

稲の部分雄性不稔性の遺伝機構と関与遺伝子の耐冷性検定への利用に関する研究

渋谷 紀 起

(山形大学農学部・作物学・育種学教室)
(昭和47年9月16日受領)

Studies on Causal Genes of Partial Male Sterility in Rice and Their Utilization
in Testing Cool Temperature Tolerance

Toshioki SHIBUYA

(Laboratory of Crop Science and Thremmatology, Faculty of Agriculture, Yamagata
University, Tsuruoka, Japan)

目 次

緒 論	2
第1章 供試品種および供試系統の来歴, 特徴	3
第2章 遺伝的部分雄性不稔稲の特性	4
第1節 細胞組織学的特徴	4
第2節 遺伝的部分雄性不稔稲の部分他殖性	7
第3節 F_2 における稔実型, 雄性不稔型の区別	14
第4節 小 結	16
第3章 遺伝的部分雄性不稔稲の穂と障害型冷害穂との間の共通点	17
第1節 低温処理により生ずる水稲「でわのもち」の障害型冷害穂の自然交雑	17
第2節 遺伝的部分雄性不稔稲の低温処理	19
第3節 小 結	20
第4章 遺伝的部分雄性不稔稲の不稔遺伝子および稔性回復遺伝子	21
第1節 「部不糯-8」を一方の親とする交雑実験	21
第2節 水稲農林41号から由来した遺伝的部分雄性不稔系統を一方の親とする交雑実験	23
第3節 遺伝子型の推定	24
第4節 <i>md</i> ホモ矮性稲	25
(I) <i>md</i> ホモ矮性稲の特性	25
(II) <i>md</i> ホモ矮性稲と他の系統との間の雑種	26
(III) F_3 の分離比	27
第5節 Ms_2 と Ms_3 との補足作用による稔性回復の程度	32
第6節 小 結	33
第5章 遺伝的部分雄性不稔稲の不稔遺伝子および稔性回復遺伝子の所属する連鎖群	34
第1節 水稲農林41号から由来した遺伝的部分雄性不稔系統と H79 との交雑	34
第2節 水稲農林41号から由来した遺伝的部分雄性不稔系統と H75 との交雑	35
第3節 水稲農林41号から由来した遺伝的部分雄性不稔系統と H69 との交雑	36
第4節 水稲農林41号から由来した遺伝的部分雄性不稔系統と A5 との交雑	36
第5節 小 結	37
第6章 総括および論議	37

摘要	39
引用文献	41
Summary	44
写真Ⅰ タベート異常	47
写真Ⅱ 多核性巨体	49
写真Ⅲ 花粉嚢内の壊疽	51
写真Ⅳ IAA 水溶液による下方穎花群発育停止の穂	53
写真Ⅴ 温度処理後の遺伝的部分雄性不稔稲の穂	53
写真Ⅵ 矮性系統間雑種	55

緒 論

従来、イネのごとき自殖性作物の雄性不稔性、特に細胞質の関与しない遺伝的雄性不稔性は、育種に利用されないまま放置されてきた。

自殖性作物の遺伝的雄性不稔性の研究は、イネについては石川(1927)の報告が最初であり、オオムギについては HOCKETT, E. A. and R. F. ESLICK (1968), ダイズについては CAVINESS, C. E., H. J. WALTERS and D. L. JOHNSON (1970), エンバクについては SADANAGA, K. (1965) などの報告があるが、これらは、いずれも遺伝学的研究の域にとどまった。

従来の研究によれば、作物の雄性不稔遺伝子は、その大部分が劣性である。しかし、少数ながら、優性の傾向に行動する雄性不稔遺伝子も発見されている。

雄性不稔遺伝子数の最も多い作物はオオムギ(HOCKETT, E. A. and R. F. ESLICK, 1968)であり、既に19の遺伝子が数えられているが、そのなかには優性の雄性不稔遺伝子が含まれている。陸地棉(MEYER, V. G. 1969)にも優性の雄性不稔遺伝子がある。

イネの雄性不稔性については、早くから報告されているにも拘らず、その研究内容は必ずしも充分でなく、特に関与遺伝子相互の作用関係並びに座位関係、遺伝子による形質発現の経過などについては、他作物の水準を下まわっていると言わざるを得ない。

著者は、1958年および1959年において、山形県内に栽培していた水稻農林41号から部分不稔性——当時、半稔稲と称した——の3個体を見出した。これらの後代系統を栽培し、1960年において袋掛採種した1個体から遺伝的部分雄性不稔系統(核内遺伝子のみにより発現する部分雄性不稔性の系統)を得た。最初に見出した部分不稔性3個体は後年に至り、それぞれ相異なる遺伝機構に基づくことを知った。

著者は上記のごとき水稻農林41号由来の遺伝的部分雄性不稔系統を主な研究材料とし、特に遺伝的部分雄性不稔性の遺伝機構と、その遺伝子系の確立という立場で解析すると共に、形質発現の過程を組織解剖学的に観察し、併せて他形質との関連特に耐冷性との結びつきにつき多面的一連の研究を行なった。

研究の結果、それぞれの項目につき、また総合された形で興味ある知見と新事実、並びに育種の利用に役立つと思われる資料が得られたので、それらを取りまとめて本論文として報告する。

供試の水稻雑種各世代は山形大学農学部附属農場の水田の一部に栽培された。肥培管理

上、御支援下さった同農場職員に感謝する。

研究をすすめるに当り、遺伝学研究所酒井寛一博士から御助言を賜った。本論文をまとめるに当り、北海道大学教授高橋萬右衛門博士から御懇篤な御指導と御校閲を賜り、また同大教授細川定治博士および後藤寛治博士からも御校閲の労を賜った。ここに上記四氏各位に深甚の謝意を表す。実験中は、山形大学農学部佐藤美保子助手の協力を得たので謝辞を呈する。

第1章 供試品種および供試系統の来歴、特徴

本研究に用いた水稻品種および系統の詳細は、必要に応じて、それぞれの項に記すこととするが、それらの来歴の概要と特徴につき記しておくことと次ぎのごとくである。

i. 水稻農林41号……京都旭×北陸14号(新潟農試1949年育成)。耐冷性「弱」。例年、低率ながらもタペート肥大または花粉囊内壞疽が観察された。

ii. 水稻農林41号に由来する遺伝的部分雄性不稔系統……1958年および1959年、著者が見出した水稻農林41号由来の部分不稔性の3個体の後代系統のうち、1960年に袋掛採種した1個体に由来する。この特性の詳細は、本論文において述べる。

iii. 水稻ササシグレ……農林8号×東北24号(宮城農試古川分場1952年育成)。耐冷性「弱」。稀に少数の花粉母細胞が小孢子群中に混在する。

iv. 水稻オオトリ……農林17号×藤坂3号(青森農試藤坂試験地1959年育成)。耐冷性「強」。花粉囊は揃ってよく発育し、不稔花粉は生じにくい。

v. 矮性部不稔5-1および5-2……上掲iiの系統と水稻黒糯との間の雑種に由来する矮性系統である。両系統の不稔歩合は高く、部分雄性不稔系統であるとみられている。5-1および5-2の両系統はパラフィン袋掛けの影響の程度において少しく相異なる。

vi. 水稻フジミノリ……農林17号×藤坂5号(青森農試藤坂試験地1960年育成)。耐冷性「強」乃至「極強」。

vii. 水稻レイメイ……農技研生理遺伝部において「フジミノリ」の乾燥種子に⁶⁰Co処理を行ない、処理第1代種子を青森農試藤坂試験地に移し、同試験地において選抜した短稈品種。耐冷性「やや強」。

viii. 水稻染分……青森県在来品種。耐冷性「最強」。1花粉囊内の小孢子群は発育程度において揃っている。

ix. 水稻農林16号……晚白笹×陸羽132号(宮城農試1940年育成)。耐冷性「極弱」。低温のもとでタペート肥大を起しやすい。

x. 水稻藤坂5号……双葉×善石早生(青森農試藤坂試験地1949年育成)。耐冷性「やや強」。

xi. 水稻でわのもち……び系38号×中新糯40号(山形農試尾花沢試験地1964年育成)。耐冷性「中」乃至「弱」。本研究供試の系統は、異常低温年次以外の年次において、少数顕花にタペート肥大が出現する。

xii. 水稻ササニシキ……ハツニシキ×ササシグレ(宮城農試古川分場1963年育成)。耐冷性については、体系農業百科事典Ⅱ:212(1966)には「弱」と記載されているが、榊淵・竹村・中堀・小山田(1970):農及園45(8):1275-1276によれば、「やや強」である。

xiii. 水稻さわにしき……藤坂5号×農林41号(山形農試尾花沢試験地1959号育成). 耐冷性「強」.

xiv. 水稻でわみのり……農林22号×トワダ(山形農試尾花沢試験地1963年育成). 耐冷性「やや強」乃至「強」.

xv. 水稻アキバエ……双葉×陸羽132号(東海近畿農試1953年育成). 耐冷性「極強」. 1穂穎花数がやや多く、穂下部の密生穎花中に發育不良穎花が混在するが、雄性不稔穎花は無い.

xvi. 部不糯-8……水稻農林41号由来の遺傳的部分雄性不稔系統(本章のii)と水稻黒糯との間の雜種の後代系統である. 雄性不稔穎花が現われるが、不稔歩合は上記iiの系統より低く、本論文でいう低度稔実型の系統である. 低度稔実型とは高度稔実型と部分雄性不稔型との中間にある型である.

xvii. 水稻フクニシキ……54 BC×ハツニシキ(東北農試1964年育成). 耐冷性「中位」. 山形県内試作地において不稔を多発して以来、山形県奨励品種候補から除外された.

xviii. 水稻ミヨシ……藤坂5号×ササシグレ(宮城農試古川分場1961年育成). 耐冷性「やや強」—体系農業百科事典Ⅱ(1966):212. 耐冷性「極弱」—櫛淵・竹村・中堀・小山田(1970):農及園45(8).

xix. カマイラズ d_2 ……水稻農林41号由来の遺傳的部分雄性不稔系統にH79を交配して得られた雜種第4代目の系統. 雄性不稔性を現わさない.

xx. H79……標識遺伝子 c^+ , d_2 , lg , la , bc をもっている.

xxi. H75……標識遺伝子 Rc , gh をもっている.

xxii. H69……標識遺伝子 fs , nl をもっている.

xxiii. A5……標識遺伝子 Rd , Rc をもっている.

第2章 遺傳的部分雄不稔稻の特性

イネの雄性不稔性について、石川(1927, '29)、竹崎(1932, '33)、宮沢(1935)、RAMANUJAM(1935)らの遺傳学的研究がある. これらの研究の対象となった雄性不稔性は、今日でいう核内遺伝子による male sterility に属するものであったと思われる. したがって、この雄性不稔性は、後年、外国稻と日本稻との間の交雑により指摘された細胞質の関与する雄性不稔現象(永松・大村, 1958; 勝尾・水島, 1958; 水島, 1960; 北村, 1961, '62; 新城・大村, 1966; 渡辺・坂口・工藤, 1968; 新城, 1970)とは雄性不稔発現の遺傳的機構を異にすると考えられる.

第1節 細胞組織学的特徴

花粉母細胞の減数分裂期およびそれ以後において、遺傳的部分雄性不稔稻の葯の花粉嚢に各種の形態異常が認められる. その異常パターンが生理的障害や各種薬剤処理により誘起される場合といかなる類似性をもつかを知るため、下記のごとき観察を行なった.

1) タペート異常(a)

遺傳的雄性不稔系統ではタペート(tapetum)の異常肥大および重なり合いが認められる. これをタペート異常(a)とした(写真I-1, 2). 因に、このようなタペートの異常

肥大は、後述のごとく、低温のもとでも起りやすいが、また、同じく後述のごとく、IAA濃度の高まりによっても起る。

タペートの重なり合いは葯の横断切片を観察することにより判明する。元来、イネのタペートは一層であるが、発育不良の花粉嚢において、しばしば、タペートの重なり合いが起るのである(写真I-3)。

2) タペート異常 (b)

花粉嚢が plasmodium により占拠されている状態の異常が観察された(写真I-4, 5, 6)。これを前述の(a)と区別して(b)とした。(b)は、少数のタペート細胞が崩壊して amoeboid tapetum となり、これとまだ secretory tapetum の状態にあるタペートからの分泌物とが混然一体となり花粉嚢内を占拠した状態のものである。

葯を FAA (ホルマリン・アルコール・醋酸) により固定し、パラフィン切片を作成し、プレパラートとして光学顕微鏡で観察すれば、一つ、あるいは、ごく少数の細胞の細胞膜が破れ、破れ目から出た分泌物または原形質の塊まりのごとく確かに観取されるが、一つ、あるいは、ごく少数の細胞から出た物質が果して花粉嚢を占拠し得るほどに多量であり得るか否かは疑問である。したがって、一つ、あるいは、ごく少数のタペート細胞の崩壊により amoeboid と化した plasmodium と、この細胞以外の secretory tapetum から生じた分泌物とが混和され、それが花粉嚢内に大きな塊まりとなって現われると考えた方がよさそうである。

3) タペート異常 (c)

(c)として区別される異常は、タペートの原形質または tapetal plasmodium が middle layer から離れて、花粉嚢内随所に小団塊をつくる場合、または花粉を内部に包含して大団塊をつくる場合である(写真I-7, 8)。

花粉嚢内における小団塊は多核であるが、それらはハイデンハイン・ヘマトキシリンによる染色によってもなお明瞭でない。小団塊の核のうちには、嚢内にあった小胞子の核も含まれることがある。

タペートを middle layer から離すことは実験的に可能である。すなわち、穎花を培養液に入れた場合、または水中に浸した場合に、正常葯においてもそれが起る(写真I-9)。しかし正常葯の tapetal plasmodium は、花粉が既に外殻(extine)を形成し終え、収縮期を経て完全に球体となる時期においても、なお花粉嚢の周辺にとどまって、嚢内深くは侵入しない。

以上、タペートが middle layer から離れること自体は異常ではないが、その後、花粉嚢内に塊まりとなって残ることが異常なのである。

ただし、(c)は、前述の(a)および(b)に比較し、その出現率は著しく低い。

4) 多核性巨体の出現

巨体には3種類が区別される(写真II)。その第1は、花粉母細胞から4分孢子への分裂(4分割)に至らない4孢子合併のものである。第2は、4分割に失敗した花粉母細胞の発育後の姿と見られる巨体であって、その表面に特殊模様を呈する内殻(intine)の形成が観取できず、また巨体内部が原形質により充ちている巨体である。これらは表面に最大12個の明瞭な核をもっている。第3は、巨体が中空で、表面に籠目状の模様をもつものである。この巨体もまた、その表面に明瞭な核を3個以上もっている。

上記巨体のうち、第2、第3のごとく、巨体全体が膨脹または肥大する場合、その成因について、まだ判然としない。須藤(1930, '33)は、ヒヤシンスの葯中に8個の核をもつ胚嚢様大花粉が生ずる場合、他の花粉の多数が死滅している事実から、他の花粉の necrohormone (死滅ホルモン)により大花粉が形成されると考えた。イネの遺伝的部分雄性不稔稲の花粉嚢においては、多核性巨体が出現したときには、そこには他の花粉はほとんど見当らなかつた。したがって、多核性巨体が同一嚢内の他の花粉の死滅ホルモンにより形成されるとは考えにくい。

5) 花粉嚢内の壊疽

花粉嚢内の小孢子または若い花粉の崩壊により、それらの内容物が嚢内に散ること、さらに小孢子または花粉により吸収されないタペート分泌物およびタペートの崩壊により流動性を帯びた amoeboid plasmodium がそこに加わり、花粉嚢内が光学顕微鏡の下で呈する壊疽状態を指す(写真Ⅲ)。

若い花粉が崩壊する直前において、その膜は著しく伸長するが、これに関連して、著者は、さきに(渋谷・佐藤, 1969)、若い花粉はその発芽孔(calpus)から養分を吸収すると仮定し、タペートからの分泌物または amoeboid tapetum が花粉の発芽孔を通過するに不相当である場合に発芽孔が塞がれ、養分吸収が不可能に陥った花粉が、一時的に、その内容物を消費する結果、花粉粒内に蓄積するガスにより若い花粉の膜が異常に膨脹するものと考えた。花粉嚢内壊疽は後述(第3章第2節)のごとく、低温よりも、むしろ高温環境のもとで起りやすい。

6) IAAによるタペート肥大の誘起

タペートの異常肥大を人為的に誘起する目的で行なった IAA (インドール醋酸) 応用の実験につき、以下記述することとする。

i. 実験方法

50 ppm の IAA 水溶液を、葉耳間長(止葉の葉耳と止葉より1つ前の葉の葉耳との間の巨離)が0 cm の葉鞘1本当たり5 cc ずつ、幼穂上方に注入した。ただし、葉鞘内から外

第1表 IAAによるタペート肥大の誘起

水稻 品種名	IAA 注入 の有無	項目	観察花粉嚢 総数	肥大タペート をもつ花粉嚢数	タペート 肥大率(%)
農林16号	無処理区		384	37	9.64
	IAA 注入区		312	120	38.46
農林41号	無処理区		496	62	12.50
	IAA 注入区		456	119	26.10
藤坂5号	無処理区		312	6	1.92
	IAA 注入区		372	10	2.69
レイメイ	無処理区		528	6	1.14
	IAA 注入区		528	23	4.36
染分	無処理区		216	4	1.85
	IAA 注入区		456	36	7.89

