

コムギにおける異型発生 の 遺伝機構

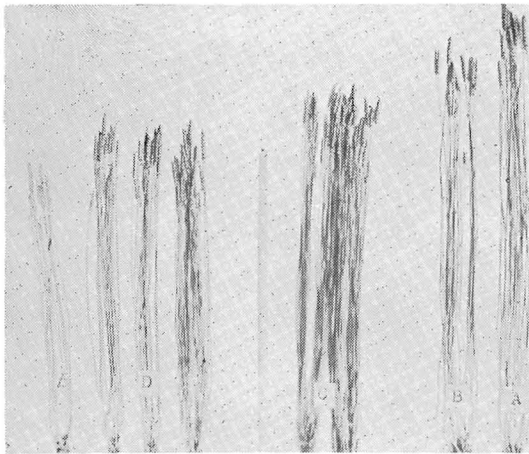
第 I 報 秋播小麦「ホクエイ」に出現する異型の遺伝行動

長内 俊[†] 楠 隆[†] 後藤 寛治^{††}

小麦や燕麦のような倍数性作物においては、古くから染色体異常をも含めた広義の突然変異による異型 (off-types or rogues) の発生が知られている。最近では MOREY (1949)²⁰⁾ が「Clinton oats」で、WALLACE et al. (1955)²⁵⁾ は燕麦品種「Fulwin」で、また WATANABE (1954)²⁶⁾ は「小麦農林10号」で、GOTOH (1957)⁶⁾ も小麦品種「埼玉27号」でこのような例を報告している。

近年、北海道立農業試験場北見支場で育成された、短稈多収な秋播小麦の品種「ホクエイ」(楠, 長内(1954)¹³⁾) にも異型の発生が認められ、その代表的なものは長稈型異型で第 1 図にみられるようなものである。このような異型は、すでに初期の系統育成試験中から出現しており、毎代か

第 1 図 「ホクエイ」の代表的異型



A・Bは長稈 (T) 型, C・Dは正常型, Eは短稈 (D) 型

なり強力な淘汰を行なってきたが、現在に至るまで異型の完全除去は不可能であった。本報ではこのような異型発生の原因機構を解明する指針をうるため、また異型発生の実態を把握しようとし

て、1951年以来系統育成試験を中心に異型の遺伝行動を調査した。

このシリーズの研究には、国立遺伝学研究所の酒井寛一博士ならびに岡彦一博士に懇篤な指導をうけ、東北農業試験場盛岡試験地の渡辺好郎技官には細胞学的観察をわずらわし、貴重な所見を賜わった。また北見支場の伊藤平一技師、小川 武技師には、研究遂行上種々の協力をえた。稿を始めるに当って、これら各位に深い謝意を表する。

I 「ホクエイ」の来歴

「ホクエイ」は「赤錆不知1号」を母とし、「東北67号」(小麦農林58号)を父として、1942年北海道農業試験場(札幌市)で交配された。組合せ親をさかのぼると第 2 図のとおりである。

1950年、F₈以降北見支場(北見市)で系統育成試験をつづけ、1954年F₁₁で優良品種に決定した。現在北海道一円に普及栽培されている。引き続き北見支場で系統育成をつづけ、系統の維持を図っている。以上の経過を示したのが第 1 表である。

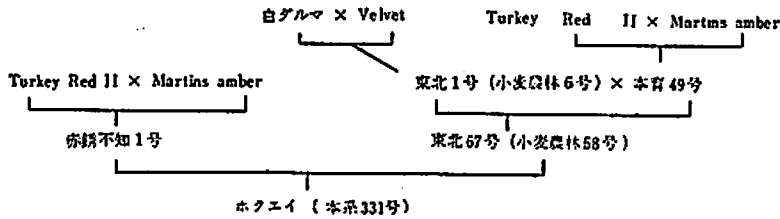
この表から「ホクエイ」の基本集団は、A・B・C・3つの家系よりなっているが、選抜過程を追跡するといずれもF₉の1系統より、特にA・B・家系はF₁₀の1個体より派生したものである。このF₁₀以前の系統ないし個体選抜は耐倒伏性を目標にして、短稈化が意図されてきた。またF₁₁以降は基本集団の系統育成を秩序だてるため、過度の選抜を行なわず正常型の稈長を目標に比較的任意な選抜とし、A・B・C・3家系を同一規模の集団として維持した。さらに自然交雑のおそれを除くためF₁₃からF₁₆までの3世代にわたって自殖を行ないF₁₄からF₁₆までの各世代はいずれも自殖種子を用いて系統育成を行なった。

II 基本集団の特性

(1) 集団の比較

† 北見支場
†† 十勝支場

第 2 図 「ホクエイ」の組合せ親一覽



第 1 表 系統育成の経過

收 穫 年 度	19 44	'45	'46	'47	'48	'49	'50	'51	'52	'53	'54	'55	'56	'57	'58	
世 代	F ₂	F ₃	F ₄	F ₅	F ₆	F ₇	F ₈	F ₉	F ₁₀	F ₁₁	F ₁₂	F ₁₃	F ₁₄	F ₁₅	F ₁₆	
統 番 号	<div style="display: flex; justify-content: space-around;"> <div> <p>9 - 11 - 11 - 6 - 2 - 4 - 7 - 20 - 2 - 3 - { } 1 1 1 1 1 } - } - } - } - } 40 18 18 8 48</p> </div> <div> <p>(A)</p> </div> <div> <p>(B) { } 1 1 1 1 1 7 - } - } - } - } 20 5 5 8 48</p> </div> <div> <p>6 - 3</p> </div> <div> <p>(C) { } 1 1 1 1 1 16 - } } } } 19 12 12 8 48</p> </div> </div>															
栽 植	系統群数						1	1	2	4	140	35	24	144		
	系統数						5	8	10	99	560	35	144	576		
選 抜	系統数						1	2	4	35	35	24	144			
	個体数						8	10	99	140	35	144	576			

第 2 表 系統育成試験における系統ならびに系統群間にみられる桿長の差異

世 代	平 均 値		分 散	
	栽 植	選 抜	栽 植	選 抜
F ₉	A(1) < C(1)			
F ₁₀	A(7) < C(6)	A(5) < C(5)	A(7) = C(6)	A(5) = C(5)
F ₁₁	A(4) > B(2) > C(2)	A(8) > B(5) > C(2)	C(4) > A(2) > B(2)	A(8) > C(5) > B(2)
F ₁₂	B(4) > A(2) = C(2)	A(8) = B(5) = C(2)	B(4) = A(2) > C(2)	B(8) > A(5) > C(2)
F ₁₃	A(7) = C(2) = B(4)		A(7) = C(2) = B(4)	
	(A > B)		(A > B)	

(注) () 内数字は F₁₀まで個体数、以後は系統数を示す。

後期世代における「ホクエイ」の基本集団が、稈長についていかなる変異を示しているかを調べるため、世代ごとに系統あるいは系統群間の、稈長の平均値と分散を比較したのが第2表である。

第2表において、 F_0 は選抜個体間の比較であり、A個体はC個体よりも約10cm短稈のものが選ばれた。 F_{10} におけるAおよびC系統の稈長平均値の差は、さらに明瞭となつて、A系統が有意に短稈であつた。しかしこれらの分散では有意性が認められなかつた。この関係は選抜系統についても同様であつた。 F_{11} では栽植個体を増加したが、 t -検定の結果、平均値においてA系統とC系統間に逆転がみられ、選抜個体の平均値でもA系統がBおよびC系統よりも有意に長稈となつた。またA系統は選抜個体間にみられる分散もBおよびC系統より大きく、 F_0 における均衡が破

れた。 F_{12} では、 F_{11} の無選抜系統を用いて系統群間の比較を行なつたが、平均値および分散ともにA系統群とB系統群で逆転がみられ、ここで選抜された系統平均値では、A・B・C、各系統群間に有意性が認められなかつた。系統間の分散では、B系統群がC系統群より大きく、 F_{11} と逆転した。ここで興味深いことは、稈長平均値については、選抜によつて群間の差異をなくすることができたが、分散の差異をなくすることのできなかつたことである。

以上の各世代はいずれも反復なしで比較されたが、 F_{13} ではA・B・C、各家系をそれぞれ、18、5、12系統群として4回反復の乱塊法で比較した。実際上は4つのプロックに同一系統群の4系統を配置したからA・B・C家系は、72、20、48系統よりなつてゐる。分散分析の結果を第3表に示した

第3表 F_{13} 、稈長の統計量に対する分散分析

変 因	d. f.	平 均 値		分 散		変 異 係 数								
		\bar{x}	s^2	\bar{x}	s^2	\bar{x}	s^2							
全 体	139													
反 復	3		3445.58**		62.57**		0.9028							
A・B・C 家系間	2		229.01*		28.20**		1.6410*							
<table border="0" style="display: inline-table; vertical-align: middle;"> <tr><td rowspan="3" style="font-size: 2em; vertical-align: middle;">{</td><td>A</td><td>内</td></tr> <tr><td>B</td><td>内</td></tr> <tr><td>C</td><td>内</td></tr> </table>	{	A	内	B	内	C	内	17	99.5	240.63**	26.31	9.17**	5.02	1.6160*
		{	A	内										
			B	内										
C	内													
4	97.6	58.28	23.98	2.83	4.57	0.9365								
11	99.2	139.71	20.54	10.34**	4.86	1.3013								
誤 差	102		49.22		3.63		0.8775							

