

生殖過程におけるオオムギの遺伝子型淘汰に関する育種学的研究

川口 數美*

目	次
緒 言.....	1
材料の特性および調査形質.....	4
I 質的形質の遺伝子型淘汰について.....	7
1. 雑種第1代の孢子形成後の処理 について... 7	
1) 雑種第1代の開花直前高温処 理について... 7	
2) 雑種第1代の花粉貯蔵処理に ついて... 16	
3) 論 議.....	18
4) 摘 要.....	23
2. 雑種第1代の大孢子形成過程の 処理について... 24	
1) 雑種第1代養成時の温度条件 を変えた場合について... 24	
2) 雑種第1代養成時の施肥量を 変えた場合について ... 25	
3) 雑種第1代の養成培土を変え た場合について... 26	
4) 論 議.....	27
5) 摘 要.....	28
3. 雑種第1代の開花期から受粉ま での自然条件を変えた場合の異 常分離について... 28	
1) 雑種第1代の遅延出穂した後 代の場合について... 28	
2) 雑種第1代の開花期に低温条 件下に移した後代の場合について... 31	
3) 論 議.....	33
4) 摘 要.....	35
4. 雑種第1代の生殖過程での処理 による形質淘汰について... 35	
1) 雑種第1代の未熟雌ずいを受 粉した場合の形質淘汰について ... 35	
2) 雑種第1代の養成培土を変え た場合の形質淘汰について ... 38	
3) 論 議.....	39
4) 摘 要.....	41
5. 雑種第1代を異なる環境条件下 で養成した場合の形質淘汰について... 41	
1) 雑種第1代を地理的条件の異 なる地域で養成した場合の 形質淘汰について... 41	
2) 雑種第1代を世代促進栽培環 境下で養成した場合の形質淘 汰について... 47	
3) 論 議.....	48
4) 摘 要.....	50
II 量的形質の遺伝子型淘汰について ... 50	
1. 雑種第1代の開花直前高温処理 による出穂期の淘汰について ... 50	
1) 主働遺伝子に関する遺伝子 型淘汰について... 51	
2) 量的同義遺伝子に関する遺伝 子型淘汰について... 53	

3) 論議	58	について	62
4) 摘要	60		
2. 雑種第1代の開花直前高温処理			
による稈長の淘汰について	60		
1) 量的同義遺伝子に関する遺伝			
子型淘汰について	60		
2) 論議	61		
3) 摘要	61		
Ⅲ 総合考察	62		
1. 生殖過程における遺伝子型淘汰			
		2. 生殖過程における遺伝子型淘汰	
		を考慮した育種法について	64
		1) 希望型をうしなわないために	
		花粉淘汰を考慮した集団育種	
		法の栽植個体数について	65
		2) 遺伝子型淘汰を利用する育種	
		法について	69
		Ⅳ 摘要	73
		引用文献	74

緒 言

作物の雑種集団を環境の異なるところで栽培した場合、その集団の遺伝子構成に変化が生ずることはよく知られており、この変化の機構には突然変異、他からの遺伝子の混入、各遺伝子型に対する淘汰および機会的変動などが考えられている(酒井, 1956)。雑種集団の遺伝子構成の変化について、自然淘汰の効果を研究したものは Adair and Jones (1946), 明峰・菊池(1958)および永松(1958)らの報告がある。これらの研究はそれぞれイネの雑種集団を環境条件の異なる多くの地域で数世代にわたって集団栽培し、各試験地で採種した材料を1ヶ所に集めて雑種集団の形質を調べ、集団の形質間に差があるかどうかを調査したものである。その結果によると、高緯度の北方で栽培した集団では晩生型が淘汰され、低緯度の南方の集団では早生型が淘汰されて平均出穂期は南方で集団栽培をつづけたものほど遅れるという点でいずれも一致している。

オオムギの集団についての自然淘汰の研究には安田(1961)の報告がある。4つの組合せの

雑種集団をつくり、これを気象条件の異なる数地域で雑種第2代から第6代まで5世代にわたって連続して秋播集団栽培し、出穂期の早晚について調べている。その結果、高緯度の北方では春化後の高温短日下で出穂の早い、いわゆる光周期的に中性の個体が淘汰され、低緯度の南方では春化後の高温短日下で出穂のおそい、いわゆる純長日性の個体が淘汰される傾向があり、そのため、後期世代になるにしたがって春化後の短日条件下での集団の平均出穂期は高緯度地域の集団では次第に遅延し、低緯度地域の集団では次第に早まる傾向が認められると報じている。

上記の研究者らの報告は環境の異なるところで継続栽培された雑種集団は自然淘汰によってその集団の形質に変化をきたすことを示しており、その変化の機構についてはいずれも雑種集団種子の播種後からその個体が生育して後代種子を生産するまでのいわゆる2n世代の個体淘汰だけをあげているようである。しかし、生殖過程での各遺伝子型淘汰がなかったとはいえない

ように考えられる。

被子植物では大孢子母細胞 (2n) および小孢子母細胞 (2n) が2回の核分裂によって減数分裂を完了し、大孢子 (n) および小孢子 (n) をつくる。そして、大孢子および小孢子の発達によって雌性造配体 (胚のう) および雄性造配体 (花粉) が形成される。さらに、花粉が雌ずいの柱頭に附着する受粉をへて花粉管が伸長し、胚のうの卵核および極核と花粉管によって導びかれた精核とが合体 (受精) し、ひきつづく細胞分裂によって胚・胚乳が形成され、種子が形成される。

この孢子形成から種子形成までの間すなわち生殖過程で、ある特定の遺伝子型が淘汰されることの報告は数多く見受けられる。例えば花粉管が伸長してからの選択受精 (競走受精も含む) によるもの (Haliquis, 1923; Demerec, 1924; Brink, 1925; Kiesselbach et al, 1926; Mangelsdorf et al, 1926; Sirk, 1926; 岡, 1953b; 中川原, 1972) および配偶子あるいは接合体の発育に関係する遺伝子の働きによるもの (Belling, 1918; 榎本, 1923; 岡, 1953a, 1953c; Oka et al, 1962) などが知られている。これらはいずれも自然条件下での雑種集団の分離に異常が認められた現象についての研究である。

しかし、理論的には自然条件下における生殖過程では淘汰を受けない遺伝子型も、生殖過程の環境を変えることによって淘汰を受けることもありうるのではないかと考えられる。

先に述べた Adair and Jones (1946), 明峰・菊池 (1958), 永松 (1958) および安田 (1961) らの雑種集団の変異には個体としての遺伝子型の淘汰がきわめて重要であることは当然であるが、理論的には生殖過程の環境の変化による生殖過程の遺伝子型に働く淘汰も考慮する必要がある。このような生殖過程における遺伝子型の淘汰の意義を実験的に確かめようとしたもの

としてはつぎの研究以外にほとんど見当たらない。

イネの雑種第1代の穂を開花直前に高温処理あるいは低温処理して受精させた結果、その後代で形質の分離にひずみが生ずることを予備試験の範囲ではあるが著者も協力して初めて観察した (村上・水島)。このことから村上・水島 (1960) は雑種集団の遺伝子型の変化に配偶体 (花粉) 淘汰が無視できないことを指摘している。

同氏らの実験結果にみられるようなことが自然でもある程度起りうるとすれば、従来主として個体淘汰からのみ理解されていた Adair and Jones, 明峰・菊池, 永松および安田らの結果について生殖過程の遺伝子型に働く淘汰の効果も考慮に入れる必要があるように思われる。

最近、育種能率向上の面から世代の短縮が考慮されているが、このため作物を普通栽培とは異なった環境で栽培することが工夫されている。例えば、温度や日長を人為的に調節してイネの冬期温室栽培、ムギの夏期栽培などが多く行なわれている。この場合、雑種集団に個体淘汰がおこらぬかぎり、1株から同数の種子を採種して後代を養成していけば集団内の遺伝子が失われにくいと考えられている。しかし、これには生殖過程における遺伝子型の淘汰が考慮されていない。

生殖過程における特定遺伝子型の淘汰の程度が環境によって異なるとすれば、世代促進という育種技術には、その間における生殖過程の管理によっては種々の問題が生じてくるものと考えられる。しかし、このような観点から生殖過程における遺伝子型淘汰に関する問題を実験的に扱ったものはほとんど見当たらない。

また、この生殖過程における遺伝子型淘汰が起っているとすれば雑種集団の維持にこのことを考慮しなくてはならないし、この淘汰を積極的に利用すれば、集団内に希望型の出現する確率を増すことができるものと考えられる。

本研究は、これらの観点から試験をすすめ、

生殖過程における遺伝子型淘汰を実験的に検証し、育種をすすめてゆく上でこの淘汰を無視できないことを述べ、さらにこの淘汰を積極的に利用できれば育種能率がさらに向上されるであろうということを論議したものである。ここでいう生殖過程とは雄性および雌性配偶体形成から受精・胚発育・種子形成までの過程をいう。

なお、この研究の1部についてはすでに発表^(14, 15)してきたが、ここにとりまとめて報告する。

本研究は栃木県農業試験場南河内分場で行な

ったもので、多くの方々に御世話になった。とくに、その間終始御指導を賜った熱帯農業研究センター所長村上寛一博士、御鞭達を賜った栃木県農業試験場長中山保博士、貴重な研究材料の御分譲を賜った岡山大学教授高橋隆平博士、本研究の論文草稿を校閲され種々の貴重な御教示を賜った東北大学教授角田重三郎博士、同教授神田己季男博士および同助教授高橋成人博士に対し、ここに深甚なる感謝の意を表する。

材料の特性および調査形質

オオムギの連鎖群は7つあることが知られている(Wiebe, 1968)ので、生殖過程における遺伝子型の淘汰が、これらのどの連鎖群上の遺伝子によって支配されているかを知るため、主として7つの連鎖群上にある標識遺伝子を1個含むようにして材料を選定した。また、それらの形質分離の調査を容易にするため、質的な調査形質を支配している遺伝子が1対である形質を対象とした。選定した材料品種および雑種第1代の特性とそれらの連鎖群上の位置および連鎖関係は第1表および第1図に示されている。

調査形質とそれらを支配する遺伝子の連鎖群および連鎖関係はつぎの通りである(Smith, 1951; Takahashi et al, 1953; Robertson et al, 1955; 高橋, 1956; 安田ら, 1964; Robertson et al, 1965)。

第1連鎖群 皮稜性：この形質の表現型は皮性(遺伝子記号, N)および稜性(遺伝子記号, n)であり、皮性が稜性に対して優性である。

第2連鎖群 条性：この形質の表現型は2条(V)および6条(v)であり、2条が6条に対して優性である。

側列穎花の有無：表現型は側列穎花無(V^t)および有(v^t)であり、無(deficiens)が有(normal)

に対して優性である。なお、 $V-v$ と V^t-v^t とは複対立遺伝子である。

第3連鎖群 並渦性：表現型は並性(Uz)および渦性(uz)であり、並性が渦性に対して優性である。

第4連鎖群 芒型：表現型は冠芒(K)および長芒(k)であり、冠芒が長芒に対して優性である。

第5連鎖群 穎色：表現型は穎色黒(B)および穎色白(b)であり、黒色が白色に対して優性である。

護穎外側輪の苞の有無：表現型は無苞(T-rd)および有苞(trd)であり、無苞が有苞に対して優性である。なお、B-bとTrd-trdとは連鎖関係にあり、組換え価は14.8%であることが知られている。

第6連鎖群 穎のオレンジ色の有無：表現型は穎の無色(O)およびオレンジ色(o)であり、無色はオレンジ色に対して優性である。

第7連鎖群 底刺毛茸の長短：表現型は底刺毛茸の長毛(S)と短毛(s)であり、長毛が短毛に対して優性である。

連鎖群不明 叢性：表現型は直立型と匍匐型と両者の中間の中間型であるが、この形質を支配している遺伝子、優劣関係およびその数な

第1表 材料の特性および調査形質

1) 質的形質について

連鎖群	1	2		3	4	5		6	7	不		明
		皮稈性 (N,n)	条性 (V,v)	側列穎花 の有無 (V ^t ,v ^t)	並渦性 (Uz,uz)	芒型 (K,k)	穎色 (B,b)	護穎外側 輪の苞の 有無 (Trd,trd)	穎のオレ ンジ色の 有無 (O,o)	底刺毛茸 の長短 (S,s)	叢性	稈色
品種 および 雑種第1代 (遺伝子記号)												
1改良二条種 2 Tridax (1×2) F ₁	皮	2条	有 無 〃	並性	長芒 冠芒 〃	白色 黒色 〃	無	無	長毛			
3 Tester 189-1 (1×3) F ₁	裸 皮	6条 2条		渦性 並性	冠芒 〃	黒色 〃	有 無		短毛 長毛			
4 Tester 189-2 (1×4) F ₁				渦性 並性		黒色 〃	有 無		短毛 長毛			
5 H. spontaneum (1×5) F ₁						黒色 〃						
6 Minn. 90-5 (1×6) F ₁						黒色 〃						
7 Orange Lemma (1×7) F ₁		6条 2条						オレンジ 無				
8 Gopal (1×8) F ₁											赤色 〃	
9 US 6 10 Tammi (9×10) F ₁ (10×9) F ₁		2条 6条 2条 〃	無		長芒	白色						無毛 有毛 〃 〃
11金 独 12 Fetto (11×12) F ₁ (12×11) F ₁										直立 匍匐 中間 〃		
エ ビ ス 関東二条7号			無 〃		長芒 〃	白色 〃						

2) 量的形質について

品 種 お よ び 雑 種 第 1 代	出穂期 (月・日)	稈 長 (cm)
1 Tammi	3・30.1	89
2 US 6 (1×2) F ₁ (2×1) F ₁	4・9.3 〃・6.9 〃・7.6	
3 金 独	3・29.0	
4 Fetto (3×4) F ₁ (4×3) F ₁	4・24.9 〃・16.7 〃・17.6	105
5 Svanhals	4・20.5	
6 博 多 2 号 (5×6) F ₁ (6×5) F ₁	〃・21.7 〃・20.5 〃・22.8	
7 栃木ゴールデンメロン (2×7) F ₁		117 120
8 エ ビ ス (8×4) F ₁		85 113

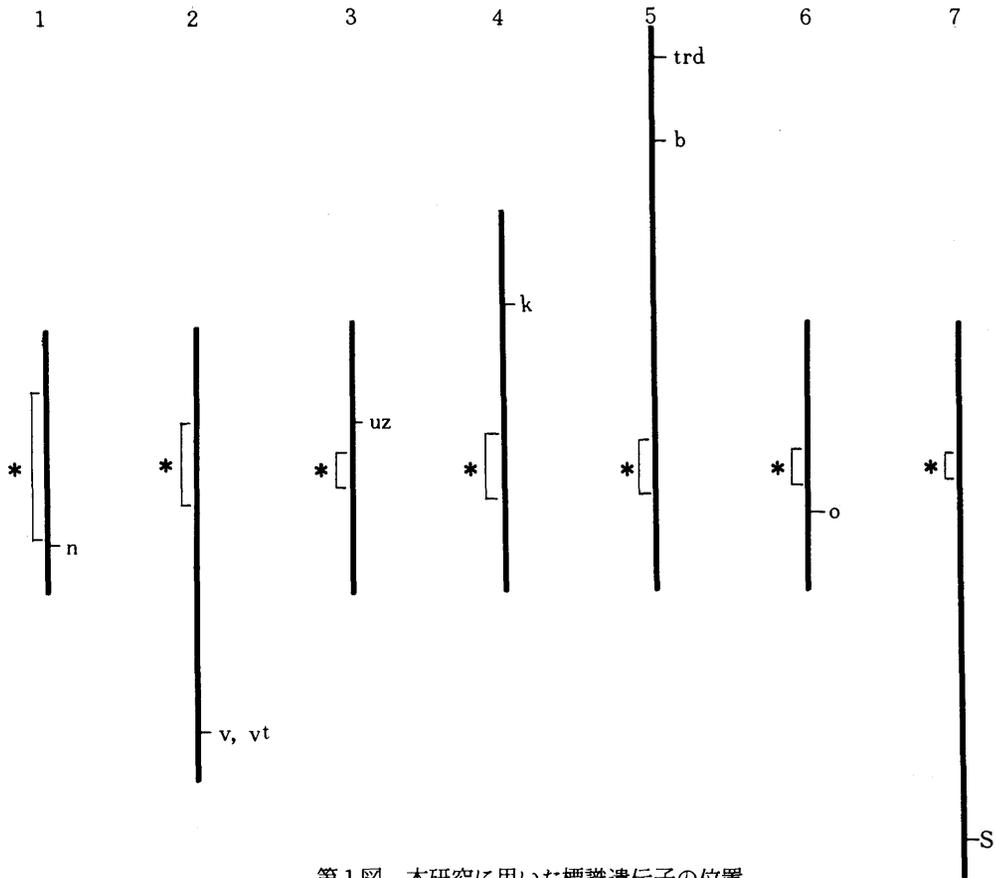
どは不明である。

稈色： 表現型は赤色および無色であるが、この形質を支配している遺伝子およびその数などは不明である。

葉鞘毛茸の有無： 表現型は毛茸有(Hs)と毛茸無(hs)であるが、連鎖関係は確定していない。

出穂期： 表現型は連続的と不連続的な場合があり、主動遺伝子および量的同義遺伝子が関与しているといわれているが、その数および連鎖関係は確定していない。

連鎖群



第1図 本研究に用いた標識遺伝子の位置

(Wiebe 1968, 著者改写)

* centromere の位置

1. n = 稜, N = 皮
2. v = 6条, V = 2条
v^t = 側列穎花有, V^t = 側列穎花無
3. uz = 渦性, Uz = 並性
4. k = 長芒, K = 冠芒
5. trd = 護穎外側輪の苞有, Trd = 護穎外側輪の苞無
b = 穎色白, B = 穎色黒
6. o = 穎のオレンジ色有, O = 穎のオレンジ色無
7. s = 底刺毛茸短毛, S = 底刺毛茸長毛

稈長：表現型は連続的であり、主動遺伝子および量的同義遺伝子が関与しているといわれているが、その数および連鎖関係は確定していない。

本研究に用いた材料は栃木県農業試験場南河内分場で品種保存栽培してきたものと岡山大学

農業生物研究所から分譲を受けたものである。親品種の純度検定のため親品種の種子をすべて播種し、目的とする形質について分離がないことを確かめたうえ、目的とする個体を選抜し、本研究に供試した。

I 質的形質の遺伝子型淘汰について

1. 雑種第1代の孢子形成後の処理について

環境の異なるところで継続栽培された雑種集団は自然淘汰の影響によって、その集団の遺伝子構成に変化が生じ、その変化の原因として従来主として個体淘汰だけが考えられているように見受けられる。しかし理論的には生殖過程の遺伝子型の淘汰も無視できないのではないかと考え、雑種第1代の開花直前高温処理および雑種第1代花粉の貯蔵後受粉を行なって、特定の遺伝子型が淘汰されるかどうかを確かめた。

1) 雑種第1代の開花直前高温処理について

雑種第1代の開花直前の穂を高温処理して、いくつかの形質について雑種第2代での分離比を調査し、自然条件下で受精させた場合の分離比との比較を行ない、処理により特定の遺伝子型の淘汰が起るかどうかが、さらに処理の効果を明らかにしようと試みたものである。

