



Title	イネ台中65号の核置換系統RT98Cにおける雄性不稔および稔性回復の遺伝
Author(s)	本村, 恵二; 石嶺, 行男; 村山, 盛一; 比嘉, 照夫; 呉屋, 昭; 友寄, 哲夫
Citation	熱帯農業 = Japanese Journal of Tropical Agriculture, 45(3): 202-208
Issue Date	2001-09-01
URL	http://hdl.handle.net/20.500.12000/5009
Rights	

イネ台中65号の核置換系統 RT98C における雄性不稔 および稔性回復の遺伝

本村恵二・石嶺行男・村山盛一・比嘉照夫・呉屋 昭・友寄哲夫

琉球大学農学部 〒903-0213 西原町千原1番地

要約 *Oryza rufipogon* の1系統 K98 を一回母本に栽培イネの台中65号で8回の連続戻し交雑をし、その後自殖をくり返して核置換系統 RT98C を育成した。同育成系統は正常な花粉および種子稔性をもつが、台中65号との交雑後代においては不稔個体を生ずる場合があった。そこで稔性に関する遺伝実験を行った結果、次の結論を導くことができた。

稔性は細胞質と核内の1座性の稔性回復遺伝子 (*Rf-rf*) により支配されており、また配偶体支配型であった。ただし、雌性配偶子は細胞質や稔性回復遺伝子の種類に関わらず常に正常稔性を示しており、稔性支配を受けるのは雄性配偶子のみであった。すなわち、RT98C の細胞質は雄性不稔細胞質 (*msc*) であり、この中では *Rf* 遺伝子をもつ花粉は正常に発育するが、*rf* 遺伝子をもつ花粉は退化して受精機能をもたなかった。一方、台中65号の細胞質は正常な細胞質 (*mfc*) であり、この中では *Rf* をもつ花粉も *rf* をもつ花粉も正常に発育した。ヘテロ個体 (*msc*) *Rf/rf* 個体を自殖させた場合、全て種子稔個体となり種子不稔個体が全く現れなかったことから、稔性は配偶体支配型であることが認められた。なお、ヨード・ヨードカリ液での花粉の染色具合、あるいは花粉の大きさなどは接合体の遺伝子型に関係なく正常花粉も退化花粉もほぼ同様であり、区別できなかった。

キーワード 細胞質雄性不稔、稔性回復遺伝子、配偶体支配型、*Oryza rufipogon*、*Oryza sativa*

Inheritance of Cytoplasmic Male Sterility and Restorer Fertility Gene in a Developed Rice Line, RT98C Keiji MOTOMURA, Yukio ISHIMINE, Seiichi MURAYAMA, Teruo HIGA, Akira GOYA and Tetsuo TOMOYOSE *Faculty of Agriculture, University of the Ryukyus, 1 Senbaru, Nishihara-cho, Okinawa 903-0213*

Abstract Through successive backcrosses, the cytoplasm and nuclear fertility restorer gene of K98, a line of *Oryza rufipogon*, were introduced into Taichung 65, *O. sativa*, and a nuclear-substituted line, RT98C, was developed. This line showed a high degree of spikelet fertility, but it produced fertile and sterile plants in the cross with Taichung 65. To analyze the mode of inheritance of the fertility, crossing tests were carried out, and the following results were obtained.

Pollen fertility was controlled by the interaction of the cytoplasm and the single restorer fertility gene (*Rf-rf*), but the function of the embryo sac was not affected by the cytoplasm and restorer fertility gene. That is, all the pollen grains in the cytoplasm of Taichung 65 were normal regardless of the dominance or recessiveness of the restorer fertility gene they carried. On the other hand, the pollen grains carrying the *Rf* gene in the cytoplasm of RT98C were normal, while the pollen grains carrying the *rf* gene in this cytoplasm became sterile. The normal cytoplasm of Taichung 65 was designated as (*mfc*) and the sterile cytoplasm of RT98C as (*msc*).

When the (*msc*) *Rf/rf* plants were selfed, in all the resulting plants, spikelet fertility was restored, and no sterile plants were observed, suggesting that the pollen grains carrying the *rf* gene were not viable. Thus, the male sterility and fertility restoration in this line were controlled by the genotype of the gamete itself but not by that of the zygote, indicating the presence of a gametophytic control of fertility.