A・B・C家系間ではそれぞれの間に、平均値、分散ともに大きな差異はなく、ただ最大Aと最小B家系間に有意性が認められた。これらの系統育成試験の結果からA・B・C、3家系よりなる「ホクエイ」の基本集団は、10代を経過する後期世代でありながら稈長に対して、その平均値からみても、また分散からみても未だに分離をおこしていることは明らかであり、おそらくそれは polygenic segregation にもとづくことが考えられる。また稈長の平均値に対しては、選抜の効果も関与していたが、分散に対しては平均値による選抜効果のほとんどないことがわかつた。

第3表によればB家系内の分散がいずれも小さい値を示し、この家系内の系統群には有意性が認

められなかつた。また稈長の平均値と分散の共分散がAおよびC家系より小さかつた。このことはB家系が稈長に対して比較的ホモであることを暗示させるが、B家系の系統群数が著しく少なかつたことにもよると思われる。またこの表で、稈長の分散が家系間に高い有意性を示しているが、この分散の差が稈長の平均値の差にもとづくかもしれないので、共分散分析を行なつたのが第4表である。

第4表によれば、系統間の分散の差は平均値の違いによつては説明されない。何故ならばこれらの分散を共通の平均値を基礎とするように修正した後においても、なお有意な差が認められるからである。すなわち、分散の差は系統固有のもので

第4表 F₁₃、稈長の平均値と分散との共分散分析

変 因	d. f.	S _x ²	S _{xy}	S _y ²	r	推 定 の 誤 差		
						S.S.	d. f.	s ²
全 体	139	930.14	741.16	17246.11				
反 復	3	183.90	2200.97	10336.73				
系 統	34	337.23	88.23	6318.71	0.6050**			
誤 差	102	409.01	432.83	590.67	0.8805**	132.635	101	1.313
系統 + 誤差	136	746.24	521.06	6909.38	0.2295	6545.552	136	
平均値によつて修正された分散の系統平均の差を検定するための項						6412.917	35	183.226**

あることが考えられる。しかしながら系統間でみられる稈長の平均値と分散の相関は有意に高く、また誤差の項でみられる相関はさらに高い。したがつて平均値と分散が相当密接な連関を示しているが、環境誤差に支配される部分のきわめて大きいことが認められる。そして稈長の平均値および分散の親子相関は各世代ともに認められなかつ

た。

以上各世代の系統はいずれも自然状態で採種していたために、隣接せる他品種との自然交雑に由来する異型も含まれていたかもしれない。そこで F₁₃ で自殖を行なつた個体の次代 F₁₄ の系統について、再び稈長の統計量を調べた。(第5表)。

第5表 自殖個体の次代 F₁₄ 系統における稈長の統計量

家系別	系統数	平 均 値			分 散			変 異 係 数		
		\bar{x}	s ²	C.V.	\bar{x}	s ²	C.V.	\bar{x}	s ²	C.V.
A	48	93.4	4.29	2.22	35.60	23.07	13.48	6.29	0.25	7.95
B	48	93.5	5.71	2.56	36.64	158.38	34.20	6.36	0.62	12.42
C	48	92.4	2.00	1.54	37.84	25.04	13.21	6.55	0.17	6.41

第5表によれば、稈長の平均値、分散および変異係数の48系統の平均値(\bar{x})では、A、B、C家系間にほとんど差異が認められない。したがつて前述した第2表の F₁₃ における結果がよく維持されてきたものと思われる。ところがここで、分散の分散(s²)、分散の変異係数(C.V.)、あるいは変異係数の分散、変異係数の変異係数においてB家系がA、C家系よりも大きくなつている。このことは後述するように、B家系内48系統中2系統が長稈異型(T型)個体を多産したことにもとづいている。

これらのことは、3家系よりなる「ホクニイ」の集団が、稈長に関して polygenic segregation をおこしながらも、世代が進むにつれて homogeneous になりつつあることを示す。

(2) 異型の発生頻度

正常型(以下N型と略称する)個体の次代にあら

われる異型は主として稈長の差異にみられるもので、現在のところN型と区別する稈長以外の形態的特徴は、ほとんど判別しかねている。とくにN型個体のなかに低頻度で混在している場合には、いかに個体植された状態であつても、出穂以前の形質について判別することはほとんどできないが、出穂後稈長の伸長と相まつて漸次明瞭な差を示すようになる。

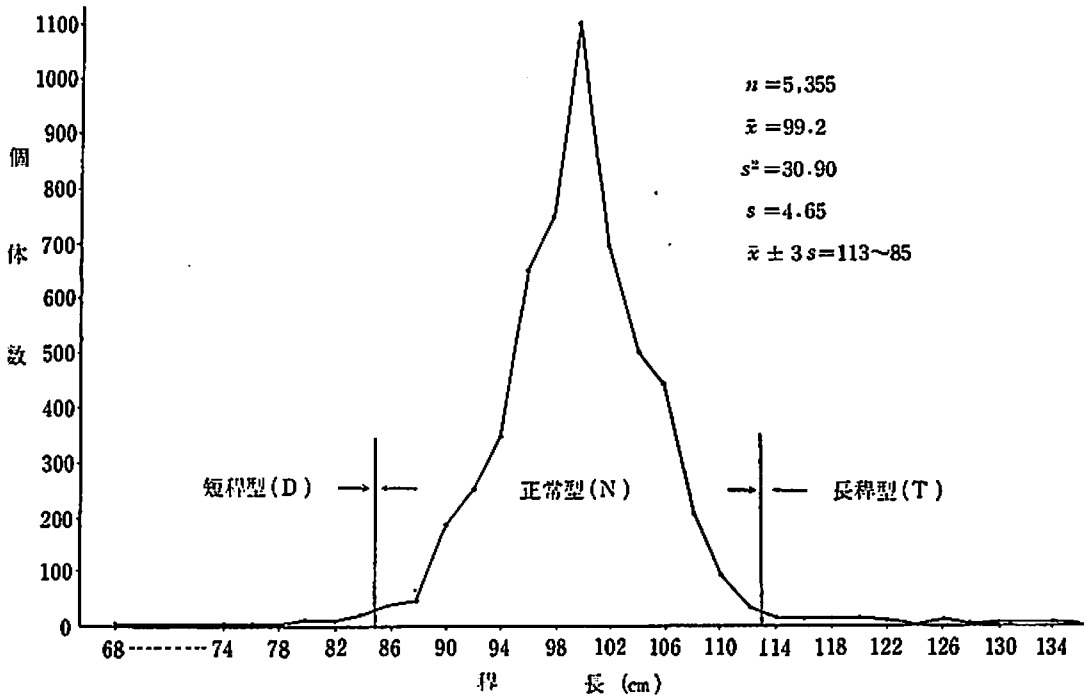
F₁₃ における全個体について、収穫後の稈長測定結果を示すと第3図のような頻度分布をする。この図で明らかなことは、各個体の稈長は連続的な変異を示し、正規曲線に近いが長稈ないし短稈の両側に幅広く少数個体が分布し、その分布幅が68~134cmにおよんでいることである。したがつてどの線でN型と区別するかは難しい。ここでは異型の指標として、統計的に稈長の系統平均値に対する標準誤差の3倍の上限と下限($\bar{x} \pm 3s$)

を越えるものを、それぞれ長稈型（以後T型と称する）および短稈型（以後D型と称する）として区別した。このような統計的区分が生物学的にいかなる意義を有するかは後章に述べる次代検定にまた

ねばならない。

統計的判定によつて、世代ごとに系統群ないしは家系別に異型の発生頻度を調べたのが第6表である。

第3図 F₁₃における稈長の頻度分布



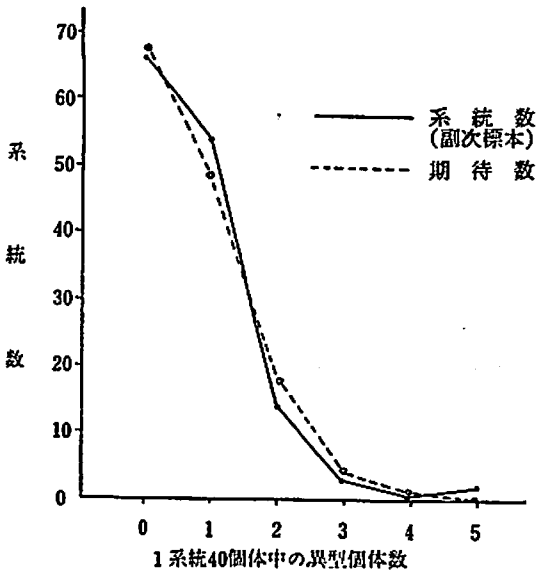
第6表 世代別異型発生頻度

世代	家系別	系統数	個体数	異型個体数			異型発生頻度 (%)			統計的な異型の判定基準
				T	D	計	T	D	計	
F ₁₁	A		40	1	0	1	2.50	0	2.50	$\bar{x} = 97.3\text{cm}$ $s = 4.55\text{cm}$ $\bar{x} \pm 3s = 104 \sim 90\text{cm}$
	B		20	0	0	0	0	0	0	
	C		20	0	1	1	0	5.00	5.00	
	計		80	1	1	2	1.25	1.25	2.50	
F ₁₂	A	40	1442	9	19	28	0.62	1.32	1.94	$\bar{x} = 75.3$ $s = 9.02$ $\bar{x} \pm 3s = 102 \sim 48$
	B	20	784	2	14	16	0.26	1.79	2.05	
	C	20	771	1	10	11	0.13	1.30	2.43	
	計	80	2996	12	43	55	0.40	1.44	1.84	
F ₁₃	A	72	2704	45	15	60	1.66	0.55	2.21	$\bar{x} = 99.2$ $s = 4.65$ $\bar{x} \pm 3s = 113 \sim 85$
	B	20	712	3	6	9	0.42	0.70	1.12	
	C	48	1876	22	10	32	1.17	0.53	1.70	
	計	140	5292	70	31	101	1.32	0.59	1.91	

