmic male sterility. ditto 33: 17-18.
- 19) ———, 1959 b: The location and critical time of primary gene action as a mechanism of male gametophytic selection. ditto 33: 18-19.
- 20) ———, 1959 c: Effect of environment on pollen restoration of T (Texas) type cytoplasmic male sterility. ditto 33: 20-22.
- 21) ———, 1959 d: Separation of cytoplasmic male sterility by chromatography. ditto 33: 22.
- 22) ———, 1959 e: The application of a nuclear-cytoplasmic genetic interaction in a new method of sweet corn. *Proc. Penn. Acad. Science*. 33: 46-49.
- 23) ———, 1959 f: Chromatogenic control of cytoplasmic male sterility in sweet corn. ditto 33: 50-54.
- 24) ———, 1959 g: The effect of critical time and location of gene action on the degree of pollen abortion and inheritance pattern in the restoration of cytoplasmic male sterility in maize. *Genetics*. 44: 501.
- 25) ———, 1961: The stage of the genoplasm interaction of fertility to cytoplasmically pollen sterile maize. *proc. Nat. Acad. Sci.*, 47: 1436-1440.
- 26) CASPARI, E., 1948: Cytoplasmic inheritance. *Advances in Genetics*. 2: 1-66.
- 27) CHINWUBA, P. M., C. O. GREGAN and M. S. ZUBER, 1961: Interaction of detasseling, sterility and spacing on yields of maize hybrids. *Crop Science*. 1: 279-280.
- 28) CHITTENDEN, R. J., 1927: Cytoplasmic inheritance in flax. *J. Hered.* 18: 337-343.
- 29) CLAYTON, E. E., 1950: Male sterile tobacco. *J. Hered.* 41: 171-175.
- 30) CORNU, A., 1958: Heredity of male sterility in hybrids of dent $\times$ flint. *Maize Genet. Coop. Newsletter*. 32: 9-10.
- 31) 土井健治郎, 1942: 飼料用玉蜀黍一代雑種「真交13号」の特性. *北農*. 9: 23-27.
- 32) DUNGAN, G. H. and C. M. WOODWORTH, 1935: Loss resulting from pulling leaves with the tassels in detasseling corn. *J. Amer. Soc. Agron.* 31: 872-875.
- 33) DUVICK, D. N., 1956: Allelism and comparative genetics of fertility restoration of cytoplasmically pollen sterile maize. *Genetics*. 41: 545-565.
- 34) ———, 1957 a: Allelism of Rf genes of inbreds which restore pollen fertility to WF95. *Maize Genet. Coop. Newsletter*. 31: 114.
- 35) ———, 1957 b: Further evidence for two complementary major genes for fertility restoration in T cytoplasm. ditto 31: 114.
- 36) ———, 1958 a: Characterization of sterility-inducing cytoplasm. ditto 32: 119-120.
- 37) ———, 1958 b: Yields of cytoplasmically pollen sterile hybrids compared to their normal counterparts. *Agron. J.* 50: 121-125.
- 38) ———, 1959 a: A new fertility restorer genotype in cytoplasmic male-sterile maize. *Genetics*. 44: 508.
- 39) ———, 1959 b: Fertility restorer genetics. *Maize Genet. Coop. Newsletter*. 33: 95.
- 40) ———, R. J. SNYDER and E. G. ANDERSON, 1961: The chromosomal location of Rf₁, a restorer gene for cytoplasmic pollen sterile maize. *Genetics*. 46: 1245-1252.
- 41) ———, 1962: Interactions between maize genotype and teosinte cytoplasm. *Maize Genet. Coop. Newsletter*. 36: 76.
- 42) ———, 1963 a: Environmental modification of rf₂, rf₃ sterility. ditto 37: 127-128.
- 43) ———, 1963 b: Allelism of Rf₁ and partial-restorer genes. ditto. 37: 128.
- 44) EAST, E. M., 1934: The nucleus-plasma problem. *Amer. Naturalist*. 68: 289-439.
- 45) ECKHARDT, R. C., 1954: Techniques in using male-sterile cytoplasm and a restorer gene in corn. *Agron. Abs.* p. 67.
- 46) ———, 1956: Inbred lines being converted to pollen sterile and/or restorer factor counterparts. Rep. 12th Southern Corn Improvement Conference. p. 34-41.
- 47) EDWARDSON, J. R., 1955: The restoration of fertility to cytoplasmic male sterile corn. *Agron. J.* 47: 457-461.
- 48) ———, 1956: Cytoplasmic male sterility.