Only in the (*msc*) *rf/rf* plants spikelet fertility was not restored, while in the plants with all the other genotypes, viz. (*msc*) *Rf/Rf*, (*msc*) *Rf/rf*, (*mfc*) *Rf/Rf*, (*mfc*) *Rf/rf* and (*mfc*) *rf/rf*, spikelet fertility was restored, resulting in a high degree of spikelet fertility. Although pollen grains carrying *rf* in (*msc*) degenerated regardless of the plant genotype (*Rf/rf* or *rf/rf*), they all stained well in a I₂KI solution and showed a normal size.

Key words Cytoplasmic male sterility, Gametophytic control, *Oryza rufipogon*, *Oryza sativa*, Restorer gene, Substituted line

緒言

イネ (*Oryza* 属) において SAMPATH and MOHANTY¹⁾、および北村²⁾ はインド型稲と日本型稲の正逆交雑 F₁ の稔性差異から、細胞質と核内遺伝子の相互作用による細胞質的不稔性を指摘した。続いて勝尾および

水島³⁾ は中国およびインドの野生稲を母本にして栽培稲と交雑すると、稔性の低下がひきおこされることを見出し、それが細胞質と核内遺伝子の相互作用によると結論した。また、北村²⁾ はフィリピン稲 Tadukan と農林8号との交雑から Tadukan の細胞質と農林8号の核内遺伝子による細胞質的不稔性を指摘した。この場合の不稔の原因は葯の不裂開によるものであった。その後次々と細胞質雄性不稔性が発

2000年9月11日受付

2001年2月9日受理

見され、雄性不稔系統が育成された^{1, 3, 4, 10, 12, 15, 23)}。

一方、稔性回復に関する遺伝学的研究も行われてきた。SHINJO¹³⁾は、インド型春稲 Chinsurah Boro II に日本型稲台中 65 号を連続戻し交雑した後代(本報告では CB と呼ぶことにする)の遺伝分析結果から、初めて細胞質と 1 座の核内遺伝子の相互作用による雄性不稔性および稔性回復性の遺伝を明らかにした。これは配偶体型の遺伝を示し、Chinsurah Boro II 由来の細胞質中では、優性の稔性回復遺伝子 (*Rf1* と命名) をもつ花粉は正常であるが、劣性の対立遺伝子をもつ花粉は退化した。ビルマ産のインド型稲である Lead rice の細胞質に稔性回復効果を示す遺伝子 (*Rf2* と命名) が品種福山から見付き、これも同様に細胞質と 1 座の稔性回復遺伝子によって稔性が支配されており、その支配様式は配偶体型であった^{17, 21, 22)}。一方、YABUNO²³⁾も日本型稲アケボノに *O. glaberrima* の核を導入し、アケボノの細胞質と *O. glaberrima* の核内の 1 座の稔性回復遺伝子との相互作用による不稔性を明らかにした。これは花粉の稔性が孢子体の遺伝子型によって支配されており、いわゆる孢子体型の遺伝子支配であった。野生稲 *O. rufipogon* 由来の細胞質および稔性回復遺伝子をもついくつかの台中 65 号型同質遺伝子系統も、台中 65 号との交雑実験から、CB 系統型の細胞質雄性不稔を示すことがわかった^{6, 11, 18, 19)}。1970 年に中国海南島で自然集団中から発見された野生稲の雄性不稔株は「野敗」系統とよばれ、その細胞質は WA 型と称されている。この WA 型細胞質に対する稔性回復遺伝子は多くの国の品種に存在する。GOVINDA RAJ and VIRMANI⁹⁾によれば、WA 細胞質に対する稔性回復遺伝子としては 2 座の遺伝子が存在し、それらは優性上位、劣性上位または不完全な優性上位の関係にあった。TENG and SHEN²⁰⁾もこの細胞質に対する優性および不完全優性の 2 遺伝子座を認めている。それらは先に述べた *Rf1* とは異なる遺伝子であった。