〈材料および方法〉

材料の養成 目的とする形質について分離がないことを確かめた両親品種をビニルハウス内に秋播して交配母本を養成し、春に交配してF₁種子をえた。このF₁種子をビニルハウス内で5万分の1のワグナーポットあるいは15cm鉢にそれぞれ1ポット当たり3粒および1鉢当たり1粒ずつ秋播し、F₁植物を両親品種とともに各組合せ5~30個体を養成した。

用いた材料の組合せは右記の通りである。

♀	♂
品種名 (遺伝子型)	品種名 (遺伝子型)
改良二条種 (v ^t v ^t kkbb)	Tridax (V ^t V ^t KKBB)
改良二条種 (NNVVUzUzkk bbTrdTrdSS)	Tester 189-1 (nnvvuzuzKKBBtr- dtrdss)
改良二条種 (UzUzbbTrdTrdSS)	Tester 189-2 (uzuzBBtrdtrdss)
改良二条種 (bb)	Hordeum spontaneum (BB)
改良二条種 (VV 00)	Orange Lemma (vv oo)
Tammi (vv HsHs)	US 6 (VV hshs)
US 6 (VV hshs)	Tammi (vv HsHs)
金独 (不明)	Fetto (不明)
Fetto	× 金独

F₁個体の開花期に下記の要領で高温処理を行ない、F₂種子を採種した。また、対照として同時に雑種の両親についても処理を行なった。処理してえたF₂と無処理のF₂をビニルハウス内で

栽培し諸形質の調査を行なった。

雑種第1代の高温処理 F_1 植物の開花期をまわって、すでに開花を終っていた穎花をすべて処理直前に切り落とし、1株のうちの半数の穂を開花直前に36~39℃(1962年処理)および40±0.5℃(1964年処理)の温湯に4分間入れて高温処理を行なったあと、袋かけして F_2 種子をえた。他の半数の穂は袋かけして自然条件下で開花させ対照区(無処理)とした。したがって処理と無処理の受粉が同一個体で行なわれたことになりまた同じ日に開花した穎花によって構成されるようにした。処理は午前8時から12時までの間に行ない、その翌日、処理および無処理とも開花(受粉)しなかった穎花はすべて切り落した。

雑種第2代の養成 処理および無処理ともに1個体当たりそれぞれ20粒以上の種子の確保を予定したが、 F_1 の開花直前に高温処理を行なうと無処理にくらべて稔実率が低下し(0%~100%, 平均80%), 処理したものでは0から60粒位までふれ、 F_1 1個体当たりの種子数を同じにして F_2 を養成することはできなかった。このため F_1 1個体当たり処理および無処理とも6粒以上えられた F_1 の5~29個体を選び、個体当たりの処理および無処理の種子数を同じにして F_2 を養成した。

F_2 はビニルハウス内で木箱に畑土と堆肥を1:1の割合に混合した土壌をつめ、6cm×6cmの間隔で1箱(60×36×12cm)当たり60粒を播種した。 F_1 の個体ごとに処理および無処理の種子が同数になるように無作為にえらび、処理と無処理とを対応させて F_2 を養成した。

雑種第2代の形質調査 F_2 の調査形質は組合せによって異なり下記の通りであった。

(改良二条種×Tridax) 3形質すなわち側列穎花の有無(無型 V^t 遺伝子, 有型 v^t 遺伝子, 第2連鎖群), 芒型(冠芒型 K 遺伝子, 長芒型 k 遺伝子, 第4連鎖群) および穎色(黒色 B 遺伝子, 白色 b 遺伝子, 第5連鎖群) につい

て調査した。

(改良二条種×Tester 189-1) 7形質について調査した。すなわち, 皮稈性(皮粒 N , 稈粒 n , 第1連鎖群), 条性(二条 V , 六条 v , 第2連鎖群), 並渦性(並性 Uz , 渦性 uz , 第3連鎖群), 芒型(冠芒型 K , 長芒型 k , 第4連鎖群), 穎色(黒色 B , 白色 b , 第5連鎖群), 苞の有無(無苞型 Trd , 有苞型 trd , 第5連鎖群) および底刺毛茸の長短(長毛型 S , 短毛型 s , 第7連鎖群) である。

(改良二条種×Tester 189-2) 4形質すなわち並渦性, 穎色, 芒の有無および底刺毛茸の長短について調査した。なお, 表現型, 遺伝子記号および連鎖群は前の組合せと同じである(以下同じ)。

(改良二条種×*Hordeum spontaneum*) 穎色について調査した。

(改良二条種×Orange Lemma) 条性および穎のオレンジ色の有無(無色 O , オレンジ色 o , 第6連鎖群) について調査した。

(Tammi × US 6 およびその逆組合せ) 条性および葉鞘毛茸の有無(有毛 Hs , 無毛 hs , 連鎖群不明) について調査した。

(金独×Fetto およびその逆組合せ) 叢性について調査した。この形質を支配している遺伝子は同定されていないので, 処理区と無処理区とを比較して処理の効果を確認した。

いずれの組合せも F_1 1個体当たりからの F_2 養成個体数が十分でなかったため, F_2 個体を全部まとめて χ^2 検定で理論分離比との適合性を調べ処理の効果の有無を確認した。

〈結 果〉

F_1 の穂を高温処理してえた F_2 での形質分離は無処理の場合と比較すると, つぎのような結果となった。

(改良二条種×Tridax) 側列穎花の有無, 芒型および穎色の3形質を F_2 について調査し, これらの形質をそれぞれ1遺伝子雑種として扱

った場合のF₂での分離結果を形質別に処理区と無処理区とに分けて示すと第2表ようになる。

穎色については無処理の観測値は3：1の理論比に適合しているが処理区では3：1の理論比に適合しない結果となった。すなわち穎色黒(BBとBb)が減少し穎色白(bb)が有意に増加している。

しかし、他の2形質については処理と無処理の差がなく、1遺伝子雑種としての理論分離比3：1に適合している(第2表)。

なお、この実験材料の対象形質が従来の遺伝様式をとるかどうかを確かめるために2・3遺伝

子雑種として扱った場合のF₂での分離を調べた。

その結果B・bの関与した処理区を除いて、いずれも理論比とよく適合していた(第3, 4, 5および6表)

以上の結果、開花直前に高温処理したものは、そのF₂で芒型および側列穎花の有無については分離比のひずみはみられなかったが、穎色についての分離比にひずみが生じ、穎色黒の個体が減少し、白の個体が増加することが明瞭であった。

(改良二条種×Tester 189-1) 調査7形質をそれぞれ独立として扱った場合のF₂での分離

第2表 (改良二条種×Tridax) F₁を開花直前高温処理した場合のF₂における側列穎花の有無、芒型および穎色についての1遺伝子雑種分離

形 質	表現型	遺 伝 子 型	理 論 値		観 測 値					
			個体数	分離比	対照区(無処理)			処 理 区		
					個体数	分離比	確 率	個体数	分離比	確 率
側列穎花の有無	無	V ^t V ^t , V ^t v ^t	390.75	3	380	2.9	0.3	394	3.0	0.8
	有	v ^t v ^t	130.25	1	141	1.1	~0.2	127	1.0	~0.7
芒 型	冠 芒	KK, Kk	390.75	3	382	2.9	0.5	402	3.1	0.3
	長 芒	kk	130.25	1	139	1.1	~0.3	119	0.9	~0.2
穎 色	黒 色	BB, Bb	390.75	3	399	3.1	0.5	367	2.8	0.02
	白 色	bb	130.25	1	122	0.9	~0.3	154	1.2	~0.01 [*]

※2%水準で有意

第3表 (改良二条種×Tridax) F₁を開花直前高温処理した場合のF₂における芒型と穎色についての2遺伝子雑種分離

表 現 型		遺 伝 子 型	理 論 値		観 測 値					
芒 型	穎 色		個体数	分離比	対照区(無処理)			処 理 区		
					個体数	分離比	確 率	個体数	分離比	確 率
冠 芒	黒 色	K-B	293.06	9	294	9.0	0.7	281	8.6	0.1
	白 色	K-b	97.69	3	88	2.7		121	3.7	
長 芒	黒 色	k-B	97.69	3	105	3.2	0.5	86	2.7	0.05
	白 色	k-b	32.56	1	34	1.1		33	1.0	

第4表 (改良二条種×Tridax) F₁を開花直前高温処理した場合のF₂における
側列穎花の有無と穎色についての2遺伝子雑種の分離

表現型		遺伝子型	理論値		観測値					
側列穎花の有無	穎色		個体数	分離比	対照区(無処理)			処 理 区		
					個体数	分離比	確 率	個体数	分離比	確 率
無	黒色	V ^t -B	293.06	9	296	9.1	0.3	279	8.6	0.2
	白色	V ^t -b	97.69	3	84	2.6		115	3.5	
有	黒色	v ^t -B	97.69	3	103	3.1	0.2	88	2.7	0.1
	白色	v ^t -b	32.56	1	38	1.2		39	1.2	

第5表 (改良二条種×Tridax) F₁を開花直前高温処理した場合のF₂における
側列穎花の有無と芒型についての2遺伝子雑種の分離

表現型		遺伝子型	理論値		観測値					
側列穎花の有無	芒型		個体数	分離比	対照区(無処理)			処 理 区		
					個体数	分離比	確 率	個体数	分離比	確 率
無	冠芒	V ^t -K	293.06	9	273	8.4	0.5	297	9.1	0.2
	長芒	V ^t -k	97.69	3	107	3.3		97	3.0	
有	冠芒	v ^t -K	97.69	3	109	3.3	0.3	105	3.2	0.1
	長芒	v ^t -k	32.56	1	32	1.0		22	0.7	

第6表 (改良二条種×Tridax) F₁を開花直前高温処理した場合F₂における
側列穎花の有無, 芒型および穎色についての3遺伝子雑種の分離

表現型			遺伝子型	理論値		観測値						
側列穎花の有無	芒型	穎色		個体数	分離比	対照区(無処理)			処 理 区			
					個体数	分離比	確 率	個体数	分離比	確 率		
無	冠芒	黒色	V ^t -K-B	219.79	27	215	26.4	0.7	209	25.7	0.2	
		白色	V ^t -K-b	73.27	9	58	7.1		88	10.8		
	長芒	黒色	V ^t -k-B	73.27	9	81	10.0		70	8.6		
		白色	V ^t -k-b	24.42	3	26	3.2		27	3.2		
有	冠芒	黒色	v ^t -K-B	73.27	9	79	9.7	~	72	8.9	~	
		白色	v ^t -K-b	24.42	3	30	3.7		33	4.1		
	長芒	黒色	v ^t -k-B	24.42	3	24	2.9		0.5	16		2.0
		白色	v ^t -k-b	8.14	1	8	1.0			6		0.7

結果を第7表に示した。

穎色および苞の有無については無処理の観測値は3:1の理論比に適合しているが処理区で

は3:1の理論比に適合しない結果となった。穎色黒(BBとBb)と有苞(trd trd)が減少し、穎色白(bb)と無苞(Trd TrdとTrd trd)

第7表 (改良二条種×Tester 189-1) F₁を開花直前高温処理した場合のF₂における7形質についての1遺伝子雑種の分離

形 質	表現型	遺伝子型	理 論 値		観 測 値			
			個体数	分離比	対照区 (無処理)		処 理 区	
					個体数	確 率	個体数	確 率
皮 稈 性	皮 稈	NN, Nn nn	260.25	3	275	0.1	271	0.2
			86.75	1	72	~0.05	76	~0.1
条 性	2 条 6 条	VV, Vv vv	260.25	3	274	0.1	265	0.7
			86.75	1	73	~0.05	82	~0.5
並 渦 性	並 性 渦 性	UzUz, Uzuz uzuz	260.25	3	262	0.9	258	0.8
			86.75	1	85	~0.8	89	~0.7
芒 型	冠 芒 長 芒	KK, Kk kk	260.25	3	263	0.8	247	0.2
			86.75	1	84	~0.7	100	~0.1
穎 色	黒 色 白 色	BB, Bb bb	260.25	3	263	0.8	235	0.01**
			86.75	1	84	~0.7	112	~0.001
護穎外側輪 の苞の有無	無 有	TrdTrd, Trdtrd trd trd	260.25	3	253	0.5	283	0.01**
			86.75	1	94	~0.3	64	~0.001
底刺毛茸 の長短	長 毛 短 毛	SS, Ss ss	260.25	3	257	0.7	273	0.2
			86.75	1	90	~0.5	74	~0.1

※※ 1%水準で有意

第8表 (改良二条種×Tester 189-1) F₁を開花直前高温処理した場合の

F₂における穎色と護穎外側輪の苞の有無についての2遺伝子雑種の分離

表 現 型		遺 伝 子 型	理 論 値		観 測 値	
穎 色	護穎外側輪 の苞の有無		独立遺伝 (9:3:3:1)	連 鎖 (14.8%)	対 照 区 (無処理)	処 理 区
黒 色	無	B-Trd	195.19	175.40	170	173
	有	B-trd	65.06	84.85	93	62
白 色	無	b-Trd	65.06	84.85	83	110
	有	b-trd	21.69	1.90	1	2
確 率		{ 独立遺伝 (9:3:3:1) 連 鎖 (14.8%)		<0.001 ***	<0.001***	
				0.8~0.7	0.01~0.001	

※※, ※※※ それぞれ1%, 0.1%水準で有意

が有意に増加した。

しかし、他の5形質については処理と無処理の差がなく、1遺伝子雑種としての理論分離比3:1に適合している(第7表)。

つぎに、穎色および芒の有無に關与している遺伝子は同一連鎖群(第5連鎖群)に属し、組換え価は14.8%(Takahashi et al, 1953)であることが知られているので、この2形質について2遺伝子雑種としてあつかい、F₂での分離を整理すると第8表となる。

第8表にみられるように、無処理では穎色黒で無苞(B-Trd)および穎色白で有苞(b-trd)が減少し、穎色黒で有苞(B-trd)および穎色白で無苞(b-Trd)が増加している。両遺伝子間の組換え価は14.8%であることが知られているので、この値を用いて適合性を検定した。

その結果、無処理の分離は組換え価の理論分離比とよく適合したのに対して、処理の分離は適合しなかった。すなわち、組換え価から求めた理論値および無処理の観測値にくらべて、処理のF₂の分離では穎色黒で有苞(B-trd)が減少し、

穎色白で無苞(b-Trd)が増加している。なお、無処理および処理から求めた組換え価はそれぞれ10.4%および15.4%であった。表には示さなかったが両組換え価に対する適合性は無処理の場合いづれにも適合したが処理の場合いづれにも適合しなかった。

なお、この実験材料の対象形質が従来の遺伝様式をとるかどうかを確かめるために2遺伝子雑種として扱った場合のF₂での分離を調べた。その結果、B·bおよびTrd·trdの關与した処理区を除いて、いづれも理論比と適合していた(第9表および第10表)。

以上の結果、開花直前に高温処理したものは、そのF₂で皮稈性、条性、並渦性、芒型および底刺毛茸の長短については分離にひずみはみられなかった。しかし、開花直前に高温処理すると穎色および苞の有無についての分離比にひずみが生じ、穎色黒あるいは有苞の個体が減少し、白あるいは無苞の個体が増加することが明瞭であった。

第11表 (改良二条種×Tester 189-2) F₁を開花直前高温処理した場合のF₂における4形質についての1遺伝子雑種の分離

形 質	表現型	遺伝子型	理 論 値		観 測 値			
			個体数	分離比	対照区(無処理)		処 理 区	
					個体数	確 率	個体数	確 率
並 渦 性	並 性	UzUz, Uzuz	440.25	3	460	0.1	451	0.5
	渦 性	uzuz	146.75	1	127	~0.05	136	~0.3
穎 色	黒 色	BB, Bb	440.25	3	458	0.1	433	0.5
	白 色	b b	146.75	1	129	~0.05	154	~0.7
護穎外側輪 の苞の有無	無	TrdTrd, Trdtrd	440.25	3	422	0.1	437	0.8
	有	trd trd	146.75	1	165	~0.05	150	~0.7
底刺毛茸 の長短	長 毛	SS, Ss	440.25	3	429	0.3	451	0.5
	短 毛	s s	146.75	1	158	~0.2	136	~0.3

第9表 (改良二条種×Tester 189-1) F₁のF₂
における穎色と他の5形質についての
2遺伝子雑種の分離

穎色と 他の形質	遺伝子型	観測値	
		対照区	処理区
皮稜性	N-B	211	183
	N-b	64	88
	n-B	52	52
	n-b	20	24
	確率	0.3~0.2	0.01~0.001 ^{**}
条性	V-B	209	176
	V-b	65	89
	v-B	54	59
	v-b	19	23
	確率	0.5~0.3	0.02~0.01 [*]
並渦性	Uz-B	203	179
	Uz-b	59	79
	uz-B	60	56
	uz-b	25	33
	確率	0.7~0.5	0.01~0.001 ^{**}
芒型	K-B	205	174
	K-b	58	73
	k-B	58	61
	k-b	26	39
	確率	0.5~0.3	<0.001 ^{***}
底刺毛茸 の長短	S-B	196	179
	S-b	61	94
	s-B	67	56
	s-b	23	18
	確率	1.0~0.9	0.01~0.001 ^{**}

※,※※,※※※ それぞれ2%, 1%および
0.1%水準で有意

第10表 (改良二条種×Tester 189-1) F₁のF₂
における護穎外側輪の苞の有無と他の
5形質についての2遺伝子雑種の分離

苞の有無 と他の形質	遺伝子型	観測値	
		対照区	処理区
皮稜性	N-Trd	200	220
	N-trd	75	51
	n-Trd	53	63
	n-trd	19	13
	確率	0.3~0.2	0.05~0.02
条性	V-Trd	201	215
	V-trd	73	50
	v-Trd	52	68
	v-trd	21	14
	確率	0.3~0.2	0.05~0.02
並渦性	Uz-Trd	190	206
	Uz-trd	72	52
	uz-Trd	63	77
	uz-trd	22	12
	確率	0.9~0.8	0.05~0.02
芒型	K-Trd	185	196
	K-trd	78	51
	k-Trd	68	87
	k-trd	16	13
	確率	0.2~0.1	0.01~0.001 ^{**}
底刺毛茸 の長短	S-Trd	183	234
	S-trd	74	39
	s-Trd	70	49
	s-trd	20	25
	確率	0.5~0.3	<0.001 ^{***}

※※, ※※※ それぞれ1%, 0.1%水準で有意

(改良二条種×Tester 189-2) 並渦性, 穎色, 苞の有無および底刺毛茸の長短の4形質について調査し, それぞれ1遺伝子雑種として扱った場合のF₂での分離結果を第11表に示した。

この場合も穎色黒(BBとBb)が減少して穎色白(bb)が増加, 苞の有無では無処理の観測値にくらべて有苞(trdtrd)が減少し, 無苞(T-

rdTrdとTrdtrd)が増加していたが, 統計的に有意とはならなかった。この組合せでのBとTrdとの2遺伝子雑種の理論比(組換価14.8%)に対する適合性は第12表の通りであり, 両処理ともよく適合した。その他の形質については処理と無処理とで差はみられなかった。