- Bot. Rew. 22 : 696-738.
- 49) EVERETT, H. L., 1960 : Effect of cytoplasm and Rf gene in maize. *Agron. J.* 52 : 215-216.
 - 50) FINLEY, W. R., 1953 : Present status of breeding program to incorporate male sterility into inbred lines of corn. *Rep. Corn Improvement Conference of the North Central Region.* 24-30.
 - 51) FLEMING, A. A., G. M. KOZELNICKY and E. B. BROWNE, 1960 : Cytoplasmic effects on agronomic characters in a double-cross maize hybrid. *Agron. J.* 52 : 112-115.
 - 52) 深沢広祐, 1951 : 細胞質遺伝. 最近の生物学. 4 : 120-150. 培風館. 東京.
 - 53) FUKASAWA, H., 1953 : Studies on restoration and substitution of nucleus of *Aegilotriticum*. I. Appearance of male-sterile durum in substitution crosses. *Cytologia.* 18 : 167-175.
 - 54) ———, 1955 : ditto II. The inter-relationships between ovata cytoplasm and fertility restoring factors. *Cytologia.* 20 : 211-217.
 - 55) GABELMAN, W. H., 1949 : Reproduction and distribution of the cytoplasmic factor for male sterility in maize. *proc. Nat. Acad. Science.* 35 : 634-639.
 - 56) GAIRDNER, A. E., 1929 : Male-sterility in flax. II. A case of reciprocal crosses differing in F_2 . *J. Genet.* 21 : 117-124.
 - 57) GOMEZ, A. A. and A. C. MERCADO, 1962 a : Restorer factors in Philippin corn inbred. *Maize Genet. Coop. Newsletter.* 36 : 74.
 - 58) ——— and ———, 1962 b : The susceptibility of cytoplasmic male sterile line of corn to *Hermientosporium maydes*. ditto 36 : 74.
 - 59) GROBMAN, A., 1959 a : Pollen restoration system in Peruvian Coastal flint maize. ditto 33 : 25-26.
 - 60) ———, 1959 b : Pollen restoration in Caribbean and Southern. U. S. A. maize. ditto 33 : 26.
 - 61) ———, 1959 c : New sources of cytoplasmic pollen sterility. ditto 33 : 27.
 - 62) GROGAN, C. O., 1956 : Detasseling responses in corn. *Agron. J.* 48 : 247-249.
 - 63) HOFMEYER, J. D. J., 1958 : Competitive growth of pollen tube in maize. *Maize Genet. Coop. Newsletter.* 32 : 129-131.
 - 64) ———, 1959 : Cytoplasmic factors and pollen tube growth of *Zea mays*. L. ditto 33 : 98.
 - 65) ——— and J. M. P. GEERTHSEN, 1959 : Competitive pollen tube growth in *Zea mays*. L. ditto 33 : 99.
 - 66) HOGABOAM, G. J., 1957 : Factors influencing phenotypic expression of cytoplasmic male sterility in *Beta vulgaris* L. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Tech.* 9 : 457-465.
 - 67) 北海道立農業試験場, 1951 : 玉蜀黍調査基準(勝手).
 - 68) ———, 1953 : 農事試験および調査方法.
 - 69) HONING, J. A., 1930 : Nucleus and plasma in the heredity of the need of light for germination in *Nicotiana* seeds. *Genetics.* 12 : 441-468.
 - 70) 細川定治, 武田竹雄, 大谷義雄, 池畑瑞子, 1954 : 甜菜雄性不稔の細胞組織学的研究. 第1報. 花粉退化とタベート細胞の異常肥大について. *育種学雑誌.* 4 : 196-202.
 - 71) JONES, D. F., 1920 : Selective fertilization in pollen mixture. *Biol.* 38 : 251-289.
 - 72) ———, 1950 : The interrelation of plasmagenes and chromosomes in pollen production in maize. *Genetics.* 35 : 507-512.
 - 73) ——— and P. J. MANGELSDORF, 1951 : The production of hybrid corn seed without detasseling. *Conn. Agr. Expt. Sta. Bull.* 550 : 1-21.
 - 74) ———, 1951 a : The cytoplasmic separation of species. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S.* 37 : 408-410.
 - 75) ———, 1951 b : The induction of cytoplasmic pollen sterility and the restoration of fertility in maize. *Genetics.* 36 : 557.
 - 76) ———, 1952 : Plasmagenes and chromogenes in heterosis. *Heterosis.* Chapter 14 : 224-235. Iowa State College Press. Ames. Iowa.
 - 77) ———, 1954 : Gene and cytoplasm interaction in species separation. *Caryologia, suppl.*, 1225-1227.
 - 78) ———, 1956 a : Genic and cytoplasmic control of pollen abortion in maize. *Brookhaven Symposia in Biol.* 9-Genetics in plant breeding : 101-112.
 - 79) ———, 1956 b : Pollen restoration. *Maize Genet. Coop. Newsletter.* 30 : 24-25.
 - 80) ———, H. T. STINSON, Jr. and U. KROO, 1957 a : Pollen restoring genes. *Conn. Agr. Expt. Sta. Bull.* 610 : 1-43.
 - 81) ———, ———, and ———, 1957 b : Transmissible variation in the cytoplasm with in species of higher plants. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 43 : 598-602.
 - 82) ———, 1957 a : Segregation of pollen restoring genes in inbreds used as pollen parents and seed parent. *Maize Genet. Coop. Newsletter.* 31 : 45.
 - 83) ———, 1957 b : Segregation of fertile and sterile plants in backcrossed progenies of different inbred. ditto 31 : 45-46.
 - 84) ———, 1958 a : Separation of S and T pollen restoring genes. ditto 32 : 14-15.
 - 85) ———, 1958 b : Inhibitors of pollen restoring genes. ditto 32 : 15.
 - 86) ———, 1958 c : Universal seed parents. ditto 32 : 15.
 - 87) ———, 1959 a : Production and testing pollen restoring inbred. ditto 33 : 12.
 - 88) ———, 1960 a : The performance of restored-

- sterile hybrids. ditto 34: 18-19.
- 89) ———, 1960 b: Recurrent selection for restoration and yield performance. ditto 34-19.
- 90) ———, and H. T. STINSON Jr., 1960: The origin of cytoplasmic sterility in maize. ditto 34: 18.
- 91) JONES, H. A. and A. E. CLARKE, 1943: Inheritance of male sterility in the onion and the production of hybrid seed. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 43: 189-194.
- 92) JONES, L. M., 1957: Cytoplasmic influence on internode length in maize. Maize Genet. Coop. Newsletter. 31: 52-55.
- 93) ———, 1960: Comparison of normal vs restored commercial hybrids. ditto 34: 26-28.
- 94) JONSON, I. J. and J. J. CHRISTENSEN, 1935: Relation between number, size and location of smut infections to reduction in yield of corn. Phytopath. 25: 223-233.
- 95) JOSEPHSON, L. M. and M. T. JENKINS, 1948: Male sterility in corn hybrids. J. Amer. Soc. Agron. 40: 267-274.
- 96) ——— and ———, 1957 a: Recovered strain of inbred 33-16. Maize Genet. Coop. Newsletter. 31: 131-132.
- 97) JOSEPHSON, L. M. and M. T. JENKINS, 1957 b: Stability of 33-16 sterile cytoplasm. ditto 31: 132-134.
- 98) ———, 1960 a: Fertility restoration in Southern inbreds. ditto 34: 120.
- 99) ———, 1960 b: Studies with 33-16 male-sterile cytoplasm. ditto 34: 120-122.
- 100) ——— and H. C. KINER, 1961: Effects of male-sterile cytoplasm on yields and other agronomic characteristics of corn inbred and hybrids. Crop Science. 1: 41-43.
- 101) ———, 1962: Gamete deletion in male sterile crosses. Maize Genet. Coop. Newsletter. 36: 92-93.
- 102) JUNGHEIMER, R. W. 1951: Evolution of genetic male sterility in the hybrid corn program. Rep. 6-th Hybrid Corn Ind. Res. Conf. Chicago. 25-28.
- 103) 河原清ほか6名, 1958: アメリカにおける種子改良事業. 海外農業生産性視察報告. 11: 1-111. 農林水産生産性向上会議. 東京.
- 104) KIESELBACH, T. A., 1954: The detasseling hybrid corn production. J. Amer. Soc. Agron. 37: 806-811.
- 105) KIHARA, H., 1951: Substitution of nucleus and its effect on genome manifestation. Cytologia. 16: 177-193.
- 106) 北村英一, 1962 a: 稲の遠縁品種間雑種における細胞質雄性不稔に関する研究. I. フィリピン種と日本種との交雑による育成系統と日本種との正逆交雑の F_1 の稔性, 育種学雑誌. 12: 81-84.
- 107) ———, 1962 b: 同上. II. 細胞質不稔性に関する日本稲核内遺伝子の分析. 育種学雑誌. 12: 166-167.
- 108) KLEY, F. K. V. 1954: Male sterility and its importance in breeding heterosis varieties. Euphytica. 3: 117-124.
- 109) KOOPMANS, A., 1952: Changes in sex in the flowers of the hybrid *Solanum Rybinii* x *S. Chacaense*. Genetica 26: 359-380.
- 110) ———, 1954: ditto II. Plasmatic influence upon gene action. ditto 27: 273-285.
- 111) LANTICAN, R. M., R. L. VILLAREAL and A. C. MERCALO, 1963: A case of cytoplasmic control of susceptibility of *Hermintosporium* leaf spot in corn. Maize Genet. Coop. Newsletter. 37: 120-123.
- 112) LEIN, A. 1948: Ueber alloplasmatische Roggen (Roggen mit weizenplasma). Züchter, 19: 101-108.
- 113) LENG, E. R. and L. F. BAUMAN, 1955: Expression of the "Kys" type of male sterility in strain of corn with normal cytoplasm. Agron. J. 47: 189-191.
- 114) LEONARD, W. H. and T. A. KISELBACH, 1932: The effect of the removal of tassels on the yield of corn. J. Amer. Soc. Agron. 24: 514-516.
- 115) MAUNIER, A. B. and R. C. PICKETT, 1959: The genetic inheritance of cytoplasmic-genetic male sterile in grain sorghum. Agron. J. 51: 47-49.
- 116) 町田錫, 中村茂文, 萩原和彦, 1963: とうもろこし細胞質的雄性不稔利用に関する研究. (1) 日本在来フリントとアメリカデントの花粉稔性回復率について. 育種学雑誌. 13: 199-200. (要旨).
- 117) MEKATO, A. C. and C. JESENA Jr. 1961: Restorers found in Callege Yellow Flint and Eto synthetics. Maize Genet. Coop. Newsletter. 35: 114-115.
- 118) ——— and A. A. GOMEZ, 1963: The frequency of restorer factors for A. B. S. and T sterility inducing plasmatypes in inbred lines of corn in Philippines. ditto 37: 125-127.
- 119) MEYERS, M. T. and E. H. COX, 1960: Yield stand and lodging of restored and male sterile single crosses of maize compared to their regular counterpart single crosses. ditto 34: 6-13.
- 120) MICHAELIS, P., 1954: Cytoplasmic inheritance in *Epilobium* and its theoretical significance. Advances in Genetics. 6: 287-401. Academic Press. N. Y.
- 121) MILLER, P. A. and R. C. PICKETT, 1964: Inheritance of partial male fertility in *Sorghum vulgare* Pers. Crop Science. 4: 1-4.
- 122) NAGAO, S. M. TAKAHASHI and T. KINOSHITA, 1962: Genetical studies on rice plant. XXVI. Mode of inheritance and causal genes for one type of anthocyanin color character in foreign rice varieties. J. Facult. Agr. Hokkaido Univ. Japan. 52:

- 20-50.
- 123) ——— and T. KINOSHITA, 1962: Causal genes and character expression of male sterility in beet. ditto 52: 51-69.
 - 124) 中村直彦, 長谷川春夫, 1952: 玉蜀黍新優良品種「玉蜀黍北交1号」「玉蜀黍北交2号」「玉蜀黍複交1号」「玉蜀黍複交2号」「玉蜀黍複交3号」の特性. 北農, 19: 1-7.
 - 125) NAKAYAMA, R., 1958: Genetical studies on kidney beans. II. On the inheritance of hypocotyle color. Bull. Fac. Agric. Hirosaki Univ. 4: 80-87.
 - 126) NAYLOR, A. W., 1950: Investigation in the chemical control of flowering. Rep. 5-th Hybrid Corn Industry-Res. Conf., Chicago 5: 18-21.
 - 127) NEAL, N. P. and A. M. STROMEN, 1956: Wisconsin corn hybrids. Wisc. Agr. Expt. Sta. Bull. 476.
 - 128) NIELSEN, K. L., 1962: Analogies in the nature and occurrence of sterility in plants. Crop Science. 2: 181-185.
 - 129) NINATA, K. and H. I. OKA, 1962: A survey of hybrid sterility relationships in the Asian forms of *Oriza perennis* and *O. sativa*. Jap. J. Genet. 37: 314-328.
 - 130) 農業技術研究所, 生理遺伝部, 1961: とうもろこし四国産在来種の組合せ能力検定試験. (謄写).
 - 131) ———, 1962: とうもろこし育種基礎研究成積書. (謄写).
 - 132) OWEN, F. V., 1942: Male sterility in sugar beets produced by complementary effect of cytoplasmic and Menderian inheritance. Amer. J. Bot. 29: 692.
 - 133) ———, 1945: Cytoplasmically inherited male sterility in sugar beets. J. Agr. Res. 71: 423-440.
 - 134) ———, 1948: Utilization of male sterility in breeding superior yielding sugar beets. Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Technical Genet. Meeting. 5: 156-161.
 - 135) ———, 1950: The sugar beet breeding problem of establishing male sterile populations for hybrid purposes. ditto 6: 191-194.
 - 136) RHODES, M. M., 1931: Cytoplasmic inheritance of male sterility in *Zea mays*. Science. 73: 340-341.
 - 137) ———, 1933: The cytoplasmic inheritance of male-sterility in *Zea mays*. J. Genet. 27: 71-93.
 - 138) ———, 1952: Origin of cytoplasmic male sterility in corn. Rep. Amer. Seed Trade Assoc., 7-12.
 - 139) ———, 1957: Genetic nomenclature in maize. Maize Genet. Coop. Newsletter. 31: 1-3.
 - 140) ROGERS, J. S. and J. R. EDWARDSON, 1952: The utilization of cytoplasmic male-sterile inbreds in the production of corn hybrids. Agron. J. 44: 8-13.
 - 141) ———, 1954: Breeding for restores. Proc. 9-th Ann. Hybrid Corn Industry Res. Conf. 9: 85-93.
 - 142) 酒井寛一, 1949: 冷害におけるイネ不稔性の細胞組織学的並に育種学的研究. 特に低温によるタベート肥大に関する実験的研究. 北農試報告. 43.
 - 143) SCHWARTZ, D., 1951: The interaction of nuclear and cytoplasmic factors in the inheritance of male sterility in maize. Genetics. 36: 676-696.
 - 144) SIEVER, D. L. 1956: Environmental effects on fertility of restored sterile hybrid. Maize Genet. Coop. Newsletter. 30: 108-109.
 - 145) 島崎佳郎, 1952: イネのタベート細胞異常の組織学的研究. I. 乾燥処理によって起るイネタベート細胞の異常. 北農試報. 63: 1-5.
 - 146) SINGH, S. P. and H. H. HEADLEY, 1961: Pollen abortion in cytoplasmic male sterile sorghum. Crop Science. 1: 430-432.
 - 147) SNYDER, R. F., 1954: Notes on the inheritance of restoration of pollen production in cytoplasmic male-sterile lines of corn. Maize Genet. Coop. Newsletter. 28: 31-32.
 - 148) ———, 1955: Evidence in support of linkage between factors located on chromosome three and one of two complementary factors which restore fertility to cytoplasmic male sterile corn. ditto 29: 35-37.
 - 149) SPRAGUE, G. F. 1955: Corn breeding. Corn and Corn Improvement. 221-292. Academic Press. N. Y.
 - 150) STEPHENS, J. C. and O. F. HOLLAND, 1954: Cytoplasmic male sterility for hybrid sorghum seed production. J. Amer. Soc. Agron. 46: 20-23.
 - 151) STEPHEN, W. N. and W. A. RUSSELL, 1962: Effects of male-sterile cytoplasm and pollen-fertility restorer genes on performance of hybrid corn. Crop Science. 2: 92-96.
 - 152) STINSON, H. T. Jr., 1959: Further report on relationships between cytoplasmic and genic male sterility. Maize Genet. Coop. Newsletter. 33: 14.
 - 153) STINSON, H. T. Jr. 1960 a: Comments on the comparison of sources of sterile cytoplasm. ditto 34: 14-15.
 - 154) ———, 1960 b: Characterization of sterile cytoplasm. ditto 34: 13-14.
 - 155) ———, 1961 a: Further tests for identity of different sources of sterile cytoplasm. ditto 35: 20-21.
 - 156) ———, 1961 b: The ms₁ ms₁ genotype in T cytoplasm. ditto 35: 22-23.
 - 157) ———, 1961 c: Behavior of Ind-33-16. ditto 35: 23-24.
 - 158) ———, 1962 a: A sterile plant with S cytoplasm and S restore genes. ditto 36: 7.
 - 159) ———, 1962 b: Segregation of T restorer genes in "reciprocal cross". ditto 36: 7-11.
 - 160) ———, 1962 c: Pollen transmission of T