稔性回復遺伝子の染色体上の位置も研究され、*Rf1* はトリソミック分析により第 10 染色体に¹⁴⁾、*Rf2* はトリソミックおよび連鎖分析により第 2 染色体にそれぞれ座乗することが明らかにされた¹⁶⁾。WA 細胞質に効果を示す稔性回復遺伝子で、強い回復力を示す遺伝子 (*RfWA-1*) は第 7 染色体に、弱い回復力を示す遺伝子 (*RfWA-2*) は第 10 染色体に座乗していた²⁾。

細胞質雄性不稔性を用いたハイブリッドライスの育成には、現在、主として WA 細胞質が利用され、

他の細胞質はあまり利用されていない²⁵⁾。同一の細胞質による遺伝的脆弱性を考えれば複数の優良細胞質を開発・導入する必要がある。前述したように、栽培イネの直接の祖先種とされる *O. rufipogon* には細胞質雄性不稔性が発見されている。この種は栽培イネとの交雑が比較的容易であり、細胞質雄性不稔性を用いたハイブリッドライスの新しい優良細胞質を発掘するための有望な遺伝資源であると考えられる。このような観点から著者はこの種を中心として栽培イネとの間で交雑を展開し、これまで約 40 の雄性不稔系統および若干の稔性回復系統を育成した。その内いくつかの材料については遺伝解析などの基礎研究を進めており、今回は RT98C 系統の遺伝について報告する。

実験材料および方法

1) 核置換系統の育成

1985 年にインド原産の野生稲 *O. rufipogon* の W1109 系統を国立遺伝学研究所より分譲して頂いた(同系統を琉球大学保存番号で K98 とした)。これを一回母本にし、*O. sativa* の台中 65 号を父本として 8 回の連続戻し交雑を行い、W1109 系統の細胞質および稔性回復遺伝子の台中 65 号への導入を試みた。

最初の交雑で得られた F_1 は、完全不稔ではないがかなり稔性が低く、おそらく雑種不稔性が主な要因であると考えられた。しかし、その F_1 を母本として台中 65 号を戻し交雑した BC_1F_1 では低稔性の個体と、完全な不稔個体の 2 種類が生じた。稔個体の稔性程度は個体によりばらつきがあり、変異が大きかった。その中から稔性の高いものを 1 個体選び次の交雑母本とした。 BC_2F_1 も同様に稔個体と完全不稔個体が分離したが、稔個体の稔性程度は BC_1F_1 よりもいくぶん向上し、またばらつきも小さくなった。 BC_2F_1 以降も常に稔性の高い個体を選抜して交雑母本に用い、同様の分離様式のもとに戻し交雑を続けた。世代の進行とともに雑種不稔性が排除され、 BC_4F_1 世代以降は稔個体の稔性はかなり高まり、個体間のばらつきもあまり見られず稔性が安定してきた。また形態的にも台中 65 号にかなり近くなった。核置換がかなり進んだと考えられる BC_4F_1 世代までさらに戻し交雑を進め、その後稔個体については 3 回自殖を繰り返し、稔性が固定したものを 1 個体選び稔性回復系統とした。この育成系統に、*O. rufipogon* と Taichung 65 の両頭文字 RT の次に 1 回母本となった原野生系統の番号(琉球大学の保存番号)を付し、その後に稔性回復系統を示す“C”の記号を付した(すなわち RT98C)。RT98C の形態的特性は台中

65号のそれとほぼ一致していた。

2) 両親および交雑組合せ

以下に列記したように両親に台中65号(a)および育成系統RT98C(b)を用いて交雑し、(c)~(h)の交雑後代を得た。これら(a)~(h)の材料の花粉および種子稔性を下記4)の要領で調査し、雄性不稔および稔性回復に関する遺伝を推定した。(c)~(e)ではRT98C(またはRT98A)の細胞質の下における稔性回復遺伝子の働きが推定される。(f)のF₂の分離様式から稔性回復遺伝子の遺伝子型による花粉稔性が明らかとなり、これにより稔性支配が配偶体型であるか孢子体型であるかが推定される。(g)~(h)では台中65号の細胞質の下における稔性回復遺伝子の働きが推定される。なお、ここで示したRT98Aとは(d)の交雑で得られた種子完全不稔個体である。

