

作物の育種・その理論と応用(6)

誌名	農業技術
ISSN	03888479
巻/号	3210
掲載ページ	p. 441-444
発行年月	1977年10月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



細胞質雄性不稔の誘起と育種的利用の基礎

—講座 作物の育種・その理論と応用 6—

木下俊郎

タマネギ、トウモロコシ、テンサイといった他家受精作物では、ヘテロシス利用の育種が進められ、雑種子の大量生産のために、遺伝的雄性不稔性が利用されている。

ところが、トウモロコシで広く利用されていたT型雄性不稔細胞質が2種の病害(ごま葉枯病とyellow leaf bleight)に罹病性であることが判り、1970年代には更にこれらの病害が全世界的にまん延してT型細胞質は利用不能に陥り、再び人為除雄法による雑種作成に逆戻りせざるを得なくなった。このような雑種トウモロコシの教訓にもとづくならば、雄性不稔を利用する前にまずその遺伝学的基礎を究める必要があり、有用な不稔細胞質を誘起せしめて育種素材を殖やすことも重要となった。

1. 遺伝的雄性不稔の種類と利用

雄性不稔性は遺伝的機構により通常3種に分けられる^{2,3)}。各型の育種的利用法を第1図に示す。雄性不稔系統をA系統、雄性不稔維持のための花粉親をB系統、また一代雑種の花粉親系統をC系統と名付ける。

遺伝的雄性不稔の育種的利用に当っては、その前提として次の諸条件が満たされることが必要である。

- (1) ヘテロシスによる生産量の増加等の農業上の利益が大きいこと
- (2) 種子生産を目的とする作物にあっては、F₁雑種個体の種子稔性を何らかの方法で完全に回復させ得ること
- (3) 自家受精を原則とする作物では、雄性不稔となった場合、他家受粉率が高められるような開花習性や花器構造を有すること
- (4) 虫媒花では、雄性不稔であっても、昆虫類の訪花率が余り変らないこと
- (5) 他の方法(自家不和合性や除雄剤利用等)によるよりも効率がよく、しかも利用法が容易であること
- (6) 雄性不稔に関する細胞質遺伝要因や、核遺伝子と連鎖する農業上不利な遺伝形質をもたないこと
- (7) 種子生産のコストに比べて、ヘテロシスによる

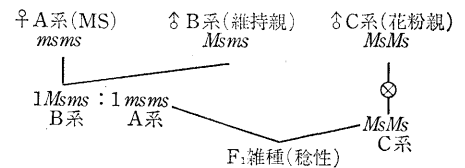
経済的利益が優れること

1) 核遺伝子型雄性不稔性 細胞質とは関係なく、単純劣性あるいは複数の核遺伝子支配による雄性不稔性である。イネ、オオムギを始め、多数の作物で報告例がある。育種的利用法は第1図aに示す。単純劣性遺伝子(*ms*)が関与する場合には、A×Bの次代に最大限50%の不稔性しか期待出来ないで、残りの雄性稔性型を何らかの方法で除去する必要がある。*ms*と連鎖する標識形質で、幼苗時に発現するものを使えば、雄性稔性型を早期に除去するのに役立つ。不稔性は劣性形質なので、雑種F₁では稔性回復型になる。

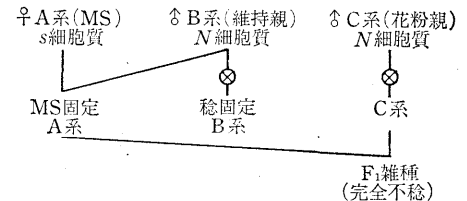
オオムギ及びコムギでは、余剰染色体(extra chromosome)、転座及び*ms*遺伝子の3種を組み合わせて、より能率的な利用法が考案されている^{4,5)}。

2) 細胞質単独型雄性不稔性 細胞質遺伝子のみで支

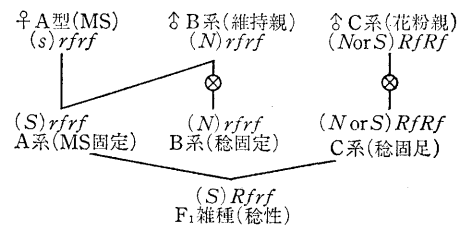
a. 核遺伝子型



b. 細胞質単独型



c. 細胞質-核型



第1図 雄性不稔の育種的利用法 (Frankel, 1977)

- 1) Mercado, A.C. Jr., and R.M. Lantican (1961): Philippine Agriculturist 45 : 235-243.
- 2) Allard, R.W. (1960): Principles of Plant Breeding, pp. 485. John Wiley, N.Y.
- 3) Sears, E.R. (1947): U.S. Dept. Agr. Year book 1943~1947 : 245~266.