第6表によれば世代によつて供試個体数を異にするが、異型の発生は約2%前後となる。年によつてT型とD型の発生頻度の異なる場合もあるがとくにD型の発生は早穂や北地表類モザイク病などの影響を強く受けていることは見逃せない。この表にはこれらの環境要因によつて短程となつた個体もD型として含まれている。

F₁₂の140系統について、異型発生個体数をポアソン分布にあてはめると第4図のようになり、Chi-square testの結果はP=0.68で、標本がポアソン分布から有意な隔りを示さないことがわかる。ただしこの場合は1系統当たり約40個体中に発生した異型個体数である。これらの140系統はポ

第4図 F₁₂ 異型発生個体数の頻度分布



アソン分布をする母集団を構成するものと考えられ、したがつてまた任意に抽出された個体が異型であるという確率は、全体を通じて一様であるとみなされる。そこで異型発生個体数を変量変換($\sqrt{X+0.5}$)し、分散分析をすると第7表のようになる。

この表によれば異型間(T:D)には有意性が認められないから、一応T型とD型の発生頻度は同程度、つまり1%ずつと考えて差し支えないものと思われる。また家系間、家系内の系統間にも有意性が認められ、B家系の異型発生が少なかつた

第7表 F₁₂における異型発生個体数の分散分析

変 因	d. f.	s ²
全 体	279	
反 復	3	0.0248
異型間 (T:D)	1	0.9711
誤 差 (a)	3	6.8241
A. B. C 家系間	2	0.0860**
A 内	17	0.1232**
B 内	4	0.0339**
C 内	11	0.0393**
異 型 × 家 系	34	0.1122**
誤 差 (b)	204	0.0063

が、A. C 家系に比べB家系の供試系統の少ないことにもよると思われる。なお異型×家系の交互作用分散が大きく、T型ないしD型個体の発生が系統によつて異なることを示している。

以上のことからN型の次代に発現するT型およびD型異型は、それぞれ約1%の発生頻度で、異型の発生個体数がポアソン分布をすること、したがつてどの系統も一様に異型を出現すること、さらに発生頻度には系統群間に差異のあることが統計的に暗示された。

III 異型個体の次代検定

(1) 予備実験

F₁₁の選外6系統からそれぞれ系統内の最長程個体について選抜を行ない、F₁₂で次代系統の検定を行なつた。その結果を示すと第8表のとおりである。

第8表 T型「H-6」の次代検定

系 統 名	F ₁₁ 個の 体 程 長	F ₁₂ 系 統 個体数	系 統 長	
			\bar{x}	s ²
H-1	96	10	86	15.78
H-2	102	49	91	35.00
H-3	99	38	90	29.43
H-4	104	39	82	22.89
H-5	107	35	80	28.88
H-6	117	43	111	121.88
正 常 型 (N)	97	2996	75	81.36

T型個体と観察された6個体のうち「H-6」の

みが典型的なT型異型を示し、 F_{12} における系統平均値においても、N型にくらべ $\bar{x}+3S$ を越えた。この「H-6」系統は43個体中、36個体がT型を示し、7個体がN型であつた。また「H-1」～「H-6」の6系統、合計214個体中D型の出現は全くなく、そのためN型の稈長にくらべると、平均値は高く、分散は小さいが、「H-6」の分散のみがいちじるしく大きかつた。

つぎに、D型として統計的に区別された F_{12} 35系統と、その次代 F_{13} 35系統群 (1群4系統) のD型発生個体数に対する回帰による遺伝力は、 $h^2g^2 = 0.0005$ となつてきわめて低かつた。したがつてD型異型の発生は環境条件によつて左右され、遺伝的連関のないことが明らかになつた。

さらに、D型個体の次代を検定するため、 F_{13} の140系統より統計的にD型と認められた116個体の次代を検定したのが第9表である。

第9表 D型の次代検定

供試材料	稈長平均値		r	h^2g^2
	F_{13}	F_{14}		
(1) F_{13} で短稈を示した116個体	88	76	0.1714	0.1138
(2) (1)の中、 $\bar{x}-3s$ 以下の稈長を示した27個体	75	75	0.2017	0.1831
(3) 標準N型	99	75		

F_{13} でD型と判定された116個体は、稈長の平均値でN型より10cm以上も短稈であつたが、これらの個体のなかで稈長が $\bar{x}-3s$ 以下となるもの27個体が含まれていた。このように区分された個体群の稈長平均値は、N型より24cm短稈であつたが、次代 F_{14} の系統平均値 (1系統約60個体) では、N型と全く差異が認められなかつた。そして親子相関ならびに回帰による遺伝力はともに低い値を示した。

(2) 後代系統の観察

i) 多発系統 (highly mutable strain)

1956年、前述の「H-1」～「H-6」の6系統の次代を6系統群212系統 (1系統約60個体) として栽植し、T型異型の後代を観察した。ただし1955年は1年休止したので世代は通算して F_{13} である。その結果、「H-1」～「H-5」は系統群として

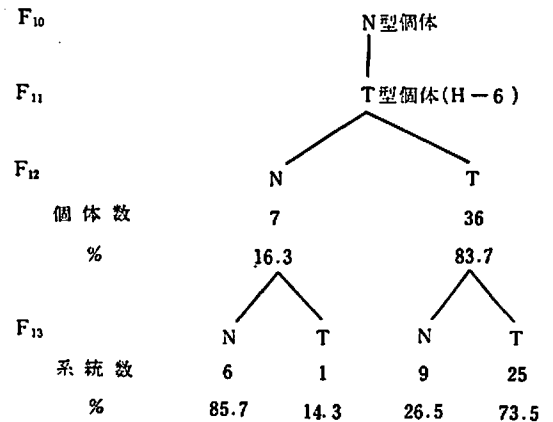
正常なN型であつたが、「H-6」は系統群としてみてもT型異型を示した。 F_{13} 系統群に対する F_{12} 系統の稈長に対する回帰と相関を示すと第10表のとおりである。この表で「H-1」～「H-5」の相関はほとんど完全であり、回帰による遺伝力も高く、この5系統群の次代は表現型がN型とみなされた。したがつて表現型で長稈を示す個体のなかにも、多分に環境変異にもとづくもの含まれることがわかつた。

第10表 H系統群稈長の親子相関と遺伝力

系統名	個体数	r	h^2g^2
「H-1」～「H-5」	53	0.9942***	0.8829
「H-6」(T型,N型を含めて)	41	0.6139***	0.4030
「H-6」(F_{13} でT型を示したもの)	34	0.6012***	0.4611

「H-6」の稈長の遺伝力は46%とやや低くなつてはいるが、この系統群を仔細にみると、 F_{12} において43個体よりなつており、そのうち7個体がN型で、これらの次代 F_{13} 系統は「H-6-26」なる1系統がT型を示し、ほかの6系統はいずれもN型を示した。そしてT型を示した1系統は70個体中40個体がT型で、30個体はN型であつた。一方 F_{12} でT型を示した36個体の次代 F_{13} 系統では、9系統がN型、25系統がT型を示した。これらの関係を図示すると第5図のようになる。

第5図 T型異型「H-6」における後代の分離

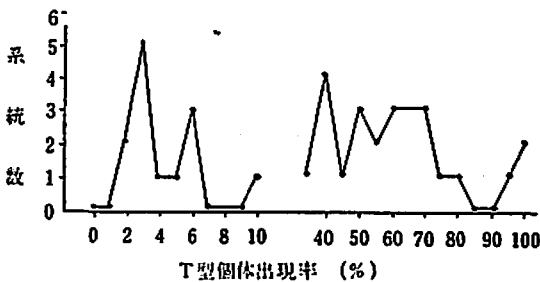


すなわち、T型個体の次代36系統では84%がT型を示し、さらにこれらの次代では74%がT型、

27%がN型を示した。一方T型個体から分離したN型系統の次代からも、T型系統が14%出現した。

F₁₃でT型を示した25系統は、系統内個体間で稈長に関する変異を示し、T型個体の発生頻度が系統によつて異なつた。この頻度分布を示すと第6図のようになる。この図によればT型個体の発

第6図 T型系統群「H-6」にみられるT型個体の発生頻度



生頻度は、40%および65~70%の系統が多く、また100%T型個体よりなる2系統も含まれている。またN型と認められた15系統は、いずれも2~10%のT型個体を発生し、正常の「ホクエイ」にみられる頻度よりも高率であつた。また同じN

型系統でも、N型個体より派生したものに比べ、T型個体から派生した系統の方が、T型個体の発生頻度がやや高率でとくに発生頻度の分散が高かつた。

以上のことから、T型異型は正常個体の稈長に発現する major gene の単なる突然変異体ないしは体細胞的突然変異体でないことは明らかである。またT型個体の後代ではT型系統として固定する可能性のあるものがあり、T型個体より派生したN型系統は、正常型に比べて異型の発生頻度に対して多発性を有することが推定され、いわゆる多発系統 (highly mutable strain) の存在と選択の可能性が暗示された。

ii) 多発系統におけるT型異型の発生頻度

前項では特定なT型異型を取り扱つたのでここでは広い範囲の異型を集めることを目的として、F₁₃ 140系統より長稈個体として選抜した次代、F₁₄ 117系統を用い、1956年次代検定を行なつた。1系統約60個体中20%以上T型個体を含むものをT型系統とした。その結果は第11表のとおりである。

第11表 T型異型稈長の遺伝力

F ₁₂ 個体稈長の統計的分類	F ₁₄ における			r	h ² g ²
	栽植系統数	T型系統数	T型出現率%		
全 体	117	37	31.6	0.5735**	0.5533
$\bar{x} + 3s > X > \bar{x} + s \{ (n+1)F/n \}^{1/2}$	56	3	5.4	0.1696	0.1693
$X > \bar{x} + 3s$	61	34	55.7	0.3743**	0.4973