(a)台中65号, (b)RT98C, (c)RT98C/T65,

(d)RT98C/T65//T65, (e)RT98A/T65,

(f)F₂: RT98C/T65, (g)T65/RT98C,

(h)RT98A//F₂: T65/RT98C

3) 除雄および交雑の方法

温湯除雄法により母本の除雄を行い、切穎後に残った開花中の穎壁に父本薬をこすりつけて交雑を行った。

4) 花粉および種子稔性の調査法

花粉稔性を次の方法で調査した。開花前日の穎花を70%アルコール液で固定しておき、その後薬をつぶして花粉を放出させて、ヨード・ヨードカリ液で染色して検鏡した。台中65号の花粉は形の整った球形で、染色液に濃染し、全て正常花粉であると考えられた(第1図)。台中65号の花粉を基準としてこれと一致するものは稔花粉、それより小さかったり、染度が浅かったり、形が異常であったり、内容物がないものなどは全て不稔花粉とした。一個体

あたり約600の花粉粒を調べ、全粒に対する稔花粉粒の比率をもってその個体の花粉稔性とした。その場合、10%単位で四捨五入して表示した。一方、種子稔性は一株あたり主稔の穂と発育のよい他の2穂の計3穂を選び、稔実粒数と非稔実粒数を調査して、全粒数に対する稔実粒数の割合から求めた。種子稔性の表示は花粉稔性の場合と同様であった。このようにして花粉および種子稔性の両方を調査したが、種子稔個体あるいは不稔個体にかかわらず、花粉形状はいずれの個体でも見かけ上一致しており、実際には花粉稔性による稔・不稔個体の判定ができなかった。そのため遺伝分析は種子稔性の分離に基づいて行った。

結果および考察

1) RT98C細胞質中での稔性回復遺伝子の分離

台中65号の花粉は、第1図に示したように整った球形の濃染花粉であった。このような花粉を稔花粉として算出した台中65号の花粉稔性はほぼ100%であった。一方、台中65号の種子稔性は90%以上となっており、同品種の花粉および種子稔性はともに高かった(第1表のa)。RT98Cの花粉も台中65号と同様であり、また種子稔性も80%以上と高かった(第2図, 第1表のb)。RT98C/T65のF₁の花粉も親のRT98Cや台中65号と同様な花粉形状を呈しており(第3図)、花粉稔性はほぼ100%であったが、種子稔性は60%~100%の間に分布しており(平均稔性86.3%)、RT98Cの稔性より低下していた(第1表のc)。このF₁に台中65号を戻し交雑したところ、次世代でどの個体もRT98Cや台中65号、あるいはそれらのF₁と同様な花粉形状を呈していた。すなわち、花粉稔性はおよそ100%であったが、種子稔性は60%~100%の個体と完全不稔個

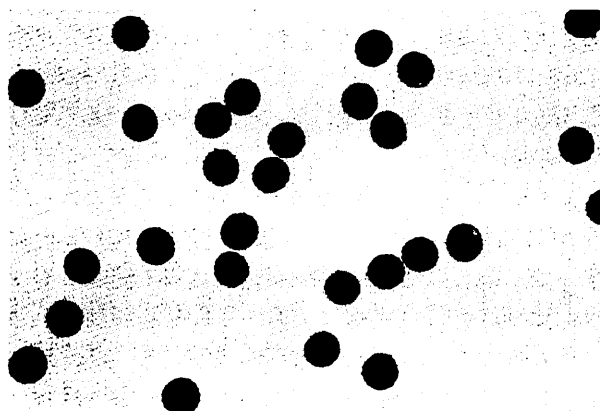


Fig. 1 Pollen from Taichung 65 (*mfc rrf*).

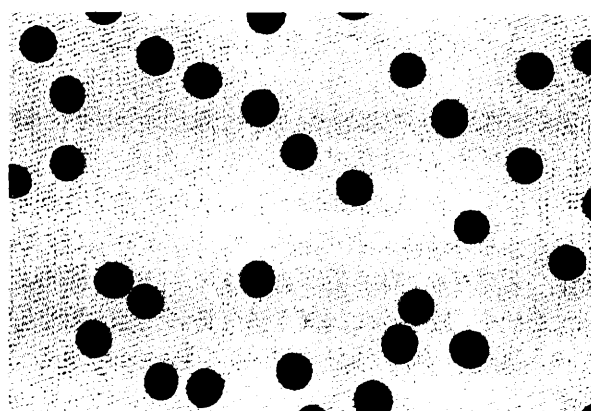


Fig. 2 Pollen from (*msc*)*RfRf* plant of nuclear substituted line, RT98.