部に漏出した液もあるから、実際には5cc以下となった場合もある。

IAA水溶液を注入した後、1昼夜を経て、ある葉鞘からは葯の切片作成用の穎花を採取し、その他の葉鞘はそのまま放置して、登熟後、穂の形態を観察した(写真Ⅳ)。

ii. 実験結果

写真Ⅳによれば、葉鞘内に注入されたIAA水溶液に浸漬した穂は、いずれの供試品種も、下方穎花群の発育を停止させている。また第1表によれば、IAAはタペートの異常肥大を誘起することが明らかであり、その度合には明らかな品種間差異が認められる。その感受性程度は農林16号と農林41号が著しく大であり、残余品種すなわち藤坂5号、レイメイ、染分との間に著しい差が存在する。これに関連し興味ある事実は、農林16号および農林41号が藤坂5号、レイメイ、染分よりも耐冷性が劣り、前者は「極弱」および「弱」であり、後者は「やや強」と「最強」であることである(鳥山・和田, 1959; 櫛淵・竹村・中堀・小山田, 1970)。因に、低温によるタペート肥大誘起は耐冷性と密接な関係にあり、耐冷性弱のものほど肥大率がたとえられている(酒井, 1949, a, b)。

iii. 考察

減数分裂期頃の低温が、イネの穎花に対し、その発育を停止させることは、既に寺尾ら(1940)により指摘されたところであり、また本論文第3章においても述べることにする。IAA水溶液を葉鞘内に注入することにより発育停止靱が多発し、しかも、IAA水溶液によるタペート異常肥大の誘起が耐冷性弱の水稲品種に著しかった事実は、遺伝的雄性不稔性と強度の低温によるタペート異常肥大の誘起との間のつながりにIAAが介在することを示唆する。すなわち、IAAレベルの高まりが、イネの障害型冷害、特に雄性器官の異常化に関与するものと考えられないかということや、遺伝的部分雄性不稔稲の葯に発生するタペートの異常肥大もまた葯におけるオーキシン・レベルの高まりによると考えられるのではないかということである。清水ら(1968)は、本論文の著者(渋谷)から分譲された水稲農林41号由来の軽度の雄性不稔系統(軽度とは不稔歩合により判断したものであろうが、遺伝的部分雄性不稔稲の不稔歩合は栽培環境により変動するから、遺伝的に軽度に固定している系統の意ではない)の幼穂を、有蓋シャーレ中で、NAAおよび2, 4-D水溶液に浸漬することにより、タペートの異常肥大の増加することを観察し、低温による生殖器官の雌性化は小穂始原体頂端部におけるオーキシン・レベルの高揚によると考えている。

第2節 遺伝的部分雄性不稔稲の部分他殖性

石川(1929)は、部分雄性不稔稲と正常稔実稲との交雑により得られる F_2 では、稔稲と不稔稲とが3:1の比に分離すること、また放任授粉のもとでは、不稔稲に着生する種子の約20%が稔稲の花粉により受精すると報じた。

遺伝的部分雄性不稔稲の部分他殖性は、花粉を受けるのみで、みずから授けることのない一方的な他家受精である。この特性は、圃場の雑種集団を不稔歩合により分割し、分離比を決定する際に特に注意を要することを意味し、分離比決定の鍵でもあるゆえ、以下この特性の現われかたを実験を通じて明らかにしておく。

実験 1

本実験の交雑親は水稲農林41号とそれに由来した部分雄性不稔系統であり、両者の相反

第2表 水稻農林41号とそれに由来した遺伝的部分雄性不稔系統との間の F_2 における不稔歩合の現れかた(頻度は個体単位)

不稔歩合% 組合せ	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50以上	
P_1	25	10	3	1								
P_2							5	8	5	9	12	10
$F_1(P_2 \times P_1)$		3										
$F_1(P_1 \times P_2)$		2										
$F_2(P_2 \times P_1)$	70	58	34	38	50	25	17	10	13	8	17	
		250					90					
$F_2(P_1 \times P_2)$	52	52	32	20	21	14	8	15	15	4	2	
		177					58					

註 P_1 : 水稻農林41号

P_2 : 水稻農林41号から由来した遺伝的部分雄性不稔系統

交雑を通じて不稔形質に関する変異傾向を概観してみた。

交雑親, F_1 および F_2 の示す形質表現程度と各階級の頻度分布は第2表のごとくである。すなわち, P_1 (農林41号) の大部分の個体は不稔率10%以下であり, 20%以上は全く現れないのに対し, P_2 (農林41号由来の遺伝的部分雄性不稔系統) は不稔率25%以上から50%以上に及ぶ分布を示す。 F_1 は10%以下となり高稔性を表現し, F_2 は不稔率5%以下から50%以上に亘って広く変異するが, 分布のパターンそのものは相反交雑間に相異を認めがたい。

F_2 の分布の解釈につき, いま仮りに1遺伝子差によるものとみなし, 両親の分布域の境界をもって F_2 分離の境界として稔群と不稔群に分ち, 両群の頻度を調べてみるならば, $F_2(P_2 \times P_1)$ では 250:90, $F_2(P_1 \times P_2)$ では 177:58 となる。これは一応, 3:1 の分離型の内に含まれる数字といえよう。

しかし, 両群の境界附近の階級の頻度が高い事実は, そのままでは「1遺伝子差」によるという仮定の受け入れを困難にしていることは明らかである。

よって, F_3 を養成し, 仮定の妥当性を検証しなければならない。いまこの仮定にしたがうならば, 第2表の F_2 に現れた雄性不稔型は単劣性不稔遺伝子のホモ接合でなければならぬから, 自花受精を原則とするならば, 次代 F_3 のいずれの個体も雄性不稔性を示さねばならない。またこの組合せの F_2 世代の稔実型個体は, 次代 F_3 において, 稔実型に固定するか, もしくは再び 3:1 とみなし得る分離をするかのいずれかとなる。

F_2 個体の不稔歩合と F_3 系統 (F_2 個体から1穂を採り, それを播いて F_3 系統とした) の固定または分離との関係を調査した結果を示したものが第3表である。

因に, 第3表の F_2 においては不稔歩合 25.0%以上が雄性不稔型であったが, F_3 においては 27.5%以上が雄性不稔型である。両型境界値決定の論議は第3節に譲ることとするが, 上記境界値不稔歩合は, いずれも水稻農林41号由来の遺伝的部分雄性不稔系統(交配組合せの親)標本の最小不稔歩合であり, 前者は F_2 栽培年次の値であり, 後者は F_3 栽培年次の値である。

第3表によれば, F_2 稔実型個体からは, 次代 F_3 において明らかに稔実型固定系統とみ

第3表 前表 F₂(P₂×P₁) の個体の不稔歩合と、F₃ 系統内の不稔歩合の分布との関係

F ₂ 個体の 不稔歩合	F ₃ 系統 番 号	F ₃ 個体の不稔歩合 (%)						備 考	
		0 ~ 10 ~ 20 ~ 27.4			27.5 ~ 35 ~ 50 ~				
0 ~ 0.4	1	27	2	1					固 定
	2	19	12						固 定
	3	30	2						固 定
	4	21	9	3					固 定
	5	21	9	3					固 定
	6	19	4	4		1	3	1	分 離
10~10.4	7	20	6	3		3	2	2	分 離
	8	18	4	2		1	3	3	分 離
	9	28	3						固 定
	10	26	4	2					固 定
15~15.4	11	18	3	1		4	1	2	分 離
	12	16	5	5		2	5	1	分 離
	13	15	4	3		3	2	1	分 離
20~20.4	14	13	7	7					固 定
	15	22	7	1					固 定
	16	17	7	2		4			分 離 ?
	17	14	6	2		1	4	4	分 離
24~24.4	18	19	3	1					固 定
	19	9	14	7					固 定
	20	13	5	5		1	2	1	分 離
以下 () 内数字は F ₂ 世代の自然交雑より生じたと思われる個体の数である									
26~26.4	21	0	(1)	0		15	10	7	() : 1/33
	22	0	0	0		12	18	3	() : 0/33
	23	0	(1)	(1)		6	13	13	() : 2/34
30~30.4	24	(1)	(1)	(1)		10	8	9	() : 3/30
	25	(1)	(4)	0		9	9	8	() : 5/31
40~40.4	26	(4)	(4)	(4)		8	8	3	() : 12/31
	27	(6)	(5)	0		9	7	5	() : 11/32
50~50.4	28	0	0	0		2	11	16	() : 0/29
	29	(4)	(5)	(6)		4	9	2	() : 15/30
	30	(3)	(3)	(6)		5	8	5	() : 12/30
	31	(5)	(5)	(3)		6	7	7	() : 13/33
	32	(4)	(6)	(3)		5	5	8	() : 13/31

なし得るものと、F₂ 同様の分離のパターンに属するものが生じている。系統比については固定：分離が 1：2 が期待されるはずであるが、系統数が少ないためか、実数は11：9となり、一致度は低い。しかし、固定または分離の系統の出現頻度と F₂ の不稔程度の間に関向的な関係は認めがたく、また分離系統と思われるもの相互間に著しい差の無いこ

とは、いずれも前記仮定に有利な成績である。

F_2 の雄性不稔型個体は次代 F_3 においてそのまま固定するはずである。しかし、高度不稔の表現をとる個体では花粉の飛来による自然交雑の結果として、それ自体の稔性が高まり、かつその結果として生じた種子をも含んで採種され、それを播いて生じた次代では稔実型個体が析出する危険性も高い。したがって、 F_2 の不稔個体に由来する F_3 系統は総て高度不稔の側にモードをもつ分布型となると同時に若干の稔実型個体をその中に含む結果となるであろう。第3表の成績は、この予想に一致するものと言ってよいようである。なお、それと同時に、 F_2 の雄性不稔型個体のうち不稔歩合の大なるものが自然交雑率もまた大であり、したがって F_3 世代において稔実型個体を出現させてよいし、 F_2 雄性不稔型個体のうち不稔歩合が小であって稔実型個体の不稔歩合に近く、両型の境界値に近いものは、近隣稔実型個体の花粉を受けとることによる自然交雑もまた少ないはずである。

自然交雑の程度は、花粉を受ける個体やそれをとりまく個体の遺伝的稔率のほか栽培環境にも左右されるであろう。したがって、上述の分離を自然交雑率をもって修正し、その結果によって分離のパターンを論ずることは好ましいとしても、それは困難である。しかし、自然交雑の発生の事実とその程度に関する実証的観察は後述するごとくであって、そこに得られた成績は第3表に対する著者の説明の仕方の妥当性を十分に支持するものである。

いま、ここに作業仮説として一对の部分雄性不稔性関与の遺伝子を設定し、部分雄性不稔型はその遺伝子座につき劣性ホモの場合に表現される形質であるとする。いまその遺伝子を ms とすると、 F_2 の $ms\ ms$ (ms ホモ個体) のうち雄性不稔顕花数の多いものは、自花受精と他殖との両方により次代における稔実型個体出現の割合を決定するから、 $1\ ms\ ms : 2\ Ms\ ms : 1\ Ms\ Ms$ のうちの $1\ ms\ ms$ は、放任授粉のもとで、 $2\ Ms\ ms + 1\ Ms\ Ms$ から花粉を受けとって他殖し、その次代 F_3 において、第4表の推算のごとくに稔実型 ($Ms\ ms$) を出現させることになる。

第3表および第4表により、放任授粉のもとにある F_2 個体群中の遺伝的部分雄性不稔型個体の穂は、その周囲近隣に稔実型個体があれば、稔実型個体の花粉 (第4表における他殖の場合の Ms 花粉または ms 花粉) を受けて結実する特性を有し、その他殖率は、

第4表 放任授粉のもとにおける $F_2\ ms\ ms$ 個体の次代における $Ms\ ms$ と $ms\ ms$ の割合

F_3	F_2	$ms\ ms$ の他殖率		$ms\ ms$ の自殖率
		Ms 花粉による	ms 花粉による	
2	$Ms\ ms : 1\ ms\ ms$	2/3	1/3	0
5	: 4	10/18	5/18	3/18
1	: 1	2/4	1/4	1/4
4	: 5	4/9	2/9	3/9
2	: 3	2/5	1/5	2/5
1	: 2	2/6	1/6	3/6
4	: 11	4/15	2/15	9/15
2	: 7	2/9	1/9	6/9
1	: 5	2/12	1/12	9/12
2	: 13	2/15	1/15	12/15

第3表第29番系統のごとく、 F_2 稔実粒総数の $3/4$ (Ms 花粉によるもの $2/4$, ms 花粉によるもの $1/4$) に及ぶ穂もあり得ることが推定される。

実験 2

稔実型 F_2 個体の次代 F_3 において雄性不稔型個体が分離して生ずる場合、その雄性不稔型個体は近隣稔実型個体の花粉により稔実率を高めるであろうから、観察値は理論分離比から歪むことになり、 F_3 の分離系統における稔実型の出現頻度は期待値より常に高いはずである。第3表の F_3 系統のうち、分離を示した系統をこの立場から眺めると第5表のごとくなる。

第5表において、個々の系統における $3:1$ の比からの歪みは、集団内個体数が僅少なため、系統ごとにそれを検証することは困難である。しかし全体として $3:1$ の理論比の範囲におさまるとはいうものの、第17番系統以外はすべて稔実型個体数が理論数より多く現われていることは事実であるから、前記の推定は妥当なものとして認めてよいであろう。

実験 3

次いで、遺伝的部分雄性不稔稲の部分他殖率に関し、それが栽培環境の変化によりいかに変動するかを知る目的で、次ぎのごとき実験を行なった。

本田栽植密度を $24.24\text{ cm} \times 22.73\text{ cm}$ とし、水稻農林41号由来の遺伝的部分雄性不稔系

第5表 水稻農林41号とそれに由来した遺伝的部分雄性不稔系統との間の F_3 の分離系統に現われた稔実個体数と雄性不稔個体数

F ₃ 系統番号		分 離		X ²	P
		稔 実 型	雄 性 不 稔 型		
6	観 察 数	27	5	1.5	0.2
	理 論 数 (3:1)	24	8		
7	観 察 数	29	7	0.593	0.3
	理 論 数 (3:1)	27	9		
8	観 察 数	24	7	0.097	0.7
	理 論 数 (3:1)	23.25	7.75		
11	観 察 数	22	7	0.011	0.9
	理 論 数 (3:1)	21.75	7.25		
12	観 察 数	26	8	0.039	0.8
	理 論 数 (3:1)	25.5	8.5		
13	観 察 数	22	6	0.190	0.5
	理 論 数 (3:1)	21	7		
17	観 察 数	22	9	0.269	0.5
	理 論 数 (3:1)	23.25	7.75		
20	観 察 数	21	4		4 個体は少数であるから、 X^2 および P を算出しない
	理 論 数 (3:1)	18.75	6.25		
計	観 察 数	193	53	1.566	0.2
	理 論 数 (3:1)	184.5	61.4		

統の1個体を取り囲む稔実型品種を3(ササシグレ, 農林41号, オオトリ), とり囲みかたを2通り(1重と3重, これを便宜上「囲周行数」と呼ぶ)とした. 中央の雄性不稔個体の穂のうち, 出穂始期以後20日間, パラフィン袋を掛けた穂と放任授粉下に放置した穂とを, 登熟完了後, 抜き採って調査した. 調査結果を第6表に示す.

また, 第6表各区の平均不稔歩合のみにより, 第6-1表, 第6-2表, 第6-3表に書き換え, さらに, これらの表を, 囲周品種別に²計画表に書き換えてみた.²計画直

第6表 水稲農林41号由来の遺伝的部分雄性不稔穂の不稔歩合とこれに及ぼす囲周品種および囲周行数(栽植密度: $24.24 \times 22.73 \text{ cm}^2$, 1本植)

囲周 行数	調査穂	囲周品種		
		ササシグレ	農林41号	オオトリ
1	無袋穂	% 36.57 ± 6.01	% 31.11 ± 9.88	% 39.56 ± 12.12
	袋掛け穂	57.85 ± 11.61	53.73 ± 12.05	49.18 ± 14.47
3	無袋穂	28.48 ± 7.22	33.23 ± 6.91	34.40 ± 6.98
	袋掛け穂	55.06 ± 10.24	49.88 ± 11.23	53.28 ± 12.96

註: 標準偏差は穂単位の数値である.