第11表において、F₁₃で選ばれた117個体は系統内で約10cm以上長稈を示したもので、統計的に棄却限界法 ($\bar{x} \pm s \{ (n+1)F/n \}^{1/2}$, 増山(1949)¹⁶⁾) の上限を越えるものを対象とした。したがつてこれらの個体内には、 $\bar{x} + 3s$ を越える個体も約半数含まれていた。このように統計的に分類された個体の次代系統でT型と認められたものは、 $\bar{x} + 3s$ を越えるもので56%、それ未満で棄却限界法の上限を越えるものがわずか5%であつた。観察によつてはつきりT型と判定できない程度の個体この場合、稈長の差で10cm前後長稈の個体

はその95%までがN型であつたことになり回帰による遺伝力 (h²g²) も16.93%と低い。したがつて個体の稈長の10cm程度の差は大部分が環境変異にもとづいていることになる。これに反して、 $\bar{x} + 3s$ を越えた個体の、次代系統に対する稈長の遺伝力は49.73%となり、親子相関にも有意性が認められる。3倍の標準誤差はこの場合約15cmに相当している。この位の稈長の差は、系統内でN型個体とかなり明瞭に区別される。それ故観察によつてT型個体とみなされるものでも、遺伝的にT型異型であるのは、その約半数ということが

できる。

の発生頻度を示すと第12表のようになる。

つぎにF₁₄の117系統について系統内のT型個体

第12表 系統内におけるT型個体の発生頻度

	型		T 型 個 体 発 生 率 (%)																		計					
	F ₁₃	F ₁₄	0	1	2	3	4	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65		70	75	80	85	90
系 統 数	T	T									1	1	0	1	3	0	3	0	2	8	3	4	3	1	4	34
	T	N	17	4	2	1	1	2	0	2	1															30
	N	T																	2	0	0	0	0	1	0	3
	N	N	32	2	8	4	1	3																		50

この表で、型の欄のF₁₃におけるTとは、稈長平均値の3倍の標準誤差を越えた個体、Nはそれ未満の個体で正常型とみなされるものである。またF₁₄のTとは、系統内T型個体の発生率が20%以上のものとしてN型と区別した。したがってTT型とは両世代とも遺伝的にT型を示すものであり、TN型とは、1代限りの表現型的T型である。またNT型は潜在的なT型で、稈長がN型とみなされる個体の次代においてT型個体を60%あるいは85%という高頻度で発生する多発系統である。またNN型およびTN型においても、T型個体の発生頻度が、4~15%という系統を含んでおり、正常型の発生頻度よりも著しく高率である。したがってこれらの型のなかにもT型異型を発生し易い多発系統の存在が認められる。TT型におけるT型個体の発生頻度は、20~90%まで連続的の変異を示し、前項「H-6」系統群の第6図に類似していた。またNN型、NT型、の発生頻度からみて、これらの系統間にはT型異型発生に関するmutabilityに差異のあることがうかがわれる。

以上のことから、正常型の「ホクエイ」集団には、潜在的に異型を発生し易い個体ないしは個体群が含まれていることが考えられるが、同じ多発系統でも、TN型の場合はT型個体を除去することは容易であるけれども、NT型ないしNN型では次代検定を行わずに、mutableか否かを判定することは目下のところ困難であろう。そしてこのようなmutableな個体の存在が、「ホクエイ」集団の異型の発生頻度を高めているものと思う。

IV T型異型発生頻度の変異

(1) T型異型発生頻度の追証

T型異型の発生が、他品種の花粉や種子の混入と関係がないかという点については、当初から問題視されていたけれども、そのようなおそれのない状態で実験を行なつた例がなかつた。

またこれまでの実験結果からえられたT型個体の発生頻度1%という低率の発生を考えると、いわゆる系統栽培の標準栽植個体数100個体程度を単位とした調査では発生の有無が単なるチャンスによつて支配されるきらいがあつた。そこで異型の発生頻度を1%として、1%の信頼限界で異型の発生をとらえるための栽植個体数(n)を計算すると、

$$(1 - 0.01)^n \leq 0.01$$

$$n \log 0.99 \leq \log 0.01$$

$$n \leq 458$$

となつて、458個体以上あればよいことになる。しかしながら1個体から458粒の種子を採ることは容易でないので、系統群を単位として、異型の発生頻度を調べた。

1956年、F₁₄系統育成試験35系統について、正常型個体を自殖せしめこれらの次代をF₁₅で、24系統群144系統、1群6系統、調査個体数は系統群当り420個体とした。その結果は第13表のとおりである。この表でF₁₅におけるT型個体の判定は、圃場における観察と稈長の測定値にもとづいて、系統平均値より約12cm(3倍の標準誤差に相当

第 13 表 自殖した正常型から出現する T 型異型個体の発生頻度

家系別系 統群番号	稈長 (cm)		T 型 と 判 定 さ れ た 個 体 の 稈 長														系統群内 で異型を みた系統 数				
	F ₁₄ 系 統平均	F ₁₅ 系 統平均	cm	104	106	108	110	112	114	116	118	120	122	124	126	128		130	132	計	
A	1	81	92				2	1											3	3	
	2	82	96				1												1	1	
	3	78	95		1	1													2	1	
	4	82	92				2												2	2	
	5	83	94				3												3	3	
	6	77	94		1	1				1	1								4	4	
	7	79	87		1	1			1										3	3	
	8	79	94			2													2	2	
B	9	81	95				1	1	6	9	7	3	5	2	3	4	2	1	44	2	
	10	82	95		1	3													4	3	
	11	83	90				1	1				1							3	2	
	12	83	93																0	0	
	13	83	95			1	1			1									3	3	
	14	81	94			1			1										2	2	
	15	81	93																0	0	
	16	83	93					1											1	1	
C	17	82	93		1	1	1												3	2	
	18	80	91		1	2				1									4	3	
	19	78	93		1	1	1												3	2	
	20	78	93			2													2	2	
	21	78	93			2		1											3	3	
	22	83	91		1	1													2	2	
	23	85	95			2	2	2											6	3	
	24	77	96			2		1		1									4	3	
計		81	93		3	12	23	11	5	8	12	8	5	5	2	3	4	2	1	104	52

(注) 表中、数字に印された は、F₁₆における次代検定の結果、T型異型と判定されたもの。

する) 以上長稈のものとした。この場合系統内で顕著に飛び出ている個体に限り、ほかの個体と連続的な稈長を示すものは除いた。

T型個体と判定したのは10,080個体中、104個体で、1.03%に相当するが、このうち44個体0.44%はB9群(B家系No.9系統群)から発生した。この系統群のT型個体発生率は10.48%であるが、この群のNo.50およびNo.52の2系統が70個体中それぞれ12個体と34個体のT型個体を発生し、この群内のほかの4系統にはいずれも発生をみながつた。これら2系統のF₁₆における個体の稈長は72cmおよび85cmであり、正常型と判断されたもので、前述のNT型に属する多発系統と考えら

れる。また2系統より発生したT型個体は次代F₁₆においてもすべてT型異型を示した。したがつてF₁₆におけるT型異型の発生頻度1.03%のうち、多発系統にもとづく0.44%は完全に遺伝的な発生頻度である。ほかのT型60個体のうち、次代検定を行なつたのは30個体でこのうち10系統がT型と認められた。このことから逆に推定すると、遺伝的にもT型異型となるのは、全体の0.20%、多発系統のT型異型を含めると0.64%となる。

このことは、openで採種し統計的にT型異型と判定した前述の結果とほぼ一致している。すなわち、 $\bar{x} + 3s$ を越える長稈個体は約1%の頻度で出現し、このうちの50%が遺伝的であるとした

ことと大差がない。むしろ自殖を行なつてさらに次代検定によつて判定した F₁₅ における発生頻度が、やや高くなつている。このことは年による差異にもよると思われるが、正常型から出現する T 型異型が、自然交雑や種子の混入によるものでないことを明示している。

さらに同様なことは、2 世代自殖をつづけた F₁₆ の系統育成実験からも追証された。F₁₆ では、F₁₅ の 144 系統から各々正常型 4 個体を選抜し、24 系統群 144 系統の 4 反復、合計 46,080 個体を調査した。このうち B9, No. 52 に由来する 4 系統は、F₁₇ における次代検定からも T 型異型を多発する多発系統であることが確認され、この系統から発

生した T 型個体は全体の 0.42% に相当した。また多発系統を除くほかの全系統から、T 型と思われる 1,239 個体を選抜し、F₁₇ で次代検定を行なつたところ、全体の 0.25% が遺伝的に T 型を示した。それ故、F₁₆ 全体の T 型異型発生頻度は 0.67% となつて、F₁₅ の結果と非常によく一致した。

(2) T 型異型の固定化

1955 年、F₁₃ における系統育成試験において、N 型より出現した T 型個体の次代を、F₁₄ で系統として栽植し、系統内の T 型個体の発生頻度を調べたところ、前述のように 15%~90% の変異を示した (III (2) ii))。1957 年これらの後代を追求するとともに T 型固定系統をえようとして、F₁₅ の 28