- restorer genes by plants with sterile (T) and normal (N) cytoplasm. ditto 36: 11-13.
- 161) ———, 1963: Ioja and teosinte cytoplasm. ditto 37: 21-22.
- 162) STRINGFIELD, G. H. 1958: Fertility restoration and yield in maize. *Agron. J.* 50: 215-218.
- 163) 須藤千春, 1956: 遺伝子記号—トウモロコシ. 遺伝学ハンドブック: 200-224. 技報堂, 東京.
- 164) SUTO, T., 1958: The source of pollen degeneration in a cytoplasmic male sterile. *Maize Genet. Coop. Newsletter.* 32: 110.
- 165) 館 陟, 1961: 玉蜀黍の採種体系の現状と問題点. 育種学最近の進歩. 2: 120-122.
- 166) ———, 及川邦男, 1954: 玉蜀黍一代雑種「u-26」, 「u-28」および「u-32a」について. *北農.* 21: 10-12.
- 167) ———, 広瀬昌平, 1957: 玉蜀黍一代雑種に対する MH-30 利用について. *北海道学大紀要.* 8: 140-146.
- 168) ———, 田辺秀男, 桑畑昭吉, 1958: 玉蜀黍優良品種. 一代雑種「複交 4 号」「複交 5 号」「複交 6 号」および「複交 7 号」. *北農.* 24: 6-15.
- 169) 建部民雄, 1952: タマネギの雄性不稔個体における花粉退化の細胞学的研究. *園芸学会雑誌.* 21: 73-75.
- 170) THOMAS, W. I. and I. J. JOHNSON, 1956: Inheritance of pollen restoration and transmission of cytoplasmic sterility in pop corn. *Agron. J.* 48: 472-474.
- 171) 徳増 智, 1957: 雄性不稔大根の花粉退化に関する組織学的研究. *育種学雑誌.* 6: 249-254.
- 172) 戸田節郎, 森 行男, 長谷川春夫, 阿部幹夫, 1958: 玉蜀黍優良品種・一代雑種「ゴールデンクロスバントム」および「月交 193 号」. *北農.* 24: 16-23.
- 173) 浦野啓司, 1956: とうもろこし一代雑種の利用. *農業技術. 臨時増刊:* 47-52.
- 174) VILLETS, A., 1942: Ueber die Verschiedenheit reziproker Art-Bastarde in der Gattung Begonia. *J. Genet.* 43: 223-223-236.

Summary

GENIC ANALYSIS ON CYTOPLASMIC MALE STERILITY IN MAIZE ;
NATURE OF CAUSAL GENES AND THEIR SIDE EFFECT ON
EXPRESSION OF SOME AGRONOMIC
CHARACTERS

Susumu TATE

In the present studies the author has attempted to elucidate the genetical nature of fertility restoring genes in Texas-type cytoplasmic male sterile maize under the cultivation in Hokkaido, which is the northern limit for growing maize in Japan. At the same time the author has attempted to determine the influence of the male sterile cytoplasm and fertility restoring genes on yield and other agronomic characters.

(1). Genetical nature of fertility restoring genes.

1. There exists an intimate relationship between the outward appearance of the anthers of T-cytoplasmic male sterile plant and the rate of pollen sterility. Generally speaking, in the small size anther the rate of pollen sterility was 100 %, in middle size and deformed anthers the rate was 80-20 %, while in normal anthers the rate was almost 0 %. A low powered magnifying glass was sufficient for the observation of outward appearance of the anthers and such observations revealed the brief demarcation of each grade in pollen sterility.

2. No definite trend was seen in the distribution of sterile anthers within partially restored tassels. While in spikelets, a tendency for more sterile anthers to be located in the secondary floret than the primary floret was seen.

3. The degree or type of male sterility were divided into 5 classes by the rate of sterile anthers in tassels, morphological aspects of the anther, degrees of emergence of anthers in tassels, morphological aspects of the anther, degrees of emergence of anthers in spikelet, degrees of anthesis of anthers that emerged, etc. They were completely sterile (S-type), incompletely (S'-type), partially restored (P-type), incompletely restored (F' type) and completely restored (F-type).

4. In the anther and pollen grain development of completely restored type, which derived from single cross of $WF_9^T \times Ia153^F$, no differences were seen in the cytological observation and in the size of anthers, when it was compared with anthers and pollens of normal and T-cytoplasm plant.

5. In the course of pollen degeneration of completely sterile type (single cross of $WF_9^T \times B_8$), it was noted that from the first contraction stage of pollen the tapetal cell showed an abnormal hypertrophy, either forming periplasmodium or being accompanied by the protoplasm spilling into the anther sac, showing a definite degeneration while within the anther sac atrophied microspore or the carcass of plasmodium remain. It was noted that the size of the anther showed a definite decrease in size.

6. The degree of fertility restoration of the anther in partially restored type,

single cross of $WF 9^T \times M14^P$, showed a highly complexity aspect. Even in four anther sacs in the same anther, in some anther sacs good stained pollen grains are contained separately in same sac and some are contained non-stained pollen grain only. Consequently, in most cases, as for the morphological aspects of anthers shows the mixture of medium size or abnormal types, flat small type and normal type anthers. The tapetum in which degeneration is seen in the whole and/or a part of the interior of the anther sac, did not form plasmodium and the stainability showed a decrease while the tapetum continued to maintain its enlarged shape. Vacuoles formed sporadically in the enlarged tapetum and after adhering to the anther sac innerwalls degenerated and disappeared. The main differences between the complete sterile anther lies herein.

7. From the result of various pollination tests with restored pollen of T-cytoplasm and normal cytoplasmic pollen, interactions among seed parents, pollen parents, years and crossing times were recognized; but no significant difference of fertilization ability was seen between two types of pollens.