第6-1表
(囲周品種: ササシグレ)

囲周行数 袋の有無	1	3
無	36.57	28.48
有	57.85	55.06

第6-2表
(囲周品種: 農林41号)

行数	1	3
無	31.11	33.23
有	53.73	49.88

第6-3表
(周囲品種: オオトリ)

行数	1	3
無	39.56	34.40
有	49.18	53.28

第6-4表 ²計画直交表

ササシグレ	農林41号	オオトリ	一般平均	要因効果		
				A	B	A × B
36.57	31.11	39.56	+	+	+	
57.85	53.73	49.18	+	+	-	
28.48	33.23	34.40	+	-	+	
55.06	49.88	53.28	+	-	-	

第6-5表 要因効果

主効果および交互作用	ササシグレ	農林41号	オオトリ
囲周行数の効果	10.88	1.73	1.06
袋の有無の効果	-47.86	-39.27	-28.50
交互作用	5.30	-5.97	9.26

交表は奥野 (1969) を引用した。2² 計画直交表により、要因効果 (囲周行数の効果、袋の有無の効果、および交互作用) を算出した。

第6表によれば、パラフィン袋を掛けた穂の不稔歩合およびその標準偏差は無袋の放任授粉下にあった穂のそれより著しく大となっている。

算出された要因効果によれば、とり囲まれた遺伝的部分雄性不稔個体の不稔歩合は、とり囲みかた、すなわち「1重囲み」と「3重囲み」の差による影響を受けないが、とり囲まれた雄性不稔個体の有袋穂と無袋穂との間には明瞭な差が生じている。

実験 4

上述の稲穂への袋掛けは他家花粉を遮断する目的で行なわれたものであるが、この穂の不稔歩合が顕著に増大した原因が他家花粉の遮断のみに限らないことは言うまでもない。袋掛けという異常環境の影響を考えなければならないからである。このことに関して次ぎの実験を行なった。

品種保存のために単体隔離の下で栽培した水稻品種および系統を供試し、袋掛け穂と無袋穂との不稔歩合を比較し、第7表のごとき結果を得た。ただし、袋掛け期間は出穂始めから約20日間であった。

第7表によれば、他家受精のほとんど起らないフジミノリおよびレイメイにおいても、袋掛けは穂の不稔歩合を高めるから、袋掛けは他家花粉を遮断することにより不稔歩合を高く維持し、さらに積極的に不稔を増加する作用をももつことが明らかである。

実験 5

実験1および2に示した雄性不稔性の遺伝様式は、不稔形質以外については遺伝的背景を同じくするもの間の交雑結果であるとみてよい。そこに得られた分離様式が他の稔実型品種を一方の交雑親とした場合にもそのまま当てはまるものか否か、すなわちこの形質の発現に、さらに別個の遺伝子または遺伝子系が関与する可能性があるか否かは当然に検討されねばならない。

そこで著者は、来歴の点で前記水稻農林41号とは全く異なる品種の代表的品種として、染分および農林16号を選び、これらを農林41号由来の遺伝的部分雄性不稔系統と交雑し、その分離世代を調査した。

F₂ 栽培年次における農林41号由来の遺伝的部分雄性不稔系統、すなわち両交雑の共通の親から標本をとり、その最小不稔歩合 21.5%に基づき、F₂ を稔実型と雄性不稔型に分

第7表 水稻品種および系統の不稔歩合に関する袋掛け穂と無袋穂との比較

供試 品種・系統名	(A) 袋掛け穂の 平均不稔歩合	(B) 無袋穂の 平均不稔歩合	(A)-(B)	(A) (B)
矮性部不糯 5-1	32.9	25.5	7.4 *	1.29
" 5-2	52.8	30.2	22.6 *	1.75
フジミノリ	9.3	6.1	3.2 *	1.52
レイメイ	9.6	4.5	5.1 *	2.13

備考：1) 矮性部不糯は水稻農林41号に由来した遺伝的部分雄性不稔系統と黒糯とを祖先とする雑種の後代である。

2) * : 5%水準で有意

第8表 F₂における雄性不稔型個体の不稔歩合と F₃系統における稔実型個体出現頻度との関係

交配に用いた 花粉親	F ₂ の分離比 稔実型:雄性不稔型	F ₂ 雄性不稔型個 体の不稔歩合	F ₃ 系統における 稔実型個体の出現頻度
染 分	63:1	% 47.3	% 16/68, (23.5)
		30.1	11/55, (20.0)
農 林 16 号	15:1	23.5	5/60, (8.3)
		22.6	2/68, (2.9)
		22.2	0/60, (0)

け、そこに示された F₂ の分離比、並びに F₂ 世代において雄性不稔型と目された個体の不稔歩合、およびそれらの次代 F₃ 系統における稔実型個体出現頻度などの関係を第8表に示す。

第8表中の F₂ における稔実型:雄性不稔型の63:1および15:1の分離比が示唆する両組合せの稔実型親の遺伝子構成についての詳細は別に述べるが、ここで指摘したいのは次ぎの事項である。すなわち、水稻農林41号由来の遺伝的部分雄性不稔系統と染分との交配組合せの F₂ において、不稔歩合が比較的高い雄性不稔型個体は、数において63倍の近隣稔実型個体から花粉を受けることにより、自然交雑率を大ならしめるのに対し、農林16号を花粉親とする組合せの F₂ においては、雄性不稔歩合が比較的小であり、近隣に数において15倍存在する稔実型個体から花粉を受けることによる自然交雑もまた小さいことが示されたということである。

考 察

元来は自殖性であっても、雄性不稔となることにより他家花粉による自然交雑が増加する作物の一つに細胞質的雄性不稔コムギがあり、このコムギの自然交雑による F₁ 種子の採種が検討されている(常脇, 1969)。

本研究供試の栽培用水稲品種もまた元来は自殖性であるが、遺伝的部分雄性不稔系統を一方の親とする雑種の F₂ および F₃ において、遺伝的部分雄性不稔個体が近隣の稔実型個体の花粉により自然交雑すること、そしてこの場合、雄性不稔顕花の多いものが自然交雑しやすいことが認められた。

遺伝的部分雄性不稔作物の稔性が環境条件により変動することは既に JUSTUS and LEINWEBER (1960), HANSCHKE and GABELMAN (1963) らにより報告されている。前者は陸地棉の遺伝的部分雄性不稔系統が露地圃場では稔実しないが、ガラス室内では稔実すると報告し、また後者は遺伝的雄性不稔ニンジンが California において完全に不稔であるが Wisconsin において不完全稔実となると報告した。

著者が自然交雑防止の目的で行なった穂の袋掛けは、その穂の不稔歩合を増加させた。

第3節 F₂ における稔実型、雄性不稔型の区別

稔実型系統または稔実型品種と遺伝的部分雄性不稔系統との間の雑種の2代目における稔実型と雄性不稔型との間の仕分けを行なう際、F₂ の各個体を F₃ 系統として栽培し、F₃ 系統の変異の状況より逆に遡って決定するのが望ましいが、実技上、F₃ 系統の多数栽植を施行しがたいことが多い。それゆえ、F₂ 世代において分離比を決定する要に迫られる

ことが少なくない。このためには、 F_2 世代において、稔実型と雄性不稔型との境界値不稔歩合を見いださなければならない。

境界値不稔歩合が F_2 自身に判然と見いだされない場合には、一方の親として用いた稔実系統の最大不稔歩合、または他方の親として用いた遺伝的部分雄性不稔系統の最小不稔歩合を境界値不稔歩合とすることができる。後者を母本親とし、各種の稔実系統を花粉親とする多数組合せの F_2 を同一年次に栽培する場合は、共通の親、すなわち遺伝的部分雄性不稔系統の最小不稔歩合を用い、同一年次においては同一境界値が多数組合せの F_2 に適用されることになる。

水稻農林41号に由来した遺伝的部分雄性不稔系統の個体群において、個体の不稔歩合は、第9表に示すとおり、正規分布近似の分布を示す。

正規母集団から n 個の任意標本を抽出し、標本平均値を \bar{x} 、標準偏差を s とするとき、母平均値の信頼区間は $\mu = \bar{x} \pm \frac{s}{\sqrt{n}} \cdot t$ であり、 $\bar{x} - \frac{s}{\sqrt{n}} \cdot t$ は小なる値の限界値である。

上式に倣い、 t 分布表のうち、 $P=0.001$ における t の値を用い、第9表の各年次の遺伝的部分雄性不稔系統から少数標本を抽出して試算した結果では、 μ の値は不稔系統から20及至30個体抽出の場合の最小不稔歩合にほぼ一致した。

以上、遺伝的部分雄性不稔系統の個体群から抽出した20乃至30個体の標本の最小不稔歩合は、母平均不稔歩合が到達し得る最小限界値に近似すると考えられる。

最小不稔歩合といえども異常のものであってはならないから、最小不稔歩合の個体について棄却検定を行なわねばならない。

抽出された標本、 x_1, x_2, \dots, x_N のうち、 x_N を棄却検定することは、 x_N が x_1 から x_{N-1} までの正規母集団に属するか否かを検定することであるから、それは

$$t_{(N-2)} = \frac{\frac{x_N - \bar{x}}{s} \sqrt{N-2}}{\sqrt{N-1 - \left(\frac{x_N - \bar{x}}{s}\right)^2}}$$

による検定となる。

$t_{(N-2)}$ の確率が 0.05 以上であれば、 x_N は x_1 から x_{N-1} までの正規母集団に属するから

第9表 水稻農林41号(稔実型)およびそれから由来した遺伝的部分雄性不稔系統(不稔型)における不稔歩合の度数分布

年次	系統の表現型	不稔歩合 (%)												計
		0~5	5~10	10~15	15~20	20~25	25~30	30~35	35~40	40~45	45~50	50~55	55~60	
a	稔実型	25	10	3	1									39
	不稔型						5	8	5	9	12	3	3	4
b	稔実型	21	21	5	2									49
	不稔型					3	3	2	5	5	4	2	2	2
計	稔実型	46	31	8	3									88
	不稔型					3	8	10	10	14	16	5	5	6

棄却されないが、確率が0.05以下であれば、 x_N は x_1 から x_{N-1} までの正規母集団に属しないとみて棄却される。 x_N が棄却された場合、 x_N の代りに、 x_1, x_2, \dots, x_{N-1} のうち最小のものをもって最小不稔歩合とする。

以下、棄却検定の例を記す。

水稻農林41号から由来した遺伝的部分雄性不稔系統に水稻フクニシキを交配して得られた F_2 の栽培年次において、交配母本に用いた雄性不稔系統の個体群中から26個体の標本を抽出し、それらの不稔歩合を測定した結果、次のごとき数値(%)が得られた。

39.6, 44.4, 49.6, 14.4, 47.3, 42.8, 44.3, 48.6, 43.7, 44.6, 50.9, 51.6, 47.4,
30.2, 42.5, 37.8, 43.2, 49.0, 40.2, 46.6, 43.1, 46.9, 43.5, 42.8, 45.2, 43.3
($N=26, \bar{x}=43.48$)

上記不稔歩合のうち、14.4%は異常に小さいようである。これを棄却検定すれば、14.4%からは $t_{(24)}=2.177$ が算出され、この t の確率は0.05以下である。したがって、14.4%を棄却することが可能であるから、残余の個体群中の最小のものは30.2%となる。

したがって、いま30.2%以上を不稔型として、上記 F_2 分離を検すると、稔実型が314個体、雄性不稔型が39個体となる。因にこれは57:7の分離比に適中する形である。

第4節 小 結

雄性不稔顕花の花粉囊内の異常パターンは、光学顕微鏡のもとで5つに大別された。そのうち、タペートの異常肥大については、これと同じ形態のものが、IAA水溶液を穂孕期の葉鞘内に注入することによってもひき起された。すなわち、葉耳間長0cm(止葉の葉耳と止葉より一つ前の葉の葉耳とが重なり合う時期)の葉鞘の幼穂上方にIAA水溶液を注入し、その後1昼夜を経た顕花の切片を作成し、検鏡したところ、耐冷性「弱」の農林41号および耐冷性「極弱」の農林16号において、タペート肥大が著しく発生していた。タペート肥大は、後述(第3章—第2節)のごとく、低温のもとにおいても現われる。しかし、高温のもとでは、「花粉囊内の壊疽」と称されるパターンに移行する。

多核性巨体の出現もまた遺伝的部分雄性不稔稲の示す異常パターンの一つである。

遺伝的部分雄性不稔稲に特徴的な現象の一つは、近隣に存在する稔実型個体の花粉を受けて自然交雑することである。このことは、稔実型と雄性不稔型とが混在する分離集団の取扱いを慎重にすべきことを意味する。 F_2 より F_3 に至る間の観察から推論されたことは、両型の境界値不稔歩合に近い雄性不稔型個体には自然交雑がほとんど起らず、不稔歩合の大なる雄性不稔型個体に起りやすいことであった。

さて、 F_2 世代において、稔実型と雄性不稔型とを区別するのに用いられる境界値不稔歩合については、それを一方の親、すなわち遺伝的部分雄性不稔系統から求めてみた。すなわち、個体当り不稔歩合が正規分布近似となるこの系統から、 F_2 を栽培した年次において20乃至30個体の標本を抽出し、棄却検定後の最小不稔歩合をもって境界値としたのである。

第3章 遺伝的部分雄性不稔稲の穂と障害型 冷害穂との間の共通点

日本の東北地方に栽培される水稻品種は、葉耳間長（止葉の葉耳と、止葉より一つ前に出葉した葉の葉耳との間の巨離）が0 cm である時期において、葉鞘内の穂は減数分裂期の穎花を多数着生している。この時期直後の穎花を低温にあわせれば、耐冷性「弱」の品種は不稔となり、冷害を呈する。

以下、低温処理により発生する障害型冷害穂と、前章において述べた遺伝的部分雄性不稔稲の穂との共通点を、実験により、明らかにすることとする。

第1節 低温処理により生ずる水稻「でわのもち」 の障害型冷害穂の自然交雑

i. 実験方法

供試材料水稻「でわのもち」は、耐冷性が「弱」のモチ品種である。この品種を、ポット栽培のまま、開花期の同じウルチ品種の圃場株間に搬入した。「でわのもち」はウルチ稲の花粉を受け、キセニアによりウルチ玄米を着生した。このウルチ玄米の出現率をもって自然交雑率とした。

すなわち、ポット栽培の「でわのもち」の茎（主稈および分けつ）のうち、葉耳間長0 cm の1～2日前に相当していた茎に糸で標識を付し、ポット栽培のまま、昼夜15°C、自然日長の室内に放置することにより5日間の低温処理を行ない、処理後、ポットを戸外に移し、無処理対照区のポットと同様に肥培管理を行なった。

次に、標識を付した供試茎の出穂始期において、パラフィン袋で袋掛けした穂と袋掛けしない穂の2区を設けた。5日間低温処理の供試茎の出穂始期は無処理対照区のそれより遅延したが、両区それぞれの出穂始期とほぼ同日に出穂始めとなった圃場栽培ウルチ稲の群落内に「でわのもち」のポットを搬入し、ポットに灌水を続けつつ栽培し、登熟完了後において、ポットから供試穂を採取し、不稔歩合およびウルチ花粉によるキセニアによりウルチ米となった玄米の出現率を調査した。

また、低温処理により障害型冷害を受けた「でわのもち」の穂を袋掛けすることなくウルチ稲圃場に搬入した場合の「でわのもち」の1穂不稔歩合と自然交雑率（ウルチ米出現率）との間の相関係数を計算した。

ii 実験結果

実験結果を第10表および第11表に示す。

第10表のとおり、「でわのもち」の葉耳間長0 cm 程度の茎の15°C・5日間の低温処理は、いわゆる障害型冷害をひき起し、有袋自殖穂の不稔歩合を著しく増加させるが、放任受粉の無袋穂は近隣ウルチ稲の花粉を受けてウルチ玄米を着生することにより不稔歩合を減少させることが判明した。

また、第10表から、「でわのもち」の障害型冷害の原因は、低温によりひき起される雄性不稔が主であること、したがって、この穂と正常稔実型の穂とが混在する圃場においては、前者が後者の花粉により自然交雑したものと推定される。

第10表 低温処理された「でわのもち」の不稔歩合およびウルチ米出現率

項目	区	低温処理区		無処理対照区	
		有袋穂	無袋穂	有袋穂	無袋穂
平均1穂不稔歩合(%)		34.42	19.88	17.43	6.80
平均1穂ウルチ米出現率(%)		0	15.98	0	0.70

第11表 低温処理された「でわのもち」の障害型冷害穂を袋掛けすることなく、出穂始期の等しい稔実型ウルチ稲の圃場内に搬入した場合の1穂不稔歩合と自然交雑率との相関

不稔歩合 %	自然交雑率 (ウルチ米出現率, %)	相関係数および有意性
12.35	11.8	r = 0.497*
16.42	17.2	
23.60	13.6	
22.83	22.4	
18.95	17.3	
17.65	25.0	
23.40	14.9	
14.46	35.7	
10.99	3.8	
19.44	27.4	
10.13	7.1	
34.04	14.5	
12.36	8.1	
23.46	26.2	
7.84	3.1	
6.76	10.6	
9.30	2.6	
38.46	33.3	
28.57	17.2	
32.86	15.9	
23.42	13.3	
16.00	12.9	
19.77	19.4	
35.37	18.8	
18.64	7.4	

第11表の相関は、不稔歩合の大なる穂ほど自然交雑しやすいことを表わしている。不稔歩合の平均値は 19.8828% であり、自然交雑率の平均値は 15.98% である。その合計 35.8628% は雄性不稔穎花歩合であると考えられる。

以上、「でわのもち」の障害型冷害穂は、雄性不稔穎花を多発し、遺伝的部分雄性不稔穂の場合と同じく、近隣稔実型個体の花粉を受けて自然交雑するが、自然交雑率は種子不稔歩合の大なる穂においてやはり大である。

iii. 考察

障害型冷害による不稔の増大をひき起す程度に低温処理されたイネ個体群が無処理の稔実型個体群と混在することにより、前者は雄性不稔花を着生した結果として後者の花粉により部分他殖される。

早瀬ら (1969) は不稔をひき起す程度に低温処理した穎花に対し、健全花粉を授粉することにより、稔実歩合を増加させた。したがって、低温処理稲の不稔の主因は雄しべ側にあると推論した。

蓬原・鳥山 (1966) は、耐冷性弱品種が障害型冷害をひき起す程度の冷水灌漑田において、耐冷性最強品種「染分」と弱品種「青森5号」との雑種 F_2 および F_3 の不稔指数 sterile index の度数分布が、理論値分布よりも耐冷性「強」の方向にずれることを見いだした。そして、優性度 0.85 の耐冷性遺伝子の数の増加につれて、その作用を頭打ちするような遺伝機構を想定した。この理論値は F_2 または F_3 のすべての個体が自殖することを

前提としている。しかし本節の実験結果が示すように、耐冷性弱なるがゆえに冷水により雄性不稔穎花出現率を高める個体が、耐冷性強個体の花粉を受けて自然交雑するならば、不稔指数別実測値度数分布は耐冷性強の方向に偏り、自殖を前提とする理論値分布とはおのずから異なるのは当然である。

第2節 遺伝的部分雄性不稔稲の低温処理

冷害年次に、または低温処理により多発するイネの不稔については、古くより注目され、不稔発現機作に関する光学顕微鏡による細胞組織学的研究が酒井 (1943, '49 a) により行なわれ、それにより、特に「タペート肥大」が指摘された。東北地方のイネ品種の低温下タペート肥大は、島崎 (1954)、村上・川口・水島 (1958) により観察された。