第 14 表 T 型系統群における稈長の固定度

	型		F ₁₅ 系統群番号	栽植系統数	系 統 数			N 型系統群の T 型系統又は N 型系統群の出現		稈 長 (cm)			系統群内の T 型ホモ系統発生頻度 (%)	系統群内の T 型ホモ及びヘテロ系統を含めた発生頻度 (%)	
	F ₁₃	F ₁₄			T 型ホモ	ヘテロ	N 型ホモ	個体数	頻度 (%)	T 型ホモ	ヘテロ	N 型ホモ			
	N	N	(5 群計)	50	0	0	50 ¹⁾ (35) 50 (28)	24	0.7	—	—	91	0	0	
	T	N	(")	50	0	0		25	0.7	—	—	92	0	0	
F ₁₄ における T 型個体発生頻度 (%)	15	T	T	11	20	7	1	12	13	1.6	124	101	91	35	40
	40	T	T	1	20	4	12	4	4	1.4	126	116	93	20	80
	45	T	T	91	20	7	8	5	13	3.7	120	118	99	35	75
	50	T	T	77	20	7	11	2	8	5.7	123	112	94	35	90
	50	T	T	92	20	11	9	0	0	0.0	119	102	—	55	100
	60	T	T	17	20	6	12	2	1	0.7	118	110	89	30	90
	60	T	T	83	20	10	10	0	0	0.0	129	109	—	50	100
	65	T	T	107	20	8	10	2	1	0.7	124	112	96	40	90
	65	T	T	108	20	13	7	0	0	0.0	127	115	—	65	100
	70	T	T	18	20	11	8	1	3	4.3	124	111	98	55	95
	70	T	T	60	20	6	10	4	8	2.9	126	115	97	30	80
	75	T	T	5	20	14	6	0	0	0.0	129	119	—	70	100
	75	T	T	42	20	8	10	2	3	2.1	124	114	101	40	90
	80	T	T	43	20	6	12	2	2	1.4	121	116	99	30	100
	80	T	T	56	20	12	8	0	0	0.0	126	120	—	60	100
90	T	T	22	20	13	3	4	3	1.1	129	116	100	65	80	
90	T	T	33	20	12	3	5	4	1.1	125	105	96	60	75	
90	T	T	75	20	20	0	0	0	0.0	119	—	—	100	100	
100	T	T	H-6-39	6	6	0	0	0	0.0	121	—	—	100	0	
100	T	T	H-6-40	20	20	0	0	0	0.0	119	—	—	100	0	
100	T	T	H-6-43	20	20	0	0	0	0.0	114	—	—	100	0	

(注) 1) () 内数字は T 型個体を全く発生しなかつた系統数
 2) 1 系統につき 20 個体を測定、平均値を求めた。

系統群 460 系統および1953年T型個体として選抜した「H-6」の F₁₄ 3 系統群 46 系統を供試した。栽植された各系統はいずれも前代においてT型を示した個体で、1 系統約70個体を調査した。その結果は第14表のとおりである。

第14表においてT型ホモ系統とは、観察によつてN型個体を0~4 個体まで含むものとし、N型ホモ系統とは、N型個体を0~4 個体まで含むものとした。またヘテロの系統とはT型およびN型ホモ系統以外のものとした。F₁₄ においてN型と認められた10系統の次代10系統群 100 系統はいずれもN型を示し、T型個体の発生頻度は0.7%でいわゆる正常を示した。またTT型21系統群は系統内におけるT型個体の発生頻度の異なるものほどT型ホモ系統を多数含むことが認められる。T型個体発生頻度の F₁₅ 系統群に対する F₁₄ 系統の回帰による遺伝力 ($h^2g^2=0.8641$) は非常に高く全般に F₁₄ でよりも F₁₅ においてT型個体の発生が多く、T型としての固定度が高まっている。とくに F₁₄ で90%のT型をみたTT75群は、F₁₅ で100%T型系統となり、F₁₅ 100%の発生頻度を示した「H-6」3 系統群は、F₁₄ で同じく100%T型系統であつた。代表的なT型異型の6 系統群について、F₁₅ とF₁₆ の稈長の変異係数を示すと第15表のようになる。

第15表 代表的T型系統群における稈長の変異係数

系統群番号	F ₁₅			F ₁₆		
	系統数	平均変異係数	変異係数	系統数	平均変異係数	変異係数
T T 91	7	5.65%		3	4.92%	
T T 17	6	5.31		3	4.80	
T T 22	13	4.91		3	4.91	
T T 33	12	5.30		6	5.86	
T T 75	20	5.20		20	4.78	
H-6 - 43	10	5.06		6	3.94	
正常型(B15)	6	5.26		6	4.34	

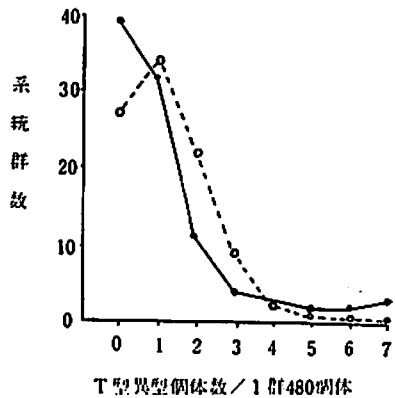
第15表によれば、調査個体数を異にするが6 系統群の変異係数の平均値は、両世代ともに正常型に近い値を示している。とくに「H-6-43」の系統群は両年ともに正常型よりも低い変異係数を示した。変異係数の F₁₆ に対する F₁₅ 系統群の回帰に

よる遺伝力は、 $h^2g^2=0.6979$ となつて非常に高い遺伝的連関を示した。このことは、T型異型の固定化がこれらの系統群では比較的容易であることを物語っている。もちろんこうなるまでには、すでに3 世代にわたる選抜が行われているが、前述の「H-6」群ならびに「TT 75」群は最も早く固定されたものと思われる。

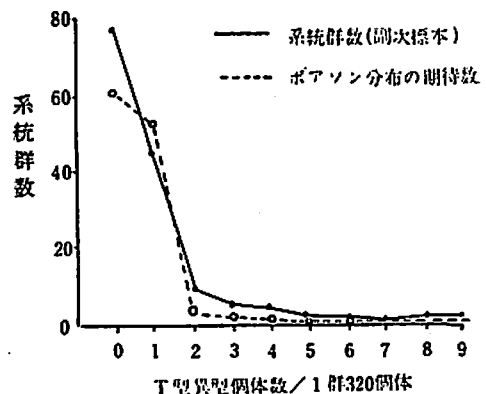
(3) T型異型発生頻度の親子回帰

F₁₆ の系統育成実験におけるT型個体発生頻度を系統群単位に図示すると第7図のようになる。

第7図-a F₁₆ 96系統群におけるT型個体の頻度分布



-b F₁₆ 144系統群におけるT型個体の頻度分布

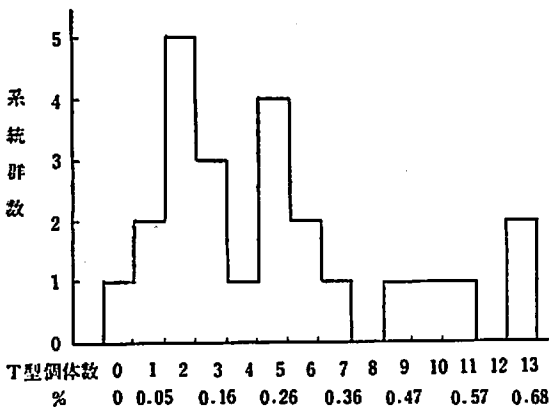


第7図によれば、T型個体の発生頻度は0 から発生個体数の多くなるにしたがつて、系統群数が極減し、ポアソン分布に類似するが Chi-square test の結果は、第7図-a、-b いずれの場合も、ポアソン分布の期待数よりも有意な隔りを示した。

さきに F_{15} , 140系統についてポアソン分布にあてはまる例を示したが(第4図)1系統40個体という小集団における異型の発生(T型とD型を含めた)は, チャンスによつてランダムとなることが考えられる。さらにT型異型の発生頻度が0.5%であるとすれば, 第7図における系統群単位の個体数を以てしても, なお99%の信頼度で異型の発生を把握することは難しい。

F_{15} 以降の系統育成実験は, A, B, C, 3家系24系統群として自殖を続けてきたので, この大系統群を単位にしてT型個体の発生頻度をみたのが第8図で, ここでは多発系統を除いた。

第8図 F_{15} 24系統群(1群24系統, 1,620個体)におけるT型個体発生頻度



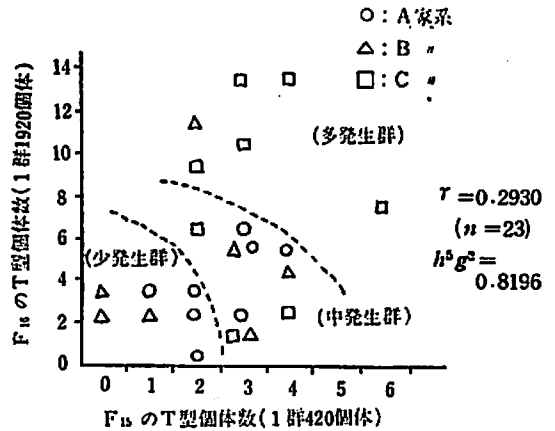
第8図によればT型個体数は0~13, 発生頻度は0~0.68%の変異を示し, むしろ正規分布に近いカーブを描いている。

以上のことから, T型異型の発生がポアソン分布をすることは否定されねばならない。したがつてT型異型の発生頻度は, 全系統群を通じて一様であるとはみなされない。

つぎに, F_{15} と F_{10} のT型個体出現数を23系統群について調べると第9図のようになる。この場合も多発系統を含むB9群を除いた。

第9図から, T型発生頻度に3つのグループが存在しうるのである。すなわち少, 中, 多発生のグループである。両世代間の発生個体数の相関は $r = 0.2930$ となつて, あまり高い関係ではないが, F_{10} に対する F_{15} の回帰による遺伝力は $h^2g^2 =$