- 4) Driscoll, C.J. (1972): Crop. Sci. 12 : 516~517.
- 5) Ramage, R.T. (1965): Crop Sci. 5 : 177~178.

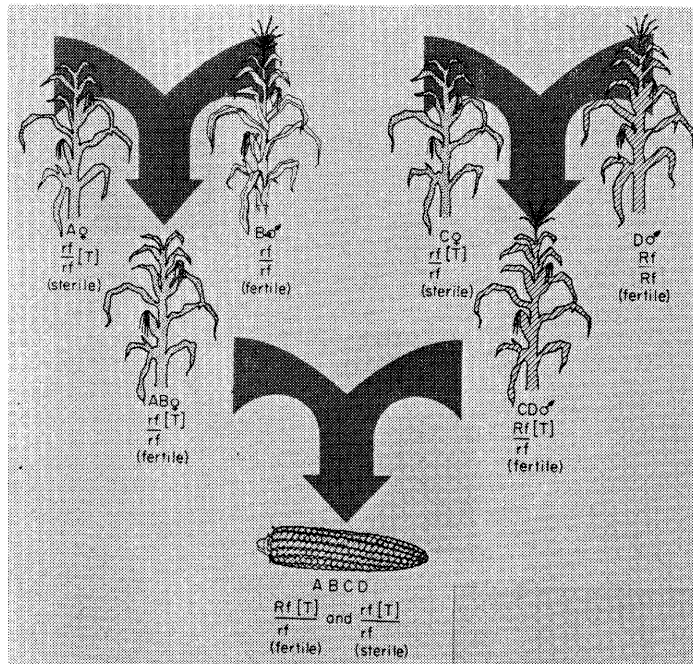
配される雄性不稔性である。S型(不稔)とN型(正常)の2種の細胞質によって、不稔型と稔性型が決まり、利用法(第1図b)はすこぶる簡単である。雑種F₁の細胞質はS型で完全不稔となる。種子を生産対象とする作物では利用し難いが、観賞用植物では、むしろ開花期の延長や花がしおれにくいといった利点を伴うこともある。

3) 細胞質・核遺伝子型雄性不稔性 細胞質型(S)とそれに感受性を示す花粉稔性回復核遺伝子(Rf またはMS)の相互作用によって、種々の程度の部分不稔型や稔性型を生ずる。育種の利用法の最も単純な場合、すなわち、細胞質型がS及びNの2種で、Rfが1種の場合を第1図cに示す。Rfが複数で、かつ遺伝子間の相互作用や、環境条件の影響を受ける時にはBやC系統の育成がむづかしい場合もある。また、雑種種子を大量に採るためには三系交配あるいは複交配によらねばならないので、複交配の採種モデル(トウモロコシ)を第2図に示す。

2. 細胞質雄性不稔性の成因

細胞質雄性不稔性はその成因から同質細胞質型(Auto-plasmy)と異質細胞質型(Alloplasmy)に分けることが出来る。

1) 同質細胞質型 同一品種内、あるいは同一種の自



第2図 トウモロコシの複交配雑種における雄性不稔性の利用 (Sager, 1972)

注) T: 細胞質型, Rf: 稔性回復核遺伝子

然集団内から発見される細胞質突然変異体は同質細胞質型雄性不稔性と呼ばれ、他家受精作物に見出されることが多い。トウモロコシではペルー種起源、アルゼンチン種起源、自殖系33~16起源、USDA種起源、テキサス種起源といった各種の突然変異体があり⁹⁾、これらは花粉稔性回復遺伝子に対する反応の差異から、C、S及びTの3群に分類される⁷⁾。タマネギ及びライムギでも2種の不稔細胞質がある^{8,9)}。テンサイでは、起源の異なる雄性不稔細胞質が各国で用いられているが、O型(MSの維持花粉親)を共通に用いた試験結果から、細胞質型はS型一種とされている¹⁰⁾。この外にもアルファルファ、オーチャード、ソラマメ、タバコ、ダイコン、トウガラシ、トマト、ニンジン、モロコシといった各作物種で見出されている¹¹⁾。