タペート肥大が遺伝的部分雄性不稔稲にも発生することは前述のとおりである。以下、遺伝的部分雄性不稔稲を低温処理した結果について記述する。

実験 1

耐冷性「弱」の水稻農林41号の変異体である遺伝的部分雄性不稔系統を 15°C (低温)、20°C (やや低温)、および 30°C (高温) の各温度で処理した。すなわち、ポット栽培個体から葉耳間長 - 1 cm 程度の茎を選んで目印を付し、上記各温度の昼夜恒温の室に搬入した。搬入日から葉耳間長 0 cm に至る日数 (処理日数) は、15°C は 14 日、20°C 区は 7 日、30°C 区は 4 日であった。この処理により、遺伝的部分雄性不稔系統は水稻農林41号稔実系統よりも出穂が遅延した。

葉耳間長 0 cm の時期に数本の茎を供試して葯の細胞組織学的調査を行なった。残余の茎について、葉耳間長 0 cm 以後戸外において登熟を完了させ、不稔花の調査を行なった。調査結果を第12表および写真 V に示す。

第12表により下記の点が判明する。

処理温度が低下するにしたがい、平均 1 穂穎花数が減少する。この現象は、既に寺尾ら (1940) により指摘されたものであり、發育停止穎花が出穂前に脱落または落伍することに

第12表 遺伝的部分雄不稔系統の温度反応

項目	温度		30°C		20°C		15°C	
	数	%	数	%	数	%	数	%
7 穂合計穎花数			521		425		408	
7 穂合計不稔穎花数			123		280		408	
内 { 不稔			64		152		320	
	訳 { 単為結果			59		128		88
不稔歩合 (%)				23.61		65.88		100.00
顕微鏡観察花粉囊数			576		336		360	
異常花粉囊			数	%	数	%	数	%
	内 {	タペート肥大	26	4.51	55	16.36	92	25.56
		巨体発現	0	0	2	0.60	2	0.56
		壊疽	111	19.27	26	7.74	24	6.66

より起る。

処理温度の低下により不稔穎花が増加し、15°C・14日間処理区では稔実粒が全く無い。表中の単為結果とは、石川(1929)記載の parthenocarpic caryopsis に相当するものであるが、本章本節以外においては、これを不稔穎花に含めた。

花粉嚢内の異常としては、低温のもとで「タペート肥大」が多く発現し、高温のもとでは壞疽が多発する。このことは、タペート肥大も花粉嚢内壞疽も同一遺伝子型に現われる異常であって、環境温度の相違に基づく変異であることを示唆する。

実験 2

水稻農林41号およびこの品種由来の遺伝的部分雄性不稔系統を用いて実験を行ない、後者に発生するタペート異常(第2章第1節のaとb)は低温のもとで現われやすく、花粉嚢内壞疽は室温(22~30°C)のもとで現われやすいことを確認した。

i. 実験方法

圃場生育中の上記両系統の個体群から、葉耳間長0cmに達した茎を地際から切り取り、ただちに、ビン中の純水およびsucrose 1%水溶液に挿し入れ、それを低温(11~12°C)および室内(室温:22~30°C)のもとに1昼夜放置した。これらの供試茎から穎花を採取し、FAA(ホルマリン・アルコール・醋酸)で固定し、パラフィン法により15 μ の連続切片プレパラートを作成して検鏡した。

ii. 実験結果および考察

第13表は実験結果を示す。これは第12表と同様に、花粉嚢内に現われる異常パターンが、低温のもとでタペート異常肥大となり、高温のもとで壞疽となることを示している。

深沢(1957)は細胞質的雄性不稔コムギの穂を、糖類を含む培養液で培養し、無能になるべき花粉が正常に発育することを観察した。本実験においても、穂を含む茎を1% sucrose 水溶液中に挿したが、かえって壞疽の発生を多くさせる結果となった。

この実験において観察されたタペート肥大は、第2章第1節記載の(a)および(b)であるが、いずれの区(a)も、またいずれの区(b)も、質的に差がないと観取された。

第3節 小 結

低温処理により生じたモチ品種の冷害穂は近隣稔実型ウルチ品種の花粉を受けて自然交雑し、その結果、ウルチ米の多数着生が認められた。この場合、1穂不稔歩合と自然交雑率との間に正相関が認められた。この事実は、低温処理または冷害の原因となる低温が雄

第13表 花粉嚢内の異常パターンとその発生率(%)

系 統	異常の種類	低 温 区		室 温 区	
		純 水	1%シヨ糖液	純 水	1%シヨ糖液
農 林 41 号 (稔 実 系 統)	タペート肥大	9.80	9.04	1.28	1.74
	壞 疽	1.40	3.60	1.73	4.23
	両 者 併 発	0	0.35	0	0
同上品種から由来 の雄性不稔系統	タペート肥大	29.60	22.79	14.05	13.23
	壞 疽	9.55	13.25	27.30	32.68
	両 者 併 発	3.56	3.07	8.20	19.82

性不稔花を多発し、その個体ではまた近隣稔実型個体の花粉による自然交雑が起ることを示す。

遺伝的部分雄性不稔稲もまた低温処理により不稔穎花を増加し、15°C・14日間処理区の穂には稔実粒が皆無であった。

耐冷性「弱」の水稲農林41号は、低温処理により、タペート肥大発生率を増加した。この品種由来の遺伝的部分雄性不稔系統もまた、タペート肥大を低温のもとで多発したが、室温または高温のもとでは花粉囊内壞疽が多発した。農林41号の低温下タペート肥大発生率は雄性不稔系統の室温乃至高温のもとでのタペート肥大発生率より低いが、両者の肥大タペートの間に質的差がない。

第4章 遺伝的部分雄性不稔稲の不稔遺伝子および稔性回復遺伝子

第1節 「部不糯-8」を一方の親とする交雑実験

「部不糯-8」は水稲農林41号から由来した遺伝的部分雄性不稔系統と水稲黒糯との交雑の後代から選抜された系統であり、他の稔実型品種より不稔歩合が大であるが、水稲農林41号に由来の遺伝的部分雄性不稔系統よりも不稔歩合が小である。「部不糯-8」の養成経過と不稔性の性状とを記せば次ぎのごとくである。

1960年、水稲農林41号から由来した遺伝的部分雄性不稔系統に水稲「黒糯」を交配した。1962年におけるF₂の稔性に関する分離は、不稔歩合が10%以上25%までの階級の個体数は41であり、これに対して、不稔歩合が25%以上の個体数は19であった。ただし、前者41個体中9個体が矮性であり、また後者19個体中6個体も矮性であった。F₂全個体から2穂ずつを脱稈検査し、モチ性に固定していた8個体を選抜し、選抜個体の次代に対し「部不糯-1」乃至「部不糯-8」の系統名を与え、それ以降の後代を養成した。F₃以降、各系統内において、モチ性以外の形質の変異が見られたが、種子稔性に注目し、「部不糯-7」および「部不糯-8」の系統からは不稔歩合が20%以下の部分不稔個体を選抜し、「部不糯-5」の系統からは不稔歩合が25%以上の個体を選抜しながら、逐年各系統を保存した。

本交雑実験の親に供試した「部不糯-8」は、養成過程において袋掛けすることなく、放任授粉のもとで結実した種子を用いているので近隣の系統による自然交雑もあり得るが、後述のごとく、その不稔歩合が、水稲農林41号から由来した遺伝的部分雄性不稔系統より低く、この特性を、本交雑実験の交配年次にも、またF₂栽培年次にも維持していたとみなすことができる。

本実験において「部不糯-8」に対し、他方の親として供試された品種は次ぎのとおりである。ただし、品種の括弧内番号は本章第2節と一致させているので「とび番」となっている。

- (1) 水稲農林41号由来の遺伝的部分雄性不稔系統
- (2) 水稲農林41号
- (5) 水稲ササニシキ

- (6) 水稻オオトリ
- (7) 水稻さわにしき
- (8) 水稻でわみのり
- (10) 水稻アキバエ
- (12) 水稻農林16号

F₂世代における稔実型と雄性不稔型の分離は第14表に示すごとき比となった。ただし、両型の区別は、F₂と同一年次に栽培した「部不糯-8」の母平均不稔歩合による。すなわち、「部不糯-8」の集団から18個体の標本を任意抽出し、母平均不稔歩合を0.05水準のtの値を用いて推定し、

$$\mu = 16.43 \pm \frac{13.11186}{\sqrt{18}} \times 2.11 = 22.95 \sim 9.91$$

が得られたので、23%以上の不稔歩合を示した個体を遺伝的部分雄性不稔型とし、9.9%以下を高度稔実型とした。

第14表によれば、水稻農林41号およびササニシキを一方の親とした場合は共に15(稔実

第14表 部不糯-8と他品種との間のF₂における稔実型：雄性不稔型の分離

組 合 せ	高度稔実型+低度稔実型		X ² P
	稔 実 型	雄 性 不 稔 型	
(1)×部不糯-8	実 験 数 理 論 数 (3:1)	128 135.75	53 45.25 >0.1
部不糯-8×(2)	実 験 数 理 論 数 (15:1)	189 190.3125	14 12.6875 >0.7
部不糯-8×(5)	実 験 数 理 論 数 (15:1)	193 193.125	13 12.875 >0.9
部不糯-8×(6)	実 験 数 理 論 数 (63:1)	269 295.3125	4 ^(*) 4.6875 >0.7
部不糯-8×(7)	実 験 数 理 論 数 (63:1)	96 97.45	3 ^(*) 1.55 >0.2
部不糯-8×(8)	実 験 数 理 論 数 (63:1)	110 110.25	2 ^(*) 1.75 >0.8
部不糯-8×(10)	実 験 数 理 論 数 (15:1:0)	103 + 9 105 + 7	0 0 >0.7
部不糯-8×(12)	実 験 数 理 論 数 (3:1:0)	58 + 19 60.75 20.25	4 0 >0.3

註 ^(*) : 出現度数が少なく、Pの信頼性は低い。

型) : 1 (雄性不稔型) の分離比を示し、水稻オオトリ、「さわにしき」および「でわみのり」を交配した組合せでは、一応63 : 1と思われる分離であった。いまここに同義的に働く稔性回復優性遺伝子を考えるならば、後者3品種では、それが農林41号またはササニシキのそれより一つ多いと推定される。

なお、水稻農林16号の高度稔実型実現遺伝子の数は1であるが、水稻アキバエのそれは2であると推定することが可能である。

第2節 水稻農林41号から由来した遺伝的部分雄性不稔系統を一方の親とする交雑実験

先に述べた実験において、遺伝的部分雄性不稔性と耐冷性との間に生理的乃至遺伝的なつながりが示唆されたので、この点を精査するため更に一連の交雑実験を計画した。ここに供試された品種、系統およびそれらの耐冷性程度は下記のとおりである。ただし「水稻」の字句を省略する。

- (1) 農林41号から由来した遺伝的部分雄性不稔系統
- (2) 農林41号……耐冷性：弱 (鳥山・和田, 1959)
- (3) ササシグレ……耐冷性：弱 (同上)
- (4) $F_1[(1) \times (3)]$ ……次代において矮性個体が出現
- (5) ササニシキ……

{	耐冷性：弱 (農業百科事典Ⅱ : 212, 1966)
"	：稍強 (櫛淵・竹村・中堀・小山田, 1970)
- (6) オオトリ……耐冷性：強 (鳥山・和田, 1959)
- (7) さわにしき……耐冷性：強 (同上)
- (8) でわみのり…… " : 強 (山形県農作物品種審議会資料, 1964)
- (9) フジミノリ……

{	耐冷性：強 (農業百科事典Ⅱ : 211, 1966)
"	：強 (櫛淵・竹村・中堀・小山田, 1970)
- (10) アキバエ……耐冷性：極強 (鳥山・和田, 1959)
- (11) ミヨシ……耐冷性：稍強 (農業百科事典Ⅱ : 212, 1966)
- (12) 農林16号……耐冷性：極弱 (鳥山・和田, 1959)
- (13) 染分……耐冷性：最強 (農業百科事典Ⅱ : 144, 1966)

第15表は農林41号から由来した遺伝的部分雄性不稔系統を一方の親とする交雑の F_2 における分離を示す。ただし、 F_2 個体群を稔実型と雄性不稔型とに区別するための境界値は、第2章第3節の理由に基づき、交配母本である遺伝的部分雄性不稔系統から、 F_2 栽培年次ごと、抽出した標本の棄却検定後における最小不稔歩合である。これはまた、この系統の母平均不稔歩合が到達し得る最小限界値でもあった。

第15表により、(2) 農林41号と(5) ササニシキとは遺伝子型において異なることが明らかである。

第15表において、耐冷性「強」の(6) オオトリ、(7) さわにしき、(8) でわみのりは、いずれも F_2 において15 : 1となるが、(9) フジミノリは、これを花粉親とする F_2 において249 : 7あるいは63 : 1であり、(10) 耐冷性「極強」アキバエを花粉親とする場合の分離比に近似する。

耐冷性「極弱」の農林16号を花粉親とする F_2 において、15:1の分離比が得られた。したがって、第15表のみによっては、花粉親が耐冷性「強」の品種の場合と差がない結果である。しかし前節第14表を見れば、両花粉親の遺伝子型間に差があることが明らかである。

第15表 水稻農林41号から由来した遺伝的部分雄性不稔系統を一方の親とする交雑の F_2 世代

組合せ	稔実型：雄性不稔型 実験数 理論比	X^2 検定 P	境界値 不稔歩合	備考
(1)×(2)	250:90 3:1	>0.5	25.0	cf. 第2表
(2)×(1)	177:58 3:1	>0.9	25.0	cf. 第2表
(1)×(3)	418:62 57:7	>0.1	27.5	
(3)×(1)	276:44 57:7	>0.05	27.5	
(4)×(4)	61:13 207:49	>0.7	27.5	
	(n 49: 6) (d 12: 7)	(n 171: 21) (d 36: 28)	>0.9	n: 姿型「正常」 d: 姿型「矮性」
(1)×(5)	225:31 57:7	>0.5	24.7	
(1)×(6)	549:31 15:1	>0.3	27.5	
(6)×(1)	102:8 15:1	>0.5	27.5	
(1)×(7)	168:11 15:1	>0.9	24.7	
(1)×(8)	280:22 15:1	>0.3	24.7	
(1)×(9)	285:10 249:7	>0.3	24.7	
	266:4 63:1	>0.9	24.7	
(1)×(10)	281:3 63:1	>0.3	24.7	
	272:4 63:1	>0.8	24.7	
(1)×(11)	215:24 57:7	>0.5	24.7	
	247:19 15:1	>0.5	24.7	
(1)×(12)	250:17 15:1	>0.9	21.5	
(1)×(13)	234:4 63:1	>0.8	21.5	

第3節 遺伝子型の推定

いま、第14表と第15表とを通じて説明可能な遺伝子型を推定すれば、下記のごとくなる。ただし、 Md は非矮性(第15表のn:姿型「正常」)の優性遺伝子であり、 Md と Ms_1 、および Ms_2 と Ms_3 はいずれも稔性回復補足遺伝子であるが、 Ms_4 は単独で稔性を回復する遺伝子であるとする。

なお、 Md すなわち姿型遺伝子が稔性回復効果をもつことを前節の結果のみにより断言することが困難であるので、後述の第18表により、その妥当性を示すこととする。

- (1) $Md Md ms_1 ms_1 Ms_2 Ms_2 ms_3 ms_3 ms_4 ms_4$
部不糯-8 $Md Md ms_1 ms_1 Ms_2 Ms_2 Ms_3 Ms_3 ms_4 ms_4$
- (2) $Md Md Ms_1 Ms_1 Ms_2 Ms_2 ms_3 ms_3 ms_4 ms_4$
- (3) $Md Md Ms_1 Ms_1 ms_2 ms_2 Ms_3 Ms_3 ms_4 ms_4$
- (4) $Md md Ms_1 ms_1 Ms_2 ms_2 Ms_3 ms_3 ms_4 ms_4$
- (5) $Md Md Ms_1 Ms_1 ms_2 ms_2 Ms_3 Ms_3 ms_4 ms_4$

- (6) $Md Md Ms_1 Ms_1 Ms_2 Ms_2 ms_3 ms_3 Ms_4 Ms_4$
- (7) $Md Md Ms_1 Ms_1 Ms_2 Ms_2 ms_3 ms_3 Ms_4 Ms_4$
- (8) $Md Md Ms_1 Ms_1 Ms_2 Ms_2 ms_3 ms_3 Ms_4 Ms_4$
- (9) $Md Md Ms_1 Ms_1 ms_2 ms_2 Ms_3 Ms_3 Ms_4 Ms_4$
 $Md Md Ms_1 Ms_1 Ms_2 Ms_2 Ms_3 Ms_3 Ms_4 Ms_4$
- (10) $Md Md Ms_1 Ms_1 Ms_2 Ms_2 Ms_3 Ms_3 Ms_4 Ms_4$
- (11) $Md Md Ms_1 Ms_1 ms_2 ms_2 Ms_3 Ms_3 ms_4 ms_4$
 $Md Md Ms_1 Ms_1 Ms_2 Ms_2 Ms_3 Ms_3 ms_4 ms_4$ [?]
- (12) $Md Md Ms_1 Ms_1 Ms_2 Ms_2 Ms_3 Ms_3 ms_4 ms_4$
- (13) $Md Md Ms_1 Ms_1 Ms_2 Ms_2 Ms_3 Ms_3 Ms_4 Ms_4$

備考, [?] は不確定の意.

上に列挙した遺伝子型によれば, Ms_4 は本実験の限りでは耐冷性「強以上」の水稲品種に含まれる稔性回復遺伝子である. いま, これを仮りに稔性回復耐冷性遺伝子と称することとする.

第4節 md ホモ矮性稲

前記第15表のとおり, 水稻農林41号から由来した遺伝的部分雄性不稔系統と水稻ササシグレとの雑種第2代目の1群に md ホモ矮性稲が出現した. その際の分離は [非矮性・稔実49]:[非矮性・雄性不稔6]:[矮性・稔実12]:[矮性・雄性不稔7] であり, これは 171:21:36:28の比に適中した.

