

# 各種のてん菜細胞質雄性不稔に関与する花粉稔性回復遺伝子の同定

誌名	てん菜研究会報 = Proceedings of the Sugar Beet Research Association
ISSN	09121048
著者	三上, 哲夫 木下, 俊郎 高橋, 萬右衛門
巻/号	17号
掲載ページ	p. 127-133
発行年月	1976年3月

# 各種のてん菜細胞質雄性不稔に関与する 花粉稔性回復遺伝子の同定

三上哲夫・木下俊郎・高橋萬右衛門

(北大農)

## 1. 緒言

てん菜の雄性不稔細胞質には、自然集団起源のもの、外に放射線誘起のものがある。誘起型細胞質はいずれも自然発見のS細胞質とは異型で、しかも少なくとも $S_1, S_2, S_3$ 及び $S_4$ の4型に類別し得ることが、夫々に対応する稔性回復核遺伝子の作用様式の分析を通じて明らかになった。

(三上・木下・高橋 1975)

本試験は各不稔細胞質について、夫々に作用を現わす稔性回復遺伝子の異同を調べることにより、細胞質間の異型性を検証しようとしたものである。遺伝解析は現在継続中であるが、 $S_2, S_3$ 及び $S_4$ の3種の細胞質に関してこれ迄に得られた成績をこゝに取纏めて報告する。

尙、今回供試した検定系統の一部は農林省北海道農業試験場てん菜部より戴いた。同部の御厚意に対し深謝の意を表す。

## 2. 実験材料及び方法

供試した雄性不稔系統は放射線誘起の細胞質突然変異系統 $r-60$ 、 $r-114$ 及び $r-165$ の3種である。検定交雑に当たっては各不稔系統より完全不稔型個体を選び母本とし、これ等にS細胞質型系統に対するO型の $W162-6:1$ 及び $TK81-O:1$ を花粉親として配したが、 $W162-6:1$ は自家受精遺伝子並びに着色形質に関する優性の標識遺伝子を、また $TK81-O:1$ は単胚遺伝子を夫々保有する検定親個体である。

尙、本報告においては稔性回復核遺伝子に、 $Rf$ に一連のアラビア数字を付した記号を与えることにし、既知の $X, Z$ もこれに倣って各々 $Rf_1, Rf_2$ とした。

雄性不稔型の分類は、従来の基準(Nagao & Kinoshita 1962)に拠った。

## 3. 実験結果

作出系統 $r-60$ 及び $r-165$ より完全不稔型(C.S.)個体を選び母本とし、これらにO型個体 $W162-6:1$ を交雑したところ、次代( $F_1$ )にはC.S.型の外に正常型(N)、部分不稔-a型(S.S.a)及び部分不稔-b型(S.S.b)の夫々が分離した。 $W162-6:1$ は、これをS細胞質を有するC.S.型個体と交雑するならば、次代は全て完全不稔型となりS細胞質型系統に対するO型( $Nrf_1rf_1rf_2rf_2$ )であることが、既に確認されている(三上・木下・高橋1975)。故にこゝに認められた稔性の回復は同O型個体にヘテロで保持されていたところの、 $Rf_1$ 及び $Rf_2$

---

MIKAMI, T., KINOSHITA, T. and TAKAHASHI, M. (Fac. Agr., Hokkaido Univ., Sapporo): Genic identification on pollen restoring genes in the crossings with male sterile mutants of sugar beets.

以外の遺伝子の分離に因ると看做される。

次いでこれらの遺伝子の対数や作用の仕方を確めるためにF<sub>1</sub>, F<sub>2</sub> 両代での 雄性不稔型の分離様式を調査した。その結果,  $\gamma-60-213:69$  C. S.  $\times$  W162-6:1 の組合せにおいては, F<sub>1</sub> で N+S. S. a:S. S. b:C. S. = 3:1:4 また F<sub>2</sub> では N型 F<sub>1</sub> 個体の自殖により 9:3:4 更に N型と C. S. 型の姉妹交雑によって 1:1:2 なる分離が夫々生じた。( Table 1-a )

Table 1. F<sub>1</sub> and F<sub>2</sub> segregations of male sterility in the crosses between