第12表 (改良二条種×Tester 189-2) F₁を開花直前高温処理した場合の

F₂における穎色と護穎外側輪の苞の有無についての2遺伝子雑種の変離

表現型		遺伝子型	理論値		観測値	
穎色	護穎外側輪の苞の有無		独立遺伝 (9:3:3:1)	連鎖 (14.8%)	対照区 (無処理)	処理区
黒色	無	B-Trd	330.19	296.71	295	287
	有	B-trd	110.06	143.54	163	146
白色	無	b-Trd	110.06	143.54	127	150
	有	b-trd	36.69	3.21	2	4
確率		独立遺伝 (9:3:3:1) 連鎖 (14.8%)			<0.001 *** 0.2~0.1	<0.001 *** 0.9~0.8

***, 0.1%水準で有意

(改良二条種×Hordeum spontaneum) この組合せでは穎色について調査し, F₂での分離結果を第13表に示した。第13表にみられるように, 処理における分離個体数は理論数および無

処理の観測値にくらべて, わずかではあるが穎色黒(BBとBb)が減少し, 穎色白(bb)が増加し, 上記3組合せの場合と同じように穎色黒が減少する傾向を示した。

第13表 (改良二条種×Hordeum spontaneum) F₁を開花直前高温処理した場合の

F₂における穎色についての1遺伝子雑種の変離

形質	表現型	遺伝子型	理論値		観測値			
			個体数	分離比	対照区(無処理)		処理区	
					個体数	確率	個体数	確率
穎色	黒色	BB, Bb	144	3	148	0.7	140	0.7
	白色	bb	48	1	44	~0.5	52	~0.5

(改良二条種×Orange Lemma) この組合せでは条性および穎のオレンジ色の有無について調査し, F₂での分離結果を第14表に示した。第14表にみられるように処理および無処理とも

理論比3:1に適合し, 処理によるF₂での分離にひずみが認められない結果となった。

(Tammii × US 6およびその逆組合せ) この正逆組合せでは両者ともに側列穎花の芒の有

第14表 (改良二条種×Orange Lemma) F₁を開花直前高温処理した場合のF₂における条性と穎のオレンジ色の有無についての1遺伝子雑種の分離

形 質	表現型	遺伝子型	理 論 値		観 測 値			
			個体数	分離比	対照区 (無処理)		処 理 区	
					個体数	確 率	個体数	確 率
条 性	2 条	VV, Vv	204.75	3	199	0.8	213	0.5
	6 条	vv	68.25	1	74	~0.7	60	~0.3
穎のオレンジ色の有無	無	OO, Oo	204.75	3	206	1.0	206	1.0
	オレンジ	oo	68.25	1	67	~0.9	67	~0.9

無(条性)および葉鞘毛茸の有無の2形質について調査し、F₂での分離結果を第15表に示した第15表にみられるように処理および無処理とも

理論比3:1に適合し、処理によるF₂での分離にひずみが認められない結果となった。

第15表 (Tammi × US 6) およびその逆交雑F₁を開花直前高温処理した場合のF₂における条性と葉鞘毛茸の有無についての1遺伝子雑種の分離

組合せ	形 質	表現型	遺伝子型	理 論 値		観 測 値			
				個体数	分離比	対照区(無処理)		処 理 区	
						個体数	確 率	個体数	確 率
Tammi × US 6	条 性	2 条	VV, Vv	381	3	384	0.8	379	0.9
		6 条	vv	127	1	124	~0.7	129	~0.8
	葉鞘毛茸 の有無	有 毛	HsHs, Hshs	381	3	374	0.5	386	0.7
		無 毛	hs hs	127	1	134	~0.3	122	~0.5
US 6 × Tammi	条 性	2 条	VV, Vv	282.75	3	289	0.5	281	0.9
		6 条	vv	94.25	1	88	~0.3	96	~0.8
	葉鞘毛茸 の有無	有 毛	HsHs, Hshs	282.75	3	293	0.3	282	1.0
		無 毛	hs hs	94.25	1	84	~0.2	95	~0.9

(金独×Fettoおよびその逆組合せ) この正逆組合せでは叢性について3つの型に分け、それぞれの型の出現頻度を処理および無処理について調べた。その結果を第16表に示した。

前述した理由で定性的相関表による均一性の検定を行なった結果、前者の組合せでは処理と無処理の集団がこの形質について同一母集団からとりだされたものとはみなされないとの結果

を示した。すなわち、集団中で直立型 (erect type) の出現頻度は処理と無処理で差はないが、処理すると中間型 (medium type) が増加し、匍匐型 (prostrate type) が明らかに減少する。また、後者の逆組合せでも有意とはならなかったが、処理によるこれら3表現型の出現頻度は前者の場合と一致した傾向を示した。

第16表 (金独×Fetto) およびその逆交雑F₁を開花直前 高温処理した場合の F₂における叢性についての分離

項 目	金 独 × Fetto			Fetto × 金 独		
	個 体 数		確 率 *	個 体 数		確 率 *
叢 性	対照区	処理区		対照区	処理区	
直 立 型	143	142	0.01 **	66	63	0.1
中 間 型	587	632	~	318	343	~
匍 匐 型	148	104	0.001	65	43	0.05

* 対照区と処理区との定性的相関表による均一性検定 ** 1%水準で有意

以上、改良二条種× Tridax, 改良二条種× Tester 189-1, 改良二条種× Tester 189-2, 改良二条種× Hordeum spontaneum, 改良二条種× Orange Lemma, Tammi × US6, US6× Tammi, 金独×Fetto およびFetto×金独の9組合せで、F₁の高温処理によりそのF₂の分離比に異常が認められた形質は穎色あるいは苞の有無であった。そして、改良二条種×Tridax および改良二条種×Tester 189-1の組合せで分離比に明らかな有意差が認められ、それぞれの表現型の増減の方向は両組合せとも同じ傾向であった。また、改良二条種×Tester 189-2および改良二条種×Hordeum spontaneum では統計的に有意ではなかったが、穎色あるいは苞の有無の表現型の増減の方向は分離比にひずみが認められた前述の2組合せと同じ傾向であった。

また、叢性についても金独×Fetto の組合せで分離比に明瞭なひずみが認められた。

その他の形質については、F₁の高温処理によるF₂での分離に異常は認められなかった。

2) 雑種第1代の花粉貯蔵処理について

生殖過程において特定の遺伝子をもつものが高温処理の影響で淘汰されるとすれば、温度以外の条件でも特定の遺伝子型のものが受精しがたくなることがあるかもしれない。とくに、イネ・ムギのような風媒花花粉には寿命の短いものが多いので、花粉を一定時間放置 (貯蔵) す

れば、特定の遺伝子型の花粉が寿命を失って淘汰され、次代での形質分離にひずみの生ずることが予測される。本研究は雑種第1代花粉の貯蔵と花粉淘汰との関係を明らかにしようと試みたものである。

(材料および方法)

材料の養成 目的とする形質について分離がないことを確かめた両親品種をビニルハウス内に秋播して交配母本を養成し、春に交配してF₁種子をえた。このF₁種子をビニルハウス内で15cm鉢に1鉢当たり1粒ずつ播種し、品種ならびにF₁植物をそれぞれ10および30個体養成した。

交雑組合せはつぎの通りである。

♀	♂
品 種 名	組 合 せ 名
(遺伝子型)	(遺伝子型)
改良二条種	(改良二条種×Tridax) F ₁
(v ^t v ^t kkbb)	(V ^t V ^t KkBb)
(以下同じ)	(以下同じ)
US 6	(改良二条種×Tridax) F ₁
エビス	(改良二条種×Tridax) F ₁
関東二条7号	(改良二条種×Tridax) F ₁

F₁花粉貯蔵後受粉 F₁の開花時にF₁個体ごとに薬をとり、直径3cm×高さ2.3cmのふたつきの密閉できる金属製容器に花粉を採取し、採取後1時間以内にあらかじめ除雄しておいた交配母本(品種)の成熟雌ずいに細い毛筆で受粉したものを対照区(無処理)とした。一方、F₁の花粉入り容器を室温で6時間および24時間放置した後、そのなかの花粉を無処理と同一の交配母本の成熟雌ずいに毛筆で受粉したものを処理区とした。したがって、同一交配母本で処理と無処理が行なわれたことになる。なお、成熟雌ずいは出穂後2~4日(開花時と推定される)の雌ずいのことである。

交雑次代の養成 交配母本ごとに処理と無処理に分けて採種し、その種子を無処理および処理の父本別に同数ずつ、6cm×6cmの間隔で1箱(60×36×12cm)当たり60株として畑土と堆肥を1:1の割合に混合した土壌をつめた木箱に播種し、ビニルハウス内で交雑次代を養成した。いずれの組合せも発芽率および生存株率は

高かった。

交雑次代の形質調査 側列穎花の有無、芒型および穎色。これらの形質は単一な遺伝子によって支配されていることが知られているので、戻し交雑の理論比1:1に対する χ^2 検定を行ない処理の効果の有無を確かめた。

〈結 果〉

貯蔵花粉を受粉してえた次代での形質の分離を無処理の場合と比較すると、つぎのような結果となった。なお、貯蔵花粉受粉および無処理の場合の稔実率は第17表のとおりである。

4品種のそれぞれに(改良二条種×Tridax) F₁の花粉を交配した次代で側列穎花の有無、芒

第17表 花粉貯蔵時間と稔実率との関係

項目	花粉の貯蔵時間		
	* 対照区	6時間貯蔵区	24時間貯蔵区
稔実率 (%)	52.9	45.9	22.7

* 成熟した薬から花粉を集めて、1時間以内に受粉

第18表 改良二条種, US 6, エビスおよび関東二条7号に(改良二条種×Tridax)

F₁の貯蔵花粉を受粉した場合の次代における側列穎花の有無の分離

組合せ	表現型	遺伝子型	理論分離比	観 測 値							
				対 照 区		6時間貯蔵区		24時間貯蔵区		貯蔵区合計(6+24時間)	
				個体数	確 率	個体数	確 率	個体数	確 率	個体数	確 率
改良二条種 × F ₁ *	無	V ^t v ^t	1	43	0.2	63	0.2	29	1.0	92	0.3
	有	v ^t v ^t	1	56	~0.1	48	~0.1	29		77	~0.2
U S 6 × F ₁	無	V ^t v ^t	1	19	0.3	31	0.1	34	1.0	65	0.3
	有	v ^t v ^t	1	12	~0.2	46	~0.05	33	~0.9	79	~0.2
エ ビ ス × F ₁	無	V ^t v ^t	1	18	0.05	10	0.9	14	0.3	24	0.7
	有	v ^t v ^t	1	32	~0.02	11	~0.8	9	~0.2	20	~0.5
関東二条7 号 × F ₁	無	V ^t v ^t	1	20	0.8	64	0.1	20	0.7	84	0.2
	有	v ^t v ^t	1	22	~0.7	45	~0.05	23	~0.5	68	~0.1
4 組 合 せ の 合 計	無	V ^t v ^t	1	100	0.2	168	0.5	97	0.9	265	0.5
	有	v ^t v ^t	1	122	~0.1	150	~0.3	94	~0.8	244	~0.3

* F₁ = (改良二条種×Tridax) F₁

型および穎色の3形質について調査し、これらの形質をそれぞれ1遺伝子雑種として扱った場合の分離結果は第18, 19および20表に示されている。

表にみられるように、(エビス×F₁)の無処理(花粉採種後1時間以内受粉)の側列穎花の有無では理論比との適合性がやや低かったが処理および無処理とも1遺伝子雑種の理論比に適合した(第18表)。また、芒型および穎色についても処理および無処理とも理論比に適合した(第19および20表)。さらに4組合せをこみにした場合も3形質とも理論比に適合した(第18, 19および20表)。

3) 論 議

環境の異なるところで継続栽培された雑種集団は自然淘汰の影響によって、その集団の遺伝子構成に変化を生じ、その変化の原因としては従来主として個体としての各遺伝子型に働く環境条件による淘汰を重視してきているものが多いように見受けられる。すなわち、播種後から

成熟して種子を採種するまでのいわゆる2n世代の淘汰を重視している。しかし、自然淘汰が個体(2n)ばかりでなく、生殖過程の遺伝子型(n:配偶体, 2n:接合体)にも働くことは当然考えられる。

本研究は遺伝子が既知で、しかも遺伝様式が確かめられているオオムギを材料とし、そのF₁植物を開花期に高温処理した場合のF₂での分離比の乱れから、高温処理により特定の遺伝子型の淘汰が起るかどうかが、およびその程度を検討した。

従来、皮稈性(N-皮粒, n-稈粒, 第1連鎖群), 条性(V-2条, v-6条, 第2連鎖群), 並渦性(Uz-並性, uz-渦性, 第3連鎖群), 芒型(K-冠芒, k-長芒, 第4連鎖群), 穎色(B-黒色, b-白色, 第5連鎖群), 苞の有無(Trd-無苞, trd-有苞, 第5連鎖群), 穎のオレンジ色の有無(O-白色, o-オレンジ色, 第6連鎖群), 底刺毛茸の長短(S-長毛, s-短毛, 第7連鎖群)および葉鞘毛茸の有無(Hs-有無, hs-無毛)など

第19表 改良二条種, US 6, エビスおよび関東二条7号に(改良二条種×Tridax)

F₁の貯蔵花粉を受粉した場合の次代における芒型の分離

組合せ	表現型	遺伝子型	理論分離比	観 測 値							
				対 照 区		6 時間貯蔵区		24時間貯蔵区		貯蔵区合計(6+24時間)	
				個体数	確 率	個体数	確 率	個体数	確 率	個体数	確 率
改良二条種 × F ₁ *	冠芒	Kk	1	56	0.2	48	0.2	28	0.8	76	0.2
	長芒	kk	1	43	~0.1	63	~0.1	30	~0.7	93	~0.1
U S 6 × F ₁	冠芒	Kk	1	15	0.9	34	0.5	35	0.8	69	0.7
	長芒	kk	1	16	~0.8	43	~0.3	32	~0.7	75	~0.5
エ ビ ス × F ₁	冠芒	Kk	1	20	0.2	9	0.7	8	0.2	17	0.2
	長芒	kk	1	30	~0.1	12	~0.5	15	~0.1	27	~0.1
関東二条7 号 × F ₁	冠芒	Kk	1	16	0.2	55	1.0	17	0.2	72	0.7
	長芒	kk	1	26	~0.1	54	~0.9	26	~0.1	80	~0.5
4 組 合 せ の 合 計	冠芒	Kk	1	107	0.7	146	0.2	88	0.3	234	0.1
	長芒	kk	1	115	~0.5	172	~0.1	103	~0.2	275	~0.05

* F₁ = (改良二条種 × Tridax) F₁

は単一な遺伝子によって支配されていることが知られている (Smith, 1951; 高橋, 1956; Wiebe, 1968)。これらの遺伝子を含む組合せを材料として選び、これらの形質のF₂での分離について検討した。

(1) 高温処理による分離のひずみについて

雑種集団の分離に異常が認められた場合、その異常分離の機構として、一般につきのような原因が考えられている。①突然変異、②他からの遺伝子の混入、③各遺伝子型に対する淘汰および④機会的な変動などによることである。

本研究において高温処理によりF₂の分離に異常が認められたことは、上記の4つの原因のいずれの1つでも、一応、説明することはできよう。しかし、つきのような理由で突然変異、他からの遺伝子の混入および機会的変動によるものではなからう。

一般に突然変異は変異の方向が定まらないことが知られている。本研究の4組合せで高温処理により穎色白の個体 (bb) が増加したことを

突然変異で説明するとすれば、穎色黒遺伝子 (B) が穎色白遺伝子 (b) に変わったとすることになる。これは突然変異の方向が定まっていることになる。また、Tridax (遺伝子型 BB) を高温処理した後代でも白色個体 (bb) は認められなかったし、F₁および両親の後代から穎色以外の形質、例えばアルビノなどは1個体も認められなかった。したがって、F₁の開花直前に高温処理した後代で分離に異常が認められた原因が突然変異によるものとは考えにくい。

つぎに、他からの遺伝子の混入であるが、これは試験精度に関連することであって、種子の混入あるいは他の品種の花粉の受粉などがないように充分注意して本研究を行なった。また、無処理区および処理区ともF₁およびF₂において高温処理を除いて、まったく同じ取扱い方をしている。したがって、高温処理した後代で分離に異常が認められた原因が、他からの遺伝子の混入によるものとは考えにくい。

第20表 改良二条種, US 6, エピスおよび関東二条7号に (改良二条種×Tridax)

F₁の貯蔵花粉を受粉した場合の次代における穎色の分離

組合せ	表現型	遺伝子型	理論分離比	観 測 値							
				対 照 区		6 時 間 貯 蔵 区		24 時 間 貯 蔵 区		貯 蔵 区 合 計 (6 + 24 時 間)	
				個体数	確 率	個体数	確 率	個体数	確 率	個体数	確 率
改良二条種 × F ₁ *	黒色	Bb	1	45	0.5	51	0.5	28	0.8	79	0.5
	白色	bb	1	54	~0.3	60	~0.3	30	~0.7	90	~0.3
U S 6 × F ₁	黒色	Bb	1	16	0.9	40	0.8	37	0.5	77	0.5
	白色	bb	1	15	~0.8	37	~0.7	30	~0.3	67	~0.3
エ ピ ス × F ₁	黒色	Bb	1	19	0.1	8	0.3	14	0.3	22	1.0
	白色	bb	1	31	~0.05	13	~0.2	9	~0.2	22	
関東二条7 号 × F ₁	黒色	Bb	1	25	0.3	61	0.3	21	0.9	82	0.5
	白色	bb	1	17	~0.2	48	~0.2	22	~0.8	70	~0.3
4 組 合 せ の 合 計	黒色	Bb	1	105	0.5	160	1.0	100	0.7	260	0.7
	白色	bb	1	117	~0.3	158	~0.9	91	~0.5	249	~0.5

* F₁ = (改良二条種 × Tridax) F₁

また、高温処理した後代にだけ分離に異常が認められて、無処理区には異常が認められていないことから、機会的な変動によるものでもなからう。

このようなことから、本研究の異常分離の原因は遺伝子型に対する淘汰によるものであろう。この場合、高温処理は F_1 の配偶体形成後の開花直前に行なっているため、 F_1 の配偶体形成前の淘汰によるものでなく、 F_1 の配偶体形成後の開花直前から F_2 の個体調査までの過程における遺伝子型に対する淘汰によるものと考えられる。

この過程における遺伝子型に対する淘汰として、ある特定な遺伝子型の種子の不発芽、種子の発芽後の競合による淘汰などの個体の遺伝子型に対する場合と、ある特定な遺伝子型の花粉の不発芽、花粉管が伸長してからの選択受精（競走受精も含む）、配偶子あるいは接合体の発育に関係する遺伝子の働きによる淘汰などの生殖過程における遺伝子型に対する場合とが考えられる。

本研究では無処理区と処理区では種子の発芽および発芽後の生存株数も、ほとんど差が認められなかった。したがって、無処理区では正常な分離であり、処理区で異常が認められたことは個体の遺伝子型に対する淘汰ではないであろう。

以上のことから、この異常分離は生殖過程における遺伝子型淘汰によって起ったものと考えられる。この過程における淘汰として、特定な遺伝子型の花粉の不発芽、花粉管が伸長してからの選択受精、配偶子あるいは接合体の発育に関する遺伝子による淘汰および花粉あるいは胚珠の特定な環境に対する生存力の差によることなどが考えられるが、いずれの原因によるものかは本研究の範囲では決定できない。