8. Similarly, no difference in fertilization rate was seen between restored and partially restored pollen of the T-cytoplasm plant.

9. Likewise, no difference was seen in the frequency of appearance of sterile plant in the various reciprocal crossings of T-cytoplasmic sterile strains and T-cytoplasmic fertile single crosses which had fertility restoring genes in heterozygous condition.

From the results of 7, 8, 9 no difference was seen between the potential strength of fertilization of pollen grains from normal cytoplasmic plants, T-cytoplasmic restored and/or partially restored plant.

Based on the results mentioned in the items from 1-9, detailed analysis of the inheritance on fertility restore genes was investigated by using T-cytoplasmic male sterile lines including the 3 lines of $WF 9^T$, $B 8^T$ and ww^T , and naturally restored lines consisting of the 3 lines of $Ia 153^F$, $W153^F$ and $T 6^F$ together with $M 14^P$ as the partially restored line.

10. In a cross of $WF 9^T \times Ia 153^F$, F_1 and backcrossed progenies with recurrent parent $Ia 153^F$ (BC_1) were completely fertile in all individuals. But when $WF 9$ is backcrossed with F_1 (BC_2), the segregants of F type (this type includes completely fertile individuals and an extremely limited number of partial fertility restored individuals) and S-Type (completely sterile type) was given in a ratio of 1:3. In this cross combination F_2 was segregated at a ratio of 9:7.

On the other hand, in combination of $B 8^T \times Ia 153^F$ and $ww^T \times Ia 153^F$, F_1 , BC_1 were completely fertile in all cases and BC_2 showed a segregation mode of $F:S=1:1$. Here F_2 showed a segregation ratio of 3:1.

11. In the case of $W 153^F$, its genetical behavior was identical to $Ia 153^F$.

12. While in the case of $T 6^F$, the frequency of appearance of partially restored plants showed a somewhat higher tendency as compared with $Ia 153^F$ and $W153^F$, however, when these partial restored types are considered to be F-type, the $T 6^F$ shows an identical behavior to $Ia 153^F$.

13. $WF9^T$, $B8^T$ and ww^T were crossed with hybrids of $Ia\ 153^F \times W\ 153^F$ and $Ia153^F \times T6^F$. The segregation mode in these "three way crosses" are as follows. In the case where $Ia\ 153^F \times W\ 153^F$ was applied as the pollinator, the progenies were F-type without exception, while in the case of $Ia\ 153^F \times T6^F$ a segregation of $F : S = 3 : 1$ was observed. From this it was concluded that the restorers (Rf genes) in $Ia\ 153^F$ and $W153^F$ were of the same allele and that restorers in $T6^F$ were of different allele from the restorers of the above two lines.

14. Fourteen combinations of three way crosses with T-single-cross including either inbred of $Ia\ 153^F$, $W\ 153^F$ or $T6^F$ and their sterile line not including single crosses thereof showed a segregation rate of $F : S = 1 : 1$.

15. While the present work was conducted over several years, no unexpected event was seen in the segregation rate among years and progenies, and their heterogeneity chi squares test did not show a significant deviation from the expected ratio.

16. Thus, regarding to the character expression of the complete fertility restoration, the above segregation modes of 10-15 indicate presence of at least 3 pairs of dominant genes. Out of which 1 pair showed a complementary relationship with either one of the other 2 pairs and it was surmized that the relationship between the $Ia\ 153^F$ and $W\ 153^F$ were of the same genotype having 2 dominant complementary genes in homozygous condition, while $T6^F$ has 2 pairs of genes homozygous conditioning of 1 pair of dominant gene in common with the above lines and a third dominant gene which has a complementary relation with the former. Based on these, the inheritance in cross combinations involving the above 3 lines may be explained satisfactorily.

17. Whereas, in the partially restored line $M14^P$ in combination with T-type sterile line, a variation is seen in the frequency of sterile anther by year and by genotype of sterile lines used as T-type parents. But in F_1 population all plants were partially fertile. In F_2 , BC_1 and BC_2 generation in addition to complete fertile plants (F-type) and complete sterile plant (S-type), partially fertile plants (P-type) are segregated at a considerable frequency.

18. In combination of $WT\ 9^T \times M14^P$, F_1 showed partially fertility in all plants, and when F_1 is back crossed with $WT\ 9^T$ segregation of $F : P : S = 1 : 1 : 6$ is seen in BC_1 . The back cross of BC_2 , viz. $F_1 \times M14^P$, gives a rate of $0 : 1 : 1$, while in F_2 generation the segregation ratio is $9 : 18 : 37$. In the case of $B8^T \times M14^P$ and $ww^T \times M14^P$ combinations, and when they are crossed with $B8$ and ww^T respectively the segregation ratios of $F : P : S$ in BC_1 is $1 : 1 : 2$. But when $M14^P$ is used as recurrent parent the rate in BC_2 is $0 : 1 : 1$. In F_2 generation $ww^T \times M14^P$ and $B8^T \times M14^P$ the segregation ratio is $3 : 6 : 7$.

19. In crosses where $B8^T \times M14^P$ and $ww^T \times M14^P$ are crosses with $Ia\ 153^F \times W153^F$, their hybrids segregated as $F : P = 1 : 1$, giving no segregant of S-type. However, it must be mentioned here, that, owing to the difficulty to discern F-type from F'-type in field observations, a tendency showing more F-types than P-type was seen.

The next generation coming from a crosses with $Ia\ 153^F \times T6^F$ as its pollen parent,

showed a segregation rate of 7 : 7 : 2 in F : P : S while S type showed a definite 1/8 appearance of the entire number.

20. The mechanism of fertility restoration of M 14^P may be explained by assuming 2 pairs of dominant supplementary genes in the case of Ia 153^F and 1 pair of recessive inhibitors by referring to the above 17-19 segregation mode the segregation mode of other test crossings including M 14^P and Ia 153^F.

Based on the pattern of inheritance observed in a total of 72 combinations listed above in 10-26 (recorded en massé, in Table 27), the genic constitutions of the 7 lines of this experiment were postulated as follows :

WF 9	rf ₁ rf ₁ rf ₂ rf ₂ rf ₃ rf ₃ I _{rr} I _{rr}
B 8	Rf ₁ Rf ₁ rf ₂ rf ₂ rf ₃ rf ₃ I _{rr} I _{rr}
ww	Rf ₁ Rf ₁ rf ₂ rf ₂ rf ₃ rf ₃ I _{rr} I _{rr}
Ia 153 ^F	Rf ₁ Rf ₁ Rf ₂ Rf ₂ rf ₃ rf ₃ I _{rr} I _{rr}
W 153 ^F	Rf ₁ Rf ₁ Rf ₂ Rf ₂ rf ₃ rf ₃ I _{rr} I _{rr}
T 6 ^F	Rf ₁ Rf ₁ rf ₂ rf ₂ Rf ₃ Rf ₃ I _{rr} I _{rr}
M 14 ^P	Rf ₁ Rf ₁ Rf ₂ Rf ₂ rf ₃ rf ₃ i _{rr} i _{rr}

Rf₁, Rf₂, Rf₃ are dominant fertility restore genes.