(I) md ホモ矮性稲の特性

第16表によれば, 非矮性稲と矮性稲との間の著しい差は平均1穂穎花数と腹白歩合において認められ, また, 稔実型と雄性不稔型との間の著しい差は不稔歩合と腹白歩合において認められる.

md ホモ矮性稲は Md をもつ非矮性稲に比較し, シベレリンに対する感度が高いとは言

第16表 F_2 (水稻農林41号由来の遺伝的部分雄性不稔系統×水稻ササシグレ)に出現した4つの表現型の特性

特性	表現型		雄性不稔型		備考
	稔実型 非矮性	矮性	非矮性	矮性	
穂長 (cm)	18.54	15.35	17.83	14.31	
1穂穎花数	115.10	52.67	100.43	48.75	
不稔歩合	3.30	7.28	34.42	34.62	
腹白歩合	75.36	31.25	16.13	6.89	
玄米長 (mm)	4.16	4.02	4.22	3.86	
玄米巾 (mm)	2.50	2.40	2.54	2.48	
ジベレリン処理個体の第2本葉長 (対標準比)	1.94	1.57	1.05	1.36	処理濃度: 20 ppm. 標準: 無処理区. 44 lux のもとの水耕実験.
ジベレリン処理個体の草丈 (対標準比)	1.63	1.62	1.62	1.53	幼穂形成期に 50 ppm ジベレリンに1昼夜浸漬. ガラス室内実験.

い得ない。

最近における矮性稲のジベレリン反応に関する研究(鎌田・岸本, 1960; 永松・統, 1968; 武田・高橋, 1968)によれば, 矮性稲は遺伝子型の相違および光条件によりジベレリンに対する反応程度を異にする。md ホモ矮性稲は反応の鈍感な系統である。

(II) md ホモ矮性稲と他の系統との間の雑種

実験 1. 矮性系統間雑種

md ホモ矮性・稔実系統の母平均不稔歩合が11.63%乃至20.43%であった年次において, これとbc・d₂ 稲(水稻農林41号由来の遺伝的部分雄性不稔系統とH79との雑種第4代目)および矮性・部不稔-5(2)(水稻農林41号由来の遺伝的部分雄性系統と水稻「黒糯」との雑種の後代)との3者間3つの交雑により得られたF₁と親系統との比較を行なった。

写真VIにより明らかなごとく, md ホモ矮性はd₂ 矮性または部不稔5(2)矮性と異なる遺伝子により発現する。したがって, 供試3つの矮性系統の矮性遺伝子は互に独立である。

実験 2. F₂におけるmd ホモ矮性稲の過少出現

md ホモ矮性部分雄性不稔系統を母本とし, これに稔実型系統を交配して得られるF₁が高い種子稔性を示すにもかかわらず, 水稻「染分」を花粉親とするF₂においては, md ホモ矮性個体数が理論数より少なく現われる。すなわち第17表のとおりである。

第17表における5:1の異常分離の原因については今後の研究にまたねばならない。

因に, 森・木下・高橋(1970)も, 遠縁稲品種間交雑のF₂において, ウルチとモチの分離比が5:1となったと報告したが, その原因機作についてはまだ明らかでない。

実験 3. 非矮性・稔実型品種の稔性回復遺伝子によるmd ホモ矮性・部分雄性不稔稲の稔性回復

md ホモ矮性・部分雄性不稔稲に染分および農林16号を交配したF₂において, 非矮性:md ホモ矮性の分離は, 前表(第17表)のとおり, 染分を花粉親とした場合には311:60であり, 水稻農林16号を花粉親とした場合には252:68であった。他方, 稔実型:雄性不稔型の分離は, 第18表のとおり, 染分を花粉親とした場合には, 非矮性群において307:

第17表 md ホモ矮性・部分雄性不稔系統を母本とするF₂における矮性稲の出現数

分離 花粉親	非矮性 矮性 X ² のP		
	染分	実験数 5:1 理論数(3:1)	354 353.33 318
染分	実験数 5:1 理論数(3:1)	311 309.17 278.25	60 61.83 92.75 >0.7 <0.001
農林16号	実験数 理論数(3:1)	252 240	68 80 >0.1

4, md ホモ矮性群において55:5であったから, 両群はそれぞれ63:1および15:1の分離型である。また, 農林16号を花粉親とした場合には, 非矮性群において235:17であり, md ホモ矮性群において55:13であったので, 両群はそれぞれ15:1および3:1の分離型である。したがって, いずれの組合せにおいても, 非矮性群に関与する稔性回復遺伝子の数はmd ホモ矮性群に関与する稔性回復

遺伝子の数より1つ多いこととなる。

以上、*md* ホモ矮性・部分雄性不稔稲の稔性を回復する遺伝子として、染分は3つの同義遺伝子を有し、そのうちの1つが *Md* (非矮性遺伝子) であり、また農林16号は2つの同義遺伝子を有し、その1つが *Md* (非矮性遺伝子) であると推定される。これは本章第3節において、染分の稔性回復遺伝子を *Md*, *Ms₁*, *Ms₂*, *Ms₃*, *Ms₄*, また農林16号の稔性回復遺伝子を *Md*, *Ms₁*, *Ms₂*, *Ms₃* と推定したことが正しいことを示すから、交配母本 *md* ホモ矮性・部分雄性不稔系統は *md md Ms₁ Ms₁ Ms₂ Ms₂ ms₃ ms₃ ms₄ ms₄* または *md md Ms₁ Ms₁ ms₂ ms₂ Ms₃ Ms₃ ms₄ ms₄* でなければならない。

第19表によれば、*md* ホモ矮性の稔実型個体群は、不稔歩合により2分され、高度稔実型と低度稔実型とに分けられる。そして、その比は12:3である。この分離比により、*Ms₂+Ms₃* の稔性回復補足作用または *Ms₄* の稔性回復作用は、これらの相加された稔性回復作用より回復力において劣ると推定される。

(Ⅲ) F₃ の分離比

水稻農林41号から由来した遺伝的部分雄性不稔系統と水稻ササシグレとの雑種第2代目において *md* ホモ矮性稲が出現した場合の分離比が、[非矮・稔49]:[非矮・不稔6]:[矮・稔12]:[矮・不稔7] であり、これは理論比 171:21:36:28 に適中した。したがって F₁ の遺伝子型として *Md md Ms₁ ms₁ Ms₂ ms₂ Ms₃ ms₃* が推定された。ただし、*md* ホモ個体が矮性を表現し、*Md* と *Ms₁*, および *Ms₂* と *Ms₃* が、それぞれ稔性回復補足遺伝

第18表 *md* ホモ矮性・部分雄性不稔系統と染分または農林16号との間の F₂ における稔性の分離

花粉親	分離	非矮性		<i>md</i> ホモ矮性		
		稔実型	雄性不稔型	稔実型	雄性不稔型	
染分	実験数	307	4	実験数	55	5
	理論数 (63:1)	306.14	4.86	理論数 (15:1)	53.4375	6.5625
	$X^2=0.1546$	$P>0.5$		$X^2=0.4444$	$P>0.5$	
農林16号	実験数	235	17	実験数	55	13
	理論数 (15:1)	236.25	15.75	理論数 (3:1)	51	17
	$X^2=0.1058$	$P>0.7$		$X^2=1.2549$	$P>0.2$	

註 不稔歩合 30.2%以上が雄性不稔型である。

第19表 F₂(*md* ホモ矮性・部分雄性不稔系統×染分) の矮性個体群 (第17表, 上段に記載の70個体) の不稔歩合の分布

不稔歩合	不稔歩合											
	0	5	10	15	20	25	30.2	35	40	45	50	55
実験数	16	24	10	4	7	4	4	0	1			
	50			15			5					
理論数 (12:3:1)	51.33						14.00			4.67		
	$X^2=0.4863$						$P>0.7$					

註 不稔歩合 30.2%以上が雄性不稔型であり、それ以下が稔実型である。

子である。このF₃において、*md* 配偶子に過不足なく、またすべてのF₂ 個体が自殖によりF₃ 種子を着生するという前章まで述べた部分他殖の事実と矛盾する仮定のもとで計算した分離比および期待系統数は第20表のごとく示される。

F₃ について調査した結果、第21表に示すとおり、すべての分離の種類(第20表のAからTまで)が出現したが、その出現系統数は必ずしも第20表の期待に沿うものではなかった。

第20表 自殖を仮定して計算したF₃における分離比および期待系統数

分離の種類 (記号をもって示す)	計算分離比				期待 系統 数
	非矮・稔	非矮・不稔	矮・稔	矮・不稔	
A	固定				19
B	15	1			8
C	57	7			8
D	3	1			18
E	9	7			4
F	3		1		8
G	9	3	3	1	8
H	27	21	9	7	8
I	45	3	12	4	16
J	171	21	36	28	16
K	9	3		4	28
L	12		3	1	8
M	48		9	7	8
N	3			1	14
O		3		1	14
P	固定				7
Q	固定				4
R			3	1	16
S			9	7	16
T	固定				28

第21表 F₃ の分離

分離				自然交雑により生じた 非矮・稔	計	分離の 種類	X ² および P
非矮 稔	非不 矮稔	矮稔	矮不 稔				
44 41.0	14 13.7		15 18.3		73	K	0.82 >0.5
42 41.0	12 13.7		19 18.3		73	K	0.26 >0.8
33 33.1	11 11.1	10 11.1	5 3.7		59	G	0.57 >0.9
50 53.25		12 10	9 7.75		71	M	0.8 >0.5

分 離				自然交雑に より生じた 非 矮・稔	計	分離の 種 類	X ² および P
非 矮 稔	非 矮 稔	矮 稔	矮 稔				
43 41.0	16 13.7		14 18.3		73	K	1.49 >0.3
33 34.9	29 27.1				62	E	0.24 >0.5
61 55.5	13 18.5				74	D	2.18 >0.1
54 56.25	21 18.75				75	D	0.36 >0.5
59 56.25	1 0	12 14.0625	3 4.6875		75	L	1.04 >0.5
61 53.25		10 17.75			71	F	4.51 <0.05
56 55.5	18 18.5				74	D	0.02 >0.8
55 57.75		21 19.25	1 0		77	F	0.52 >0.3
48 50.1	9 6.2	11 10.6	7 8.1		75	J	1.52 >0.5
66 67.7	10 8.3				76	C	0.39 >0.5
36 33.75	13 11.25		11 15		60	K	1.49 >0.3
43 42.1	16 14.1	11 14.1	5 4.7		75	G	0.98 >0.8
37 38.7	13 13	14 13	5 4.3		69	G	0.26 >0.9
48 45		12 15			60	F	0.67 >0.3
50 47.25		13 15.75			63	F	0.64 >0.3
55 53.25		16 17.75			71	F	0.23 >0.5
47 45	16 15	13 15	4 5		80	G	0.62 >0.8
45 45	3 3				48	B	0.0 =1.0
31 33.75	10 11.25	13 11.25	6 3.75		60	G	1.99 >0.5
55 55.5	19 18.5				74	D	0.02 >0.8

分 離				自然交雑に より生じた 非 矮・稔	計	分離の 種 類	X ² および P
非 矮 稔	非 不 矮稔	矮 稔	矮 不稔				
56 54.75		17 18.25			73	F	0.11 >0.7
46 48.75	19 16.25				65	D	0.62 >0.3
48 48		16 16			64	F	0.0 =1.0
52 49.5		14 16.5			66	F	0.51 >0.3
50 48	14 16				64	D	0.33 >0.5
34 41.4	6 5.1	14 8.7	8 6.8		62	J	4.92 >0.1
47 51		11 9.6	10 7.4		68	M	1.43 >0.3
50 49.5			16 16.5		66	N	0.02 >0.8
61 56.25		14 18.75			75	F	1.60 >0.2
49 48	15 16				64	D	0.08 >0.7
73 73					73	A	0.0 =1.0
53 51	15 17				68	D	0.31 >0.5
34 38.25	14 12.75	14 12.75	6 4.25		68	G	0.98 >0.8
34 37.6	13 12.6	12 12.6	8 4.2		67	G	3.82 >0.2
40 45.7	6 3	16 12.2	3 4.1		65	I	5.19 >0.1
30 26.2	21 20.3	9 8.7	2 6.8		62	H	3.97 >0.2
35 33.75	11 11.25	11 11.25	3 3.75		60	G	0.21 >0.9
53 49.5	13 16.5				66	D	0.99 >0.3
47 45	13 15				60	D	0.36 >0.5
42 38.7	11 13	12 13	4 4.3		69	G	0.69 >0.8

分 離				自然交雑に より生じた 非矮・稔	計	分離の 種 類	X ² および P
非矮 稔	非矮 不稔	矮稔	矮 不稔				
51 51	17 17				68	D	0.0 =1.0
52 46.5		10 15.5			62	F	2.60 >0.1
19 17.5	8 5.8	3 5.8	1 1.9		31	G	2.74 >0.2
	31 31			6	37	P	0.0 =1.0
	26 27.75		11 9.25		37	O	0.44 >0.5
	36 36				36	P	0.0 =1.0
	34 34			5	39	P	0.0 =1.0
	24 23.25		7 7.75	8	39	O	0.09 >0.7
	27 27		9 9	3	39	O	0.0 =1.0
		19 20.25	17 15.75		36	S	0.18 >0.5
		23 21.375	15 16.625		38	S	0.28 >0.5
		28 27.75	9 9.25		37	R	0.01 >0.9
		29 28.5	9 9.5		38	R	0.04 >0.8
		24 22	15 17		39	S	0.42 >0.5
		25 22	14 17		39	S	0.94 >0.3
		38 38			38	Q	0.0 =1.0
		38 38			38	Q	0.0 =1.0
		22 21.375	16 16.625		38	S	0.04 >0.8
		39 39			39	Q	0.0 =1.0
		39 39			39	Q	0.0 =1.0

分 離				自然交雑に より生じた 非 矮・稔	計	分離の 種 類	X^2 および P
非 矮 稔	非 矮 稔	矮 稔	矮 不 稔				
		18 21.375	20 16.625		38	S	1.22 >0.2
			39 39		39	T	0.0 =1.0
			38 38		38	T	0.0 =1.0
			37 37	1	38	T	0.0 =1.0
			35 35	2	37	T	0.0 =1.0
			39 39		39	T	0.0 =1.0
			37 37	2	39	T	0.0 =1.0
			37 37	1	38	T	0.0 =1.0

第21表により, md ホモ矮性稲は Ms_2 および Ms_3 の補足作用により稔性が回復されることが認められる. また, 部分雄性不稔稲が自然交雑により稔実個体を次代において出現させる際, 非矮性の稔実型となりやすい. これは稈長の高い稔実型個体の花粉が自然交雑されやすいからであろう.

第5節 Ms_2 と Ms_3 との補足作用による稔性回復の程度

Ms_2 と Ms_3 の補足作用により種子稔性が回復される場合, いかなる程度にまで回復するかを確かめるため次ぎの実験を行なった.

水稻農林41号から由来した遺伝的部分雄性不稔系統を母本とし, これに水稻レイメイ (この品種の耐冷性程度は, 第1章のとおり, 「やや」強である) を花粉親として交配し, その F_2 において, 不稔歩合は第22表のごとくに分布した. この F_2 個体群を, 不稔歩合 30.2% 以上が雄性不稔型, 15%以下が高度稔実型, 15.1%以上 30.1%までを低度稔実型とみなし, 各表現型の実験数および理論数を求め, X^2 検定を行なった.

第22表によれば, 水稻レイメイの遺伝子型は, $Md Md Ms_1 Ms_1 ms_2 ms_2 Ms_3 Ms_3 ms_4 ms_4$ であると推定される. 他方, 水稻農林41号から由来した遺伝的部分雄性不稔系統の遺伝子型は $Md Md ms_1 ms_1 Ms_2 Ms_2 ms_3 ms_3 ms_4 ms_4$ であるから, F_2 において Ms_2 と Ms_3 の補足作用のみにより稔性が回復される個体数は, F_2 集団内個体数 529 に対し理論上, 73.96875 である. これに対応する実験数は74であり, その不稔歩合は 15~30.2 であるから, 低度稔実型に属する.