Table 1. Distribution of pollen and spikelet fertility in a restorer line RT98C, Taichung 65 and in offsprings obtained from the crosses between RT98C and Taichung 65.

Cross combination	Organ	No. of plants in each fertility class								Total No. of plants	χ^2 value for 1 : 1
		0	10	-50	60	70	80	90	100(%)		
(a) T65	Pollen grains								121	121	
	Spikelet							32	99	121	
(b) RT98C	Pollen grains								231	231	
	Spikelet						3	125	103	231	
(c) RT98C/T65	Pollen grains								240	240	
	Spikelet				2	5	97	125	11	240	
(d) RT98C/T65 //T65	Pollen grains								325	325	
	Spikelet	175			7	16	66	50	11	325	1.923
(e) RT98A/T65	Pollen grains								17	17	
	Spikelet	17								17	
(f) F ₂ : RT98C/T65	Pollen grains								314	314	
	Spikelet				1	5	54	219	35	314	
(g) T65/RT98C	Pollen grains								59	59	
	Spikelet							12	47	59	
(h) F ₂ : T65/RT98C	Pollen grains								226	226	
	Spikelet						15	128	83	226	

Note. T65 denotes Taichung 65.

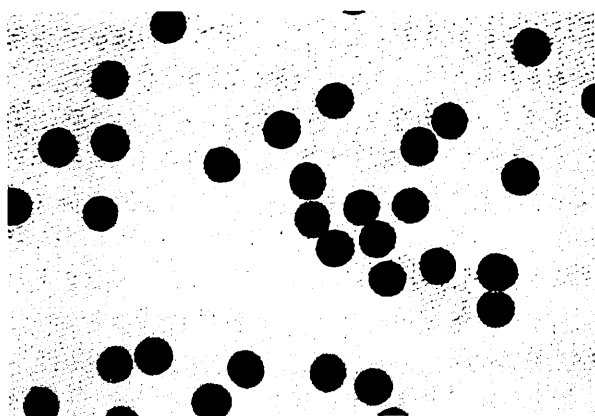


Fig. 3 Pollen from (*msc*) *Rf₁* plant of nuclear substituted line, RT98.

体に分離した (第1表のb)。これら2集団はそれぞれ150個体と175個体であり、1:1の分離比に適合していた。これは単一座の遺伝子による分離比であることを示しており、稔性回復遺伝子および不稔遺伝子は1座性の対立遺伝子であることが示された。

稔性回復遺伝子を優性、対立する不稔遺伝子を劣性とし、それぞれ *Rf* および *rf* で表わすと、RT98Cは *Rf* 遺伝子のホモ接合体であり、台中65号は *rf* 遺伝子のホモ接合体であろう。また検定交雑で分離した稔個体と不稔個体の遺伝子型はそれぞれ *Rf/rf* と *rf/rf* であろう。一方、この分離集団の花粉稔性は、遺伝子型に関わらずどの個体もほとんど100%の高い稔性を示していた。したがって種子不稔個体における花粉は見かけ上正常であるが、受精機能をもたない退化した花粉であると考えられる。

この種子不稔個体すなわちRT98Aに台中65号を交雑すると、次代の個体は全て種子不稔個体となった (第1表のe)。これは両者ともに遺伝子型が *rf/rf* であったためであろう。つまり交雑後の遺伝子型は同じく *rf/rf* となり、全ての花粉が退化していたと考えられる。ただしこの場合も花粉は見かけ上正常稔性を示していた (第4図)。

2) RT98Cの細胞質をもつヘテロ個体の自殖のF₂ 集団中での稔性回復遺伝子の分離

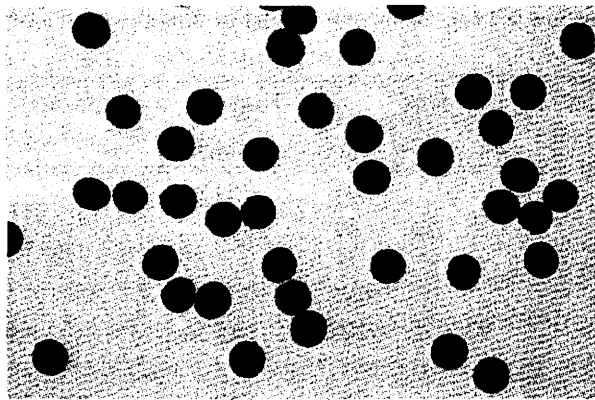


Fig. 4 Pollen from (*msc*) *rff* plant of nuclear substituted line, RT98.