第9図 T型異型発生個体数の親子相関



0.8196となつて, 遺伝的に密接な関係が認められた。したがつてT型異型の発生頻度に対して, 多発生ないしは少発生両方向への選抜効果が暗示された。

また第9図から, A, B, C, 3家系別にT型個体の発生頻度をみると, 一般にC家系に属する系統群に多発生のものが多く, (C24, 13, 19, 22, 23の5系統群), A家系に属するものは少発生のものが多い(A2, 3, 5, 8の4系統群)。とくにA8系統群は F_{10} の大集団においても, T型の発生が全く認められなかつた。またB家系に属する系統群は少発生から多発生のグループに散在している。これらのことは第5表に示した各家系の稈長の平均値, ないしは分散, および変異係数からみた集団の特性と, その次代に現われるT型異型の発生頻度とはほとんど無関係のように思われる。

V T型異型の発生頻度に関する選抜

さきに系統育成実験の結果から, 正常型「ホクエイ」の集団のなかには, T型異型の発生頻度を異にする系統群の存在が暗示されていたし, また品種の純度を高める上からも発生頻度の少ない方向への, できれば異型を全く発生しない系統群の選抜が希望されていた。

1955年, F_{15} において, T型異型の多く出現した系統群および発生が少ない系統群をそれぞれ5系統群と6系統群選抜した。

(1) 多発生に対する選抜

1956年, F_{14} では19系統群90系統について T 型個体の発生頻度を比較した。1系統群 300 個体中 5 個体, 1.67% の T 型を発生したのが最高で, 発生をみなかつたものも 2 系統群あつた。そして系統群当り平均発生頻度は 0.62% であつた。ここで多発生の 3 系統群を選抜した。

F_{15} では, 11 系統群, 1 群 20 系統 1,400 個体を単位として発生頻度を比較した。平均頻度は 1.11% で, 最も多発生したのは「 T_1-65 」系統群で, 68 個体 4.86% の高率を示した。これはこの群内の 1 系統「No. 169」が, いわゆる多発系統で 70 個体中 48 個体が T 型であつたことによる。また少発生の系統群は 0.07% ときわめて低率であつた。

F_{16} では多発生の 4 系統群 48 系統, 1 系統 840 個体とした。4 群ともに発生頻度が接近し, 1.43~2.02% の小さい変異幅を示した。このなかから多発生の 2 系統群を選抜したが, 以上の経過を表示すると第 16 表のようになる。

第 16 表 T 型異型多発生方向への選抜経過

系統群名	世 代	F_{13}	F_{14}	F_{15}	F_{16}
	系 統 数	4	5	20	12
	個 体 数	160	300	1,400	840
T_1-7	T 型 個 体 数	12	5	17	17
	" 発 生 率 %	7.50	1.67	1.21	2.02
T_1-65	T 型 個 体 数	1	3	68	16
	" 発 生 率 %	0.63	1.00	4.86	1.90
栽植された T_1 系統群	系 統 群 数	5	23	11	4
	平 均 T 型 発 生 率 %	2.62	0.62	1.11	1.76
* 正常型の T 型個体発生率%		1.32	0.49	1.03	0.67

(注) * は各世代の系統育成実験の基本集団

第 16 表によれば, 最初 7.50% と非常に高率を示した「 T_1-7 」群も, その後の発生頻度は漸減の傾向を示した。また最初, 正常型より低率であつた「 T_1-65 」群は, F_{15} で 4.86% と最高頻度を示したが, F_{16} では「 T_1-7 」群と同程度に減少した。正常型における発生頻度も世代とともに低下しているけれども, これらの選抜が T 型個体の発生を累積的に高めることはできなかつた。

もちろん, F_{16} までの結果は, いずれの世代でも N 型に比べてその発生頻度は高くなつている。とくに F_{16} では, T_1 4 系統群の平均発生頻度が 2.04% となり, これら 4 群の集団が全体的に N 型の発生頻度よりも 1% 以上も高められたことは無視するわけにはいかない。

(2) 少発生に対する選抜

F_{14} では, 24 系統群 1 群 5 系統 300 個体を単位にして群間の比較を行なつた。24 群中 T 型個体を発生しなかつたのは 4 群で, 平均発生頻度は 0.80%, 変異の幅は 0.00~2.33% であつた。ここで無発生の 3 系統群を選抜した。 F_{15} では 13 系統群, 1 群 20 系統 1,400 個体を単位とした。発生頻度の変異幅は 0.07~0.93% で平均 0.38% であつた。ここで最も低頻度の 1 群を選抜した。 F_{16} では 4 系統群, 1 群 12 系統 840 個体を単位とした。変異の幅は 0.00~0.24% で平均 0.09% と低率を示した。以上の選抜経過を示したのが第 17 表である。

第 17 表 T 型異型少発生方向への選抜経過

系統群名	世 代	F_{13}	F_{14}	F_{15}	F_{16}
	系 統 数	4	5	20	12
	個 体 数	160	300	1400	840
T_0-19	T 型 個 体 数	2	0	1	0
	" 発 生 率 %	1.25	0.00	0.07	0.00
栽植された T_0 系統群	系 統 群 数	6	24	13	4
	平 均 T 型 発 生 率 %	0.63	0.80	0.38	0.09

選抜された「 T_0-19 」群は, 当初 T_0 6 系統群に比べると発生頻度の高い系統群であつたが, 以後選抜の効果が認められ, F_{16} では T 型個体の出現がなかつた。第 16 表の N 型の発生頻度に比べると, 栽植された T_0 の各系統群は F_{16} を除いていずれも低率に経過してきた。果たして選抜系統群「 T_0-19 」が, さらに後代においても T 型個体を発生しないかは疑問である。また F_{16} の系統育成実験からも大集団で T 型個体の出現しなかつた「A8」系統群が見出されている。このことは少発生方向への選抜効果を高く評価しえないかもしれない。しかしながら, T_0 系統群全体として低

率化してきたことは、選抜の効果を物語っている。なお「T₀-19」群は前述のように、T型少発生グループに属するものが多いA家系より派生していることは興味深い。

以上2つの選抜実験から、わずかながら発生頻度の多少両方向への選抜効果が認められ、異型の発生機構が遺伝的であることが強く暗示された。同時にその効果が±1~2%という低頻度の範囲であることは、選抜方法を一層慎重に取り扱わねばならないし、また多発生系統に関する選抜の問題は今後に残された重要課題となる。

VI 成熟分裂の細胞学的知見

(この章は東北農業試験場盛岡試験地渡辺好郎技官による)

N型、T型および1954年北見支場より送付した正常型から盛岡試験地で発生した長稈B型の各5個体ずつ、幼穂を固定しPMCのM_Iにおける染色体の行動を調査したところ、第18表のようになった。

第18表 PMC, M_Iにおける染色体の行動

型		21 _{II}	20 _{II} +2 _I	19 _{II} +4 _I	
N	1-7	100	—	—	
	1-1	100	2	2	
	1-5	100	1	—	
	1-4	100	—	—	
	1-2	100	—	—	
B	6-2	100	5	—	他に mosaic 3細胞
	8-53	100	5	—	
	9-58	100	—	—	
	10-3	100	4	—	他に mosaic 3細胞
	5-9	100	5	—	他に mosaic 1細胞
T	5-6	100	4	—	
	5-1	100	2	—	
	5-2	100	2	—	
	5-4	100	—	—	
	5-7	100	—	—	

すなわち、ほとんどすべてが21_{II}を形成し、まれに20_{II}+2_Iが、さらにきわめてまれに19_{II}+4_Iが観察された程度で、いずれも細胞学的には正常とみなされた。

B型の系統はやや univalent の頻度が高いよう

に見受けられ、また aneuploid cells が少数ずつ3個体に観察されたが、この程度の異常は正常品種にも普通にみられるところで、特別に異常な系統とは考えられない。したがって「ホクエイ」の異型の出現は染色体の行動とは関係のないものと思われる。

VII 論 議

同じ麦類でも、大麦の場合と小麦、燕麦のような倍数性作物の場合では、生態型や異型の発生機構がかなり異なっている。倍数性作物でも固定不完全な場合、分離による品種の分化が考えられるし、また他品種の花粉や種子の混入も異型発生の1要素といえる。しかし HUSKINS (1946)⁹⁾ が示しているとおりに、小麦や燕麦では広い意味での突然変異が異型の発生に結びついていることが知られている。WALLACE et al. (1955)²⁰⁾ は燕麦の1品種「Fulwin」で品種内に草丈、穂数、収量などの量的形質について、かなり広い変異性のあることを発見した。彼らは分離、混入以外に染色体異常による異型の発生が可能なことを暗示している。また MOREY (1949)²⁰⁾ は「Clinton oat」が12%の異常を含むこと、最も普通の異常が正常のものより長稈であることを述べ、細胞学的見地から異型発生の原因を考察している。

WATANABE (1954)²⁰⁾ は極短稈種である「小麦農林10号」から、長稈の異型が4~6%発生する場合を細胞学的な面から追究し、染色体異常に関係あるとした。すなわちA・BおよびDゲノム間の部分相同性による異親接合 (allosyndesis) の結果と推論し、かかる異親接合を生ぜしめる因子が突然変異によつて生じたものであろうとしている。さらに彼は meiotic index (正常花粉4分子の百分比) と一価染色体出現率を多数の小麦品種について調査し、細胞学的不安定性の型として① Univalent formation ② Chromosome mosaics ③ Chromosome fragmentation or collapsing の3つをあげ品種の純正維持上に細胞遺伝学的検討の必要性を述べている (渡辺(1956a)²⁷⁾)。