Rf₁-Rf₂, Rf₁-Rf₃ are the complementary relations.

Rf₂-Rf₃ are the duplicate genes which react in multiplicative.

i_{rr} is the simple recessive gene which inhibits the fertility restoration.

i_{rr} i_{rr} -almost perfectly inhibits the fertility restoration.

I_{rr} i_{rr} -has an imperfectly inhibiting effect.

I_{rr} I_{rr} -has no inhibiting effect.

(2). Side effect of the sterile plasma and the restorers.

21. A comparative studies on the influence of T-cytoplasm on some agronomic characters (when not accompanied by heterosis) was made on by applying each 7 lines from the normal inbreds and T-cytoplasmic male steriles (B₇F₁-B₈F₁). Here, 23 characters were examined for 3 years in experimental field. As regard the character of plant growth the characters which showed significance in N-type > T-type are as follows : plant height (96 %), stem height (95 %), uppermost leaf height (96 %), uppermost internode height (95 %) and ear height (92 %). There was no difference in tassel length and leaf number. Though not so pronounced, N-type > T-type relation was seen in degree of tassel emergence (74 %), leaf density (97 %) and mean internode length (96 %).

22. As regard yield, the mean ear weight per plant was 89 % while the grain yield per acre was 88 % showing a significance in the N-type > T-type relation. The main components constituting the yield (ear length, ear diameter, cob-length, number of rows, number of grain per row, number of grain per ear, 1,000 grain weight, grain weight per liter) showed mean values of 92-88 %. Thus, a N-type > T-type relationship was present, however, no significant difference was seen in most cases. As a whole, the significant difference was seen in yield may be realized as a result of additive effect of the low rate decrease of the respective components.

23. As regards date of silking, date of tassel emergence, date of maturity no difference was seen between the T type and N type.

24. As to certain components which constitute yield, significant interactions were seen in cytoplasm $\times$ line, cytoplasm $\times$ year and cytoplasm $\times$ line $\times$ year. But no significant difference was noticed in characters which show a definite weakness with the exception of 1-2 cases. In other words, the tendency for weakening of T-type cytoplasm is considered to be so-called "stable".

25. In the process of successive backcrossing, where T-cytoplasm is used as female, the date of silking tends to coincide with the N-type recurrent pollinator around B_3F_1 generation. With regard to the plant height, stem height and ear height are almost weakened around the generation of B_3F_1 - B_3F_1 . In these generation heterosis effects of some other characters still remained in N-type cytoplasm, and even after the B_3F_1 generation no restoration is seen.

26. A comparative studies was made on 10 characters in the B_3F_1 and B_3F_1 of T-cytoplasm together with the inbred line of normal cytoplasm which is the recurrent parent. In the case of lines in which the fertility is not restored, it was noted that a $T-B_3F_1 > N$ -inbred line $> T-B_3F_1$ tendency was present and in line which showed a restoration of fertility a $T-B_3F_1 > T-B_3F_1 > N$ -inbred line tendency was seen. And the degree of weakening brought about by T-cytoplasm was different in non-restorer lines and restorer lines.

27. A 3 year comparative study was made, on the influence of T-type cytoplasm on hybrids (when accompanied by heterosis) in 26 combinations including inbred variety cross, single cross and double cross as against T-type non-restorer combinations (S- T_{rr} type) and normal cytoplasm combinations (F- N_{rr} type). The character under the influence of T-cytoplasm and the character which was not influenced by the same, generally coincided with the case of inbred lines. And cases accompanied by heterosis the T-cytoplasm give a weakening influence on various characters including the yield.

28. The decrease of yield in T-type hybrids is brought about not only by the additive effect of the minute decrease of the majority of components which constitute the yield, but are also brought about by the significant difference of particular individual characters. Further, significant cases of interaction in cytoplasm $\times$ year, cytoplasm $\times$ combination are seen more frequently as compared with inbred lines.

29. A comparative study on some agronomic character expression was made by employing fertility restored individuals (F- T_{rr} type) and sterile individuals (S- T_{rr} type) segregated in the second generation of back crossing and/or the F_2 population in T-type single crosses. The characters not influenced by the T-cytoplasm as mentioned above - ie, date of tasselling, date of silking, tassel length, number of leaves etc., show such a relationship as, F- T_{rr} type = S- T_{rr} type, whereas characters influenced by T-cytoplasm - ie, plant height, degree of tassel emergence, mean ear weight etc., show a relationship of F- T_{rr} type $>$ S- T_{rr} type. In other words, in the above mentioned characters, the individuals which do not restored fertility in T-cytoplasm indicate that, as compared

with fertility restored individuals, a weakness is existent. These results indicate the presence of side effect caused by Rf-genes.

30. Comparative studies were made between 3 types of individuals which are same genotype except Rf genes. They are restored sterile plant (F-T_{Rf} type, non restored sterile plant (S-T_{Rf} type) segregating from T-cytoplasmic single cross × variety (or double cross of which pollen parent possessed Rf-genes heterozygous condition) and normal cytoplasmic counterpart (mixed population of F-N_{Rf} type and F-N_r). The relationship of (mixed population of F-N_{Rf} type and F-N_r type) = F-T_{Rf} type > S-T_{Rf} type was seen.

31. In order to determine the relationship between F-N_{Rf} type and F-T_{Rf} type 3 inbred lines WF9, B8, ww of T and N cytoplasm were crossed with the fertility restorer lines, Ia 153^F, T 6^F and M 14^P. Eighteen single crosses were made and each 8 characters were compared. When the mean values (taking the whole en masse) were compared, in plant height, stem height and ear height, the relationship F-N_{Rf} > F-T_{Rf} showed a significance, while in uppermost internode height, degree of tassel emergence and ear weight the following relationship was seen : F-N_{Rf} = F-T_{Rf}.

32. It was clearly demonstrated that the relationship F-N_{Rf} type > F-T_{Rf} type in the above mentioned 3 characters was due to the significant difference in single crosses with M 14^P as pollen parent. In other words, in the combinations with Ia 153^F, T 6 as parent, no difference was seen between the cytoplasm while in the combination with M 14^P as pollen parent the difference was remarkable.

33. From the results in 21-32, generally, the following relationship may be recognizable, F-N_{Rf} type = F-N_r type = F-T_{Rf} type > S-T_{Rf} type. However, in the case of M 14^P in part of the characters the following relationship was also seen : F-N_{Rf} type = F-N_r type > F-T_{Rf} type > S-T_{Rf} type.

From the above mentioned results presented in 21-23, following conclusions were made ;

1). T-cytoplasm not only renders tassel sterile but also has an influence of shortening plant height and ear height. However no influence was seen in the tassel length or leaf number per plant, and further some noticeable influence was given in the degree of tassel emergence, leaf density and mean node length.