RT98C/T65のF₂では花粉稔性はどの個体でもほとんど100%、種子稔性は60%から100%の間に広く分布しており、花粉および種子稔性に関して不稔の個体は現れなかった(第1表のf)。前述したようにRT98C/T65のF₁、すなわちヘテロ接合の稔性回復遺伝子をもつ個体の花粉稔性は、検鏡する限りでは100%で全て稔花粉として観察され、その中にはRfおよびrfの両遺伝子型の花粉が半数ずつあったはずである。もしrf花粉が受精したのであれば、F₂で完全な種子不稔個体が出現したであろう。しかしながら実際にはそのような個体は現われなかった。F₁の胚のうは正常と考えられるため、rf遺伝子が花粉を通してF₁からF₂に伝達されなかったことを示している。すなわちヘテロ個体Rf/rfにおいてRf花粉のみが正常に機能しており、rf花粉は機能していないと考えられる。rf花粉は見かけ上は正常にもかかわらず実際には不稔であろう。そうであればこれは著者等が作出した稔性回復系統RT61Cで見られた雄性不稔および稔性回復の遺伝¹⁾と同様に、花粉稔性が花粉自身のもつ遺伝子に支配されている配偶体型遺伝であると言える。

ここで種子稔性の程度について考えてみたい。先に見たようにRT98Cでは個体間のばらつきが小さくて種子稔性が高い。しかしこれに台中65号を交雑したF₁はばらつきが大きく、RT98Cの個体のように高い種子稔性を示す個体もあるが低い個体も多数ある(第1表のc)。これは両者遺伝子型をRf/RfおよびRf/rfと仮定すれば理解することができる。遺伝子型によって種子稔性の発現に程度の差があり、Rf/Rf型の個体は安定した高い種子稔性を示すのにRf/rf型の個体はやや低い不安定な種子稔性を示していると考えられる。F₂でも稔性の高い個体と低い個体が現れ集団の稔性分布幅が少し大きくなっていた

が(第1表のf)。これも優性ホモ個体とヘテロ個体が混在するためであり、上の仮定と一致する。

3) 台中65号細胞質中での稔性回復遺伝子の分離

これまでの交配組合せではRT98Cが母本となっており、同系統由来の細胞質中での稔性回復遺伝子の分離について見てきた。その結果、RT98C由来の細胞質のもとでは、遺伝子型*rff*の個体の花粉および種子稔性が完全不稔となることが推定された。一方、台中65号も遺伝子型*rff*であろうと推定されたが、台中65号自身は品種として存在しており、当然正常な花粉および種子稔性を示すはずであり、そのことは先に示した本実験の結果でも確かめられた。台中65号の遺伝子型が*rff*でありながら花粉および種子稔性が正常であるのは、細胞質が正常であるからだと考えれば説明がつく。このことを確認するために台中65号細胞質中での稔性回復遺伝子の分離を検討した。

台中65号を母本としてRT98Cと交雑したF₁は花粉稔性100%、種子稔性90%以上となり、ともに正常稔性を示した(第1表のg)。F₂集団も花粉稔性100%、種子稔性80%以上であり全個体が正常稔性を示した(第1表のh)。もし、稔性回復遺伝子の優劣性に関わりなく、どの花粉も正常に発育するのであれば、F₂集団にはRf/Rf、Rf/rf、およびrf/rfの3遺伝子型が1:2:1の割合で存在するはずである。そこでこのF₂集団から任意に8個体を抽出し、これらを父本としてRT98Aと交雑した。RT98Aは雄性不稔細胞質をもち、遺伝子型が*rff*であると考えられるため、これに交配することにより父本の遺伝子型が検定されることになる。交雑の結果は第2表に示した通りで、種子稔性で稔個体のみを生じた集団が3、稔個体と不稔個体を生じた集団が4、不稔個体のみを生じた集団が1あった。3つの集団が現れており、このことは台中65号由来の細胞質中ではRf花粉もrf花粉も正常に機能していることを示すものであった。故に台中65号は正常細胞質をもつことが証明された。