C. S. type plants from  $\gamma$ -lines and a 'O' type plant, W162-6:1

a) Cross :  $\gamma-60-213:69$  (S<sub>2</sub>) \* C. S.  $\times$  W162-6:1

male sterility		N+S. S. a	S. S. b	C. S.	Total	Goodness of fit		
Genotype		Rf <sub>4</sub> Rf <sub>5</sub>	Rf <sub>4</sub> rf <sub>5</sub>	rf <sub>4</sub> Rf <sub>5</sub> rf <sub>4</sub> rf <sub>5</sub>		$\chi^2$	d. f.	P
F <sub>1</sub>	Obs.	38	15	40	93	2.17	2	0.3-0.5
	Cal. (3:1:4)	34.88	11.63	46.50	93.01			
N ⊗ **	Obs.	159	63	100	322	7.54	2	0.02-0.05
	Cal. (9:3:4)	181.13	60.38	80.50	322.01			
N ⊗	Obs.	268	87	107	462	0.88	2	0.5-0.7
	Cal. (9:3:4)	259.88	86.63	115.50	462.01			
F <sub>2</sub>	Obs.	206	81	128	415	9.02	2	0.01-0.02
	Cal. (9:3:4)	233.44	77.81	103.75	415.00			
C.S. $\times$ N	Obs.	41	40	116	197	6.23	2	0.02-0.05
	Cal. (1:1:2)	49.25	49.25	98.50	197.00			

b) Cross :  $\gamma-165-461:203$  (S<sub>3</sub>) C. S.  $\times$  W162-6:1

Male sterility		N+S. S. a	S. S. b	C. S.	Total	Goodness of fit		
Genotype		Rf <sub>6</sub> rf <sub>7</sub>		rf <sub>6</sub> rf <sub>7</sub>		$\chi^2$	d. f.	P
F <sub>1</sub>	Obs.	26	1	22	49	0.51	1	0.3-0.5
	Cal. (1:0:1)	27		24.50	49.00			
N ⊗	Obs.	212	22	97	331	3.27	1	0.05-0.1
	Cal. (3:0:1)	234		82.75	331.00			
F <sub>2</sub>	Obs.	112	17	123	252	0.14	1	0.7-0.8
	Cal. (1:0:1)	129		126.00	252.00			

\* Type of cytoplasm

\*\* Selfed.

従って $S_2$ 細胞質には、少なくとも2対の回復遺伝子 $Rf_4Rf_5$ が作用し、これら2因子の内一方の劣性アレル( $rf_4$ )は他方の優性アレル( $Rf_5$ )に対し上位に働いていることが判る。これは $r-60$ について別途に行った交雑試験の結果(三上・木下・高橋 1975)とも一致するところであり、かかる遺伝子仮定に基づくならば花粉親W162-6:1の遺伝子型は $Rf_4rf_4Rf_5rf_5$ としなければならない。

一方、 $r-165-461:203$  C. S.  $\times$  W162-6:1の組合わせでは、 $F_1F_2$ 両代を通じて少数の部分不稔型(S. S. b)個体が析出したものゝ、これらを稔性回復型(N及びS. S. a)と併せるならば、単遺伝子分離と看做して良い成績が得られた。(Table 1-b)  $r-165$ に関しては先に行った交雑試験(三上・木下・高橋 1975)で $N+S. S. a:S. S. b:C. S.=12:3:1$ 型の $F_2$ 分離(2因子分離)が得られているが、これら2因子( $Rf_6, Rf_7$ )の内、上位に作用する座 $Rf_6$ にのみ遺伝子分離が生じた場合、別言すればW162-6:1が $Rf_6rf_6rf_7rf_7$ なる遺伝子構成の場合には当然単因子分離が期待される筈であり、既往の2因子仮説の下で矛盾なく今回の結果を説明し得る唯、僅か乍らもS. S. b型個体が析出した原因については今後の検討に俟たねばならない。

以上の成績に基づくなら、W162-6:1にヘテロ型で保持されていた $Rf_4Rf_5$ 及び $Rf_6$ はS細胞質に作用する2遺伝子 $Rf_1, Rf_2$ とは種類が異なり、更にこれら3種の遺伝子はS細胞質下では稔性回復作用を示さぬ故に、 $S_2$ 及び $S_3$ はSとは異型細胞質であるとしなければならぬことになる。また、 $S_2, S_3$ 両細胞質についても作用遺伝子の内少くも一体は種類を異にしており、互いに異型である可能性が高い。