しかし、推論が許されるとすれば、つぎのように考えられる。

Pope (1937) によればオオムギでは受粉か

ら花粉の発芽まで5分、10分以内に2個の雄性配偶子が花粉管の中へはいり、40分以内に珠孔の端に到達して、45分以内に受精が行なわれるといわれている。したがって、高温処理中に受精した接合体が淘汰されることはなかったであろう。また、処理後の F_1 を自然条件下で無処理とともに養成して、無処理の分離にひずみが認められなかったので受精後種子が採種されるまでのいわゆる胚形成時の淘汰とも考えにくい。さらに、温湯除雄法では雌性配偶体が雄性配偶体より受精能力を喪失する温度が高いというモロコシ、イネなど(Stephens et al, 1933; Jodon, 1938; 近藤, 1939; 長尾ら, 1942; 村上, 1954)の研究から本研究の40℃位の温度で雌性配偶体が淘汰されるとも考えにくい。また、自然条件下におけるヘテロ接合体の自家受精の後代で分離にひずみが生ずる選択受精(Hallquis, 1923; Demerec, 1924; Brink, 1925; Kiesselbach et al, 1926; Mangelsdorf et al, 1926; Sirk, 1926)も存在するので、この高温処理で後代の分離比にひずみが生ずるとすれば高温処理という特殊条件下における選択受精によるものとも考えられる。しかし、処理時間が極く短い(4分間)ので、このような特殊条件下における選択受精によるものとも考えにくい。したがって、処理区の後代に分離比の異常が認められるとすれば、安田(1951)の温度による花粉選別の可能性について示唆したことを考慮すると、この異常な分離は雄性配偶体(花粉)が淘汰されたために起ったものと推論される。

雑種第1代の開花期に高温処理を行なった場合、穎色については穎色黒(遺伝子型BBとBb)が減少し、穎色白(bb)が明らかに増加することが改良二条種×Tridaxおよび改良二条種×Tester 189-1の組合せで確かめられ、他の2組合せ(改良二条種×Tester 189-2および改良二条種×Hordeum spontaneum)でも統計的には理論分離比に適合したが、形質分離の増減の

方向は前の組合せと同じであった(第2, 7, 11および13表)。

また、苞の有無については有苞(trd trd)が減少し、無苞(Trd Trd, Trd trd)が明瞭に増加することが改良二条種×Tester 189-1の組合せで確かめられ、改良二条種×Tester 189-2では統計的には理論分離比に適合したが、形質分離の増減の方向は前の組合せと同じであった。

この2形質は連鎖関係にあることが分っているので改良二条種×Tester 189-1の組合せについて、穎色(B-b)と苞の有無(Trd-trd)について2遺伝子雑種として検討した結果、B遺伝子およびtrd遺伝子は高温処理で同じ程度に淘汰されており、B遺伝子およびtrd遺伝子のある第5連鎖群が淘汰を受け易いことが一層明瞭となった。

なお、用いた材料が特殊なために生じた異常分離でないことは、従来の研究と同じ遺伝様式を無処理の場合の分離が示していることから充分わかるであろう(第2~15表)。

改良二条種×TridaxのF₂を521個体扱った場合、理論比3:1に分離するとすれば黒個体(BB, Bb)と白個体(bb)が390.75:130.25となるはずである。いまは高温処理でB遺伝子をもつ花粉がα%だけ淘汰されたとすれば、F₁個体の受精にあずかる花粉の頻度は黒(B)が $\frac{1}{2}(1-\alpha)$ 、白(b)が $\frac{1}{2}\alpha$ となる。胚珠での淘汰がまったくなければ、F₂での穎色の分離は、黒(BB, Bb)と白(bb)が $\frac{3}{4}-\frac{1}{4}\alpha:\frac{1}{4}$ に出現する。したがって黒個体の出現率は

$$\frac{\left(\frac{3}{4}-\frac{1}{2}\alpha\right)}{\left(\frac{3}{4}-\frac{1}{2}\alpha+\frac{1}{4}\right)} = \frac{(3-2\alpha)}{(4-2\alpha)}$$

であり、実験値をあてはめると

$$\frac{(3-2\alpha)}{(4-2\alpha)} = \frac{367}{521} \quad \alpha = 0.308$$

となり、黒(B)花粉が約31%淘汰されたことを示す。

改良二条種×Tester 189-1は黒個体:白個体が235:112であるから、黒(B)花粉の淘汰率は約45%となる。また、有苞(trd)花粉の淘汰率は有苞個体の出現率が $\frac{(1-\alpha)}{(4-2\alpha)}$ で無苞:有苞が283:64なので、約42%となる。

つぎに、叢性については金独×Fettoの組合せで(第16表)、明瞭に処理の効果があり、その逆交雑においても有意ではなかったが処理により中間型が増加し、匍匐型が減少する傾向はよく一致していた。後者に有意性がなかったのは供試個体数が少なかったことによるのであろう。したがって叢性については高温処理で匍匐型に関与する遺伝子が淘汰されやすいと結論される。

以上要約すると、オオムギのF₁の開花期に高温処理を行なうと特定の遺伝子について淘汰が生じ、後代での形質の分離がゆがめられる。本研究の組合せでは穎色、苞の有無および叢性についての遺伝子は淘汰による影響を受け、皮稜性・条性・側列穎花の有無・並渦性・芒型・穎のオレンジ色の有無・底刺毛茸の長短および葉鞘毛茸の長短などに関与する遺伝子には淘汰の影響がみられなかった。

このように特定の遺伝子が高温処理の影響で淘汰されるとすれば、温度以外の条件でも特定の遺伝子が受精しがたくなることがあるであろう。すでに、花粉を一定時間放置すれば特定の遺伝子をもつ花粉が寿命を失って、次代での形質分離にひずみが生じたとの報告が認められる(Wester, 1914; Kempton, 1927, 1936; Bessey, 1928)。

そこでオオムギのF₁花粉貯蔵後受粉と花粉淘汰との関係を明らかにするためF₁花粉を室温で一定時間貯蔵して、品種に交雑した。花粉貯蔵時間はイネ・ムギのような風媒花花粉には寿命の短いものが多く(野口・浜田, 1927; Stephens et al, 1934; 長尾・高野, 1938)、オオムギ

では48時間貯蔵すると受精不可能という報告 (Anthony et al, 1928) もあるので、本研究の貯蔵時間は6時間および24時間とした。

その結果、第18, 19および20表にみられるように3形質とも処理も無処理の場合と同様に理論分離比に適合した。このことは、これらの形質に関与する遺伝子をもつ花粉が貯蔵によってとくに淘汰されやすいということがないことを示している。

育種を行なう場合、特別の場合を除いては、一般に淘汰圧の低い場所で行なうことが育種の効率を高めることになるといわれているが、このことは F_2 以降のこと、すなわち個体淘汰からのみいわれていることである。しかし、村上・水島 (1960) および著者の研究^{14), 15)} から生殖過程における遺伝子型に対する淘汰が認められるので、 F_1 を養成する場合も個体淘汰のほかに生殖過程における遺伝子型に対する淘汰圧の低い場所で行なうことが望ましいし、また、 F_2 以降についても同様のことを考慮する必要がある。このことは育種能率向上のための世代促進を利用する場合に一応考慮しておかねばならないことと思われる。

(2) 淘汰に関与する遺伝子(Gs5h)とその連鎖関係

穎色および苞の有無について穎色黒(BB, Bb)あるいは有苞(trd trd)が減少し、穎色白(bb)あるいは無苞(TrdTrd, Trdtrd)が増加することが2組合せで確かめられ、また、他の2組合せでも形質分離の増減の方向が一致していたことは前述したとおりである。

このようにB遺伝子と同一連鎖群上に属することが確かめられた trd 遺伝子が淘汰をうけていることは、高温処理に弱い遺伝子がこの第5連鎖群上に存在しているものと考えられる。このことについてはGriffing et al (1963) のような温度感受性遺伝子が自然界に広く分布しており、本研究の場合にも、生殖過程にお

ける温度感受性遺伝子の存在が予測される。しかし、その座位については調査個体数が少なく、また、淘汰をうけやすい遺伝子のすべてが淘汰されるのか、その一部が淘汰されるのか、さらに、生殖過程における遺伝子型淘汰の機構がどのような機構であるかについてはわからない。しかし、前述したように花粉淘汰の可能性が高いので、花粉淘汰だとすれば、つぎのように考えられる。

花粉淘汰に関与する遺伝子(仮にGs5hとする; Gs5h, 淘汰を受けやすい, gs5h, 淘汰されない; Gs5h-gs5hは配偶体だけに働くgametophyte factorとする)を仮定し、Gs5hをもつ花粉が淘汰されるとすれば、B遺伝子とこのGs5h遺伝子との2遺伝子雑種の場合の花粉の遺伝子型はつぎの4種類であるが、そのうち2種類はGs5h遺伝子をもつため淘汰(kを花粉の受精力とする)を受ける。また、B遺伝子に対するGs5hの組換え価をpとすれば花粉の遺伝子型の頻度はつぎのとおりである。

Gs5h B : k (1-p) Gs5hをもつため淘汰(受精力 $0 \leq k < 1$)される。

Gs5h b : kp Gs5hをもつため淘汰(受精力 $0 \leq k < 1$)される。

gs5h B : p 淘汰されない。

gs5h b : (1-p) 淘汰されない。

胚珠での淘汰がまったくなければ、 F_2 での穎色の分離は、黒(BB, Bb)と白(bb)が、 $p(1-k) + 2k + 1 : 1 - p(1-k)$ に出現する。したがって、穎色(Bとb)との組換え価(P_B)は最尤法によって

$$L = a \log \{p(1-k) + 2k + 1\} + b \log \{1 - p(1-k)\}$$

aをBBとBbの出現頻度、bをbbの出現頻度とする。

$$\frac{a}{p(1-k) + 2k + 1} - \frac{b}{1 - p(1-k)} = 0$$

$$P_B = \frac{2bk - a + b}{(k-1)(a+b)}$$

Gs5h をもつ花粉がすべて淘汰 ($k=0$) されるとすれば改良二条種×Tridax では $P_B=213/521=0.409$, 改良二条種×Tester 189-1 では $P_B=123/347=0.354$ となり, B 遺伝子との組換え価はそれぞれ 40.9% および 35.4% となる。

また, trd 遺伝子との組換え価 (P_{trd}) も同様な計算で $P_{trd}=0.369$ となり, trd との組換え価は 36.9% となる。

以上のような B と Gs 遺伝子との組換え価の推定は前述したように Gs5h 遺伝子をもつ花粉のすべてが淘汰される場合に成立するもので, Gs5h 遺伝子をもつすべての花粉が淘汰されないならば Gs5h との組換え価はさらに小さくなる。このことは Gs5h 遺伝子をもつ花粉が遺伝的にある割合だけ淘汰されるという仮定も含まれるが, 物理的な面から考えても高温処理の場合, 熱の伝導は葯の外側から内部の花粉に伝わっていくのであろうし, また高温処理を受けた穎花の状態がすべての穎花で同じであったとは考えられないから, 同一遺伝子の花粉が高温処理によって同一条件を与えられたとは考えにくい。さらに, 他の遺伝子との働き合いも考えられるので, Gs5h 遺伝子をもつ花粉も淘汰されなかったものが含まれている可能性もあろう。

さらに, Tridax あるいは Tester 189-1 の高温処理後の稔実率は改良二条種と差がないことから (いままで試験した範囲の結果) F_1 植物体上の Gs5h 遺伝子をもつものがすべて淘汰されるとは考えにくい。したがって, さきに Gs5h 遺伝子花粉のすべてが淘汰されたと仮定した組換え価は最大値であり, 花粉の受精力 (k) が大きくなれば組換え価も小さくなる。したがって, B 遺伝子の多面作用ということも考えられるし, また $trd-(Gs)-B$ の関係にあることも考えられよう。

以上のことから, 結局 Gs5h 遺伝子の組換え価は B 遺伝子に対して 0~35.4% および trd 遺伝子に対して 0~36.9% の範囲にあるものと推定さ

れる。

このように, 開花直前の環境 (本研究では温度) をかえることによつて第 5 連鎖群にある特定の遺伝子 (B および trd) が淘汰されることを確かめたが, 第 5 連鎖群上には当然農業上の実用形質に関する遺伝子も含まれているので, これらの遺伝子が同時に淘汰されると判断される。

受精時の条件を変えることによって受精にあずかる花粉の遺伝子型を入為的に制御できるようにすれば, これまで, 個体 ($2n$) レベルでの淘汰だけに頼ってきた育種操作を一層効率化することができよう。このためには, 花粉淘汰に働く条件と淘汰される花粉の遺伝子型との関係について多数の研究を蓄積しておくことが大切であらう。

4) 摘 要

(1) 環境の異なるところで継続栽培された雑種集団はその集団内の遺伝子構成が異なってくることが知られ, この変化の機構について個体の遺伝子型に対する淘汰のほか, 生殖過程における遺伝子型に対する淘汰も関係するのではないかと考え, 本研究を行なった。

(2) オオムギの F_1 の開花直前の穂を高温処理すると, 穎色黒の B 遺伝子がある比率で淘汰されることが認められた。また, B 遺伝子と同じ連鎖群 (第 5 連鎖群) にある有苞遺伝子 trd も同時に淘汰されることを確かめた。

このように, F_1 の開花直前高温処理によって分離がみだされることは, 孢子形成後の生殖過程で特定の遺伝子型のもものが淘汰されるためであると考えられた。しかし, これらの遺伝子型に対する淘汰の機構については, 本研究の範囲ではわからなかったが, 花粉淘汰である可能性が高いと推論された。そして, 花粉淘汰に関与する遺伝子 Gs5h を想定して, $trd-B$ と Gs5h の連鎖関係を推定した。なお, 叢性についても特定の遺伝子型に対する淘汰が認められた (どの

連鎖群に属するかは未定)。

(3) このように開花直前の環境をかえることによって第5連鎖群上にある特定の遺伝子が淘汰されることを確かめたが、第5連鎖群には当然農業上の実用形質も含まれているであろう。これらの遺伝子が同時に淘汰されると判断され

るので、育種をすすめていく上でこの生殖過程における遺伝子型淘汰を考慮する必要があるであろうことを示唆した。

(4) なお、F₁花粉の貯蔵による花粉淘汰は認められなかった。

2. 雑種第1代の大孢子形成過程の処理について

開花直前のF₁の穂を高温処理して、そのF₂における質的形質の分離を同一F₁個体の自然受粉の場合の分離と比較した結果、理論分離比あるいは自然受粉の場合の分離と適合しない分離を示す形質(穎色、遺伝子B, b; 苞の有無、遺伝子Trd, trd; 叢性)が認められた。この原因についてF₁の高温処理によってB遺伝子あるいはtrd遺伝子が淘汰されたために分離がみだされたのであろうと推論した。

この場合、前述したように孢子形成後の過程での特定な遺伝子型に対する淘汰であり、また、花粉淘汰の可能性がもつとも高かったが理論的には孢子形成過程における大孢子淘汰も存在するように考えられる。すなわち、胞原細胞が分裂して4個の大孢子となり、そのうちの1個が胚の母細胞になるとされているが、ある特定の環境条件では特定の遺伝子型の大孢子が胚の母細胞になることがあるかもしれない。

そこでF₁養成時の環境条件をかえて、大孢子形成過程における淘汰の有無を確かめた。

1) 雑種第1代の養成時の温度条件を変えた場合について

雑種第1代の養成時の温度を変えて、大孢子形成過程における淘汰が生ずるかどうかを明らかにしようと試みたものである。

〈材料および方法〉

材料の養成 目的とする形質について分離がないことを確かめた両親品種をビニルハウス内に秋播して交配母本を養成し、春に交配してF₁種子をえた。このF₁種子をビニルハウス内で15

cm鉢に1鉢当たり1粒ずつ播種し、両親品種ならびにF₁植物をそれぞれ10および30個体を養成した。

F₁ならびに親品種の茎数が4~6本のとき株を2分して、畑土と堆肥をつめた2鉢にそれぞれ移植(株分け移植)し、一方をそのままビニルハウス(無加温、対照区)に、他方をガラス室(加温、処理区)内で養成し、F₁開花直前に除雄して、これらに品種を交雑した。交雑後は両処理区ともビニルハウス内で養成した。

交雑組合せはつぎの通りである。

♀ 組 合 せ 名 (遺伝子型)	♂ 品 種 名 (遺伝子型)
(改良二条種×Tridax) F ₁ (V ^t v ^t Kk Bb)	改良二条種 × (v ^t v ^t kkbb)
(改良二条種×Tester 189-1) F ₁ (Kk Bb)	改良二条種 × (kk bb)

交雑次代の養成 交配母本の個体ごとに高温区と対照区に分けて採種し、その種子を高温区と対照区の同一母本別に同数ずつ、6 cm×6 cmの間隔で1箱(60×36×12cm)当たり60株として、畑土と堆肥を1:1の割合に混合した土壌をつめた木箱に播種し、ビニルハウス内で交雑次代を養成した。

交雑次代の形質調査 側列穎花の有無、芒型および穎色。これらの形質は単一な遺伝子によって支配されているので、戻し交雑の理論比1:1に対するχ²検定を行ない温度差の効果の有無を確かめた。

(結 果)

2 組合せの 3 形質について調査した結果、両処理区とも理論比によく適合した (第21表)。したがってF₁を異なる温度条件下で養成した場合この試験における温度差の効果は両組合せの調査した 3 形質には認められないことになる。

2) 雑種第 1 代の養成時の施肥量を変えた場合について

雑種第 1 代の養成時の施肥量を変えて、大孢子形成過程における淘汰が生ずるかどうかを明らかにしようとして試みたものである。

(材料および方法)

材料の養成 F₁種子をビニルハウス内で15cm鉢に1鉢当たり1粒ずつ播種し、品種ならびにF₁植物をそれぞれ10および30個体養成した。茎数が4~6本のときF₁の株を3分して、つぎのような条件の鉢にそれぞれを移植した。なお、

3分した1つは次項3)に供する材料とした。

①堆肥に化成肥料(N:P:K=12:18:14%)を1鉢当たり2g加えたもの(多肥区),②畑土だけで堆肥ならびに化成肥料は加えないもの(対照区)をつめた鉢に移植(株分け移植)し、ビニルハウス内で養成しF₁開花前に除雄してこれに品種を交雑した。

交雑の組合せは前項1)の2組合せとつぎの1組合せである。

♀	♂
組 合 せ 名	品 種 名
(遺伝子型)	(遺伝子型)
(改良二条種×Minn90-5)F ₁	× 改良二条種
(Bb)	(bb)