以上の結果を整理すると次のようになる。すなわち、RT98Cの細胞質は雄性不稔を誘起する雄性不稔細胞質(*msc*)であり、この細胞質中では1座の対立遺伝子の優性Rfあるいは劣性rfにより、花粉稔性が支配されており、優性遺伝子をもつ花粉は正常に発育する。また、劣性遺伝子をもつ花粉はかなり遅い段階まで発育を続け、見かけ上は正常花粉と変わらないが、結局は受精機能をもたない不稔花粉となる。不稔花粉が生じるのは劣性ホモ個体の場合

Table 2. Three types of F₁ population classified by spikelet fertility obtained from the crosses between the male sterile substituted line RT98A and eight F₂ plants obtained from Taichung 65/RT98C which carried the cytoplasm of Taichung 65.

No. of test crosses	No. of plants in each spikelet fertility class							Total No. of plants	χ^2 value for 1 : 1
	0	10	---60	70	80	90	100(%)		
1			4	12	18	28	2	64	
2				9	16	33	7	65	
3				7	36	47	7	97	
4	24	5		9	12	13	2	65	0.754
5	32	3		2	14	25	1	76	0.842
6	30	10	1	13	21	20	2	97	2.979
7	47	10		5	10	21	5	98	2.612
8	66	25						91	

Table 3. Expression of pollen characteristics and spikelet fertility under different combinations of cytoplasm types and nuclear genotypes in the substituted lines, RT98.

Genotype	Pollen grain characteristics		Spikelet fertility
	Size	Color	
(<i>msc</i>) <i>RfRf</i>	normal	dark purple	normal
(<i>msc</i>) <i>Rfrf</i>	normal	dark purple	normal or subnormal
(<i>msc</i>) <i>rfrf</i>	normal	dark purple	sterile
(<i>mfc</i>) <i>RfRf</i>	normal	dark purple	normal
(<i>mfc</i>) <i>Rfrf</i>	normal	dark purple	normal
(<i>mfc</i>) <i>rfrf</i>	normal	dark purple	normal

Note. The designation of RT98 in the title was used for RT98A, RT98C and the progeny generated from the crosses among them including Taichung 65. (*msc*) and (*mfc*) denote male sterile cytoplasm and normal cytoplasm, respectively, and *Rf* and *rf* denote dominant restorer gene and recessive male sterile gene, respectively.

だけでなく、ヘテロ個体の場合も同じである。この雄性不稔細胞質は雌性には何ら影響を及ぼさない。

一方、台中 65 号の細胞質は正常細胞質 (*mfc*) であり、遺伝子の優劣性に関係なく、常に正常花粉を生じた。また、胚のうにも何ら影響を及ぼさなかった。

細胞質および稔性回復遺伝子の遺伝子型と花粉および種子稔性の関係を第 3 表に示した。花粉は細胞質および遺伝子型に関係なく全て正常型を示していた。しかし種子稔性は細胞質や遺伝子型の組合せによって異なる場合があった。

著者等は以前に RT61C の遺伝について報告したが¹¹⁾、RT61C の場合は花粉退化の時期が比較的早くて稔花粉と不稔花粉の区別がはっきりしていた。したがって、本報告の RT98C は花粉退化の時期や種子稔性の安定性の点で既報の RT61C 系統と異なっていた。

引用文献

1. ATHWAL, D. S. and S. S. VIRMANI 1972 Cytoplasmic male sterility and hybrid breeding in rice. In: Rice Breeding, pp. 615-620. Int. Rice Res. Inst., Manila, Philippines.
2. BHARAJ, T. S., S. S. VIRMANI and G. S. KHUSH 1995 Chromosomal location of fertility restoring genes for "Wild Abortive" cytoplasmic male sterility using primary trisomics in rice. Euphytica 83: 169-173.
3. CARNAHAN, H. L., J. R. ERICKSON, S. T. TSENG and J. N. RUTGER 1972 Outlook for hybrid rice in USA. In: Rice Breeding, pp. 603-607. Int. Rice Res. Inst., Manila, Philippines.
4. ERICKSON, J. R. 1969 Cytoplasmic male sterility in rice (*Oriza sativa* L.). Agron. Abst. p.6.
5. GOVINDA RAJ, K. and S. S. VIRMANI 1988 Genetics of fertility restoration of WA type cytoplasmic male sterility in rice. Crop. Sci. 28: 787-792.