以上, Ms_2 と Ms_3 との補足作用による稔性回復は低度稔実型への回復である. このことは, 本章第1節第14表の交配母本「部不糯-8」, F_2 (部不糯-8×アキバエ, 同母本×農林

第22表 F₂ (農林41号から由来した遺伝的部分雄性不稔系統×レイメイ) の分離

不稔歩合	0	15	30.2	45	55%以上
実験数	394	74	44	13	4
				61	
理論数 ($\frac{48:9:7}{57}$)	396.75 (高度稔実型)	73.96875 (低度稔実型)		57.859375 (雄性不稔型)	
	X ² =0.1895		P>0.9		

16号) によっても推定される。

ひるがえって、第19表の低度稔実型の遺伝子型につき、再び考察することとする。第19表の交配組合せは、*md* ホモ矮性・部分雄性不稔系統×染分であるから、そのF₁の遺伝子型は *Md md Ms₁ Ms₁ Ms₂ Ms₂ Ms₃ ms₃ Ms₄ ms₄* または *Md md Ms₁ Ms₁ Ms₂ ms₂ Ms₃ Ms₃ Ms₄ ms₄* であり、そのF₂の *md* ホモ矮性の個体群、すなわち稔性回復補足遺伝子 *Md* と *Ms₁* のうちの *Md* が欠除するために *Md* と *Ms₁* とによる稔性回復が起り得ない集団において、高度稔実型が50個体、低度稔実型が15個体、雄性不稔型が5個体出現し、その比が 12:3:1 に適中したのである。この15個体の低度稔実型は第22表の低度稔実型と同様に、*Ms₂* と *Ms₃* との補足作用によりこの程度にまで稔性が回復されたと推定される。それゆえ、低度稔実型出現は *Ms₄* の単独稔性回復作用によるものではないと考えられる。

以上、*Md* と *Ms₁* の稔性回復補足作用および *Ms₄* の単独稔性回復作用は高度稔実型を実現させるが、*Ms₂* と *Ms₃* の稔性回復補足作用は低度稔実型を実現させると推定される。

第6節 小 結

交雑実験による遺伝子分析の結果として、5つの雄性不稔遺伝子とこれに対立する5つの稔性回復優性遺伝子が推定された。稔性回復優性遺伝子の記号を *Md*, *Ms₁*, *Ms₂*, *Ms₃*, *Ms₄* とした。このうち、*Md* と *Ms₁*, および *Ms₂* と *Ms₃* は、それぞれ、稔性回復補足遺伝子である。*Ms₄* は耐冷性程度が「強以上」の水稻品種特有の遺伝子であって、この限りにおいてはこれを稔性回復耐冷性遺伝子と称することができる。

F₂ の分離比により、交配に用いた親系統が *Ms₄* を有することが判明すれば、その系統の耐冷性は「強以上」であると断定すること、すなわち、*Ms₄* の有無により耐冷性検定が可能なのである。

md ホモ矮性個体は特異な矮性を表現した。これを「*md* ホモ矮性稲」と称することとした。*md* ホモ矮性・部分雄性不稔系統を交配母本とする交雑ならびに *Ms₃* をもつ水稻レイメイを *Ms₂* のある雄性不稔系統に交配する実験により、*Ms₂* と *Ms₃* との稔性回復補足作用は低度稔実型への回復であると推定された。

F₂ (*md* ホモ矮性・部分雄性不稔系統×染分) において、*md* ホモ矮性個体が過少出現し、非矮性:矮性の比が 5:1 となったことが注目された。

本章において推定された供試系統の配偶子遺伝子型は次ぎのとおりである。

この実験年次においては不稔歩合 24.7%以上が雄性不稔型である。第23表の中で、 $D_2 \cdot Bc$ (すなわち、非矮性・非鎌不要) の個体群にのみ雄性不稔型が2個体現われている。この出現は、理論比 63 : 1 に相当するから、花粉親を水稻アキバエまたは「染分」とした場合 (第15表) と同様に、H 79 は Ms_1, Ms_2, Ms_3, Ms_4 を有し、耐冷性が「強以上」であると一応考える。しかるに、 bc (第11連鎖群に属する「鎌不要」遺伝子) 個体群中および d_2 (第2連鎖群に属する「えびす矮性」遺伝子) 個体群中には雄性不稔型が現われていない。これは Ms_4 と bc または Ms_4 と d_2 の間の連鎖関係を示唆する。

第2節 水稻農林41号から由来した遺伝的部分雄性不稔系統と H 75 との交雑

H 75 は、標識遺伝子として、第4連鎖群の Rc (果皮褐色) および第6連鎖群の gh (黄金色類) をもっている。このうち、 gh は耐冷性遺伝子の1つと連鎖関係にある (蓬原・鳥山, 1966)。

第24表の第1実験と第2実験とにより、雄性不稔性と黄金色類との組換率を求めれば、50%近似的の値となるから、両遺伝子間に連鎖がないことが判明する。

次に第1実験の結果から Rc と雄性不稔性との間の組換率は37%であり、そのときの適中率は、 X^2 検定において $0.02 > P > 0.01$ である。したがって Rc と雄性不稔性との間の連鎖は一応認められるが明瞭ではない。

第24表 F_2 (農林41号から由来した遺伝的部分雄性不稔系統 × H 75)

形質	稔実型				雄性不稔型			
	G^h		g^h		G^h		g^h	
	Rc	白	Rc	白	Rc	白	Rc	白
第1実験	107	53	38	27	59	7	20	10
	160		65		66		30	
第2実験	280		96		108		36	

備考 稔実型と雄性不稔型との境界値不稔歩合は 24.7%である。

第1実験	稔実型		雄性不稔型	
	Rc	白	Rc	白
実験数	145	80	79	17
理論数	171.48239	69.262196	69.262196	10.986

$X^2 = 10.4157, 0.02 > P > 0.01$

備考 理論数は次ぎに基づき計算した。

$$\begin{array}{l}
 P=0.37 \text{ ゆえに } n=1.7027, n^2=2.89918729 \\
 \left. \begin{array}{l}
 2n^2 + 4n + 3 \dots\dots\dots 15.60917458 \\
 n^2 + 2n \dots\dots\dots 6.30458729 \\
 n^2 + 2n \dots\dots\dots 6.30458729 \\
 1 \dots\dots\dots 1
 \end{array} \right\} \text{理論比}
 \end{array}$$

この実験における雄性不稔遺伝子は ms_1 または ms_3 である。なぜならば、母本である雄性不稔系統は $Md Md ms_1 ms_1 Ms_2 Ms_2 ms_3 ms_3 ms_4 ms_4$ であり、 F_2 において稔実型と雄性不稔型とが 3:1 に生じているから、H 75 の遺伝子型は $Md Md Ms_1 Ms_1 Ms_2 Ms_2 ms_3 ms_3 ms_4 ms_4$ または $Md Md ms_1 ms_1 Ms_2 Ms_2 Ms_3 Ms_3 ms_4 ms_4$ でなければならないからである。

第3節 水稻農林41号から由来した遺伝的部分雄性不稔系統と H 69 との交雑

H 69 は第7連鎖群の fs (かすり), および第9連鎖群の nl (ほかむり) をもっている。このうち nl は耐冷性遺伝子の1つと連鎖関係にある(蓬原・鳥山, 1966)。

第25表 F_2 (農林41号から由来した遺伝的部分雄性不稔系統 × H 69)

形 質	実 験 数	理 論 数 (9 : 3 : 3 : 1) (57 : 7)	X_2 および P
Fs, Nl { 稔 実 型 雄性不稔型	102 13	101.7 12.5	$X_2 = 3.489$ $P > 0.8$
Fs, nl { 稔 実 型 雄性不稔型	32 5	33.9 4.1	
fs, Nl { 稔 実 型 雄性不稔型	35 7	33.9 4.1	
fs, nl { 稔 実 型 雄性不稔型	8 1	11.3 1.4	

備考 不稔歩合 24.7%以上を雄性不稔型とした。

第25表によれば、稔実型と雄性不稔型とは 57:7 の比に分離しているから、H 69 はササシグレ、ササニシキ、レイメイなどと同様の遺伝子型、すなわち $Md Md Ms_1 Ms_1 ms_2 ms_2 Ms_3 Ms_3 ms_4 ms_4$ であると推定される。また、実験数と理論数とはほとんど差がない。この事実は、雄性不稔遺伝子と fs または nl との間に連鎖がないことを示唆している。

第4節 水稻農林41号から由来した遺伝的部分雄性不稔系統と A 5 との交雑

A 5 は第3連鎖群の Rd と第4連鎖群の Rc とをもっているから、 Rd と Rc の共存により果皮の赤い赤米を生ずる。

第26表によれば、A 5 の遺伝子型は $Md Md Ms_1 Ms_1 ms_2 ms_2 Ms_3 Ms_3 Ms_4 Ms_4$ であると推定される。また Ms_4 をもっているので、A 5 の耐冷性は「強以上」であると考えられる。第26表の雄性不稔型に果皮白色(すなわち Rc^-) の個体が全く現われないことは、 F_2 集団内個体数の少ないことのほかに、 Rc と雄性不稔遺伝子との間に連鎖関係があることを示唆するものと考えられる。

第26表 F₂ (農林41号から由来した遺伝的部分雄性不稔系統×A5)

形質	稔 実 型			雄 性 不 稔 型		
	Rd・Rc	Rc	白	Rd・Rc	Rc	白
実 験 数	54	18	27	2	1	0
理 論 数 (9:3:4) (249:7)	55.6875	18.5625	24.75	1.6875	0.5625	0.75
	X ² = 1.421		P > 0.9			

備考 不稔歩合 24.7%以上を雄性不稔型とした。

第5節 小 結

水稻農林41号から由来した遺伝的部分雄性不稔系統を交配母本とし、これに、H79, H75, H69, およびA5を花粉親として交配し、これらのF₂における稔実型と雄性不稔型の分離比、および各標識遺伝子の分離のしかたにより、雄性不稔遺伝子ならびにそれと対立する花粉親の稔性回復遺伝子の所属する連鎖群につき、次ぎのごとき推定がなされた。

- 1) 稔性回復耐冷性遺伝子 Ms_4 は d_2 を標識とする第2連鎖群か、または bc を標識とする第11連鎖群に所属する。
- 2) ms_1 または ms_3 は Rc を標識とする第4連鎖群に所属する可能性がある。

第6章 総括および論議

水稻農林41号は1950年代において裏日本の東北地方に広く栽培されていた。この品種の圃場から、著者は部分不稔稲3個体を見いだした。そのうちの1個体から遺伝的部分雄性不稔系統が得られた。この系統を研究材料とし、その特性、部分雄性不稔性の遺伝機構、関与遺伝子の座位関係、ならびに関与遺伝子と水稻の耐冷性との関係を研究した。

遺伝的部分雄性不稔稲の第1の特性は、花粉嚢内に異常形態が現われることである。従来、不稔花粉と関連する花粉嚢内の異常については、内外多数の報告があり、それらについて、松村(1967)、志佐(1960)らが纏めている。イネについては、低温障害(酒井, 1943, '49-a, b; 村上・川口・水島, 1958; 佐竹・他4名, 1967)および乾燥障害(島崎, '52)に伴なう花粉嚢内の異常、すなわち生理的雄性不稔に伴ない発生した花粉嚢内の異常形態が報告された。

しかるに、本研究材料すなわち遺伝的部分雄性不稔稲は、核内遺伝子による雄性不稔性を現わし、その葯には、タペートの異常パターン、小孢子または若い花粉の崩壊による壊疽、および多核性巨体など、多様の異常形態が現われる。

多核性巨体は、タペートの異常によるものではなく、花粉母細胞に起因して発生すると推定された。

遺伝的部分雄性不稔稲のタペート肥大は、耐冷性「弱」の水稻品種の低温障害の場合と同様に、低温のもとにおいて現われやすく、またこの稲の花粉嚢内壊疽は高温のもとにおいて現われやすかった。すなわち、15°C・14日間、20°C・7日間、30°C・4日間の3つの

区の成績を通じて、処理温度が高まるにしたがい、タペート肥大発生率が低下し、逆に花粉嚢内壞疽が多くなった。

タペート肥大は、幼穂を孕む葉鞘のなかに IAA 水溶液を注入し、1 昼夜を経過した時の幼穂にも現われた。IAA により誘起されたタペート肥大は、耐冷性が「弱」または「極弱」の水稲品種において顕著であり、強度低温処理によるタペート肥大誘起と似た現象を示した。

遺伝的部分雄性不稔稻の第 2 の特性は、近隣に存在する稔実型個体の花粉を受けて自然交雑することである。

遺伝的部分雄性不稔稻および稔実型水稲品種を両親とする雑種の分離世代、特に稔実型個体と雄性不稔型個体とが混在する F_2 集団ならびに次代 F_3 系統を調査した結果により、両型の境界値不稔歩合に近い不稔歩合の雄性不稔型個体には自然交雑が少なく、したがって自然交雑により分離集団内の稔実型個体群と雄性不稔型個体群とが混淆されたり、あるいはまた区別し難くなることはないという見透しが得られた。

自然交雑防止の目的をもつ袋掛け(出穂開始後 20 日間、パラフィン袋による)は不稔歩合を大ならしめる作用を及ぼした。

上述のごとき自然交雑は、耐冷性「弱」の品種を低温にあわせ、障害型冷害をひき起した場合の穂にも認められた。この人為的低温障害とその穂に起る自然交雑に関する実験は、耐冷性「弱」の糯品種を用い、低温処理およびウルチ花粉によるキセニアを利用する方法をとった。この実験により、低温による障害型冷害の主因が雄性不稔であることが推定され、なお、自然交雑率と不稔歩合との間に有意の正相関があることが認められた。

遺伝的部分雄性不稔稻は、 $15^{\circ}\text{C} \cdot 14$ 日間の処理により、稔実粒が皆無となり、不稔穎花中、その約 1/5 は単為結果 (parthenocarpic caryopsis) であった。

次に本論文の著者は、遺伝的部分雄性不稔稻またはこの系統と水稲「黒糯」との雑種の後代系統である「部不糯-8」を一方の親とし、東北地方において栽培された耐冷性を異にする多数の水稲品種を他方の親とする交雑を行ない、分離世代を調査することによりイネの遺伝的部分雄性不稔性の遺伝機構を解析した。

放任授粉下の雑種分離集団に起る自然交雑および不稔歩合の一見連続的な変異は、集団を稔実型個体群と雄性不稔型個体群とに 2 分し、両型の分離比を決定する作業を困難ならしめるものではあったが、上述のごとく、 F_2 および F_3 を観察することにより、自然交雑が両型境界値不稔歩合に及ぶ影響の小さいことを知り得たので、 F_2 栽培年次における親系統、すなわち遺伝的部分雄性不稔系統から抽出した 20 乃至 30 の標本の棄却検定後の最小不稔歩合、または「部不糯-8」の母平均不稔歩合の大なるほうの信頼限界値を稔実型と雄性不稔型との境界の画定に適用し、 F_2 世代において両型に 2 分し、また必要に応じて、「部不糯-8」の母平均不稔歩合の小なるほうの信頼限界値、または遺伝的部分雄性不稔系統の最小不稔歩合の 1/2 により、 F_2 の稔実型個体群を高度稔実型と低度稔実型とに区分し、交配組合せごと、分離比を求めた。

上述のごとくして得られた分離比は次ぎのとおりである。すなわち、非矮性群において稔実型と雄性不稔型は 3 : 1, 57 : 7, 15 : 1, 249 : 7, 63 : 1 などの比に分離した。石川 (1929) は部分雄性不稔稻と稔実稻との交雑より得られた雑種の分離世代において、稔稻と不稔稻との分離比が 3 : 1 となったと報告したが、この分離比は今回得られた分離型の一

つの型にすぎないようである。

かくして、遺伝的部分雄性不稔性の関与遺伝子として5つの劣性遺伝子が推定され、それらの記号を md , ms_1 , ms_2 , ms_3 , ms_4 とした。これらに対立する優性の稔性回復遺伝子を Md , Ms_1 , Ms_2 , Ms_3 , Ms_4 とした。ただし Md と Ms_1 , および Ms_2 と Ms_3 は、それぞれ、稔性回復補足遺伝子であり、 Ms_4 は単独で稔性を回復する遺伝子であって、耐冷性「強以上」の水稲品種特有の遺伝子である。

md ホモ個体は最初 F_2 (農林41号から由来した遺伝的部分雄性不稔系統×ササシグレ) に出現した。そのときの分離比ならびに F_3 系統の観察により、 F_1 の遺伝子型は $Md\ md\ Ms_1\ ms_1\ Ms_2\ ms_2\ Ms_3\ ms_3\ ms_4\ ms_4$ であつたと推定された。 $md\ md$ 稲は矮性を呈した。これを md ホモ矮性と称することとした。 md ホモ矮性個体群では Ms_1 遺伝子の稔性回復作用が働かなくなることが次ぎの実験結果により判明した。すなわち、 md ホモ矮性・部分雄性不稔系統と非矮性の品種「染分」および非矮性品種「農林16号」との交雑により生じた F_2 において、非矮性群における稔実型：雄性不稔型が、前者は 63:1、後者は 15:1 であり、 md ホモ矮性群における両型分離比が前者は 15:1、後者は 3:1 であつたので、前者の 63:1 と 15:1 との関係、および後者の 15:1 と 3:1 との関係は、明らかに、 Md と Ms_1 とが稔性回復に関し補足的関係にあること、換言すれば md ホモの個体では Ms_1 が働かないことを意味する。なお、「染分」と「農林16号」とは稔性回復遺伝子一つの差があることも、上述の実験結果から推定される。この遺伝子が Ms_4 であることが他の実験により推定されたので、 Ms_4 単独の稔性回復作用が上述の結果からも認められる。

稔性回復遺伝子 Ms_4 は上述のとおり、耐冷性「強以上」の水稲品種特有の遺伝子であり、低温のもとにあつて種子稔性を高く維持する可能性があつたので、本論文において、 Ms_4 を稔性回復耐冷性遺伝子と称した。そして、耐冷性未知の系統または品種の耐冷性程度は交雑実験の結果から、 Ms_4 の有無により検定することが可能であると考えた。

長尾・高橋の標識遺伝子を用いて、雄性不稔遺伝子および稔性回復遺伝子の所属する連鎖群を検討した結果によれば、 Ms_4 は第2連鎖群または第11連鎖群に属すると推定された。また、 ms_1 または ms_3 は第4連鎖群に属する可能性があると考えられた。ここに推定された Ms_4 の座位、および耐冷性に直接の関係がない ms_1 または ms_3 の座位は、さきに蓬原・鳥山 (1966) が耐冷性遺伝子について推定した座位と矛盾しない。

摘 要

1) 水稲農林41号を栽培していた圃場から著者が見いだした部分不稔個体の1つから由来した遺伝的部分雄性不稔稲の花粉嚢には、多様の異常形態が現われた。光学顕微鏡下の観察による5つの異常パターンのうち、タペート肥大は特に低温のもとで発生しやすく、その反面、花粉嚢内の壊疽は常温または高温のもとで発生しやすいことが判明した。

因に、稔実型水稲品種において、タペート肥大は低温処理により発生し、また IAA 水溶液を穂孕期葉鞘内に注入することにより発生することを確かめている。後者の場合、いわゆる弱勢穎花群 (穂の下方の穎花群) の発育が停止した。また後者の場合、耐冷性「弱」品種においてタペート肥大が顕著であつた。

異常パターンの一つとして多核性巨体の発生を挙げた。これに関しては、類例がなく、本報告が最初のものであると思われる。

2) 遺伝的部分雄性不稔稲の稔性回復遺伝子の探査をも兼ね、その遺伝機構を明らかにする目的で、日本の東北地方に栽培されてきた水稻品種を供試して各種の交雑実験を行なった。