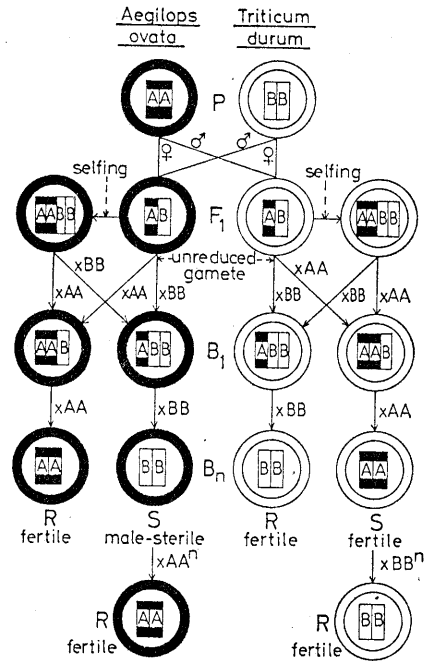
2) 異質細胞質型 a. 属間及び種間交雑: 細胞質内に核と独立の遺伝要因が存在し、それがゲノムによって全く影響を受けないという事実(細胞質の恒常性)はMichaelis (1954)¹²⁾やKihara (1951)¹³⁾による核置換実験によって立証された。第3図には種属間交雑F₁を栽培種へ連続戻し交雑して、核は栽培種と同一で異種の細胞質を有する核置換系統の作成法を示す。一般に雄性不稔性を示す場合が多いが、細胞質によっては草勢の弱体化、出穂遅延、わい小化といった劣悪形質を伴う場合も多い。従って、異質細胞質型不稔性の実用化に当たってはまず、遺伝的有害作用を伴わない異種細胞質を発見することが必要である。

属間交雑の例としては、ライムギ×コムギに由来する雄性不稔コムギの作出例がある¹⁴⁾。ライムギの細胞質は、稔性や草勢の回復に対して、ライムギ由来の染色体が1対必要であった。種間交雑からの作出例は多く、コムギでは、*Triticum*及び*Aegilops*

- 6) Duvick, D.N. (1965): *Advans. Genetics* 13: 2~56.
- 7) Beckett, J.B. (1971): *Crop. Sci.* 11: 724~727.
- 8) Geiger, H.H. and K. Morgenstern (1975): *Theor. Appl. Genet.* 46: 269~276.
- 9) Schweisguth, B. (1973): *Ann. Amélior. Plantes.* 23: 221~233.
- 10) Bosemark, N.O. (1972): *I. I. R. S.* 5: 232~251.
- 11) Edwardson, J.R. (1970): *Bot. Rev.* 36: 341~420.
- 12) Michaelis, P. (1954): *Advans. Genet.* 6: 287~401.
- 13) Kihara, H. (1951): *Cytologia* 16: 177~193.

の近縁種で細胞質置換を行うとほとんどの場合雄性不稔性を示す。その中では *T. timopheevi* の細胞質利用が最も有望であった¹⁵⁾。イネでは *Oryza sativa* × *O. glaberrima* の交雑から *sativa* 品種「アケボノ」の細胞質と *glaberrima* 核を組み合わせて雄性不稔イネが作出された¹⁶⁾。その外にもベコニア (*Begonia*)、トウガラシ (*Capsicum*)、イチゴ (*Fragaria*)、オオムギ (*Horidium*)、アマ (*Linum*)、タバコ (*Nicotiana*)、モロコシ (*Sorghum*)、ブドウ (*Vitis*) 等で作出例がある¹¹⁾。

b. 種内交雑：同一種内の遠縁品種間あるいは生態型を異にする品種間の交雑から作成される雄性不稔性でありこれらを Lacadena¹⁷⁾ は homoplasmic male sterility と名付けた。アマの直立型(tall)と匍匐型(procumbent)の相反交雑実験は細胞質・核遺伝子雄性不稔の遺伝機構を解明した最初の例である¹⁸⁾。



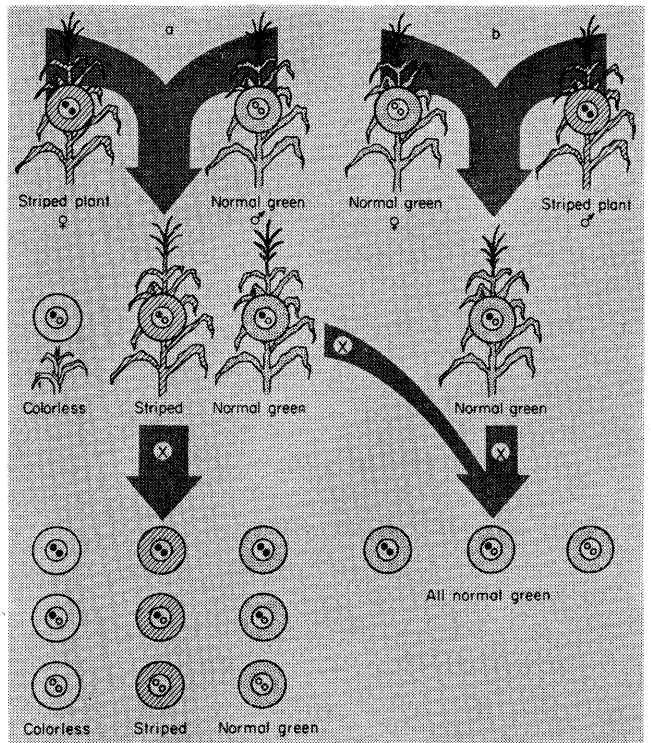
第3図 核置換法 (*Aegilops ovata* × *Triticum durum*) からの置換型(R)と還元型(S)の育成 (深沢, 1967)