「ホクエイ」の場合長年にわたる系統育成、とくに3世代自殖した種子を用いた試験結果から、異

型の発生が自然交雑や他品種の混入によるものではないし、普通にいわれる形質の分離によるものでないことも明らかである。自然突然変異に比べると異型の発生頻度がかなり高いこと、あるいは異型個体の次代に稈長に対して広い変異性がみられることは、単なる突然変異 (gene mutation or somatic mutation) の概念とは異なるものであると考える。さらに最も普通にみられる長稈型異型の形態的特徴は、栽培品種にみられるものと同様であつて、いわゆるスペルトイド突然変異とも考えられない。しかしながら極くまれには同一個体内では稈色や穂型のモザイクが観察される。

第18表によれば、「ホクエイ」の正常型および長稈異型の染色体行動は正常とみなされるから、「ホクエイ」の場合長稈異型の発生が染色体異常に支配されているとは思われない。

つぎに問題となるのは、「ホクエイ」の両親に異常はないかということである。渡辺(未発表)によれば「赤錆不知1号」には meiosis に異常があり「小麦農林58号」もいくらか異常性が観察されているが、他品種に比べてそれほどはげしいものではない。一方3世代自殖をつづけた約1,000個体について、1959年に行なつたわれわれの観察によれば、「赤錆不知1号」には異型の発生が認められなかつたが「小麦農林58号」ではかなりの頻度で長稈型個体が出現するし、稈毛のない(「小麦農林58号」は稈毛を有す)個体も析出され、両者合わせて約2%の頻度を示した。さらにこれら両親の組合わせ親では、「東北1号」(小麦農林6号)にも低頻度であるが長稈型個体が見られ、「本育49号」には、芒および稈色に対する変異個体が発生していた。「白ダルマ」は耐寒性弱く、春播型であるが、「Velvet」, 「Martins amber」とともに未だ異型の出現をみていない。しかしながら「Turkey Red II」からは無芒個体が発生した。

最近 Goron (1957)⁹⁾ は小麦品種「埼玉27号」で長稈、短稈両型の異型の発生を認め、同じ長稈型のなかにも秋播型と春播型のものがあつて、秋播型の個体間には稈長、出穂期に関して polygenic variability のあること、さらにそれらの個体間では、高温長日下での反応に差異のあることを明ら

かにした。このような量的形質に関する変異性が異型間に見られることは、異型の発生原因をますます複雑なものとしている。「埼玉27号」の1つの親「早小麦」には、石川(1934)¹⁰⁾ によつてスペルトイドの発生が見出されているが、また同一個体内に穂型、芒、稈色などのモザイクが、関係形質の分離系統あるいは固定系統から発現し、モザイク型の後代においては再びモザイク個体の発現し易い傾向を認めている。こうした突然変異をおこし易いという特性が、雑種後代にも伝えられるとすれば「早小麦」を親とした「埼玉27号」あるいは「小麦農林58号」を親とした「ホクエイ」にも、異型が発生してもよいと考えられる。このような例は、筆者らが行なつている小麦育種の過程でしばしば認められてきた。「小麦農林10号」を親とした育成系統「14 F₁ 189」は現在でもかなり高頻度で、長稈個体が出現するし、無芒、棍棒状の穂型を有する「本系275号」(小麦農林24号×北海195号)からは、長稈型個体の析出ばかりでなく種々の異型の発生が見られており、すでに10数年前から育種家を悩ませてきた。この「本系275号」を親とした多数の育成系統にも、その発生頻度に差異はあるが必ず長稈型個体が発現している。その1例を示したのが第19表である。

第19表 育成系統における異型の発生

系統名	世代	組 合 せ		T型異型の発生頻度 %
		母	父	
北成12号	F ₁₀	小麦農林8号	本系275号	0.6
北海240号	F ₉	本系275号	Purcam	1.5
北海241号	F ₉	本系275号	Purcam	0.7
十系4号	F ₈	u-13 × 本系323号	本系275号	0.7
北成23号	F ₇	F-95 × Purcam	本系275号	0.8
北成25号	F ₇	"	本系275号	1.6

(注) * 1959年生産力検定試験の約4,000個体中に出現した頻度

現在北海道の優良品種である「小麦農林8号」には短頂芒個体の出現があつて、粒色もまた白→赤の変化を伴つており、また「小麦農林62号」からはやや長稈で短頂芒個体が出現している。さらに北見支場の系統栽培において主として東北、北陸地方の品種、例えば「小麦農林24号」, 「小麦

農林33号], 「小麦農林54号」, 「アオバコムギ」, 「ナンブコムギ」, 「ニキチヤボ」, 「ヒツミコムギ」などからは毎年長稈型を含めた異型個体が発見されている。小麦においては, 品種により異型の種類が異なつているとはいえ, 多くの品種で同じような現象が知られている。HUNTER (1951)¹⁶によれば, イギリスの小麦品種で, 「Yeoman」, 「Holdfast」, 「Little Joss」, 「Steadfast」, 「Square heads master」, 「Wilhelmina」, 「Juliana」, 「Jubiligem」, 「Atle」などに稈長, 稈色, 芒に関する異型やスベルトイドの発生が認められている。しかしながらこれらの変異が発生する機構については, いまだに十分な説明がなく, 遺伝的な原因であろうとしているがこれはコントロールできないことを指摘している。

「ホクエイ」の異型に関する筆者らの実験結果によれば, T型異型発生頻度の遺伝力が高いこと ($h^2g^2=0.8196$), 多発生および少発生両方向への選抜効果が認められたことは, 異型の発生が遺伝的であることは疑う余地がない。また, T型個体の次代で分離した正常型にT型個体の発生が高かつたこと, いわゆるNT型の多発系統 (highly mutable strain) がみられたこと, TT型, NN型においても発生頻度に広い変異性がみられ, 正常な基本集団の家系間でも発生頻度に差異があることなどは, 異型の発生を誘発する遺伝子, あるいは mutability を支配する遺伝子の存在を暗示していると思われる。

古くより *Drosophila* には, 系統によつて高い突然変異率を示すものが知られている。

DEMERE (1937)¹⁷により突然変異率を高める遺伝子の存在が推定されていたが, IVES (1950)¹⁸も供試系統のなかに, 突然変異率の著しく高い系統を発見し, それを突然変異率を高める遺伝子によるとして説明した。彼はこのような遺伝子を, mutation rate gene または mutator と名づけている。トウモロコシにおいても, 古くは RHOADES (1936, 1938)^{19,20} の *Dl* (dotted)- a_1 系についての知見があり, a_1 対立因子が劣性の *dl* と共存するときは, 低頻度の突然変異をおこすが, *Dl* が存在すると, highly mutable になることが知られている。PETERSON (1953)²¹はピキニの原標実験でえ

られた, mutable *pg* (pale green) 遺伝子座で, mutability を高める *En* (Enhancer) 因子を認めており, McCLEINTOCK (1953)²² は, 遺伝子の発現をさらに規制する特別な遺伝子系に関する卓越した研究の成果を報告した。これは2つの相互に作用する単位からなる, いわゆる Dissociation-Activator (*Ds-Ac*) 系とよばれる制御要素 (Controlling element) に関する論文である。

また彼女 (1956a, 1956b)^{18,19} は, *Ds-Ac* 系とは別に遺伝子作用を抑制する a_1^{m-1} -*Spm* (Suppressor mutator) に関する一連の研究を続けている。*Spm* の存在によつて, a_1^{m-1} 遺伝子座での作用が抑制され, 存在しない場合には a_1^{m-1} 対立因子がある程度活性化する。そして *Spm* はその本性を失うことなく, かなり高頻度で移動することがわかつた。これと類似した要素に, BRINK (1954)²³ のいう *Mp* (Modulator) がある。これも規則正しく転位可能な因子で, mutability を調節する作用をもっている。

以上の諸説が, 小麦の異型の発生原因として妥当か否かは, 現在明白な例証がなく, 原因および機構についてより一層の研究にまたねばならない。なおこれら以外に疑われる点は, 蔬菜の rogue にみられる細胞質遺伝子説, あるいは semi-allelic gene の存在, LERNER (1954)²⁴ のいわゆる Phenodeviants, 田中 (1954)²⁵ のいう不安定遺伝子説との関係如何ということである。

次に本報でえられた知見にもとづき, 「ホクエイ」の原採種の問題に触れてみよう。正常型の「ホクエイ」の集団から約0.5%の頻度で遺伝的T型異型を出現するとすれば, 放任状態で栽培を続けるとき, 毎代その頻度が高まつていくことは品種決定当初より問題視されていた。一般栽培のなかにはかなり高頻度で発生する場合を散見されているがこれらの例の多くは, 「ホクエイ」が品種に決定されて間もなくか, あるいはそれ以前に配付されたものに端を発している種子にもとづく場合が多い。現在では栽培面積が秋播小麦の70%も占められているから, 他品種との混入の機会も少ないと思われるが, 品種決定当時においては, 異型発生の頻度が高かつたばかりでなく, 混入の機会も多かつたに違いない。第20表には, original

な「ホクエイ」を農家に委託栽培し、30 a 以上の大集団のなかから任意に調査した場合の異型発生頻度を示した。

第20表 「ホクエイ」の無選抜集団における T型異型の発生頻度

選抜後の経過年数	T型発生頻度(%)	調査個体数
* 1 年 目	0.41	12,800
* 3 年 目	0.68	9,000
* 4 年 目	0.81	9,000
** 6 年 以上	3.00	10,000

(注) * : 北見支場で T型個体を除いた基本集団を近郊農家に委託栽培させ以後無選抜とした。
** : 過去 6 年 2 戸の農家で放任栽培したが、それ以前の経路は不詳、ただし 10 年以上は経過していない。