稔実型と雄性不稔型との判別に当っては、形質の性質上、両型間の境界値不稔歩合を、不稔歩合が連続的に分布する F_2 個体群自身に見いだすことが困難と認められたので、下記方法を工夫適用した。

a) 水稻農林41号から由来した遺伝的部分雄性不稔系統を一方の親とする F_2 においては、 F_2 と同年次に栽培した親、すなわち雄性不稔系統の集団中から 20~30 個体の標本を抽出し、棄却検定後において、標本の最小不稔歩合を求め、この数値以上の不稔歩合の個体を雄性不稔型個体とした。この境界値は、 F_2 栽培年次における遺伝的部分雄性不稔系統の母平均不稔歩合が到達し得る数値であった。また、境界値不稔歩合の $1/2$ の数値により高度稔実型と低度稔実型とが区別された。

b) 水稻「部不糯-8」を一方の親とする F_2 においては、 F_2 と同年次に栽培したこの系統の集団中から標本を抽出し、その母平均不稔歩合の信頼区間を求め、大きいほうの限界値以上を示した個体を雄性不稔型とし、小さいほうの限界値以下の個体を高度稔実型とした。

3) 分離世代個体群内の遺伝的部分雄性不稔個体は近隣の稔実型個体の花粉を受けて自然交雑するため、見かけ上の不稔歩合を低下することが少なくない。しかし、遺伝的部分雄性不稔個体の不稔歩合が稔実型個体の不稔歩合に近い場合には自然交雑率もまた小さい。

稔実型個体の花粉を受けて自然交雑する現象は、低温処理により発生した障害型冷害穂にも認められた。すなわち、水稻「でわのもち」の冷害穂上において、キセニアを利用することにより、稔実型ウルチ稲の花粉による自然交雑が観察された。この場合にも、遺伝的部分雄性不稔穂と同様に、不稔歩合と自然交雑率との間に正相関が認められた。

4) 水稻の遺伝的部分雄性不稔性の関与遺伝子として5つの劣性遺伝子 (md ms_1 ms_2 ms_3 ms_4) が推定され、これらに対立する優性遺伝子により稔性が回復されると推定された。ただし、 Md と Ms_1 および Ms_2 と Ms_3 は、それぞれ稔性回復補足遺伝子であり、 Ms_4 は単独で稔性を回復すると同時に耐冷性程度を強以上にさせる遺伝子である。他方、 md ホモ接合体は独特の矮性を発現する。

これらの遺伝子は、下記のごとく、水稻品種に分布していると推定された。

水稻農林41号から由来した遺伝的部分雄性不稔系統	Md	ms_1	Ms_2	ms_3	ms_4
部不糯-8	Md	ms_1	Ms_2	Ms_3	ms_4
水稻農林41号	Md	Ms_1	Ms_2	ms_3	ms_4
水稻ササシグレ	}	Md	Ms_1	ms_2	Ms_3	ms_4
// ササニシキ						
// フクニシキ						
// レイメイ						
水稻農林16号	Md	Ms_1	Ms_2	Ms_3	ms_4

〃 ミヨシ	{	Md	Ms_1	ms_2	Ms_3	ms_4	
			Md	Ms_1	Ms_2	Ms_3	ms_4	[不確実]
水稻オオトリ	}							
〃 さわにしき		Md	Ms_1	Ms_2	ms_3	Ms_4	
〃 でわみのり								
水稻フジミノリ	{	Md	Ms_1	ms_2	Ms_3	Ms_4	
			Md	Ms_1	Ms_2	Ms_3	Ms_4	
〃 アキバエ	}							
〃 染分		Md	Ms_1	Ms_2	Ms_3	Ms_4	
交配母本 md ホモ矮性不稔稲		md	Ms_1	Ms_2	ms_3	ms_4	
	または.....		md	Ms_1	ms_2	Ms_3	ms_4	
H 79		Md	Ms_1	Ms_2	Ms_3	Ms_4	
H 75		Md	Ms_1	Ms_2	ms_3	ms_4	
	または.....		Md	ms_1	Ms_2	Ms_3	ms_4	
H 69		Md	Ms_1	ms_2	Ms_3	ms_4	
A 5		Md	Ms_1	ms_2	Ms_3	Ms_4	

5) Md は md ホモ矮性に対立する非矮性遺伝子であるが、 Ms_1 と共存したときに互に補足し合って遺伝的部分雄性不稔稲の稔性を回復する。なお、 md ホモ矮性・部分雄性不稔系統を水稻「染分」に交配した組合せの F_2 において、非矮性個体数と矮性個体数との分離比が 5:1 となったことが注目された。

6) Ms_2 と Ms_3 は補足し合うことにより遺伝的部分雄性不稔稲の稔性を回復するが、その回復力は $Md+Ms_1$ または Ms_4 の回復力より弱く、 Ms_2+Ms_3 による稔性回復は低度稔実型への回復である。

7) Ms_4 は耐冷性「強以上」の水稻品種特有の遺伝子である。この遺伝子は、低温の雄性不稔化作用に抵抗し、種子稔性を高く維持する作用をもつ可能性があるため、本論文においては、 Ms_4 を稔性回復耐冷性遺伝子と称した。

8) 供試稔実型品種のうち、 Ms_4 をもつと推定された品種は、これ以外の稔性回復遺伝子、とくに Ms_1 を併せ有していた。それゆえ、水稻品種または系統の耐冷性程度を Ms_4 の有無により検定しようとする場合には、その品種または系統と Ms_1 および Ms_4 を欠く系統とを交配し、 F_2 における分離比を算定すればよい。すなわち、水稻農林41号から由来した遺伝的部分雄性不稔系統および水稻「部不稔-8」と耐冷性未知の水稻品種または系統とを交配し、その F_2 における分離比により、 Ms_4 の存在が確実な品種または系統は耐冷性程度が「強以上」とであると推定することができる。

9) Ms_4 は d_2 (第2連鎖群の遺伝子:長尾・高橋1963~'64) または bc (第11連鎖群の標識遺伝子:長尾・高橋) と連鎖関係にある遺伝子であり、 ms_1 または ms_3 は Rc (第4連鎖群の標識遺伝子:長尾・高橋) と連鎖関係にあると考えられた。

引用文献

- 1) CAVIESS, C. E, H. J. WALTERS, D. L. JOHNSON (1970): A partially male sterile strain of soybean. *Crop Sci.* 10: 107-108
- 2) FUKASAWA, H., K. MITO, M. FUJIWARA (1957): Preventative effect of sugars on the

- pollen degeneration of wheat plant. Bot. Mag. Tokyo 70 : 251-257
- 3) FUTSUHARA, Y., K. TORIYAMA (1966) : Genetic studies on cool-tolerance in rice. III. Linkage relations between genes controlling cool-tolerance and marker genes of NAGAO and TAKAHASHI. Jap. Jour. Breed. 16 : 231-242
 - 4) HANSCHKE, P. E., W. H. GABELMAN (1963) : Digenic control of male sterility in carrots. Crop Sci. 3 : 383-386
 - 5) HAYASE, H., T. SATAKE, I. NISHIYAMA, N. ITO (1969) : Male sterility caused by cooling treatment at the meiotic stage in rice plants. Proc. Crop Sci. Soc. Jap. 38 : 706-711
 - 6) HOCKETT, E. A., R. F. ESLICK (1968) : Genetic male sterility in barley. I. Nonallelic genes. Crop Sci. 8 : 218-220
 - 7) ISHIKAWA, J. (1927) : Studies on the inheritance of sterility in rice. Jour. Coll. Agric. Hokkaido Imp. Univ. 20 : 79-202
 - 8) 石川潤一 (1929) : 稲における male-sterility の遺伝に就いて. 遺雑 4 : 156-157
 - 9) JUSTUS, N., C. L. LEINWERER (1960) : A heritable partially male-sterile character in cotton. Jour. Hered. 51 : 191-192
 - 10) 鎌田慶子・岸本 修 (1960) : シベレリンが矮性型水稻の稈長に及ぼす影響について. 育雑 10 : 204
 - 11) 勝尾 清・水島宇三郎 (1958) : 稲の細胞質差異に関する研究. I. 栽培稲と野生稲との間の雑種及び戻交雑後代の稔性について. 育雑 8 : 1-5
 - 12) 北村英一 (1962) : 稲の遠縁品種間雑種における細胞質的不稔性に関する研究. I. 育雑 12 : 81-84, II. 育雑 12 : 166-168
 - 13) 北村英一 (1961) : 稲の日本型と印度型との交雑における雑種不稔性の遺伝学的研究. 育種学最近の進歩 2 : 53-62
 - 14) 楠淵欽也・竹村達男・中堀登示光・小山田善三 (1970) : 東北および北陸地方における稲主要品種の耐冷性. 農及園 45 : 1275-1276
 - 15) 松村清二 (1967) : 雄性不稔性とその農業への寄与. 化学と生物 5 : 9-14
 - 16) MEYER, V. G. (1969) : Some effects of genes, cytoplasm, and environment on male sterility of cotton. Crop Sci. 9 : 237-242
 - 17) MIYAZAWA, B. (1935) Studies on mutations in rice. Bull. Miyazaki Coll. Agric. For. 7 : 110
 - 18) 水島宇三郎 (1961) : 異種属細胞質の育種の利用. 育種学最近の進歩 2 : 44-52
 - 19) 村上寛一・川口数美・水島宇三郎 (1958) : 低温下での稲の薬の組織化学的異常とその品種間差異について. 育雑 8 : 119-127
 - 20) 森 宏一・木下俊郎・高橋萬右衛門 (1970) : 遠縁稲品種交雑における胚乳性の分離について. II. C と *wx* との分離. 育雑20別冊 2 : 110-111
 - 21) 永松土己・大村 武 (1958) : イネの垂種間雑種から育成された新型系統の両親に対する交雑親和性. 育雑 8 : 13-16
 - 22) 永松土己・続 栄治 (1968) : 暗黒条件下における矮性稲の生長とジベレリン様物質の含量. 育雑 18 別冊 1
 - 23) NAGAO, S. (1951) : Genetic analysis and linkage relationship of characters in rice. Adv. Genet. 4 : 181-212
 - 24) NAGAO, S., M. TAKAHASHI (1960) : Genetical studies on rice plants. XXIV. Preliminary report of twelve linkage groups in Japanese rice. J. Facult. Agr. Hokkaido Univ. 50 : 289-298

- 25) NAGAO, S., M. TAKAHASHI, T. KINOSHITA (1964): Present status of rice linkage studies and intriguing associated problems. J. Facult. Agr. Hokkaido Univ. 54: 29-41
- 26) 体系「農業百科事典」II. 作物・園芸 (1966)
- 27) 農林水産技術会議事務局 (1968): 水稻の新品種 (昭和38~41年度)
- 28) 奥野忠一 (1969): 農学実験のための試験設計法 [2]. 農及園 44: 1177-1181
- 29) RAMANUJAM, S. (1935): Male sterility in rice. Madras Agric. J. 23: 190 (cited from CHANDRARATNA, M. F. 1964: Genetics and Breeding of Rice. Ceylon)
- 30) SADANAGA, K. (1965): A partially male-sterile diploid oat. Crop Sci. 5: 279
- 31) 酒井寛一 (1943): 昭和十六年の冷害における北海道水稻の不稔機構に関する細胞組織学的調査. 北農試報告 (40)
- 32) 酒井寛一 (1949, a): 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)
- 33) 酒井寛一 (1949, b): イネ冷害の細胞学的研究. 農学 3(8): 8-13
- 34) 佐竹徹夫・他4名 (1967): 北海道における昭和40年水稻障害型冷害の細胞組織学的ならびに栄養生理学的解析. 農林水産技術会議・北農試作物部稲 3
- 35) 渋谷紀起 (1961): 水稻農林41号に出現した半稔稲について. 山形農林学会報 (17): 1-4
- 36) 渋谷紀起・佐藤美保子 (1969): イネの葯胞の異常, 特に若い花粉の崩壊について. 山形農林学会報 (26): 1-3
- 37) 島崎佳郎 (1952): イネ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タベート細胞の異常. 北農試彙報 (63): 1-5
- 38) 島崎佳郎 (1954): 東北地方のイネ品種に見出されたタベート肥大について. 育雑 4: 122-126
- 39) 清水正治・久野勝治 (1968): オーキシンによる水稻のタベート異常肥大の誘発, とくに低温によるそれとの関連について. 日作紀 37: 217-223
- 40) 新城有長・大村 武 (1966): 稲における細胞質的雄性不稔性の研究. I, F₁, F₂, 戻交雑後代の稔性と完全雄性不稔個体の分離. 育雑 16 別冊 1: 179-180
- 41) 新城有長 (1970): 栽培イネにおける細胞質的雄性不稔性の研究. 琉球大(農) 学術報告 (17): 261-272
- 42) 志佐 誠 (1960): 生殖生理, 1. 不稔性 (戸刈・山田・林編「作物生理講座」① pp. 172-183)
- 43) STOW, I. (1930): Experimental studies on the formation of embryosac like pollen grains in the anthers of *Hyacinthus orientalis*. Cytologia 1. (猪野俊平, 1954: 植物形態学 563頁から引用)
- 44) STOW, I. (1933): On the female tendencies of the embryosac like pollen grain of *Hyacinthus orientalis*. Cytologia 5. (猪野俊平, 1954: 植物形態学 563頁から引用)
- 45) 高橋萬右衛門 (1963): 日本稲と外国稲の遺伝子および連鎖群の同定: 育種学最近の進歩 4: 3-14
- 46) 武田和義・高橋萬右衛門 (1968): 水稻の節間伸長に関する研究. II. 節間長比について. 育雑 18 別冊 1: 65-66
- 47) 竹崎嘉徳 (1932): 二, 三の不稔性水稻の遺伝, I. 花粉不稔稲「SA」. 農及園 7: 387-397, II. 部分不稔稲 1. 「HL」. 農及園 7: 2255-2267
- 48) 竹崎嘉徳 (1933): 二, 三の不稔性水稻の遺伝, 部分不稔稲 2. 「SS」. 農及園 8: 687-706, III. 新穎稲の育成, 農及園 8: 2261-2290
- 49) 寺尾 博・大谷義雄・白木 実・山崎正枝 (1940): 水稻冷害の生理学的研究. [III] 幼穂發育上の各期に於ける低温障害. 日作紀 12: 177-195
- 50) 鳥山国土・和田純二 (1959): 東北地方で栽培されている水稻主要品種の耐冷性. 農及園 34(10): 1577-1578

- 51) 鳥山国土 (1962): 水稻品種の耐冷性検定方法並びに耐冷性の遺伝に関する研究. 青森県農試研究報告 (7)
- 52) 常脇恒一郎 (1969): 一代雑種コムギの育成に関する研究. 育種学最近進歩 10: 3-21
- 53) 渡辺好郎・坂口 進・工藤政明 (1968): ビルマ稲 Lead Rice の細胞質を有する雄性不稔稲について. 育種 18 別冊 2: 77-78
- 54) 山形県農作物品種審議会資料 (1964): 水稻奨励品種決定調査資料
- 55) 山形県農作物品種審議会資料 (1966): び系糯60号

Summary

Genetic male sterility in such autogamous crops as rice has been applied neither to plant breeding nor to commercial production of hybrid seeds before.

According to the results of the present examination, it has been revealed that partially male-sterile rice is a resultant of recessive genes, and its fertility is restored by allelic dominant genes. And further, one of the dominant genes is assumed to be fertility-restoring cool-tolerant gene.

Testing of cool-tolerance depending upon presence or absence of the fertility-restoring cool-tolerant gene has been brought to trial by this author. In actual procedure this method depends on the patterns of segregation between fertile and sterile phenotypes in F_2 population which is derived from the mating between a test line and a partially male-sterile line. The assortment is done on the basis of each rate of unfertilized spikelets per plant in F_2 population. The assortment is not always easy, for there frequently occur natural crossing on genetic male-sterile spikelets and continuous variation of this character in F_2 generation.

Similar male-sterile spikelets appear on cool-susceptive rice panicles treated with low temperature.

Details are described as follows.

1. Characteristics of genetic male-sterile rice

One of remarkable characteristics is abnormal pattern which appears in pollen sac. Several abnormal patterns are able to be observed with a microscope.

Tapetal hypertrophy easily appears in chilled young spikelets, and moreover it occurs on young panicle wrapped in the sheath when this panicle is injected IAA-solution.

Abnormal pattern under low temperature forms tapetal hypertrophy, but under room or high temperature it is transformed into necrosis in the genetic male-sterile anther.

Giant body with numerous nuclei is another abnormal pattern, and it is assumed that the origin of this body will be pollen mother cell.

Natural crossing incidental to the genetic and cool-induced male-sterile panicles of rice is based on fertilization with pollen of neighbouring fertile plants. In general, frequency of natural crossing per plant in F_2 population increases relatively to the number of male-sterile spikelets and the rate of unfertilized spikelets per plant.

Assortment of F_2 population into two phenotypes, viz. genetic fertile and genetic male-sterile phenotypes, is done on the basis of the rate of unfertilized spikelets per plant of the population. The line of demarcation of two phenotypes has been inquired into genetic male-sterile parent or incompletely fertile "Bufu-mochi-8".

The actual procedure is as follows: -minimal percentage of unfertilized spikelets within 20 or 30 samples of the genetic male-sterile parent or the maximal confidence limit of population mean calculated with samples of "Bufu-mochi-8" is available to the limiting point that demarcates two phenotypes.

When the fertile phenotype is assorted into completely fertile and incompletely fertile groups, the minimal confidence limit calculated in "Bufu-mochi-8" or the half of minimal percentage calculated with samples of the genetic male-sterile parent seems to be applicable in this respect.

Male-sterile spikelets appeared on chilled rice panicles under low temperature, and their behavior in natural crossing was similar to the genetic male-sterile spikelets, where most of abnormal patterns in pollen sacs were tapetal hypertrophy.

2. Causal genes of genetic male sterility of rice and their allelic fertility-restoring genes

In this study, five recessive genes have been assumed to be causal genes of genetic male sterility.