注) 黒環: *ovata* 細胞質, 白環: *durum* 細胞質
A: *ovata* ゲノム, B: *durum* ゲノム

イネでは、インド型品種「Chinsurah boro II」よりの細胞質 (*cms-boro*) を日本型品種「台中65号」の核と組み合わせると、異質細胞質型雄性不稔性が作出された¹⁹⁾。またモロコシにおける“milo”細胞質と“kafir”核の組み合わせによる細胞質雄性不稔性²⁰⁾や、ナタネにおけるチサヤナタネの細胞質を利用した雄性不稔性²¹⁾等は実用化されている。同様な例はタマネギ、ヒマワリ、ソラマメ等にもみられる¹¹⁾。

3. 細胞質雄性不稔性の人為的誘発

自然細胞質突然変異体の探索と、遠縁交雑からの細胞質置換による雄性不稔の作出が、これまで細胞質雄性不稔源として役立って来た。しかし今後は、雄性不稔細胞質を人為的に誘発して、細胞質自体の改良を計るといっ



第4図 トウモロコシの *ij* 遺伝子による細胞質遺伝の誘発——*ij* によって変化した斜線のプラズマ型は母本を通してのみ伝達される (Sager, 1972)

注) ・ = *Ij*, ○ = *ij* 遺伝子を示す。

14) Maan, S.S. and K.A. Lucken (1971): J. Hered. 62: 353~355.
15) 常脇恒一郎 (1969): 育種学最近の進歩 10: 3~21.
16) 藪野友三郎 (1974): 育種雑 24(別1): 132~133.
17) Lacadena, J.R. (1968): Genet. Iberica. 20: 195~201.

18) Bateson, W. and A.E. Gairdner (1921): J. Genet. 11: 269~275.
19) Shinjyo, C. (1975): Sci. Bull. Coll. Agr. Univ. Ryukyus, 22: 1~57.
20) Stephens, J.C. and R.F. Holland (1954): Agron. J. 46: 20~23.
21) 志賀敏夫 (1976): 農技研報 D27: 1~101.

た積極的な育種技術を開発することが必要である。

1) 特定の核遺伝子による誘発 Rhoades (1950)²²⁾ はトウモロコシで *iojap* という核遺伝子 (*ij*) により、雄性不稔突然変異を誘発した。*ij* は葉緑素異常に関する遺伝子で、第7染色体に座位を占める。*ij* がホモ接合状態であると、アルビノから縞あるいは緑に至る種々の変異を生ずる。*Ij ij* × *ij ij* の次代では半数が *Ij ij* (緑) となり残りは *ij ij* となる。*ij ij* 型の葉緑素異常体においては、それらのプラスチッド型が第4図に示すように核遺伝子の構成とは無関係に、縞の部分からは必ず縞個体を生じ、母性遺伝を続ける。これは核遺伝子 *ij* によって細胞質内の色素体遺伝子 (プラスチジン) に突然変異を生じたためであろう。同様な現象は雄性不稔性にも生じ、*ij* の mutaplasmic な作用が細胞質突然変異を誘発させたと考えられる。葉緑素異常と雄性不稔性双方の細胞質突然変異は、それぞれ独立に伝達されるから、それらが独立の細胞質遺伝要因に基づくと考えられる。