Table 2. Combined segregations between the gene for plant coloration and the gene for pollen restoration

Cross :  $r-60(S_2) \times C. S. \times W162-6:1 F_2$

Type of cross	Plant color Male sterility	Colored		Colorless		Total	Fitness for ind. ratio			Linkage phase	R. C. V. %
		N-S. S. b	C. S.	N-S. S. b	C. S.		$\chi^2$	d.f.	P		
N $\otimes$ **	Obs.	161	78	61	22	322	7.56	3	0.05-0.1	c	54.2
	Cal. (3:1)(3:1)	181.13	60.38	60.38	20.13	3220.2					
N $\otimes$	Obs.	252	78	103	29	462	4.19	3	0.2-0.3	c	51.3
	Cal. (3:1)(3:1)	259.88	86.63	86.63	28.88	4620.2					
N $\otimes$	Obs.	209	98	78	30	415	8.43	3	0.02-0.05	c	52.8
	Cal. (3:1)(3:1)	233.44	77.81	77.81	25.94	4150.0					
C. S. $\times$ N	Obs.	64	90	17	26	197	7.28	3	0.05-0.1	c	51.6
	Cal. (1:1)(3:1)	73.88	73.88	24.63	24.63	1970.2					

Cross :  $r-165(S_3)C. S. \times W162-6:1 F_2$

N $\otimes$	Obs.	192	76	42	21	331	9.80	3	0.02-0.05	c	46.7
	Cal. (3:1)(3:1)	186.19	62.06	62.06	20.69	3310.0					
C. S. $\times$ N	Obs.	104	100	25	23	252	4.91	3	0.1-0.2	c	49.2
	Cal. (1:1)(3:1)	94.50	94.50	31.50	31.50	2520.0					

\* Type of cytoplasm

\*\* Selfed

尚, 兩交雜組合せで分離をみた回復遺伝子はいずれも茎葉及び母根に関する着色遺伝子とは独立関係にあった。( Table 2 )

Table 3. F<sub>1</sub> and F<sub>2</sub> segregations of male sterility in the cross between a C.S. type plant from  $\gamma-114$  and a 'o' type plant, TK81-O:1

Cross :  $\gamma-114-778:1(S_4)^* C.S. \times TK81-O:1$

Male sterility		N+S.S.a	S.S.b	C.S.	Total	Goodness of fit		
Genotype		$Rf_8 Rf_9$	$Rf_8 rf_9$ $rf_8 Rf_9$	$rf_8 rf_9$		$\chi^2$	d. f.	P
F <sub>1</sub>	Obs.	32	68	60	160			
	Cal. (1:2:1)	40.00	80.00	40.00	160.00	13.40	2	0.01-0.001
F <sub>2</sub>	N×N Obs.	26	16	6	48			
	Cal. (9:6:1)	27.00	18.00	3.00	48.00	0.08	1**	0.7-0.8
	C.S.×N Obs.	36	65	40	141			
	Cal. (1:2:1)	35.25	70.50	35.25	141.00	1.09	2	0.5-0.7
C.S.×N Obs.	14	27	16	57				
Cal. (1:2:1)	14.25	28.50	14.25	57.00	0.30	2	0.8-0.9	

\* Type of cytoplasm

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

Table 4. Combined segregations between the gene for monogerm and the gene for pollen restoration in F<sub>2</sub> populations of the cross  $\gamma-114 C.S. \times TK81-O:1$

Type of cross	Germ type	Multigerm		Monogerm		Total	Fitness for ind. ratio			Linkage phase	R. C. V. %
	Male sterility	Fertile	Sterile	Fertile	Sterile		$\chi^2$	d. f.	P		
N×N	Obs.	17	14	9	8	48					
	Cal. (9:7)(3:1)	20.25	15.75	6.75	5.25	48.00	2.91	3	0.3-0.5	r	51.8
C.S.×N	Obs.	70	28	31	12	141					
	Cal. (3:1)(3:1)	79.31	26.44	26.44	8.81	141.00	3.13	3	0.3-0.5	r	49.5
C.S.×N	Obs.	28	12	13	4	57					
	Cal. (3:1)(3:1)	32.06	10.69	10.69	3.56	57.00	1.21	2*	0.5-0.7	r	45.3