2). T-cytoplasm also showed a yield diminishing influence. This may be attributed to the additive effect of the respective low rate decrease of various components which constitute the important character, yield.

3). T-cytoplasm shows no influence on such physiological characters, as silking date, tasseling date and date of maturity.

4). Rf-genes restore the sterility of T-cytoplasm and at the same time they have a restoring effect on the various agronomic characters depressed or weakened by T-cytoplasm to a degree comparable to that of normal cytoplasm. This may be considered as a kind of pleiotropic effect due to Rf-genes.

5). As to the restoring power by Rf-genes upon the weakening, difference was seen to some extent among fertility restorer lines used.

6). Therefore while it may be effective to use T-cytoplasm to the hybrid seed production in Hokkaido (Japan), it is necessary to either utilize pollen parent lines which naturally have "weakening" restorer potentiality or to introduce Rf-genes to the pollen parent line, in special consideration mentioned above.

I. 自殖系統の雄穂と F_1 雄穂の稔性

1 図 T型不稔系統
「WF 9^T」の雄穂…小穂内に
稔性葯はなく、終始葯の抽
出をみない。

2 図 稔性回復系統
「Ia 153^F」の雄穂…T型不
稔の稔性を完全に回復する
能力をもつ。

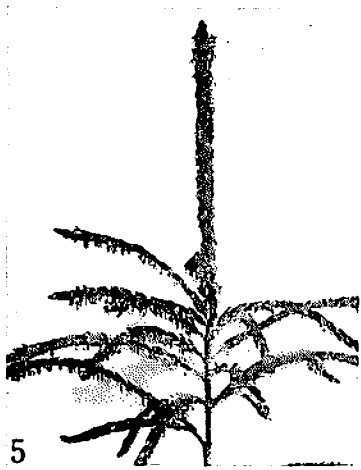
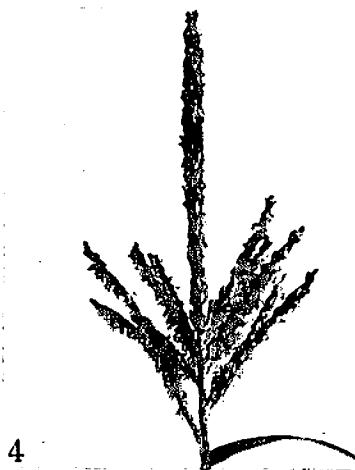
3 図 部分稔性回復系統
「M14^P」の雄穂…T型不稔
の稔性を部分的に回復する
能力をもつ。