この表の 6 年以上にみられる発生頻度 3% のなかには、前述の理由による他品種の混入が含まれているであろうが、1~4 年目のものには混入の原因となるものはなかつた。4 年目まで毎代約 0.1~0.2% の範囲で、異型の増加がみられる。この増加率のなかには、T 型個体の次代に遺伝的 T 型を示す、いわゆる T T 型が大きい部分を占めるとともに、NT 型のいわゆる highly mutable な多発系統の存在も大きいものと思われる。したがって放任栽培が長年におよぶと、上記の増加率は幾何級数的にふえていくことが考えられる。採種用として T 型個体の淘汰をはかることは、T T 型の除去には効果的であつても、NT 型による発生頻度には何らの影響もおよぼさない。したがって「ホクエイ」の場合、最低 0.5% の異型の発生を許容限界とみなさなければならぬであろう。むしろ基本集団中に存在する少発生群あるいは、少発生方向へ選抜された系統群を逐次原種体系にのせて速かに種子の更新を図るならば、一般栽培における異型の発生を著しく低下させることは、それほど困難であるとは思われない。

最近、この種の異型は他作物にも発生しており、水稲(茅野ら(1958)⁴⁾、大豆(後藤未発表)の品種にもその例がみられており、ともに品種の純正維持の上からのみでなく、商品価値を低下させるものとして問題視されている。一方、後藤(1958)⁷⁾

はトウモロコシにおいて、易変系(mutable system)の利用による斬新な育種法を紹介しているが、他殖性作物ばかりでなく、自殖性作物においても将来開拓されるべき分野であると考えられる。その場合の前提としてもこの種異型の本性、あるいは mutability の機構解明が早急に行なわれなければならない。

VIII 摘 要

秋播小麦「ホクエイ」に現われる異型の実態を系統育成実験($F_0 \sim F_{10}$)によつて調べ、異型の後代検定と選抜実験を行なつた。実験結果を要約するとつぎのとおりである。

1. 3 家系よりなる「ホクエイ」の基本集団は交配後 10 数年を経ているにかかわらず稈長の平均値と分散に polygenic segregation が認められた。この場合稈長に対する選抜は、次代家系間の平均値に効果をおよぼしたが、ほかの統計量には変化がなかつた(第 2, 3 表)

2. F_{10} 以後は、稈長の平均値、分散、変異係数の家系間にみられる平均値にはほとんど差異がなく、3 つの家系は表現型において homogeneous に近かつたが、多発系統の存在によつて、分散、変異係数の各々の分散あるいは変異係数には家系間に差異がみられた。しかしながら異型の発生が集団の分離にもとづくものでないことが判つた。

(第 5 表)

3. 異型の判定を統計的に、長稈型(T型)、短稈型(D型)に分け(第 3 図)、 $F_{11} \sim F_{13}$ の発生頻度を調べると、それぞれ 1% ずつであつた(第 6 表)。単位当り栽植個体数の少ない場合の異型の発生頻度はポアソン分布をしたが(第 4 図)、後代の大集団を単位とした場合ポアソン分布にあてはまらなかつた。(第 7 図)

4. 異型個体の次代検定によつて、統計的に T 型を示したものの約半数が遺伝的であり、T 型の発生頻度は約 0.5% と推定された(第 11 表)。このことは自殖種子を用いた F_{15} 、 F_{10} の大集団によつても追証され、異型の発生が自然交雑や他品種の混入によるものでないことを知つた(第 13 表、第 8, 9 図)。

5. また統計的に判定されたD型の次代は、ほとんど正常型を示し、回帰による遺伝力 (h^2g^2) は、稈長に対し18%、発生個体数に対しては0.5%と低かつた。したがってD型異型の大部分は環境変異によるものと考えられた(第9表)。

6. T型個体の次代系統では、系統内のT型個体発生頻度に広い変異性がみられた(第6図)。このうち20%以上の高率を示すものをTT型、以下のものをTN型として区別し、また統計的にN型を示した個体の次代においても、60~85%の高率でT型を含む系統がえられ、これをNT型多発系統 (highly mutable strain) とした。また親子ともN型を示すNN型のなかには、TN型と同様正常型の発生頻度よりさらに高率な系統が発見された(第12表)。

7. NT型多発系統は、自殖をつづけた後代の基本集団からも2系統発見され、T型異型発生頻度の過半が多発系統によつて占められることが判つた(第13表)。

8. T型個体の後代で固定した6系統群がえられた(第14, 15表)。

9. T型発生率の遺伝力 (h^2g^2) は82%と推定された。2世代の発生頻度から基本集団を多発生中発生、少発生の3群に区分したところ、A家系に属するものは発生少なくC家系のものに発生が多かつた(第9図)。そしてこれらの発生頻度は、各家系の稈長に関する統計量とは関係がなかつた。

10. T型異型の発生頻度に関して、多、少両方向への選抜を4世代行なつた。多発系統の存在によつて発生頻度が左右され、累積的傾向を示さなかつたが、基本集団に比べると両方向への選抜効果が認められた(第16, 17表)。

11. N型、T型ともにPMCのM₁における染色体の行動は正常とみなされ、「ホクエイ」における長稈異型の発生は染色体異常とは関係がなかつた(第18表)。

12. 「ホクエイ」の組合せ親における異型発生と同様な現象を示す主要品種を紹介し、異型発生に関する最近の文献を回顧した。また突然変異を誘発する遺伝子に関して、トウモロコシにおける著名な事例をあげ、「ホクエイ」の異型が単なる

突然変異あるいはスベルトイドの概念と異なることについて論議し、これまでの知見によつて原採種の問題にも言及した。

参考文献

- 1) BRINK, R. A., 1954: Very light variegated pericarp in maize. *Genetics* 39: 724-740.
- 2) ———, 1956.: A genetic change associated with the *R* locus in maize which is directed and potentially reversible. *Genetics* 41: 872-889.
- 3) ———, 1958.: A stable somatic mutation to colorless from variegated pericarp in maize. *Genetics* 43: 435-447.
- 4) 茅野三男, 田北辰雄, 三好一夫, 長谷川繁雄, 1958: 水稻糯品種に出現する稈について, 北海道立農業試験場集報, 2: 98-100.
- 5) DEMEBEC, M., 1937.: Frequency of spontaneous mutations in certain stocks of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 22: 469-478.
- 6) ГОРОХ, К., 1957.: Genetic analysis of varietal differentiation in cereals. V. Off-type plants observed in a wheat variety, "Saitama No. 27". *Jap. Jour. Genet.* 32 (1): 1-7.
- 7) 後藤寛治, 1958.: アメリカにおける育種事情, 北農 25 (8): 280-290.
- 8) HUNTER, H., 1951.: *Crop varieties*. London.
- 9) HUSKINS, C. L., 1946.: Fatuoid, speltoid and related mutations of oats and wheats. *Bot. Rev.* 12 (8): 457-514.
- 10) 石川喜三郎, 1934.: 小麦の本邦在来品種におけるスベルトイド突然変異ならびにその遺伝現象について, 農業及園芸, 9 (6, 7, 10): 1361-71, 1566-71, 2244-47.
- 11) IVES, P. T., 1950.: The importance of mutation rate genes in evolution. *Evolution* 4: 236-252.
- 12) KEDHARNATH, S., and R. A. BRINK, 1958.: Transposition and the stability of modulator in maize. *Genetics* 43: 695-704.
- 13) 楠 隆, 長内俊一, 1954.: 秋播小麦新優良品種「ホクエイ」(北栄) 北農21(10): 301-309.
- 14) ———, ———, 1956.: 普通系小麦「北栄」の稈長に見られる変異性について(予報) 北農研究抄報 3: 5-6
- 15) LERNER, I. M., 1954.: *Genetic homeostasis*. London.
- 16) 増山元三郎, 1949.: 少数例の廻め方と実験計画の立て方, 東京
- 17) McCLINTOCK, B., 1953.: Induction of instability at selected loci in maize. *Genetics* 38: 579-599.
- 18) ———, 1956a.: Intracellular systems controlling gene action and mutation. *Brookhaven Symposia Biol.* 8: 58-74.
- 19) ———, 1956b.: Controlling elements and the gene. *Cold Spring Harbor Symposia Quant.*

- Biol. 21 : 197-216.
- 20) MONEY, D. D., 1949. : The extent and causes of variability in Clinton oats. Iowa State Coll. Res. Bull. 363. (According to Biological Abst. 24 (1) : 202. 1950)
- 21) PETERSON, P. A., 1953. : A mutable pale green locus in maize. Genetics 38 : 682.
- 22) RHOADES, M. M., 1936. : The effect of varying gene dosage on aleurone color in maize. Jour. Genetics 33 : 347-354.
- 23) ———, 23), 1938. : Effect of the *D1* gene of the mutability of the *a* allele in maize. Genetics 23 : 377-397.
- 24) 田中義麿, 1954 : 不安定遺伝子綜説 日本蚕糸学会 東海支部講演集 2
- 25) WALLACE, A. T., G. K. MIDDLETON, R. E. COSTOCK, and H. F. ROBINSON, 1955. : Variability in Letoria and Fulwin oats. Agron. Jour. 47 (4) : 178-181.
- 26) WATANABE, Y., 1954. : Studies on the cytological instabilities of common wheat. I The meiotic abnormalities of dwarf wheat, Norin No. 10, with special reference to the appearance of tall plants. Jap. Jour. Breed. 4 (2) : 67-77.
- 27) 渡辺好郎, 1956a. : 同上
第II報 小麦若干品種のマイオテイツク・インデックスと一価染色体出現率, 育種学雑誌 6 卷別冊, 第10回講演会要旨
- 28) ———, 1956b. : 同上
第III報 小麦品種「白肌」のクロモソーム・モザイクについて, 遺伝学雑誌, 31 (10, 11) : 315, 第28回大会講演要旨