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

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

かゝる細胞質間の異型関係は  $S_4$  と  $S$  の両者間にも見出された。Table 3 に示す如く、O 型個体 TK81-0:1 ( $Nrf_1, rf_1, rf_2, rf_2$ ) は  $S_4$  細胞質を保有する完全不稔型個体に対して O 型となっており、 $r-114-778:1C.S. \times$  TK81-0:1 の  $F_1, F_2$  両代における雄性不稔型の分離様式は  $S_4$  に作用する 2 対の補足遺伝子  $Rf_8$  及び  $Rf_9$  が花粉親にヘテロ型 ( $Rf_8, rf_8, Rf_9, rf_9$ ) で含まれていたこと、従ってこれら 2 因子は共に  $Rf_1$  或いは  $Rf_2$  とは種類が異なることを示唆している。また同交雑組合せの  $F_2$  で稔性回復性と胚数性との間に明らかな連鎖関係が認められなかったことは  $Rf_8$  及び  $Rf_9$  が単胚遺伝子  $m$  と連鎖する  $Rf_1$  とは別種の遺伝子であるとする推定を可能にするものであろう (Table 4)。

以上の交雑実験を通じて理論値に対する適合度の必ずしも高くない場合が一部にみられたが、これは前報 (三上・木下・高橋 1974) にも指摘した如く、花粉稔性の回復には環境要因や、基本遺伝子以外の種々の遺伝要因、特に変更遺伝子等の影響があるためであろう。

稔性回復核遺伝子並びに不稔細胞質型に関し、これ迄に明らかとなった異同の関係を括めて図示すると Fig. 1 の如くとなる。

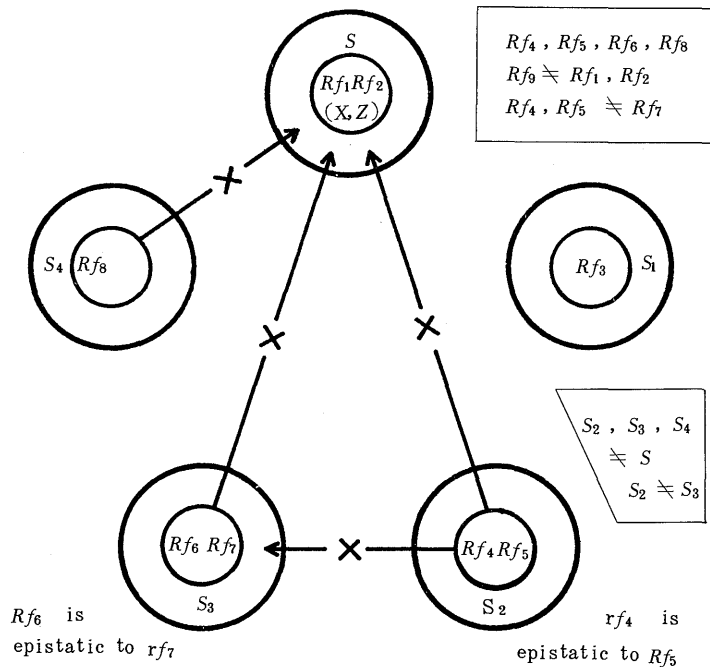


Fig. 1. Identification of pollen restoring genes between different types of cytoplasm

#### 4. 論議及び綜括

本報告では、放射線誘起並びに自然発見の雄性不稔細胞質に夫々作用を現わす花粉稔性回復核遺伝子の異同を検討したが、ここに扱った  $S_2, S_3$  及び  $S_4$  細胞質に関する限り、 $S$  細胞質に対する  $Rf_1$  及び  $Rf_2$  がこれらにも共通に作用していることを示す成績は得られず、寧ろコムギヤトウモロコシの事例に似て各細胞質には独自の稔性回復遺伝子の組が特異的に対応する如くであった。しかし、