交雑次代の養成および形質調査 前項1)の場合とまったく同じである。

第21表 雑種第 1 代の養成時の温度条件を変えた場合の次代における側列穎花の有無, 芒型および穎色の 1 遺伝子雑種の分離

組合せ	形 質	表現型	遺伝子型	理 論 分離比	観 測 値			
					対 照 区		処理区 (高温)	
					個体数	確 率	個体数	確 率
改良二条種 × Tridax	側列穎花 の有無	無	V ^t v ^t	1	411	0.3	387	0.7
		有	v ^t v ^t	1	377	~0.2	401	~0.5
	芒 型	冠 芒	Kk	1	398	0.8	405	0.5
		長 芒	kk	1	390	~0.7	383	~0.3
	穎 色	黒 色	Bb	1	423	0.05	394	1.0
		白 色	bb	1	365	~0.02	394	
改良二条種 × Tester181-1	芒 型	冠 芒	Kk	1	277	0.8	252	0.1
		長 芒	kk	1	271	~0.7	296	~0.05
	穎 色	黒 色	Bb	1	259	0.2	275	1.0
		白 色	bb	1	289	~0.1	273	~0.9

〈結 果〉

3組合せの3形質について調査し、これらの形質をそれぞれ1遺伝子雑種として扱った場合の分離結果を第22表に示した。

第22表にみられるように3組合せとも多肥区および対照区ともにすべて理論分離比1:1に適合した。したがって、施肥量の違いの効果はこれらの3組合せの調査した3形質には認められないことになる。

3) 雑種第1代の養成培土を変えた場合について

前項2)の施肥量にかえて、雑種第1代の養成を少肥圃素欠乏培土(通稻, 鹿沼土)で行ない、大孢子形成過程における淘汰が生ずるかどうかが

を明らかにしようと試みたものである。

〈材料および方法〉

材料の養成 前項2)で述べたようにF₁の3分した1つを少肥圃素欠乏培土だけで堆肥ならびに化成肥料を加えないものをつめた鉢に移植した。ビニルハウス内で養成し、F₁開花前に除雄して、これらに品種を交雑した。交雑後、前項2)と同じ化成肥料を1鉢(15cm鉢)当たり1g追肥した。

交雑組合せは前項2)と同じ3組合せを用いた。

交雑次代の養成および形質調査 採種したすべての種子を播種したほかは次代の養成条件および形質調査とも前項2)とまったく同じである。

第22表 雑種第1代の養成時の施肥量を変えた場合の次代における側列穎花の有無、芒型および穎色の1遺伝子雑種の分離

組合せ	形 質	表現型	遺伝子型	理 論 分離比	観 測 値			
					対 照 区		処理区(多肥)	
					個体数	確 率	個体数	確 率
改良二条種 × Tridax	側列穎花 の有無	無	V ^t v ^t	1	425	0.9	415	0.5
		有	v ^t v ^t	1	431	~0.8	441	~0.3
	芒 型	冠 芒	Kk	1	432	0.8	438	0.5
		長 芒	kk	1	424	~0.7	418	~0.3
	穎 色	黒 色	Bb	1	420	0.7	433	0.8
		白 色	bb	1	436	~0.5	423	~0.7
改良二条種 × Tester 189-1	芒 型	冠 芒	Kk	1	275	0.5	286	0.1
		長 芒	kk	1	255	~0.3	244	~0.05
	穎 色	黒 色	Bb	1	240	0.05	245	0.1
		白 色	bb	1	290	~0.02	285	~0.05
改良二条種 Minn. 90-5	穎 色	黒 色	Bb	1	258	0.8	256	0.5
		白 色	bb	1	266	~0.7	272	~0.3

〈結 果〉

3組合せの3形質について調査し、これらの形質をそれぞれ1遺伝子雑種として扱った場合の分離結果を第23表に示した。

第23表にみられるように3組合せともすべて理論比1:1に適合した。したがって、少肥圃表欠乏条件での養成の効果はこれら3組合せの調査した3形質には認められないことになる。

4) 論 議

生殖過程における遺伝子型淘汰には孢子形成過程における淘汰と孢子形成後の過程における淘汰とがあり、また、両過程において雌性配偶体淘汰と雄性配偶体淘汰が存在するように考えられる。

孢子形成後の過程における遺伝子淘汰の存在が認められたことは前述した通りである。ここでは孢子形成過程における遺伝子型淘汰が存在するかどうかを検討するため、孢子形成過程の

温度条件、肥料条件および土壤条件を変えて検討した。

試験はF₁個体を株分けして、対応する両区、すなわち、対照区と処理区のF₁個体の遺伝子型が完全に同じになるようにした。そして、このF₁個体に遺伝子型がホモである品種を交雑した。花粉親が品種でホモなので遺伝子型の違いによる花粉淘汰は花粉には存在しない。また、交雑は通常的环境条件で行ない、交雑後は対照区と処理区とも同一条件下で養成したので、いわゆる胚形成時の淘汰は存在しないであろう。したがって、もしその後代の分離比に乱れがあるとすれば、それはF₁養成時(株分けから交雑までの間)の環境によるもので、この期間に雌性配偶体が形成されるので、雌性配偶体淘汰が起きたためと考えられよう。

遺伝子が既知で、しかも遺伝様式が確かめられているものを材料とし、そのF₁植物を温度条

第23表 雑種第1代の養成培土を変えた場合の次代における側列穎花の有無、芒型および穎色の1遺伝子雑種の分離

組合せ	形 質	表現型	遺伝子型	理 論 分 離 比	処 理 区 (少肥圃素欠乏培土)	
					個体数	確 率
改良二条種 × Tridax	側列穎花 の有無	無	V ^t v ^t	1	168	0.1
		有	v ^t v ^t	1	139	~0.05
	芒 型	冠 芒	Kk	1	145	0.5
		長 芒	kk	1	162	~0.3
穎 色	黒 色	Bb	1	163	0.3	
	白 色	bb	1	144	~0.2	
改良二条種 × Tester 189-1	芒 型	冠 芒	Kk	1	106	0.7
		長 芒	kk	1	115	~0.5
	穎 色	黒 色	Bb	1	103	0.5
		白 色	bb	1	118	~0.3
改良二条種 × Minn 90-5	穎 色	黒 色	Bb	1	35	0.7
		白 色	bb	1	31	~0.5

件、肥料条件および礫素欠乏条件の異なるところで養成し、開花前に除雄、これに品種を交雑してその次代で側列穎花の有無(V^t, v^t), 芒型(K, k)および穎色(B, b)について調査した結果、対照区および処理区とも理論比に適合し、これらの形質には雌性配偶体淘汰がないことが確かめられた。

雌性配偶体淘汰が起りにくいことについてはつぎのように考えられる。

温湯除雄の場合、雄性配偶体が受精能力を喪失しても雌性配偶体はその能力を喪失しないことが知られている。また、著者が開花期前の穂を黒ビニルで包って雄性配偶体の受精能力を喪失させて温湯除雄にかえようとした試験(未発表)でも、雄性配偶体の受精能力は喪失するが、袋内の温度が最高 40°C になっても雌性配偶体の受精能力は喪失していない。さらに、自然条件下で年次によって低温あるいは高温によって不稔が生ずるが、その場合も雄性配偶体の受精能力が喪失しても、雌性配偶体の受精能力は喪失していないことが多い。これらのことは雄性配偶体が完全に受精能力を失うような条件でも雌性配偶体の受精能力が喪失しにくいことを意味しているものであろう。

3. 雑種第1代の開花期から受粉までの自然条件を変えた場合の異常分離について

人為的な処理で生殖過程における遺伝子型淘汰が生じて分離がみだされたので、自然条件下での環境の違いによって分離がみだされることも考えられる。そこで、雑種第1代の開花期の違いおよび開花期の環境の変化で分離比がみだされるかどうかを確かめた。

1) 雑種第1代の遅延出穂した後代の場合について

F_1 植物の1株において最初に出穂した穂と遅れて出穂開花するものとはかなりの日数の差があり、開花期の温度は遅れて出穂開花するものの方がかなり高温である。このような場合、

本研究の温度条件、肥料条件および礫素欠乏条件では孢子形成過程のすべての雄性配偶体の受精能力が喪失するほどの強い処理ではなかったので、雌性配偶体淘汰は起りえなかったのであろう。

いずれにしても、雄性配偶体の遺伝子型の違いによる淘汰が起りはじめるような環境(処理)では孢子形成過程における雌性配偶体に影響がないものと考えられ、雌性配偶体淘汰は起るとしても、雄性配偶体淘汰にくらべて、めったに起らぬ非常にまれなことであらう。

5) 摘 要

(1) 孢子形成過程における遺伝子型淘汰の起ることも考えられるので本研究を行なった。

(2) F_1 養成時の温度条件、肥料条件および礫素欠乏条件を変えて養成し、開花前に除雄、これに品種を交雑してその次代で分離比にみだれが生ずるかどうかを検討した。

(3) その結果、処理でも理論分離比によく適合したので、調査形質に関係する遺伝子は孢子形成過程における雌性配偶体淘汰をほとんど受けないと推論した。

(4) そして、雄性配偶体(花粉)淘汰の生起にくらべて、雌性配偶体淘汰はめったに起らぬ非常にまれなことであらうことを論議した。

異常分離が起るかどうかを明らかにしようと試みたものである。

〈材料および方法〉

材料の養成 F_1 植物を両親品種とともに各組合せ30個体および10個体を養成した。 F_1 個体の穂別に出穂期を調べ、その出穂期別に F_2 種子を採種した。

用いた材料の組合せはつぎの通りである。

♀	♂
品 種 名	品 種 名
(遺伝子型)	(遺伝子型)

改良二条種 (NN) × Gopal (n n)
 改良二条種 (vtvt kk bb) × Tridax (VtVt KK BB)
 改良二条種 (NNVVUzUzkkbb TrdTrd) × Tester 189-1 (nnvvuzuz KKBB trd trd)
 改良二条種 (UzUz bb TrdTrd) × Tester 189-2 (uzuzBBtrd trd)

雑種第2代の養成 F₂の養成はF₁個体ごとに最初に出穂したもの(対照)および遅れて出穂したもの(種子稔性は正常に出穂したものとかわらないもの, 処理)の種子を同数ずつ無作為に選り、堆肥と畑土を1:1の割合でつめた木箱に60粒播種して行なった。

いずれの組合せも発芽率および生存株率は高かった。

雑種第2代の形質調査 F₂の調査形質は組合せによって異なり下記の通りであった。

(改良二条種×Gopal) 皮稔性および稈色。

(改良二条種×Tridax) 側列穎花の有無, 芒型および穎色。

(改良二条種×Tester 189-1) 皮稔性, 条

性, 並渦性, 芒型, 穎色および苞の有無。

(改良二条種×Tester 189-2) 並渦性, 穎色および苞の有無。

稈色を除くこれらの形質について理論分離比との適合度をχ²検定で調べ、開花期を異にした場合の分離のひずみの有無を確かめた。稈色については1遺伝子・2遺伝子雑種の場合を仮定して、まず、無処理の観測値について理論比への適合性の検定を行なったが、いずれの場合も理論比に適合しなかった。このため、両処理での2表現型(赤色と白色)の出現頻度について定性的相関表による均一性の検定を行なった。

〈結果〉

遅れて出穂したもの(処理)からえられたF₂での形質分離を最初に出穂したもの(対照)の場合と比較した結果を第24, 25, 26および27表に示した。

(改良二条種×Gopal) 皮稔性および稈色の2形質について調査した。皮稔性については1遺伝子雑種として取扱い、稈色については前述した理由で定性的相関表による均一性の検定を行なった結果、両形質とも処理の効果は認められなかった(第24表)。

第24表 (改良二条種×Gopal) F₁の遅延出穂した場合のF₂における皮稔性および稈色についての分離

形質	表現型	遺伝子型	理論値		観測値			
					対照区		処理区	
			個体数	分離比	個体数	確率	個体数	確率
皮稔性	皮	NN, Nn	188.25	3	198	0.2	177	0.2
	稔	n n	62.75	1	53	~0.1	74	~0.1
稈色	赤色				164		155	0.5 *
	白色				87		96	~0.3

* 対照区と処理区との定性的相関表による均一性検定

(改良二条種×Tridax) 側列穎花の有無、芒型および穎色の3形質について調査した。芒型については対照区の観測値は3:1の理論比に適合しているが、処理区では3:1の理論比に適合しない結果となった。すなわち、冠芒(KK

とKk)が減少し、長芒(kk)が有意に増加している(第25表)。

しかし、他の2形質については処理と無処理の差がなく、1遺伝子雑種としての理論比3:1に適合している(第25表)。

第25表 (改良二条種×Tridax) F₁の遅延出穂した場合のF₂における側列穎花の有無、芒型および穎色についての1遺伝子雑種の分離

形質	表現型	遺伝子型	理論値		観測値			
					対照区		処理区	
			個体数	分離比	個体数	確率	個体数	確率
側列穎花の有無	無	V ^t V ^t , V ^t v ^t	635.25	3	649	0.2	656	0.1
	有	v ^t v ^t	211.75	1	198	~0.1	191	~0.05
芒型	冠芒	KK, Kk	635.25	3	642	0.7	602	0.01**
	長芒	kk	211.75	1	205	~0.5	245	~0.001
穎色	黒色	BB, Bb	635.25	3	623	0.5	645	0.5
	白色	bb	211.75	1	224	~0.3	202	~0.3

** 1%水準で有意

第26表 (改良二条種×Tester 189-1) F₁の遅延出穂した場合のF₂における6形質についての1遺伝子雑種の分離

形質	表現型	遺伝子型	理論値		観測値			
					対照区		処理区	
			個体数	分離比	個体数	確率	個体数	確率
皮稈性	皮稈	NN, Nn	117.75	3	121	0.7	125	0.2
		nn	39.25	1	36	~0.5	32	~0.1
条性	2条	VV, Vv	117.75	3	126	0.2	126	0.2
	6条	vv	39.25	1	31	~0.1	31	~0.1
並渦性	並性	UzUz, Uzuz	117.75	3	108	0.1	113	0.5
	渦性	uzuz	39.25	1	49	~0.05	44	~0.3
芒型	冠芒	KK, Kk	117.75	3	114	0.5	122	0.5
	長芒	kk	39.25	1	43	~0.3	35	~0.3
穎色	黒色	BB, Bb	117.75	3	118	1.0	116	0.8
	白色	bb	39.25	1	39	~0.9	41	~0.7
護穎外側輪の苞の有無	無	TrdTrd, Trdtrd	117.75	3	111	0.3	120	0.7
	有	trdtrd	39.25	1	46	~0.2	37	~0.5

(改良二条種×Tester 189-1) 皮稜性, 条性, 並渦性, 芒型, 穎色および苞の有無の6形質について調査した。第26表にみられるように両処理の6形質とも1遺伝子雑種としての理論比に適合し, 処理によるF₂での分離にひずみが認められなかった。

(改良二条種×Tester 189-2) 並渦性, 穎色および苞の有無の3形質について調査した。並渦性については対照区の観測値は3:1の理論比に適合しているが処理区では理論比に適合しない結果となった。すなわち, 並性(Uz UzとUz uz)が増加し, 渦性(uzuz)が有意に減少している(第27表)。

しかし, 他の2形質については処理と無処理

の観測値はともに理論比に適合し, 処理によるF₂での分離にひずみが認められなかった。

以上, 改良二条種×Gopal, 改良二条種×Tri-dax, 改良二条種×Tester 189-1および改良二条種×Tester 189-2の4組合せで, F₁の遅れて出穂したもののF₂の分離比に異常が認められた形質としては芒型および並渦性であり, それぞれ改良二条種×Tridax および改良二条種×Tester 189-2の組合せで分離比に明瞭な異常が認められた。

しかし, 皮稜性, 条性, 側列穎花の有無, 穎色, 苞の有無および稈色では処理区と無処理区との間に差が認められなかった。

第27表 (改良二条種×Tester 189-2) F₁の遅延出穂した場合のF₂における並渦性, 穎色および護穎外側輪の苞の有無についての1遺伝子雑種の実験値

形 質	表現型	遺伝子型	理 論 値		観 測 値			
					対 照 区		処 理 区	
			個体数	分離比	個体数	確 率	個体数	確 率
並 渦 性	並 性	UzUz, Uzuz	225	3	236	0.2	251	***
	渦 性	uz uz	75	1	64	~0.1	49	<0.001
穎 色	黒 色	BB, Bb	225	3	222	0.7	213	0.2
	白 色	b b	75	1	78	~0.5	87	~0.1
護穎外側輪 の苞の有無	無	TrdTrd, Trdtrd	225	3	218	0.5	224	0.9
	有	trd trd	75	1	82	~0.3	76	~0.7

*** 0.1%水準で有意

2) 雑種第1代の開花期に低温条件下に移した後代の場合について

F₁植物の開花期に急激な低温に遭遇することもあるので, このような場合, 異常分離が起るかどうかを明らかにしようと試みたものである。

(材料および方法)

材料の養成 F₁植物が莖数5~6本のとき株を2分して, 堆肥と畑土が1:1の割合でつまっている2鉢(直径15cm)にそれぞれを移植し,

ビニルハウス内で開花期まで養成した。その後, 一方を3日間戸外(処理区, 3月20日~22日, 平均気温7.6℃)に放置し, 他方をビニルハウス内(対照区, 同時期, 平均気温14.2℃)で養成し, 両処理区ともその間に開花した穂を採取しF₂種子とした。

用いた材料の組合せはつぎの通りである。

♀	♂
品 種 名	品 種 名

(遺伝子型) (遺伝子型)
 改良二条種 Tester 189-1
 (NNVVUzUz bb × (nnvvuzuz BB trd
 Trd Trd) trd)
 改良二条種 Tester 189-2
 (UzUz bb Trd Trd) × (uzuz BB trd trd)

F₂の養成ならびに両組合せの調査形質は前項1)の同一組合せと同じである。

〈結 果〉

F₁個体ごとの処理別に播種したF₂の形質分離結果を第28および29表に示した。

(改良二条種×Tester 189-1) 皮稜性, 条性, 並渦性, 芒型, 穎色および苞の有無の6形質とも1遺伝子雑種としての理論比に適合し, 処理によるF₂での分離にひずみが認められなかった(第28表)。

(改良二条種×Tester 189-2) 並渦性, 穎色および苞の有無の3形質について調査した。

並渦性については対照区の観測値は理論比に適合しているが, 処理区では理論比3:1に適合しない結果となった。すなわち, 並性(UzUzとUzuz)が増加し, 渦性(uzuz)が有意に減少している(第29表)。

しかし, 他の2形質については処理と無処理の観測値はともに理論比に適合し, 処理によるF₂での分離にはひずみが認められなかった。

以上, 改良二条種×Tester 189-1および改良二条種×Tester 189-2の2組合せで開花期に低温下で開花させたもののF₂の分離比に異常が認められた形質としては改良二条種×Tester 189-2の並渦性であった。

しかし, 皮稜性, 条性, 芒型, 穎色および苞の有無では処理区と無処理区との間に差が認められなかった。

なお, 前項1)で異常が認められた改良二条種×Tester 189-2の並渦性の分離は本試験でも分離比に異常が認められ, そのうえ, その表現

第28表 (改良二条種×Tester 189-1) F₁の開花期に低温条件下に移した場合のF₂における6形質についての1遺伝子雑種の変離

形 質	表現型	遺伝子型	理 論 値		観 測 値			
					対 照 区		処 理 区	
			個体数	分離比	個体数	確 率	個体数	確 率
皮 稜 性	皮 稜	NN, Nn n n	121.5	3	126	0.5	127	0.5
			40.5	1	36	~0.3	35	~0.3
条 性	2 条	VV, Vv	121.5	3	130	0.2	124	0.7
	6 条	v v	40.5	1	32	~0.1	38	~0.5
並 渦 性	並 性	UzUz, Uzuz	121.5	3	126	0.5	112	0.1
	渦 性	uz uz	40.5	1	36	~0.3	50	~0.05
芒 型	冠 芒	KK, Kk	121.5	3	126	0.5	113	0.2
	長 芒	k k	40.5	1	36	~0.3	49	~0.1
穎 色	黒 色	BB, Bb	121.5	3	125	0.7	120	0.5
	白 色	b b	40.5	1	37	~0.5	42	~0.3
護 穎 外 側 輪 の 苞 の 有 無	無	TrdTrd, Trdtrd	121.5	3	119	0.7	119	0.7
	有	trd trd	40.5	1	43	~0.5	43	~0.5