Md and Ms_1 are complementary fertility-restoring genes. Ms_2 and Ms_3 are also complementary genes.

Ms_4 is responsible for restoration of fertility to genetic male-sterile rice, and found in all cool-tolerant commercial varieties in Tohoku region of Japan.

Complementary restoration by Ms_2 and Ms_3 is not so extreme as $Md+Ms_1$ or Ms_4 with Ms_1 .

Homozygote of md that is one of the recessive genes expresses dwarf. Dwarf homozygote of md was firstly recognized in a F_2 population which was derived from the cross between the partially male-sterile line and paddy variety "Sasa-shigure".

By employing some marker genes of NAGAO and TAKAHASHI, this study indicated that Ms_4 belongs to the second or eleventh linkage group, and ms_1 or ms_3 belongs to the fourth linkage group.

Gene analysis in this phase of studies has been carried out, basing upon a ratio of segregation in a hybrid between partially male-sterile line which originated from Norin No. 41 or "Bufu-mochi-8" and commercial paddy variety in Tohoku region of Japan.

According to the results of hybridization employing md -dwarf line with a partially male-sterile character, it was revealed that Md and Ms_1 were complementary in fertility-restoration.

3. Cool-tolerance owing to presence or absence of Ms_4

According to gene analysis as given above, Ms_4 is found in commercial rice

varieties which belong to cool-tolerant, and more tolerant or the most tolerant classes, where the gene is assumed to be responsible for the cool-tolerance of rice as well as for the restoration of fertility of genetic male sterile rice. So Ms_4 should be a fertility-restoring cool-tolerant gene as far as the present studies are concerned.

タペート肥大

1

タペート異常 (b)

4

タペート (c)

7

タペート肥大

2

タペート異常 (b)

5

タペート異常 (c)

8

タペートの
重なり合い

3

タペート異常 (b)

6

middle layer から
離れたタペート

9

(c) イーゼル

7

(d) 常異イーゼル

4

大眼イーゼル

1

(c) 常異イーゼル

8

(d) 常異イーゼル

2

大眼イーゼル

5

middle layer から
分離したイーゼル

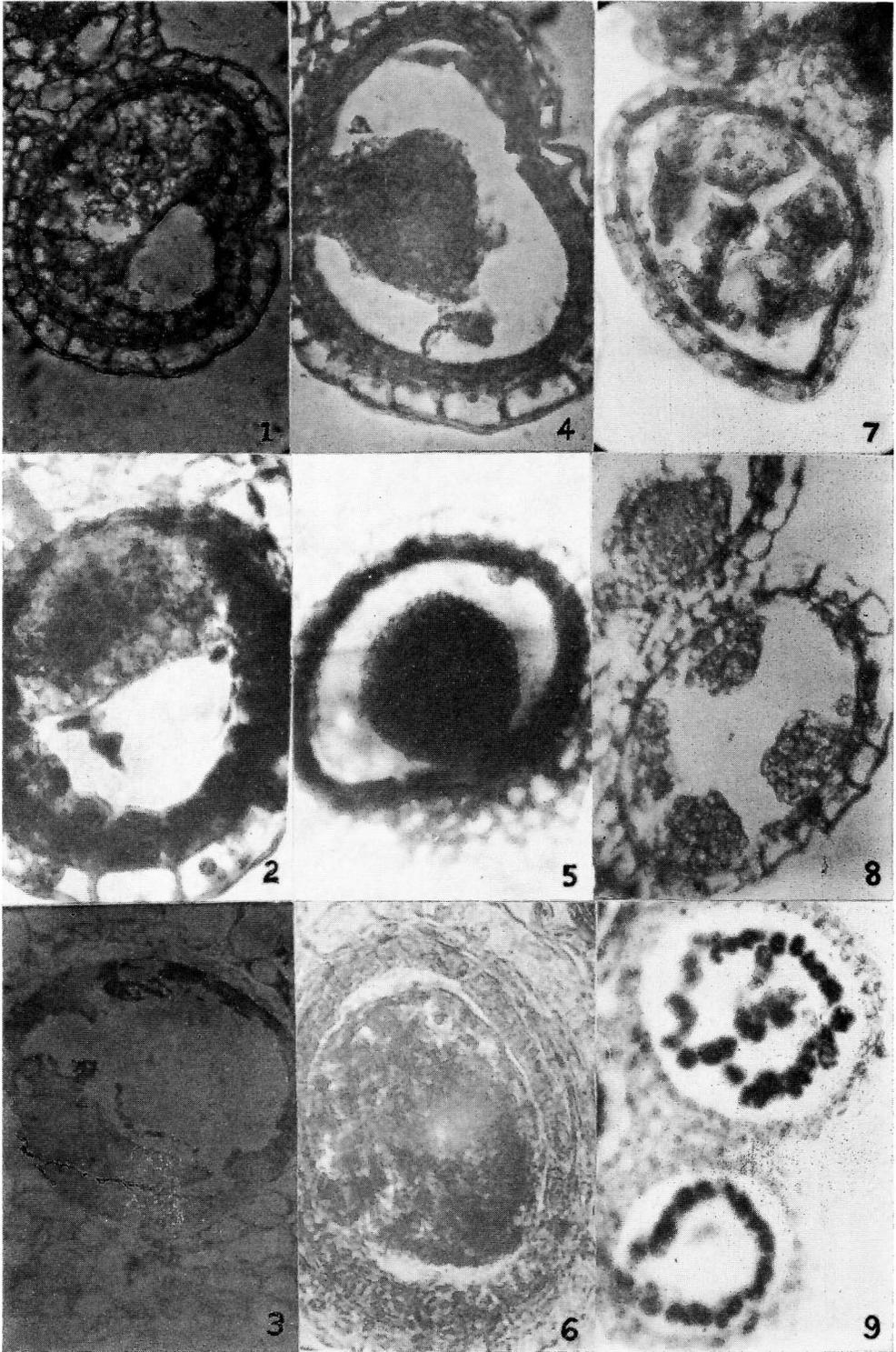
9

(d) 常異イーゼル

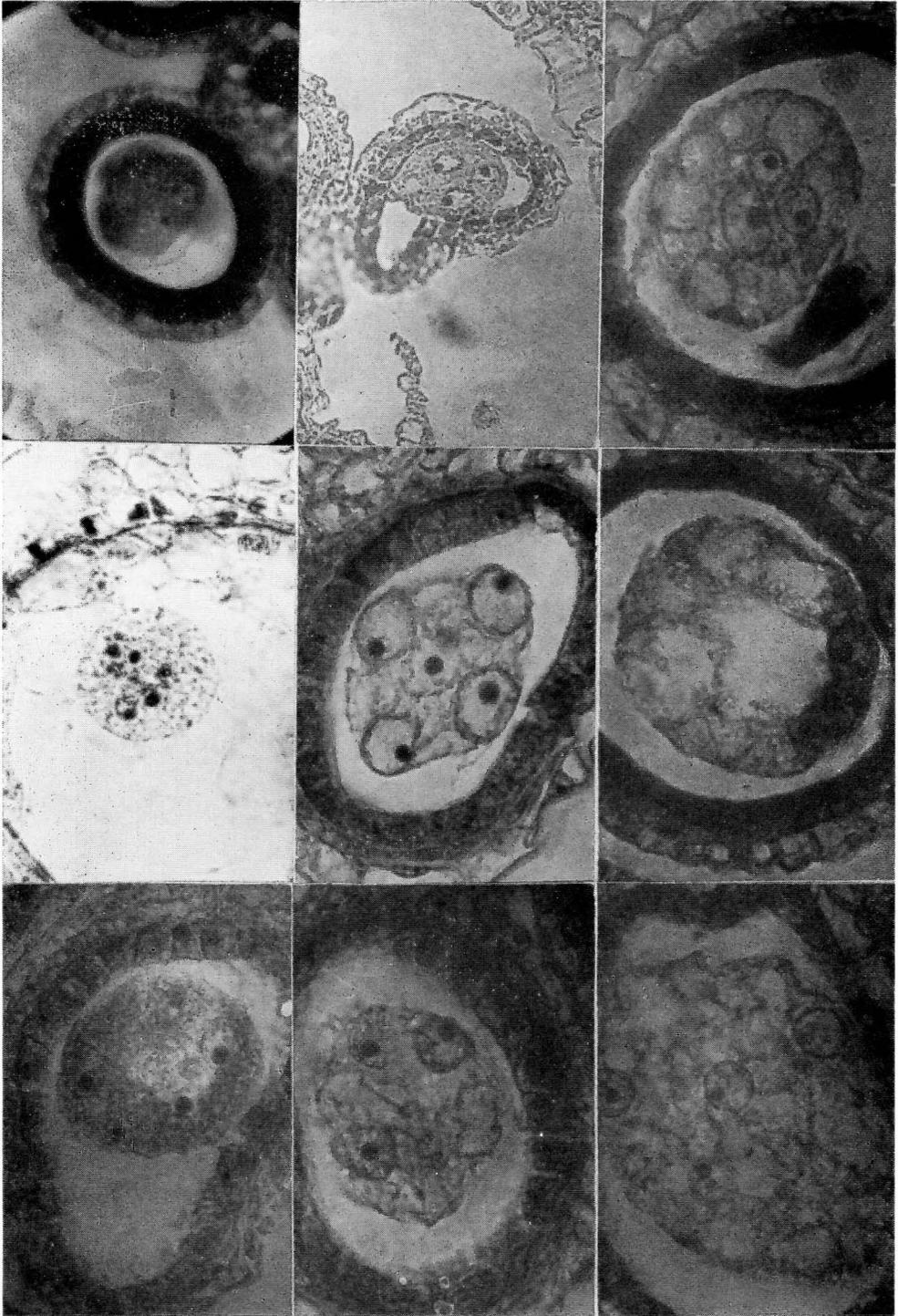
6

イーゼルの
重なり合わせ

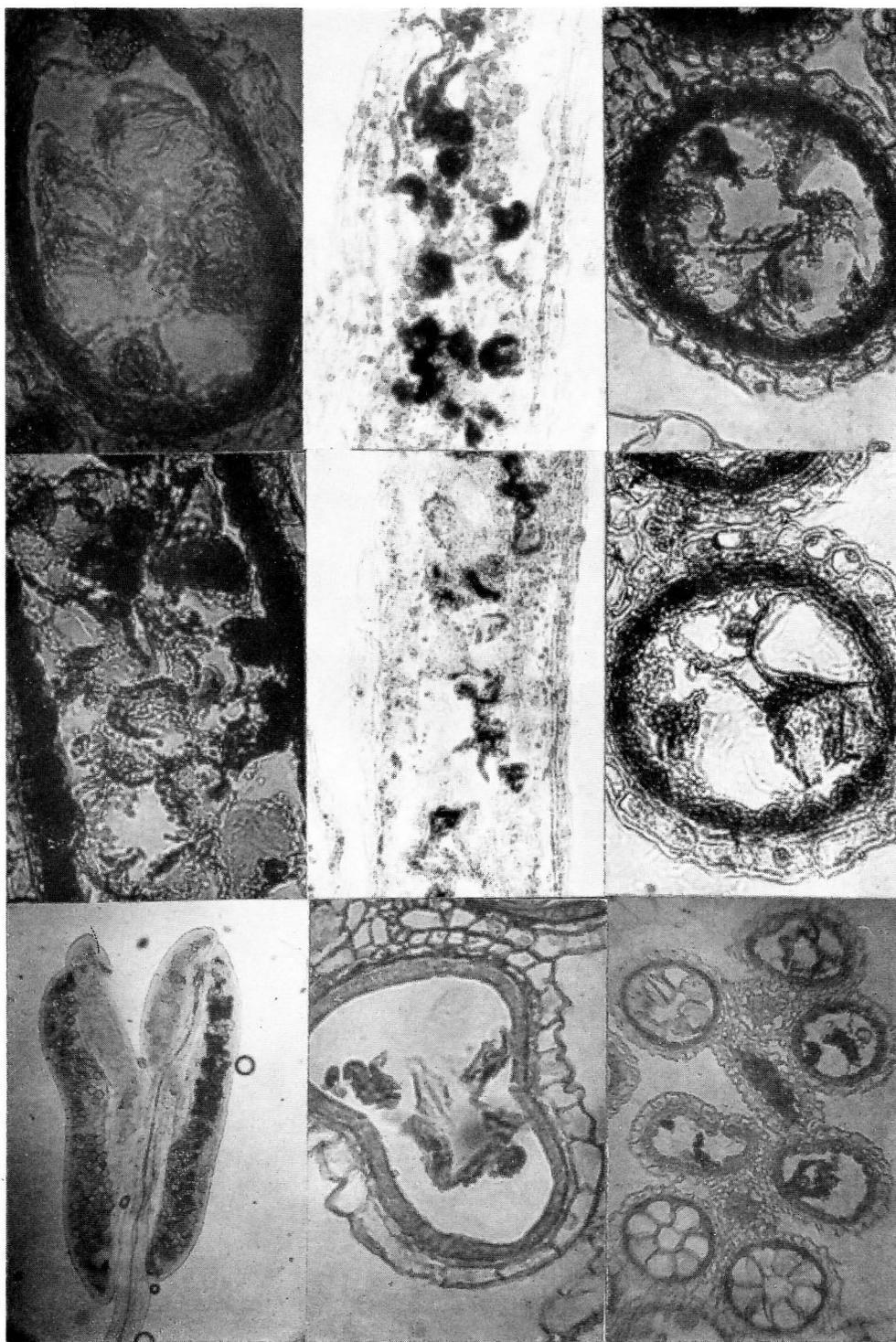
3



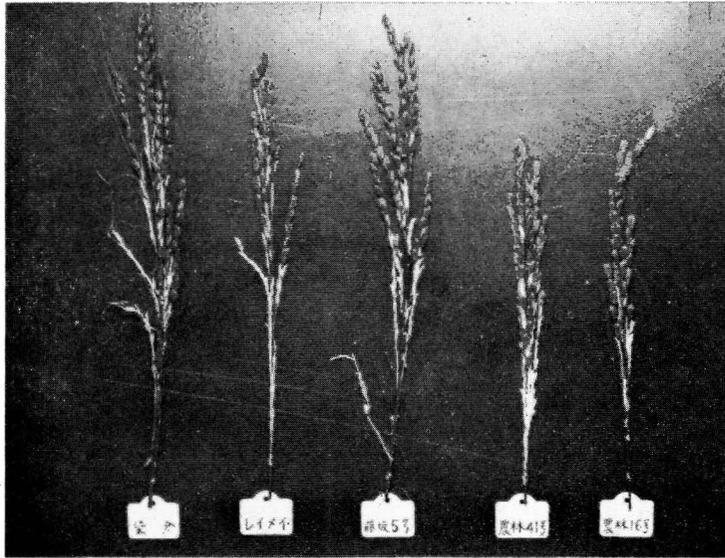
I. タペト異常



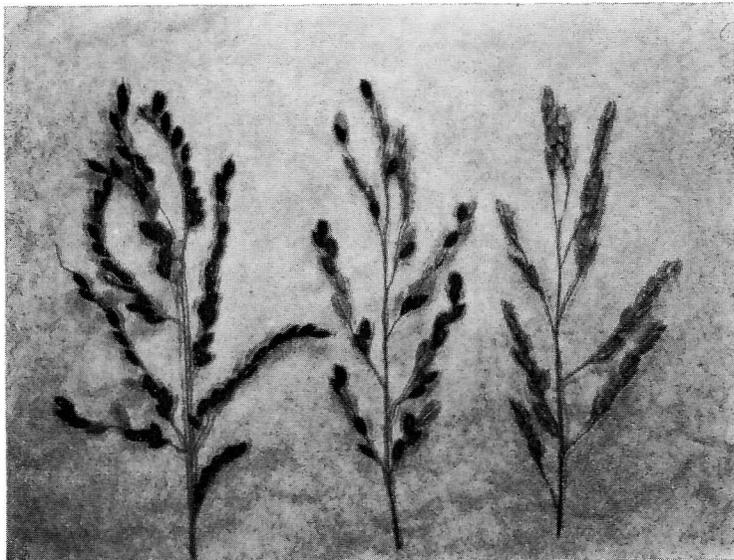
Ⅱ. 多核性巨体



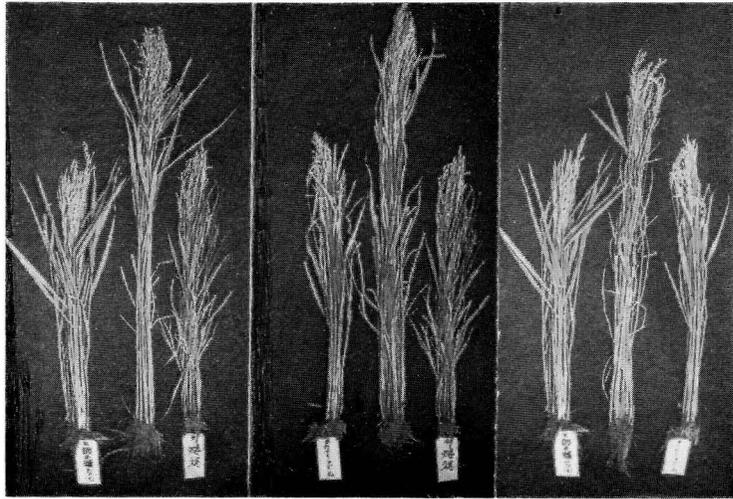
Ⅲ. 花粉嚢内の壊疽



IV. IAA 水溶液による下方穎花群発育停止の穂



V. 温度処理後の遺伝的部分雄性不稔稲の穂
左：30°C 無冷害，中：20°C 部分冷害，右：15°C 完全冷害



VI.

F_1

 部不糯 5 (2) × 矮性・稔稻 (*md* ホモ)

F_1

 カマイラズ d_2 × 矮性・稔稻 (*md* ホモ)

F_1

 部不糯 5 (2) × カマイラズ d_2