コムギあるいはトウモロコシにおいては細胞質や稔性回復核遺伝子に関する遺伝変異を、異属、異種及び遠縁品種に求めなければならず(木原1970, Beckett 1971), てん菜の場合とはその点で様相を異にしている。即ち、てん菜では突然変異によって異型不稔細胞質が同一の系統中に誘起せしめられ、しかも夫々に対応する稔性回復核遺伝子も既存のO型系統に広く維持されているようであった。

従って、これらのO型から稔性回復核遺伝子の各組について劣性型あるいは優性型に固定した個体を選抜することにより、各不稔細胞質型系統に対するO型(雄性不稔維持親)あるいはRf型(稔性回復親)を育成することも可能であり、これらは今後更に人為誘起の不稔細胞質間の異同を検証する際に望ましい検定系統となろう。

また、かゝる遺伝子型の系統を育成することは将来複数の異型不稔細胞質を育種的に利用せんとする場合にも不可欠である。

#### 引用文献

- 1) Beckett, J. B. (1971): Classification of male-sterile cytoplasm in maize (*Zea mays* L.). *Crop sci.* 11: 724-727.
- 2) 木原均(1970): 古典細胞遺伝学者の回顧と展望(5) 遺伝24: 30-37.
- 3) 三上哲夫, 木下俊郎, 高橋萬右衛門(1974): 各種のてん菜細胞質雄性不稔における花粉稔性の回復性と単胚性の関係(予報), てん菜研究報告, 補巻16: 75-81.
- 4) 三上哲夫, 木下俊郎, 高橋萬右衛門(1975): 放射線誘起のてん菜雄性不稔細胞質にみられた遺伝的変異性, 北大農学部紀要(印刷中)
- 5) Nagao, S. and T. Kinoshita (1962): Causal genes and character expression of male sterility in beets. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.* 52: 51-69.

## Summary

The present paper dealt with the identification of nuclear genes required for pollen restoration under the different types of male sterile cytoplasm which were induced by gamma-irradiation from *N* cytoplasm.

The results obtained were as follows:

- (1) A test plant used as the pollen parent, W162-6:1 possessed the genotype known as  $N \ rf_1 \ rf_1 \ rf_2 \ rf_2$  and was used for the crossings with complete sterile plants from  $\gamma$ -60 and  $\gamma$ -165. Because the offsprings ( $F_1$ ) of the both crosses segregated into normal (N), partial sterile (S.S.a), sterile (S.S.b) and complete sterile (C.S.), the pollen parent was heterozygous for *Rf* genes other than  $Rf_1$  and  $Rf_2$ , which correspond to *S* cytoplasm and denoted as *X* and *Z*, formerly.
- (2) Segregation modes in progenies ( $F_1$  and  $F_2$ ) of the cross,  $\gamma$ -60-213: 69 C.S.  $\times$  W162-6:1, satisfied the postulation on the genes,  $Rf_4$  and  $Rf_5$  which show an epistatic relation (Table 1-a).
- (3) In the segregated populations from the cross,  $\gamma$ -165-461:203 C.S.  $\times$  W162-6:1, it was assumed that one of the two genes,  $Rf_6$  and  $Rf_7$  was responsible for the pollen restoration (Table 1-B). As an independent relation was recognized among three sets of the pollen restoring genes for  $S$ ,  $S_2$  and  $S_3$  cytoplasm, the genotype of W162-6:1 was estimated as homozygous recessive for  $Rf_1$ ,  $Rf_2$  and  $Rf_7$ , and heterozygous for  $Rf_4$ ,  $Rf_5$  and  $Rf_6$ , respectively, ( $N \ rf_1 \ rf_1, rf_2 \ rf_2, Rf_4 \ rf_4, Rf_5 \ rf_5, Rf_6 \ rf_6, rf_7 \ rf_7$ ).
- (4) In the crossing experiment between  $\gamma$ -114-778:1 C.S. and TK81-0:1, it was confirmed that the complementary genes for  $S_4$  cytoplasm were different with those for *S* cytoplasm and assigned  $Rf_8$  and  $Rf_9$  (Table 3). Further, an independent association was established between the pollen restoring gene or genes and the gene for monogerm character (Table 4).
- (5) The identification on the genes and cytoplasm are indicated diagrammatically in Fig. 1, showing that the relations of the specific set of pollen restoring genes corresponds to the specific cytoplasm.