6. 石嶺行男・新城長有・本村恵二 1982 *Oryza perennis* WO133系統の雄性不稔細胞質をもつ *Oryza sativa* 台中65号の同質遺伝子系統における雄性不稔の遺伝. 育雑 32(別冊): 130-131.
7. 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および戻し交雑後代の稔性について. 育雑 8: 1-5.
8. 北村英一 1955 稲の日印交雑育成系統と日本型品種との F₁の稔性について. 育雑 5(別冊): 29-30.
9. ——— 1962 稲の遠縁品種間交雑における細胞質的不稔性に関する研究. I. フィリピン稲と日本稲との交雑による育成系統と日本稲との正逆交雑の F₁の稔性. 育雑 12: 81-84.
10. LIN, S. C. and S. K. MING 1991 Rice varieties and their geneology in China. Shanghai Scientific and Technical Publishers, Shanghai, China.
11. 本村恵二・比嘉禎久・村山盛一・石嶺行男 1992 *Oryza rufipogon* RT61を *O. sativa* 台中65号で核置換した系統における雄性不稔の遺伝. 熱帯農業 36: 8-13.
12. SAMPATH, S. and H. K. MOHANTY 1954 Cytology of semisterile in rice hybrids. Curr. Sci. 23: 182-183.
13. 笹原健夫・勝尾 清 1965 稲の細胞質差異に関する研究 III. 野生稲細胞質をもつ栽培稲型植物の不稔花粉について. 育雑 15: 291-296.
14. SHINJO, C. 1969 Cytoplasmic-genetic male sterility in cultivated rice, *Oryza sativa* L. II. The inheritance of male sterility. Japan. J. Genetics 44: 149-156.
15. ———. 1975 Genetical studies of cytoplasmic male sterility and fertility restoration in rice, *Oryza sativa* L. Bull. Coll. Agric., Univ. Ryukus 22: 1-57.
16. 新城長有・石嶺行男・玉置 学 1981 *Oryza perennis* W1080系統の雄性不稔細胞質と稔性回復遺伝子をもつ台中65号の同質遺伝子系統における雄性不稔の遺伝. 育雑 31(別冊): 238-239.
17. ———・本村恵二 1981 *Oryza perennis* W1092系統の雄性不稔細胞質と稔性回復遺伝子をもつ台中65号の同質遺伝子系統における雄性不稔の遺伝. 育雑 31(別冊): 240-241.
18. ———・西銘龍蔵・渡辺好郎 1974 Lead rice 細胞質中における稔性回復遺伝子 *Rf₂*と *Rf*の遺伝(予報). 育雑 24(別冊): 130-131.
19. ———・大村 武 1966 稲における細胞質雄性不稔性の研究. I. F₁, F₂および戻し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.
20. SHINJO, C. and S. SATO 1994 Chromosomal location of fertility-restoring gene *Rf-2*. Rice Genet. Newslett. 11: 93-95.
21. ———・渡辺好郎 1977 Lead rice 雄性不稔細胞質に稔性回復効果を示す2遺伝子の同定とその遺伝. 育雑 27(別冊): 70-71.
22. TENG, L. S. and Z. T. SHEN 1994 Inheritance of fertility restoration for cytoplasmic male sterility in rice. Ibid. 11: 95-97.
23. 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について. 育雑 18(別冊): 77-78.
24. YABUNO, T. 1977 Genetic studies on the interspecific cytoplasm. substitution lines of japonica varieties of *Oryza sativa* L. and *O. glaberrima* Steud. Euphytica 26: 451-463.
25. ZHOU, K. 1994 Breeding of CMS lines in indica hybrid rice. Hybrid Rice J. 3 (4): 22-26.