型の分離個体数の増減の方向も完全に一致していた。さらに、前項 1) の改良二条種×Tester 189-1の6形質および改良二条種×Tester 189

-2の2形質については本試験でも同様に異常が認められなかった。

第29表 (改良二条種×Tester 189-2) F_1 の開花期に低温条件下に移した場合の F_2 における並渦性、穎色および護穎外側輪の苞の有無についての1遺伝子雑種の分離

形質	表現型	遺伝子型	理論値		観測値			
			個体数	分離比	対照区		処理区	
					個体数	確率	個体数	確率
並渦性	並性	UzUz, Uzuz	240	3	252	0.2	263	0.01**
	渦性	uz uz	80	1	68	~0.1	57	~0.001
穎色	黒色	BB, Bb	240	3	253	0.1	237	0.7
	白色	bb	80	1	67	~0.05	83	~0.5
護穎外側輪の苞の有無	無	TrdTrd, Trdtrd	240	3	230	0.2	243	0.7
	有	trd trd	80	1	90	~0.1	77	~0.5

※※ 1%水準で有意

3) 論 議

人為的な処理で後代の分離にひずみが生じ、その原因は生殖過程における孢子形成後の遺伝子型淘汰が起ったためであろうことについてはI-1で述べた通りである。人為的条件でこのような淘汰が起るとすれば自然条件下での環境の変化によっても分離比がみだされることが考えられる。

オオムギでは1株のなかで正常に出穂するものと極端に遅れて出穂するものとは稔実率が異なり、正常に出穂するものの方が一般に稔実率が高い。極端に遅れて出穂するものなかには全部不稔の場合もある。そして、最初に出穂するものと最後に出穂するものとの日数の差は20日余りもあり、それらの出穂期の温度は遅れて出穂する場合の方が一般に高い。このように最初に出穂した穂と遅れて出穂した穂とはそのときの温度が異なっているため、これが原因となって異常分離が起ることも考えられる。また、開花期に急激な低温に遭遇することもある

ので、この場合も同様なことが起るかもしれない。

以上のようなことから、いままで試験してきたような人為的条件でなく、ごく自然の条件下でも理論比に適合しない分離が認められるかどうかを検討した。

遅れ穂(処理区)の対照区は同一 F_1 個体の最初に出穂したものであり、低温開花(処理区)させた場合の対照区は同一 F_1 個体を株分けして通常の温度で開花させたものであるから、処理区と対照区の F_1 の遺伝子型はまったく同じであるため、処理の効果がなければ両者とも同じ理論分離比に適合するはずである。

遅れ穂および低温開花させた場合の調査形質については第24~29表の対照区の場合の結果が示すように F_2 での分離が理論比に適合し、1遺伝子による遺伝をすることが確認されている。

遅れ穂の改良二条種×Tridaxの芒型について1遺伝子雑種として扱った場合、冠芒(遺伝子KK, Kk)が減少し、長芒(kk)が明瞭に増

加することが確かめられた。また、並渦性についても 1 遺伝子雑種として扱った場合、渦性 (uz uz) が減少し、並性 (Uz Uz, Uzuz) が明瞭に増加することが遅れ穂の場合と低温開花させた場合の改良二条種×Tester 189-2の組合せで確かめられた。

I-1 で述べたように人為的な高温処理では胞子形成後の過程における遺伝子型淘汰が生じて分離比がみだされると考えられたが、この場合は胞子形成過程および胞子形成後の過程における遺伝子型淘汰のいずれであるかはわからない。ただ、遅れ穂の場合も低温開花させた場合も稔実率の高い (92%以上) 穂を採種して F₂ に展開したので、後述 (I-4) する受精後胚の発育が停止する接合体淘汰ではなからう。

また、推論が許されるならばつぎのように考えられる。対照区および処理区とも稔実率は高いものであるから、雌性配偶体形成後の遺伝子型の違いによる雌性配偶体淘汰はなかったものと考えられよう。さらに、低温開花させたものでは株分けはしたが開花期まで対照区と同一条件で養成したので大孢子から胚のう母細胞になる時期の淘汰とも考えにくい。また、遅れ穂の場合はこの時期の淘汰が存在することは一応考えられるが、つぎのような理由でこの時期の雌性配偶体淘汰が起るとは考えにくい。遅れ穂の種子稔性が高かったことは遅れて出穂したものの雄性配偶体のすべてが淘汰されなかったことを意味しているものであろう。このことと、2 の大孢子形成過程の処理についての項で述べたように雄性配偶体のすべてが淘汰されないような温度では大孢子から胚のう母細胞になる時期の淘汰が起りにくいことを考慮すると、この遅れ穂の場合もこの時期の雌性配偶体は淘汰されないことにならう。したがって、遅れ穂の場合および低温開花の場合も分離比に異常が認められるとすれば特定な花粉の受精力が低下したためと考えられよう。

この場合、特殊条件下における選択受精 (競走受精も含む) あるいは花粉淘汰が生じて分離比がみだされることが考えられる。すなわち、選択受精によって分離がみだされるとの多くの報告 (Hallquis, 1923; Demeric, 1924; Brink, 1925; Kiesselbach et al, 1926; Mangelsdorf et al, 1926; Sirk, 1926) があり、また自家不和合性および交雑不和合性が温度の変化によって和合になるとの報告 (安田, 1951) と Pfahler (1965, 1967) の混合花粉を受粉する時期の違いで自家花粉の受精力が異なる報告などを考慮すると、従来選択受精 (競走受精を含む) が認められないものも、特殊条件下では選択受精 (競走受精を含む) が生じ、分離がみだされることが考えられる。また、このような温度の変化によって花粉が淘汰されて分離がみだされることも考えられる。いずれにしても前述したように遅れ穂および低温開花の場合も、それらの条件下での稔実率は高かったので、雌性配偶体の受精力はこれらの条件で喪失しなかったとすれば、この異常分離の原因はなんらかの影響で特定の花粉の受精力が低下したためと考えられる。

したがって、uz 遺伝子 (第3連鎖群) あるいは K 遺伝子 (第4連鎖群) と連鎖している開花期の温度に感じやすい遺伝子が存在し、その遺伝子をもつ花粉の受精力が低下したため分離比がみだされたものと推論される。

K 遺伝子および uz 遺伝子をもつ花粉の受精力がそれぞれ 27% (改良二条種×Tridax の遅れ穂) および 51% と 45% (改良二条種×Tester 189-2 の遅れ穂と低温開花) 低下したことになる。その他の形質については処理の効果は認められなかった。

このように開花期の環境が変わることによって (本研究の場合は主として温度の変化と考えられる), 第3連鎖群および第4連鎖群にある特定な遺伝子が淘汰されることを確かめたが、第3連鎖群および第4連鎖群には当然農業上の実用

形質に関する遺伝子も含まれるので、これらの遺伝子も同時に淘汰されると考えられる。

4) 摘 要

(1) 開花直前の人為的な高温処理で生殖過程における孢子形成後の遺伝子型淘汰が生じて分離比がみだされたので、開花時期の違いおよび開花期の温度の変化で分離比がみだされるかどうかを確かめるため本研究を行なった。

(2) オオムギの F_1 の遅れ穂および低温開花した場合の後代の分離に異常が認められた。この場合、本研究の範囲では孢子形成過程および孢子形成後の遺伝子型淘汰のいずれかであるかはわからない。推論ではあるが、uz遺伝子(第3

連鎖群)あるいはK遺伝子(第4連鎖群)と連鎖している開花期の温度に感じやすい遺伝子をもつ花粉が存在し、その遺伝子をもつ花粉の受精力が低下したため分離比がみだされたのであろうと考えられた。

(3) このように開花時の環境が変わることによって第3連鎖群および第4連鎖群にある特定の遺伝子に関して、異常分離が存在することを確かめたが、両連鎖群には当然農業上の実用形質も含まれているであろうから、これらの形質に関与する遺伝子も同じに淘汰されるものと考えられる。

4. 雑種第1代の生殖過程での処理による形質淘汰について

これまでの結果高温処理などで生殖過程での遺伝子型淘汰が起ることが明らかとなった。これは、普通の環境下では発現しない遺伝子(例えばGs5h)が特殊な条件下で発現し、遺伝子型淘汰に関与し、その結果分離がみだされたものと推論した。このように、普通の環境下では発現しない遺伝子が特殊な条件下で発現することが他に存在することも考えられる。そこで、 F_1 の開花時の温度処理にかえて、末熟雌ずに受粉した場合と F_1 を少肥礮素欠乏条件で養成した場合の後代での形質分離に異常が認められるかどうかを検討した。

1) 雑種第1代の末熟雌ずに受粉した場合の形質淘汰について

ナ類では自家不和合花粉でも蕾受粉あるいは老花受粉で和合になることが知られている(Sears, 1937; 建部, 1942, 1955, 1957; Attia, 1950)ので、オオムギの末熟雌ずに受粉した場合、後代の形質分離に異常をきたすかも知れないと考え、本研究を行なった。

(材料および方法)

材料の養成 実験材料には、これまでの研究で単一の遺伝子に支配されていることを確認し、開花直前の高温処理および開花時の温度によ

って分離に異常が認められた第5連鎖群に属する穎色(Bとb)および第4連鎖群に属する芒型(Kとk)、ならびに、これまで分離に異常が認められなかった第2連鎖群の側列穎花の有無(V^t と v^t)に関する遺伝子をもつ品種を選んだ。

交配母本の養成 交配および F_1 養成などは従来の方法と同じである。

末熟雌ずに受粉 出穂3日前(推定開花日は5~6日後)の穎花で葯が緑色のとき除雄し、ただちに成熟花粉を受粉したものを処理区とした。一方、交配母本の雌ずいが成熟したときに交配したものを対照区(無処理)とした。同一交配母本で処理と無処理が行なわれるようにした。なお、同一交配母本の処理と無処理の受粉は、無処理の穂が処理の穂より早く出穂したものをを用いるようにして受粉を同時に行なった。

交雑の組合せはつぎの通りである。

♀	♂
品 種 名	品 種 名
あるいは組合せ名	あるいは組合せ名
(遺伝子型)	(遺伝子型)
(改良二条種× Tri dax) F_1	(改良二条種× Tri dax) F_1
($V^t v^t K \bar{K} Bb$)	($V^t v^t K \bar{K} Bb$)

改良二条種 × (改良二条種×Tridax) F₁
(v^tv^t k^hbb) (V^tv^tK^hBb)

(改良二条種×Tridax) F₁ × 改良二条種
(V^tv^tK^hBb) (v^tv^tk^hbb)

交雑次代の養成 交配母本ごとに処理と無処理に分けて採種し、その種子を無処理および処理の交配母本および父本別に同数ずつ、6 cm×6 cmの間隔で1箱 (60×36×12cm) 当たり60株として畑土と堆肥を1：1の割合に混合した土壌をつめた木箱に播種し、ビニルハウス内で交雑次代を養成した。

交雑次代の形質調査 3組合せとも側列穎花の有無、芒型および穎色について調査し、理論分離比との適合度をχ²検定で調べ、雌ずいの熟度を異にした場合の分離のひずみの有無を確かめた。

(結 果)

末熟雌ずいに受粉してえられた次代で形質の分離を無処理の場合と比較すると、組合せによってつぎのような結果がえられた。なお、末熟雌ずい受粉および無処理の場合の稔実率は第30表の通りである。

[(改良二条種×Tridax) F₁ × (改良二条種×Tridax) F₁] 側列穎花の有無、芒型および穎

第30表 成熟雌ずいおよび末熟雌ずいに受粉した場合の稔実率

項 目	雌ずいの熟度	
	成熟雌ずい (対照区)	末熟雌ずい (処理区)
稔実率 (%)	77.5	15.4

色について調査し、これらの形質をそれぞれ1遺伝子雑種として扱った場合の分離結果を第31表に示した。

側列穎花の有無および芒型については無処理の観測値は3：1に適合しているが処理では3：1の理論比に適合せず、側列穎花の有無および芒型において、それぞれ側列穎花有型(v^tv^t)および冠芒型(KKとKk)が減少し側列穎花無型(V^tV^tとV^tv^t)および長芒型(kk)が有意に増加している。しかし、穎色については処理および無処理の観測値に差がなく、理論比3：1に適合した。

[(改良二条種×(改良二条種×Tridax) F₁およびその逆交雑) 3形質について調査し、こ

第31表 (改良二条種×Tridax) F₁の末熟雌ずい受粉した場合のF₂における側列穎花の有無、芒型および穎色についての1遺伝子雑種の分離

形 質	表現型	遺伝子型	理 論 値		観 測 値			
			個体数	分離比	対 照 区		処 理 区	
					個体数	確 率	個体数	確 率
側列穎花 の有無	無	V ^t V ^t , V ^t v ^t	261	3	261	1.0	284	0.01 **
	有	v ^t v ^t	87	1	87		64	~0.001
芒 型	冠 芒	KK, Kk	261	3	264	0.8	240	0.01 **
	長 芒	k k	87	1	84	~0.7	108	~0.001
穎 色	黒 色	BB, Bb	261	3	254	0.5	246	0.1
	白 色	b b	87	1	94	~0.3	102	~0.05

** 1%水準で有意

これらの形質をそれぞれ1遺伝子雑種として扱った場合の分離結果は第32および33表に示されている。

これらの表にみられるように無処理および処理とも、いずれも理論比1:1に適合した。

したがって両組合せの調査した3形質には末熟雌ずい受粉した効果は認められないことになる。

以上のように、末熟雌ずい受粉の対照区(成

熟雌ずい受粉)では3組合せの3形質(側列穎花の有無、芒型および穎色)とも、その次代の分離に異常がみられなかった。

しかし、末熟雌ずい受粉の $F_1 \times F_1$ では側列穎花の有無および芒型の分離に明瞭な異常が認められたが、穎色には異常が認められなかった。親品種 $\times F_1$ および $F_1 \times$ 親品種の組合せでは3形質の分離に異常がみられなかった。

第32表 改良二条種の末熟雌ずい(改良二条種 \times Tridax) F_1 を受粉した場合の次代における側列穎花の有無、芒型および穎色についての1遺伝子雑種の分離

形質	表現型	遺伝子型	理論値		観測値			
					対照区		処理区	
			個体数	分離比	個体数	確率	個体数	確率
側列穎花の有無	無	$V^t v^t$	103	1	103	1.0	102	0.9
	有	$v^t v^t$	103	1	103		104	~0.8
芒型	冠芒	Kk	103	1	110	0.5	96	0.5
	長芒	kk	103	1	96	~0.3	110	~0.3
穎色	黒色	Bb	103	1	108	0.5	102	0.9
	白色	bb	103	1	98	~0.3	104	~0.8

第33表 (改良二条種 \times Tridax) F_1 の末熟雌ずいに改良二条種を受粉した場合の次代における側列穎花の有無、芒型および穎色についての1遺伝子雑種の分離

形質	表現型	遺伝子型	理論値		観測値			
					対照区		処理区	
			個体数	分離比	個体数	確率	個体数	確率
側列穎花の有無	無	$V^t v^t$	383.5	1	395	0.5	399	0.3
	有	$v^t v^t$	383.5	1	372	~0.3	368	~0.2
芒型	冠芒	Kk	383.5	1	374	0.5	375	0.7
	長芒	kk	383.5	1	393	~0.3	392	~0.5
穎色	黒色	Bb	383.5	1	394	0.5	394	0.5
	白色	bb	383.5	1	373	~0.3	373	~0.3

2) 雑種第1代の養成培土を変えた場合の形質淘汰について

2の大孢子形成過程における処理の項で述べた少肥硼素欠乏条件で雑種第1代を養成した場合、後代の分離に異常が認められるかどうかを確認するため本試験を行なった。

(材料および方法)

材料の養成 実験材料は前項1)と同じ理由で、側列穎花の有無 (V^t と v^t ; 第2連鎖群)、芒型 (Kとk; 第4連鎖群)および穎色 (Bとb; 第5連鎖群)に関する遺伝子をもつ品種を選んだ。
交配母体の養成 交配および F_1 播種などは前項1)と同じである。 F_1 の茎数が3~5本するとき F_1 の株を2分して、一方を畑土と堆肥が1:1の鉢(対照区)に、他方を少肥硼素欠乏条件(処理区)に移植し、開花終了後、後者については化成肥料(N:P:K=12:18:14%)の1g追肥を行ない両区とも収穫期までビニルハウス内で養成した。

用いた材料は(改良二条種×Tridax) F_1 である。ただし、ここでの $F_1 \times F_1$ は袋かけによる自殖を行なった。

F_2 の養成 処理区の稔実率が低かったので、稔実した種子のすべてを前項1)の要領で養成した。

F_2 の形質調査 前項1)と同じ3形質について調査し、理論分離比との適合度を χ^2 検定で調べ、処理の効果の有無を確かめた。

(結果)

側列穎花の有無、芒型および穎色の3形質について調査し、これらの形質の分離結果を第34表に示した。

側列穎花の有無および芒型については対照区の観測値は理論比3:1に適合しているが、処理区では理論比に適合しない結果となった。すなわち、側列穎花の無型($V^t V^t$ と $V^t v^t$)および冠芒(KKとKk)が減少し、側列穎花の有型($v^t v^t$)および長芒(kk)が有意に増加している。

しかし、穎色については対照区および処理区の観測値はともに理論比3:1に適合し、条件間の差による F_2 での分離にひずみが認められない結果となった。

第34表 (改良二条種×Tridax) F_1 を少肥硼素欠乏条件下で養成した場合の F_2 における側列穎花の有無、芒型および穎色についての1遺伝子雑種の分離

形 質	表現型	遺伝子型	理 論 分 離 比	観 測 値			
				対 照 区		処 理 区	
				個体数	確 率	個体数	確 率
側列穎花 の有無	無	$V^t V^t, V^t v^t$	3	197	0.2	153	0.02*
	有	$v^t v^t$	1	79	~0.1	72	~0.01
芒 型	冠 芒	KK, Kk	3	205	0.8	148	0.01***
	長 芒	kk	1	71	~0.7	77	~0.001
穎 色	黒 色	BB, Bb	3	204	0.7	172	0.7
	白 色	bb	1	72	~0.5	53	~0.3

※, ※※ それぞれ2%水準および1%水準で有意

3) 論 議

これまでに、開花直前の高温処理および開花時の温度変化などによって特定の形質に分離比のみだれが生ずることを明らかにした。その原因としてそれらの形質を支配している遺伝子と連鎖している温度に感じやすい特定の遺伝子をもつものが淘汰されたためであろうと考えた。そして、これらの形質は無処理（対照区）の場合は理論分離比に適合している。したがって、ごく普通のオオムギが開花する時期の環境ではその温度に感応しやすい遺伝子が働かないと考えられる。このように、ごく普通の環境ではその働きがほとんど現われない遺伝子も環境を変えることによって働きだすということは、温度という条件の場合だけでなく他の条件の場合でもありうるのではないかと考えられる。