2) 化学薬品による誘発 a. コルヒチン処理: Erichsen and Ross (1963a, b)^{23, 24)} はモロコシで、幼苗のコルヒチン処理により細胞質突然変異を誘発した。すなわち、 M_1 の突然変異体の次代 M_2 で、5個体の雄性不稔植物を分離した。これらは遺伝様式や細胞学的機構から、品種「Martin」や「Reliance」のA系統(自然起源雄性不稔性)と同様な細胞質型を有することが明らかとなった。Malinovsky ら (1973)²⁵⁾ もこのような作出例を報告している。

b. EB (Ethidium bromide) 処理: アクリフラビン等と同様に、アクリジン化合物に属する。DNAやRNAと結合して、突然変異を誘起する作用を有し、特に酵母ではミトコンドリアDNAに基づく呼吸欠損 (petite) の細胞質突然変異株をほとんど100%誘発できる。またクラミドモナス (*Chlamydomonas*) の細胞質突然変異にも有効に作用する²⁶⁾。

高等植物では、Levy and Ashri (1975)²⁷⁾ がラッカセイを用いて、EMSと異なる突然変異スペクトラムを有する突然変異源であることを確かめた。EBあるいはEMSで生じた草型に関する突然変異体の中には細胞質突然変異によるものが含まれるという。

Burton と Hanna (1976)²⁸⁾ はパームレッドでEBによる種子処理を行った。250及び1,000ppmの濃度で5~40時間浸種し、30分間水洗して播種した。不稔性の誘発頻度は515中1個体(250ppm)及び271中1個体(1,000ppm)の割合で、それぞれ部分あるいは完全不稔型個体及びそれらのキメラ個体が見出された。これらは細胞質突然変異体であったが、その外に核遺伝子について葉緑素突然変異体も得られた。それ故EBは核及び細胞質の両遺伝子に有効に作用する突然変異源であった。

3) ガンマー線による誘発 著者ら (1969)^{29, 30)} は、テンサイの単胚性系統H-19あるいは複胚性系統H-2002の乾燥種子にガンマー線照射を行った。線量率は1.75R/minで処理期間は20日間、総線量は50kRである。その後の実験では20kRまでは発芽にほとんど支障を及ぼさないが、50kR以上では発芽率の低下が著しいことが判った。 M_1 (処理当代) で部分あるいは完全不稔型を生じ、その集団を隔離栽培の下に世代を進めたところ、不稔性は母系を通じて M_4 代に至るまで、毎代50%を超える高頻度で伝達された。 M_2 代に花粉稔性回復を生じた個体と、N細胞質型個体との間で相反交雑を行った結果、第1表に示す如く、細胞質遺伝をすることが明らかとなった。従って不稔性は持続変異のようなものでなく細胞質突然変異であった。このような人為作出の雄性不稔系統 (γ -系統) は、H-19の M_1 の14個体中から3系、H-2002の M_1 の195個体中からも4系統得られた。それらの有する細胞質は自然起源のS型とは異型であることも判った。トウモロコシの雄性不稔性やラッカセイの草型でも、ガンマー線照射により細胞質突然変異体が見出されているという³¹⁾。

(北海道大学農学部教授)

第1表 ガンマー線誘発の雄性不稔系統中のN型と正常細胞質型系統間の正逆交雑次代における不稔型分離

交雑組合せ	正常型 (N)	部分不稔 (弱) (S. S. a)	部分不稔 (強) (S. S. b)	完全不稔 (C. S)	計
γ -20(N) × H-19	89(31)	62(22)	115(40)	21(7)	287
逆交雑	291(94)	18(6)	1(0.3)	0(0)	310
γ -27(N) × H-19	35(27)	27(21)	46(35)	22(17)	130
逆交雑	98(95)	4(4)	1(1)	0(0)	103
γ -165(N) × H-2002	27(17)	36(23)	81(52)	11(7)	155
逆交雑	145(83)	27(16)	2(1)	0(0)	174

() 内はパーセントを示す。

- 22) Rhoades, M. M. (1950): Proc. Nat. Acad. Sci. 36: 634~635.
 23) Erichsen, A. W. and J. F. Ross (1963 a): Crop. Sci. 3: 335~338.
 24) Erichsen A. W. and J. F. Ross (1963 b): Crop. Sci. 3: 481~483.
 25) Malinovsky, B. N. et. al. (1973): Genetika 9: 19~27.
 26) Sager K. (1972): Cytoplasmic Genes and Organelles pp. 405. Academic Press, N. Y.

- 27) Levy, A. and A. Ashri (1975): Mut. Res. 28: 397~404.
 28) Burton, G. W. and W. W. Hanna (1976): Crop. Sci. 16: 731~734.
 29) Kinoshita, T. and S. Nagao (1969): Japan. J. Genet. 44. Suppl. 1: 351~361.
 30) Kinoshita, T. and M. Takahashi (1969): Japan. J. Breed. 19: 445~457.
 31) Ashri, A. (1976): Euphytica 25: 777~785.