4 図 稔性非回復系統
「B 8」の雄穂…T型不稔の
稔性を回復する能力をもた
ない。

5 図 稔性完全回復型
「WF9^T × Ia 153^F」の雄穂…
小穂内の葯は完全稔性で、
全面的に抽出し、裂開す
る。

6 図 稔性部分回復型
「WF9^T × M14^P」の雄穂…
小穂内には不稔葯が混在し
部分的に葯は抽出し、裂開
する。

7 図 完全不稔型
「WF9^T × B8」の雄穂…小穂
内に稔性葯はなく、葯の抽
出はしない。



Ⅱ. 葯の形態と花粉の稔性

8図 完全稔性回復葯…正常葯と、大きさ形態変わらない。

9図 完全稔性回復葯内の健全花粉粒

10図 部分稔性回復葯…正常葯よりもやや小型化し、葯の形態は変形している。

11図 部分稔性回復葯内の花粉粒…正常花粉と不稔花粉が混在している。

12図 完全不稔葯…正常葯に比べて、扁平小型化している。

13図 完全不稔葯内の不稔花粉粒。

Ⅲ. 小穂内不稔葯の分布

14図 正常稔性葯 6 個が存在し、第一小花、第二小花ともに完全稔性葯 3 個ずつ保有する小穂。(3-3)型。

15図 正常稔性葯は 6 個中 3 個よりなく、第一小花に偏在する小穂。(3-0)型。

16図 正常稔性葯は 6 個中 2 個よりなく、第二小花に存在している小穂。(0-2)型。

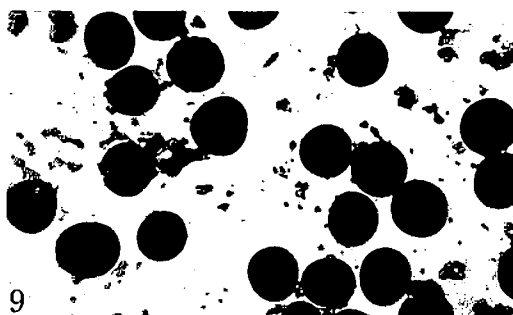
17図 正常稔性葯は 1 個も存在しない小穂。(0-0)型。

18図 正常の稔性葯は 6 個中 1 個よりなく、第二小花に存在する小穂。(0-1)型。

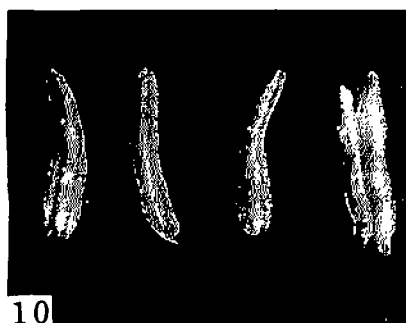
19図 稔性葯 6 個存在するも、全部変型している小穂。



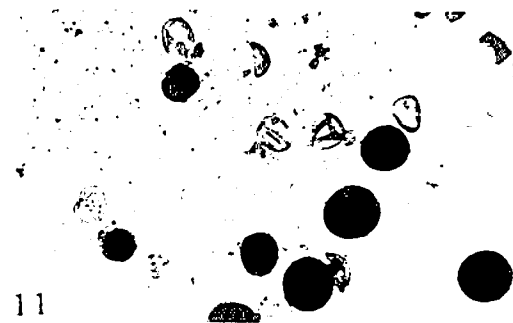
8



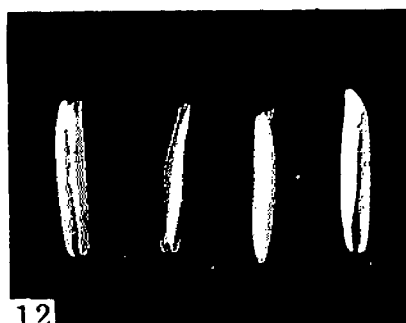
9



10



11



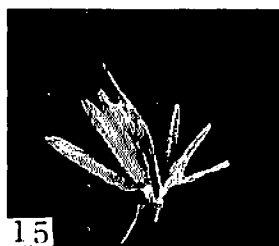
12



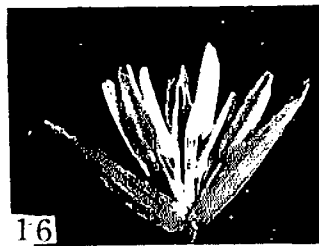
13



14



15



16



17



18



19

Ⅳ. 雄穂の外部形態による表現型の同定

20図 完全稔性雄穂
(F型) 絹糸が抽出する時期には、稔性の葯が全面的に抽出し、裂開する。

21図 完全稔性雄穂
(F型) 小穂内にも抽出した葯にも、不稔葯は見当たらない。

22図 完全不稔雄穂
(S型)、絹糸が抽出し、萎凋する時期に至るも葯の抽出をみない。

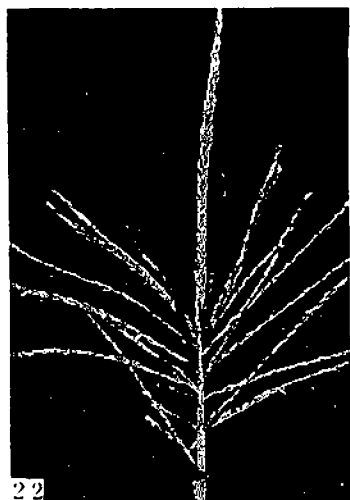
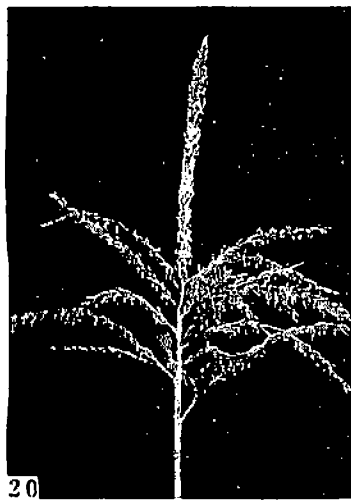
23図 完全不稔雄穂
(S型) 小穂内にも稔性の葯は存在しないし、1個の葯も抽出しない。

24図 部分稔性回復雄穂
(P型)

25図 部分稔性回復雄穂
(P型) 絹糸が萎凋する時期までに、葯は抽出し裂開するが、不稔葯も混在し、抽出したり小穂内に残存している。

26図 不完全稔性雄穂
(F'型) 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。

27図 不完全不稔性雄穂
(S'型) 絹糸が萎凋する時期までに、ごく一部の葯が抽出し、裂開する場合もある。



V. 細胞組織学的観察

28図 T型完全回復型(WF9T
× Ia 153F) …小孢子四分子期。タペ
ート細胞は放射状に伸びている。

29図 T型完全回復型(WF9T
× Ia 153F) 小孢子独立期。

30図 T型完全回復型(WF9T
× Ia 153F) 第一収縮期。

31図 T型完全回復型(WF9T
× Ia 153F) 球形復帰期。

32図 T型完全回復型(WF9T
× Ia 153F) 第二収縮期。タペート細胞
は消失しはじめる。

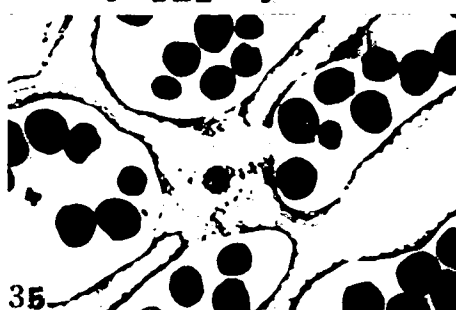
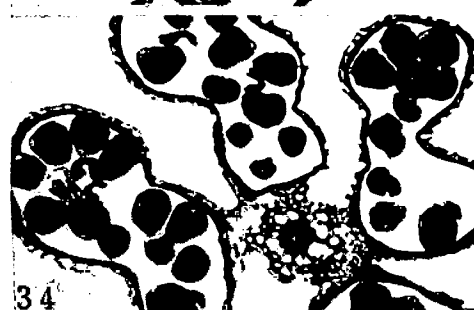
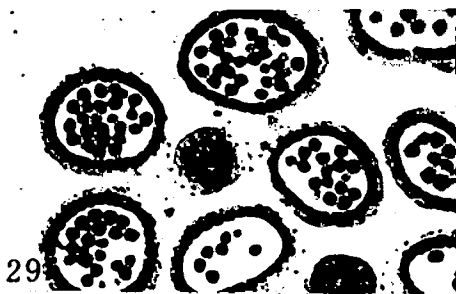
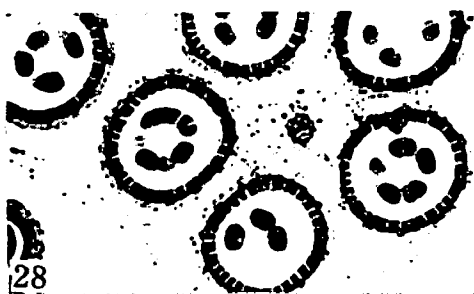
33図 T型完全回復型(WF9T
× Ia 153F) 小孢子は球形に復帰しは
じめ、濃染してくる。

34図 T型完全回復型(WF9T
× Ia 153F) 成熟期に近い花粉。タ
ペート細胞は消失している。

35図 T型完全回復型(WF9T
× Ia 153F) 成熟花粉。タペート細胞
は完全に消失し、濃染した花粉粒が
存在する。

36図 T型完全不稔型(WF9T
× B8) …小孢子第一収縮期。タペ
ート細胞が風船状に肥大突出する。

37図 T型完全不稔型(WF9T
× B8) タペート肥大が進み、周縁原
形質塊を形成する。ある蒴胞では、
原形質塊が完全に崩壊している。



38図 T型完全不稔型 (WF9T × B8) タペート細胞肥大が進み、周縁原形質塊を形成する。ある葯胞では原形質塊が完全に崩壊している。

42図 T 型部分稔性回復型 (WF9T × M14P) 萎縮しはじめたタペート細胞。正常の葯では、球形に復帰しつつある小胞子を含んでいる。

39図 T 型完全不稔型 (WF9T × B8) 小胞子は破壊され、葯胞は萎縮した原形質塊を含む。

43図 T 型部分稔性回復型 (WF9T × M14P) 同一葯内に、稔性花粉と不稔花粉を含む葯胞がある。不稔葯胞には、萎縮寸前のタペート細胞が認められる。

40図 T 型部分稔性回復型 (WF9T × M14P) 肥大したタペート細胞は正常のものより染色薄く、空胞を含む。

44図 T 型部分稔性回復型 (WF9T × M14P) 45図のくぼんだ部位を拡大したもの。くぼんだ部分に不稔花粉が存在している。

41図 T型部分稔性回復型(WF9T × M14P)染色が薄れ、タペート細胞は空虚な様相を呈している。

45図 T 型部分稔性回復型 (WF9T × M14P) 同一葯胞内でも、稔性花粉と不稔花粉が部位により偏在している。不稔花粉が存在する部位はくぼんでいるのが認められる。



38



42



39



43



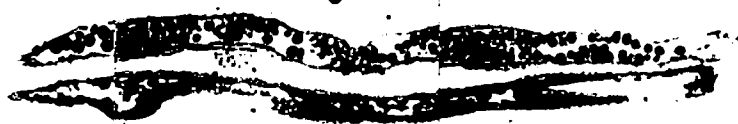
40



44



41



45