そこで、前述したように不和合花粉であっても、蕾受粉あるいは老花受粉で和合になることがよく知られているので、オオムギの未熟雌ずに受粉した場合、後代の形質分離に異常をきたすかどうかを確かめるため本研究を行なった。

分離比に異常が認められるとすれば、親品種(P)×F₁の交雑において母本の雌性配偶体の遺伝子型はすべて同じであり、F₁花粉の遺伝子型に分離があるので、交雑の稔実率が高い場合には未熟雌ずいという場でのいわゆる花粉の競走受精であり、稔実率が低い場合には未熟雌ずいの場で働く少なくとも1対の接合子発育致死遺伝子が存在するか、あるいは受精が起らなかった場合もありうるであろう。また、F₁×Pでは母本F₁の雌性配偶体に遺伝子型の分離があり、Pの花粉の遺伝子型はすべて同じであるので、つぎのように考えられる。未熟雌ずいの種子稔性が高い場合は、多少考えにくいだが4個の大胞子のうちの特定の遺伝子型の1個が雌性配偶体となったと考えられる。また、花粉の成熟期がその遺伝子型によって異なるとの報告（Kempton, 1927）もあるので、種子稔性が低ければ雌性配

偶体遺伝子型の差による受精能力の獲得時期が異なるか、あるいは、前述したようにこのような未熟雌ずいの場で働く少なくとも1対の接合体発育致死遺伝子が存在することになる。F₁×F₁では前述したような理由で花粉の競走受精、不受精、雌性配偶体の成熟期の違い、胚珠淘汰あるいは特殊条件下で働く接合体発育致死遺伝子によるものと考えられる。

未熟雌ずい受粉した場合の種子稔性は第30表に示されるようになりに低いことが認められた。

第31表が示すようにF₁×F₁の未熟雌ずい受粉では理論分離比に適合しないことが認められた。

このことは未熟雌ずい受粉の種子稔性が低く、P×F₁およびF₁×Pの未熟雌ずい受粉の分離が理論比に適合しているので(第32・33表)、未熟雌ずいという特殊な場での競走受精、胚珠淘汰、雌性配偶体の遺伝子型の違いによる成熟期の違いなどによりF₁×F₁の分離がみだされたとは考えにくい。したがって、種子稔性も低かったので、F₁の未熟雌ずいという特殊な場で働く接合体発育致死遺伝子のようなものが存在したためかと考えられる。

改良二条種およびTridaxの未熟雌ずい受粉でも、正常な受粉より種子稔性は低下しているが採種できるので、1対の遺伝子だけがこの接合体発育致死に関与しているとは考えにくい。すなわち、その致死遺伝子をホモにもつ接合体のすべてが発育できないとすれば、1対であればこの両品種のいずれか一方の品種の未熟雌ずい自家受精で採種できないことになろう。したがって、少なくとも2対以上の遺伝子が関与していて、その遺伝子を重複してもつ接合体が発育を停止すると仮定すると、つぎのようになり本研究の分離を一応説明することができる。

2対の接合体発育致死遺伝子をx₁とx₂とする。そして、改良二条種の遺伝子型はX₁X₁x₂x₂、Tridaxではx₁x₁X₂X₂とすると両品種の未熟雌

ずい受粉では二重劣性 $x_1x_1x_2x_2$ は生じないので採種できることになる。つぎに、改良二条種×(改良二条種×Tridax) F_1 およびその逆組合せでは $X_1X_1x_2x_2 \times X_1x_1X_2x_2$ およびその逆の遺伝子型の組合せであるから、このような組合せでは二重劣性の接合体 ($x_1x_1x_2x_2$) が生じないので、すべての接合体は正常に発育することになる。これに対して、(改良二条種×Tridax) F_1 の未熟雌ずい受粉では、 $X_1x_1X_2x_2 \times X_1x_1X_2x_2$ という遺伝子型の組合せであるので、二重劣性 $x_1x_1x_2x_2$ の接合体が生ずることになり、この接合体は発育を停止することになる。

X_1-x_2 および X_2-x_2 が同一連鎖群上にないとすれば F_1 の未熟雌ずい受粉で遺伝子型 $x_1x_1x_2x_2$ の接合体は 1/16 だけ生ずることになる。

v^t 遺伝子の多面作用が x_2 遺伝子の働きとすれば $x_2=vt$ となり、改良二条種は $X_1X_1v^tv^t$ 、Tridax は $x_1x_1V^tV^t$ でそれらの F_1 の未熟雌ずい受粉により生ずる $x_1x_1v^tv^t$ の接合体は発育を停止する。したがって、 $V^tV^t+V^tv^t:v^tv^t$ の理論分離比は $12:(4-1)=4:1$ となる。 $V^tV^t+V^tv^t$ は 284 個体で v^tv^t は 64 個体であり (第31表)、これは理論比 $4:1$ によく適合する ($X^2=0.56, P=0.5 \sim 0.3$)。

また、K 遺伝子の多面作用が x_1 遺伝子の働きとすれば、 $x_1=K$ となり、改良二条種は kkx_2x_2 、Tridax は KKX_2X_2 で F_1 の未熟雌ずい受粉により生ずる KKx_2x_2 の接合体は発育を停止する。したがって、 $KK+Kk:kk$ の理論分離比は $(12-1):4=11:4$ となる。 $KK+Kk$ は 240 個体で kk は 108 個体であり (第31表)、これは理論比 $11:4$ に一応適合する ($X^2=3.39, P=0.1 \sim 0.05$)。

このように未熟雌ずいという条件下で働く 2 対の接合体発育致死遺伝子を仮定することによって、 $P \times F_1$ および $F_1 \times P$ の分離は正常で $F_1 \times F_1$ の場合に異常な分離を示すことを説明できる。

つぎに、少肥・硼素欠乏区で養成した F_1 の後代では稔実率が低く、そして対照区は分離は理

論分離比に適合しているのに対して処理 (硼素欠乏区) の分離が理論分離比に適合しない結果となった (第34表)。

このことは前述したような未熟雌ずい受粉の $F_1 \times F_1$ の場合と同様な原因によるものと考えられる。2 の大孢子形成過程における処理の項で同一の少肥硼素欠乏区での $F_1 \times P$ では分離に異常が認められなかったことから雌性配偶体淘汰および雌性配偶体の遺伝子型の差による熟期の違いなどにより、 $F_1 \times F_1$ の分離がみだされたとは考えにくい。この処理では未熟雌ずい受粉の場合のように $P \times F_1$ の組合せを試験してないので (花粉の出がわるくやりにくい)、 $F_1 \times F_1$ で分離がみだされたことについて、未熟雌ずい受粉の場合と同様な特殊環境下での接合体発育致死遺伝子の働きによるのか、花粉の競走受精によるものなのか区別できない。致死遺伝子によるとすればつぎのように考えられる。

2 対の接合体発育致死遺伝子を y_1 と Y_2 とし、 y_1y_1 がホモのうえに Y_1 遺伝子を1個以上もつ接合体が発育を停止するとする。そして、改良二条種の遺伝子型は $Y_1Y_1Y_2Y_2$ 、Tridaxでは $y_1y_1y_2y_2$ とすればこれらの両品種の自家受精では $y_1y_1Y_2Y_2$ あるいは $y_1y_1Y_2Y_2$ の遺伝子型は生じないので採種できることになる。つぎに、改良二条種×(改良二条種×Tridax) F_1 では $Y_1Y_1Y_2Y_2 \times Y_1y_1Y_2y_2$ の組合せであるから、 $y_1y_1Y_2Y_2$ および $y_1y_1Y_2Y_2$ の接合体は生じないので、すべての接合体は正常に発育することになる。これに対して (改良二条種×Tridax) F_1 の自家受精では $Y_1y_1Y_2y_2 \times Y_1y_1Y_2y_2$ という遺伝子型の組合せであるので、 $y_1y_1Y_2Y_2$ および $y_1y_1Y_2Y_2$ が生ずることになり、これらの接合体は発育を停止する。

Y_1-y_1 および Y_2-y_2 が同一連鎖群上にないとすれば F_1 の自家受精で遺伝子型 $y_1y_1Y_2Y_2$ および $y_1y_1Y_2Y_2$ の接合体はそれぞれ2/16および1/16だけ生ずることになる。

Vt 遺伝子の多面作用が y_1 遺伝子の働きとす

れば $V^t=y_1$ となり、改良二条種では $v^t v^t Y_2 Y_2$ 、Tridaxでは $V^t V^t y_2 y_2$ でそれら F_1 の自家受精により生ずる $V^t V^t Y_2 Y_2$ および $V^t v^t Y_2 Y_2$ の接合体は発育を停止する。したがって、 $V^t V^t + V^t v^t : v^t v^t$ の理論比は $(12-3) : 4 = 9 : 4$ となる。第34表にみられるように、 $V^t V^t + V^t v^t : v^t v^t$ は153 : 72で、これは理論比9 : 4によく適合する($\chi^2=0.16$, $P=0.7\sim 0.5$)。

このように、**硼素欠乏少肥条件下で働く2対の接合体発育致死遺伝子を仮定することによって**、 $P \times F_1$ の分離は正常で $F_1 \times F_1$ の場合に異常分離を示すことが説明できた。

以上のように、未熟雌ずい条件あるいは**硼素欠乏少肥条件などの特殊条件下で働く遺伝子が見出され**、このため後代の分離にひずみが生ずることがわかったので、交雑あるいは F_1 養成またはその後代の雑種集団養成は特殊な条件下で行なわれないよう留意すべきであろう。

4) 摘 要

(1) F_1 の開花時の温度処理にかえて未熟雌ずい

5. 雑種第1代を異なる環境条件下で養成した場合の形質淘汰について

開花直前的高温、開花時の温度の変化、未熟雌ずい受粉あるいは養成土壌の違いなどにより、理論分離比に適合しない分離が認められたことについては、いままで述べてきた通りである。このことについて、生殖過程での遺伝子型淘汰が生じたため理論分離比に適合しない結果となったと推論した。このことは育種を行なう場合、充分留意しなければならないことであると考えられる。

著者の研究室では二条オオムギ(ビールムギ)の育種を行なっていて、鹿児島県鹿屋現地選抜圃、北海道北見現地選抜圃あるいは場内の温室などを使って世代促進栽培も行なっている。このような場合、前述したような生殖過程での淘汰が生じているとすれば、1穂1粒法などという育種法を用いたとしても、育種上多くの問題を含むことになる。

い受粉した場合と F_1 を少肥硼素欠乏条件下で養成した場合の後代での形質分離に異常が認められるかどうかを検討した。

(2) $P \times F_1$ および $F_1 \times P$ の未熟雌ずい受粉では分離に異常は認められなかった。しかし、 $F_1 \times F_1$ の未熟雌ずい受粉では分離に異常が認められた。すなわち $v^t v^t$ およびKKとKkの頻度が理論値より減少した。

(3) また、少肥硼素欠乏条件下で養成した F_1 の後代の分離に異常が認められ、 $V^t V^t$ と $V^t v^t$ およびKKとKkの頻度が理論値より減少した。

(4) 未熟雌ずい受粉および**硼素欠乏土壌の両者とも**、それぞれ特殊環境下で働く2対の接合体発育致死遺伝子を仮定することによって、異常分離を説明することができた。

(5) このように、特殊条件下でのみ働く遺伝子が見出されたので、実際の育種に際しての雑種養成はこのような条件下で行なわないよう留意すべきであろう。

そこで、生殖過程での遺伝子型淘汰という立場から、 F_1 を地理的条件の異なる地域と著者の研究室で行なっている冬期温室を利用した世代促進栽培法で養成した場合に異常な分離が認められるかどうかを検討した。

1) 雑種第1代を地理的条件の異なる地域で養成した場合の形質淘汰について

F_1 を地理的条件の異なる地域で養成した後代の分離に異常が認められるかどうかを確かめるため本試験を行なった。

(材料および方法)

材料の養成 交配母本および花粉親は株ごとに個体番号をつけて、同一組合せでも両親のどの株から由来する F_1 種子であるかを明らかにし、各養成場所に同じ親の F_1 種子が含まれるようにした。いいかえれば、同一母本ならびに花粉親から由来する F_1 種子が各養成場所に1粒ず

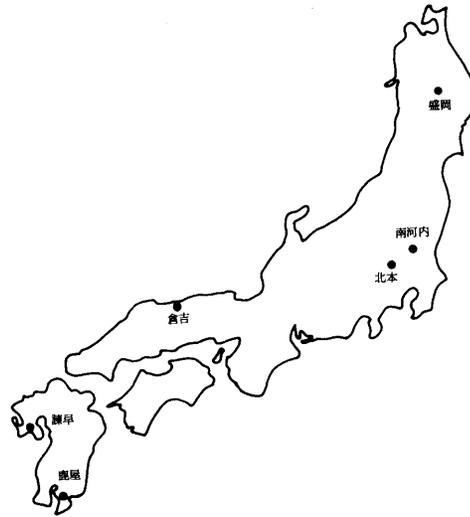
つ含まれるようにして、そのF₁に各養成場所とも同一番号をつけてF₁養成を行なった。

F₁の組合せはつぎの通りである。

♀	♂
品 種 名 (遺伝子型)	品 種 名 (遺伝子型)
改良二条種 (v ^t v ^t kkbb)	Tridax (V ^t V ^t KKBB)
×	
改良二条種 (VVkkbb Trd Trd SS)	Tester 189-1 (vvKKBB trd trd ss)
×	

両組合せについて、それぞれF₁種子11粒および9粒を第2図に示される6場所に配付し、各場所での慣行法にしたがって圃場栽培あるいはポット栽培した。採種はF₁株ごとに行なった。

F₂の養成 6場所においてF₁株ごとに50粒以上採種できたものについて南河内で養成した。なお、栽植様式は前述した木箱に50粒播種した。



第2図 F₁養成場所

第35表 (改良二条種×Tridax) F₁を異なる場所で養成した場合のF₂における側列穎花の有無、芒型および穎色についての1遺伝子雑種の分離

形 質	表現型	遺伝子型	理分 離 論 比	試 験 場 所							合 計
				盛 岡	南河内	北 本	倉 吉	諫 早	鹿 屋		
側列穎花の有無	無	V ^t V ^t , V ^t v ^t	3	297	328	332	247	271	269	1744	
	有	v ^t v ^t	1	103	112	108	113	89	91	616	
確 率				0.3 ~0.2	0.9 ~0.8	0.9 ~0.8	0.01** ~0.001	1.0 ~0.9	1.0 ~0.9	0.3 ~0.2	
芒 型	冠 芒	KK, Kk	3	305	311	333	261	283	257	1750	
	長 芒	kk	1	95	129	107	99	77	103	610	
確 率				0.7 ~0.5	0.05 ~0.02	0.3 ~0.2	0.3 ~0.2	0.2 ~0.1	0.2 ~0.1	0.5 ~0.3	
穎 色	黒 色	BB, Bb	3	294	334	325	266	282	276	1777	
	白 色	bb	1	106	106	115	94	78	84	583	
確 率				0.5 ~0.3	0.7 ~0.5	0.7 ~0.5	0.7 ~0.5	0.2 ~0.1	0.5 ~0.3	0.8 ~0.7	

※※ 1%水準で有意

F₂の調査形質 改良二条種×Tridaxでは側列穎花の有無，芒型および穎色の3形質である。改良二条種×Tester 189-1では条性，芒型，穎色，苞の有無および底刺毛茸の長短の5形質である。これらの形質について理論分離比との適合度を χ^2 検定で調べ，各養成場所における分離のひずみの有無を確かめた。なお，F₁株ごとのF₂の調査個体数は欠株などができたので40個体とした。

(結 果)

F₁を6場所で養成した場合のF₂における分離結果は組合せによって異なりつぎの通りである。

(改良二条種×Tridax)側列穎花の有無，芒型および穎色の3形質について調査し，これらの形質のF₂での分離結果を第35表に示した。

芒型および穎色については6場所の観測値はともに理論比3:1に適合し，これら2形質は養成場所によるF₂での分離にひずみが認められ

ない結果となった。倉吉における側列穎花の有無については，この場所におけるF₁個体別の分離が理論値に適合しているにもかかわらず(表には示していない)，F₁をまとめた全体の分離では理論値に適合しない結果であった。側列穎花の無型(V^tV^tとV^tv^t)が減少し，側列穎花の有型(v^tv^t)が有意に増加している。

しかし，その他の場所で養成したF₂の分離にはひずみが認められなかった。

つぎに，6場所でF₁養成したF₂における分離をF₁株別にまとめて理論分離比との適合性を検定した結果を第36表に示した。3形質，11株ともいずれも理論比3:1によく適合した結果がえられた。

(改良二条種×Tester 189-1)条性，芒型，穎色，苞の有無および底刺毛茸の長短の5形質について調査し，これらの形質のF₂の分離結果を第37表に示した。

第36表 (改良二条種×Tridax) F₁を異なる場所で養成した場合のF₁個体別にまとめたF₂における3形質についての1遺伝子雑種の分離

形質	表現型	遺伝子型	F ₁ 個 体											合計
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
側列穎花の有無	無	V ^t V ^t , V ^t v ^t	173	180	136	157	178	177	154	142	182	112	153	1744
	有	v ^t v ^t	67	60	64	43	62	63	46	58	58	48	47	616
	確 率		0.3 ~ 0.2	1.0	0.05 ~ 0.02	0.3 ~ 0.2	0.8 ~ 0.7	0.7 ~ 0.5	0.7 ~ 0.5	0.2 ~ 0.1	0.5 ~ 0.3	0.2 ~ 0.1	0.7 ~ 0.5	0.3 ~ 0.2
芒型	冠芒	KK, Kk	165	183	147	147	181	180	156	161	168	119	143	1750
	長芒	kk	75	57	53	53	59	60	44	39	72	41	57	610
	確 率		0.05 ~ 0.02	0.7 ~ 0.5	0.7 ~ 0.5	0.7 ~ 0.5	0.9 ~ 0.8	1.0	0.5 ~ 0.3	0.1 ~ 0.05	0.1 ~ 0.05	0.9 ~ 0.8	0.3 ~ 0.2	0.5 ~ 0.3
穎色	黒色	BB, Bb	191	181	154	151	187	171	141	152	181	119	149	1777
	白色	bb	49	59	46	49	53	69	59	48	59	41	51	583
	確 率		0.2 ~ 0.1	0.9 ~ 0.8	0.7 ~ 0.5	0.9 ~ 0.8	0.3 ~ 0.2	0.2 ~ 0.1	0.2 ~ 0.1	0.8 ~ 0.7	0.9 ~ 0.8	0.9 ~ 0.8	0.9 ~ 0.8	0.8 ~ 0.7

条性, 芒型, 穎色および苞の有無の4形質については6場所の観測値はともに理論比3:1に一応適合し, これらの4形質は養成場所によるF₂での分離にひずみが認められない結果となった。底刺毛茸の長短については盛岡で養成したF₂の分離にひずみが認められ, 毛茸長(SSとSs)が減少し, 毛茸短(ss)が有意に増加している。この場合, 倉吉の側例穎花の有無の分離の場合と異なって, 盛岡におけるF₁個体別の分

離の1つのみが理論比に適合せず, その個体を除けば分離は一応理論比に適合していた(表には示してない)。また, その他の場所で養成したF₂の分離にはひずみがみられなかった。

つぎに, 6場所で養成したF₂における分離をF₁個体別にまとめて理論分離比との適合性について検定した結果を第38表に示した。5形質, 9株ともいずれも理論比3:1によく適合している。

第37表 (改良二条種×Tester 189-1) F₁を異なる場所で養成した場合のF₂における形質についての1遺伝子雑種の分離

形質	表現型	遺伝子型	理論分離比	試 験 場 所						合計
				盛岡	南河内	北本	倉吉	諫早	鹿屋	
条性	2条	VV, Vv	3	272	208	236	173	215	267	1371
	6条	vv	1	88	72	84	67	65	93	469
	確率			0.9 ~ 0.8	0.8 ~ 0.7	0.7 ~ 0.5	0.3 ~ 0.2	0.5 ~ 0.3	0.8 ~ 0.7	0.7 ~ 0.5
芒型	冠芒	KK, Kk	3	272	214	236	195	195	277	1389
	長芒	kk	1	88	66	84	45	85	83	451
	確率			0.9 ~ 0.8	0.7 ~ 0.5	0.7 ~ 0.5	0.05 ~ 0.02	0.05 ~ 0.02	0.5 ~ 0.3	0.7 ~ 0.5
穎色	黒色	BB, Bb	3	266	206	228	177	203	264	1344
	白色	bb	1	94	74	92	63	77	96	496
	確率			0.7 ~ 0.5	0.7 ~ 0.5	0.2 ~ 0.1	0.7 ~ 0.5	0.5 ~ 0.3	0.5 ~ 0.3	0.1 ~ 0.05
護穎外側輪の苞の有無	無	TrdTrd, Trdtrd	3	260	211	233	180	212	285	1381
	有	trd trd	1	100	69	87	60	68	75	459
	確率			0.3 ~ 0.2	0.9 ~ 0.8	0.5 ~ 0.3	1.0	0.8 ~ 0.7	0.1 ~ 0.05	0.1 ~ 0.9
底刺毛茸の長短	長毛	SS, Ss	3	247	212	245	180	212	282	1378
	短毛	ss	1	113	68	75	60	68	78	462
	確率			0.01** ~ 0.001	0.8 ~ 0.7	0.7 ~ 0.5	1.0	0.8 ~ 0.7	0.2 ~ 0.1	1.0 ~ 0.9

※※ 1%水準で有意

穎色 (B,b 遺伝子) および苞の有無 (Trd,trd 遺伝子)に關与している遺伝子は同一連鎖群(第5連鎖群)に属していることが知られているので、この2形質について2遺伝子雑種としてあつかい、F₂での分離を整理すると 第39表 のようになる。

兩形質を支配する遺伝子間の組換え価を求めたところ、盛岡で19.0%、北本で16.5%、倉吉で21.6%、諫早で11.4%、鹿屋で22.7%の値がえ

られ、この組換え価の理論分離比に5場所における分離はいずれの場所の場合もよく適合した。なお、南河内において穎色白の有苞 (b-trd)が出現しなかったので組換え価は算出できなかった。

また、6場所をこみにした全体の組換え価は17.2%であり、また Takahashi et al (1953) によれば14.8%であるので、これらに対する適合性を検定した結果 (表には示さなかった)、いずれの場所の分離も適合していた。

第38表 (改良二条種×Tester 189-1) F₁を異なる場所で養成した場合の F₁個体別にまとめたF₂における5形質についての1遺伝子雑種の子分離

形質	表現型	遺伝子型	F ₁ 個 体									
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	合計
条	2条	VV, Vv	175	155	148	90	155	171	185	142	150	1371
	6条	vv	65	45	52	30	45	69	55	58	50	469
性	確 率		0.5 ~ 0.3	0.5 ~ 0.3	0.8 ~ 0.7	1.0	0.5 ~ 0.3	0.2 ~ 0.1	0.5 ~ 0.3	0.2 ~ 0.1	1.0	0.7 ~ 0.5
芒	冠芒	KK, Kk	167	162	155	89	158	176	177	153	152	1389
	長芒	kk	73	38	45	31	42	64	63	47	48	451
型	確 率		0.1 ~ 0.05	0.1 ~ 0.05	0.5 ~ 0.3	0.9 ~ 0.8	0.2 ~ 0.1	0.7 ~ 0.5	0.7 ~ 0.5	0.7 ~ 0.5	0.8 ~ 0.7	0.7 ~ 0.5
穎	黒色	BB, Bb	183	140	141	87	154	174	165	149	151	1344
	白色	bb	57	60	59	33	46	66	75	51	49	496
色	確 率		0.7 ~ 0.5	0.2 ~ 0.1	0.2 ~ 0.1	0.7 ~ 0.5	0.7 ~ 0.5	0.5 ~ 0.3	0.05 ~ 0.02	0.7 ~ 0.2	0.9 ~ 0.8	0.1 ~ 0.05
護穎外側輪の有無	無	TrdTrd, Trdtrd	175	149	154	96	144	180	182	147	154	1381
	有	trdtrd	65	51	46	24	56	60	58	53	46	459
	確 率		0.5 ~ 0.3	0.9 ~ 0.8	0.7 ~ 0.5	0.3 ~ 0.2	0.5 ~ 0.3	1.0	0.8 ~ 0.7	0.7 ~ 0.5	0.7 ~ 0.5	1.0 ~ 0.9
底刺毛茸の長短	長毛	SS, Ss	180	144	150	85	146	178	183	163	149	1378
	短毛	ss	60	56	50	35	54	62	57	37	51	462
	確 率		1.0	0.5 ~ 0.3	1.0	0.5 ~ 0.3	0.7 ~ 0.5	0.8 ~ 0.7	0.7 ~ 0.5	0.05 ~ 0.02	0.9 ~ 0.8	1.0 ~ 0.9

第39表 (改良二条種×Tester 189-1) F₁を異なる場所で養成した場合のF₂における穎色および護穎外側輪の苞の有無の2遺伝子雑種の分離

表現型 穎色 護穎外側輪 の苞の有無	遺伝子型	試験場所							合計
		盛岡	南河内	北本	倉吉	諫早	鹿屋		
黒色	無 B-Trd	170	137	144	120	136	193	900	
	有 B-trd	96	69	84	57	67	71	444	
白色	無 b-Trd	90	74	89	60	76	92	481	
	有 b-trd	4	0	3	3	1	4	15	
独立遺伝 (9:3:3:1) 確率		*** <0.001							
連鎖	組換価 (%)	19.0		16.5	21.6	11.4	22.7	17.2	
	確率	0.7 ~0.5		0.3 ~0.2	1.0 ~0.9	0.9 ~0.8	0.5 ~0.3	0.3 ~0.2	

*** 0.1%水準で有意

第40表 (改良二条種×Tester 189-1) F₁を異なる場所で養成した場合のF₁個体別にまとめたF₂における穎色および護穎外側輪の苞の有無の2遺伝子雑種の分離

表現型 穎色 護穎外側輪 の苞の有無	遺伝子型	F ₁ 個 体									合計
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	
黒色	無 B-Trd	121	91	100	63	99	115	109	96	106	900
	有 B-trb	62	49	41	24	55	59	56	53	45	444
白色	無 b-Trd	54	58	54	34	45	65	73	51	48	481
	有 b-trd	3	2	5	0	1	1	2	0	1	15
独立遺伝 (9:3:3:1) 確率		*** <0.001	*** <0.001	*** <0.001	*** <0.001	*** <0.001	*** <0.001	*** <0.001	*** <0.001	*** <0.001	*** <0.001
連鎖	組換価 (%)	21.9	17.3	30.0		13.9	12.1	15.9		15.3	17.2
	確立	0.9 ~0.8	0.5 ~0.3	0.7 ~0.5		0.8 ~0.7	0.9 ~0.8	0.2 ~0.1		1.0 ~0.9	0.3 ~0.2

*** 0.1%水準で有意

つぎに6場所をこみにしてF₁株別の組換価とその適合性を第40表に示した。この表にみられるようにいずれもよく適合している。F₁株の4と8については穎色白の有苞(b-trd)が出

現しなかったので組換価は算出できなかった。

また、表には示さなかったが全体の組換価17.2%および Takahashi らの14.8%に対するF₁株別の適合性はF₁-3を除きよく適合した。F₁-3

は組換価 17.2% および 14.8% の場合、適合度 (P) はそれぞれ 0.02~0.01 および 0.01~0.001 であった。この F₁-3 を場所別に分けて組換価 17.2% および 14.8% に対する適合度をみると倉吉ではいずれも P < 0.001, 鹿屋ではそれぞれ P = 0.01~0.001 および P < 0.001 で適合しない結果であった。なお、その他の場所での F₁-3 の適合度はいずれも P が 0.05 以上であった。

以上のように改良二条種 × Tridax の組合せでは倉吉における側列穎花の有無に関する分離が、改良二条種 × Tester 189-1 の組合せでは盛岡における底刺毛茸の長短に関する分離が理論比と適合しない結果であった。また、穎色と苞の有無については全体の組換価 17.2% および Takahashi らの 14.8% に対して F₁-3 の分離が適合しなかった他はすべてよく適合していた。

2) 雑種第 1 代を世代促進栽培環境下で養成した場合の形質淘汰について

F₁ を著者の研究室で行なっている世代促進栽培環境下で養成した後代の分離に異常が認められるかどうかを確かめるため本試験を行なった。

(材料および方法)

材料の養成 F₁ の茎数が 3~4 本るとき株を

2 分して、堆肥と畑土を 1:1 の割合でつめた 2 鉢にそれぞれを移植し、一方をビニルハウス内 (対照区) に、他方をガラス室内 (処理区、高温長日条件) で養成し、F₁ 個体別の両処理別に F₂ 種子を採種した。

組合せはつぎのとおりである。

♀		♂
品 種 名		品 種 名
(遺伝子型)		(遺伝子型)
改良二条種	×	Tridax
(v ^t v ^t kkbb)		(V ^t V ^t KKBB)

F₂ の養成および調査形質 前項 1) の同一組合せと同じである。

(結 果)

F₁ 個体毎に処理別に採種した F₂ での形質の分離はつぎのような結果がえられた。

側列穎花の有無、芒型および穎色の 3 形質について調査し、これらの形質の分離結果を第 41 表に示した。

処理の穎色の分離の適合性がやや低かったが 3 形質とも一応理論比に適合している。したがって、処理による F₂ の分離にひずみが認められないことになる。

第 41 表 (改良二条種 × Tridax) F₁ を世代促進栽培環境下で養成した場合の

F₂ における側列穎花の有無、芒型および穎色についての 1 遺伝子雑種の分離

形 質	表現型	遺伝子型	理 論 値		観 測 値			
			個体数	分離比	対 照 区		処 理 区	
					個体数	確 率	個体数	確 率
側列穎花 の有無	無	V ^t V ^t , V ^t v ^t	399	3	403	0.7	387	0.3
	有	v ^t v ^t	133	1	129	~0.5	145	~0.2
芒 型	冠 芒	KK, Kk	399	3	391	0.5	392	0.5
	長 芒	kk	133	1	141	~0.3	140	~0.3
穎 色	黒 色	BB, Bb	399	3	394	0.7	379	0.05
	白 色	bb	133	1	138	~0.5	153	~0.02

3) 論 議

著者の研究室では二条オオムギ(ビールムギ)の育種を行なっていて、鹿児島鹿屋現地選抜圃、北海道北見現地選抜圃あるいは場内の温室などを使って世代促進栽培も行なっている。このような場合、前述したような生殖過程での淘汰が生起するとすれば、1穂1粒法などという育種法を用いたとしても、育種上多くの問題を含むことになる。

そこで、生殖過程での遺伝子型淘汰という観点から、F₁を地理的条件の異なる数地域と冬期温室を利用した促進栽培法で養成して、その後代の分離に異常が認められるかどうかを検討した。

この試験を行なった6場所の麦作期間の環境条件は年次によって非常に異なるので、この試験の結果のその場所での再現性はほとんどないかもしれないものと考えられる。例えば南河内における出穂期の年次間のふれは作況調査に用いている品種栃木ゴールデンメロンおよびニュ

ーゴールデン(1964~1973)でつぎの通りである。栃木ゴールデンメロンではもっとも早く出穂したのは4月30日、遅く出穂したのは5月17日であり、その差は17日である。ニューゴールデンではそれぞれ4月25日および5月11日であり、その差は16日である。そして、出穂期を中心とした前後5日(およそ出穂始めから穂揃期まで)の年次間最高気温および年次間最低気温は栃木ゴールデンメロンではそれぞれ29.5℃および2.0℃であり、ニューゴールデンではそれぞれ28.0℃および1.7℃である。また、その11日間の年次間最高気温および年次間最低気温は第42表の通りである。

この表からわかるように栃木ゴールデンメロンおよびニューゴールデンの年次間平均最高気温の最高および最低はそれぞれ26.3℃と19.5℃および24.5℃と17.5℃で、最高と最低の差は6℃以上もある。また、年次間平均最低気温でもその差は3℃以上ある。

第42表 南河内における10年間の出穂期と出穂期を中心にした前後5日間(11日間)の平均最高・最低気温

年 次	栃木ゴールデンメロン			ニューゴールデン		
	出穂期 (月・日)	気 温(℃)		出穂期 (月・日)	気 温(℃)	
		最 高	最 低		最 高	最 低
1964	5・2	19.5	8.2	4・25	17.5	8.7
1965	〃 17	24.4	10.4	5・11	21.9	9.1
1966	〃 5	21.3	9.0	4・30	21.2	10.3
1967	〃 4	22.2	11.8	5・1	23.0	11.8
1968	〃 5	21.3	10.5	4・30	21.4	10.8
1969	〃 3	26.3	9.3	〃 29	24.5	10.0
1970	〃 11	22.8	12.1	5・7	22.6	12.1
1971	〃 8	20.5	8.5	〃 3	17.8	8.3
1972	4・30	22.1	10.2	4・28	21.7	9.3
1973	5・1	22.3	9.8	〃 29	22.4	11.0
平 均	5・6	22.3	10.0	5・1	21.4	9.9

このように出穂期頃の温度は1場所においても年次によってかなり差があるので、本研究において行なった6場所でのF₁養成の再現性はほとんどないものと考えられる。

しかし、出穂期頃の気温が年次あるいは場所によって変化があるので、自然条件下でも場所あるいは年次によって分離比がみだされる場合もあるのではないかと考え、そのことを確かめるため本研究を行なった。

地理的条件を異にした場合では改良二条種×Tridax および改良二条種×Tester 189-1の両組合せとも配付した6場所をこみにしたF₁個体別のF₂の分離は理論比に一応適合している(第36および38表)。このことは両組合せが従来の遺伝子ならびに遺伝様式と異なっていないことを示すものと考えられる。

各場所におけるF₁個体すべてをこみにした分離は倉吉の側列穎花の有無と盛岡の底刺毛茸の長短を除いて、他はすべて理論比に適合した(第35および37表)。この場合、倉吉での異常分離はF₁の個体別の分離の方向が一致しているのに対して、盛岡でのその分離はF₁の1個体に影響されていることから、これらの異常分離の原因は倉吉においては生殖過程の遺伝子型淘汰による可能性が大きいし、盛岡においては機会的変動であるように推論される。そして、F₁の稔実率は低いものがなく、6場所の養成条件は極く普通の条件であったので、特殊環境下で働く接合体発育致死遺伝子の働きによるものとは考えにくいし、また、雌性配偶体淘汰は生じにくいであろうから、倉吉における異常分離が生殖過程の遺伝子型淘汰だとすれば、V^t 遺伝子をもつ花粉の受精力が低下したためと推論される。この場合、V^t 遺伝子をもつ花粉の受精力が41%低下したことになる。

穎色および苞の有無を2遺伝子雑種として扱った場合、6場所におけるそれぞれの組換え価はやや異なった値であったが、いずれの場所の分

離も従来から知られている組換え価の14.8%に適合していた。したがって、本研究の場合、F₁の養成場所によって組換え価に差が生じたとはいえないことになる。そして、6場所をまとめたF₁-3の分離が組換え価14.8%に適合しなかったことは、前述したように6場所の分離が組換え価14.8%に適合しているのも機会的な変動によるものと考えられる。このF₁-3の組換え価が30%という大きな値を示したことは倉吉と鹿屋のF₁-3の分離に影響されたものであるといえる。

つぎに、著者の行なっている世代促進栽培法でF₁を養成した場合、その後代の分離は一応理論比に適合していた。したがって、調査した形質については生殖過程における遺伝子型淘汰は認められなかったことになる。

以上のように、ごく自然の条件下でも倉吉の場合のように生殖過程における遺伝子型淘汰によると考えられる異常分離が認められたし、本研究では養成場所による組換え価に明らかな差は認められなかったが、組換え価が環境によって変るといふ報告(Khan, 1955; 大村, 1972a, -b)があるので、雑種集団を維持していく場合個体淘汰だけを考へて集団を維持していくと雑種集団内の遺伝子構成がかわっていくこともあろう。したがって、雑種集団を維持していく場合、生殖過程における遺伝子型淘汰のことも考慮しなければならぬであろう。

実際の育種においては著者は世代促進栽培法(高温長日条件)で生育期間を短縮しているが、本研究から開花直前の高温・開花時の温度などによって花粉淘汰あるいは花粉の受精力が低下しないように、開花期の温度にはとくに留意している。1株1粒法で世代を進める場合には1個体から1粒だけ採種できればよいという極端な考えでなく、不稔粒が発生しないような条件で世代を進める必要があろう。

4) 摘 要

(1) 開花期の違いおよび開花期の温度の変化で異常分離がみられたので、地理的条件の違いおよび世代促進栽培法で F_1 を養成した場合も異常分離が生ずるかどうかなを確かめるため本研究を行なった。

(2) F_1 を地理的条件の異なる6場所で養成した後代で2場所で理論比に適合しない分離が認

められた。そのうちの1場所の分離は生殖過程における遺伝子型淘汰に起因した異常分離の可能性が高いものであり、他は機会的な変動であるものと考えられた。

(3) 世代促進栽培法で F_1 を養成する場合、その後代に異常分離が起らないようにするためには、少なくとも不稔粒を発生させないように注意しなければならないものと考えられる。

II 量的形質の遺伝子型淘汰について

1. 雑種第1代の開花直前高温処理による出穂期の淘汰について

I-1-1) において F_1 の開花直前に高温処理すると、第5連鎖群の遺伝子(穎色黒, B遺伝子; 有苞, trd 遺伝子)が淘汰されることを報告した。そして、そのことについてBあるいはtrd 遺伝子と連鎖している開花直前の高温で淘汰されやすいGs5h 遺伝子の働きによるものであろうと推論した。第5連鎖群の染色体には当然量の形質に関与する遺伝子も含まれていると考えられるので、高温処理によって量的形質についても淘汰をうけ後代にひずみが現われることが予想される。

これまで、量的形質についての生殖過程における遺伝子型淘汰に関する研究は見当たらず、著者の知るかぎりではわずかにイネについて予報程度の報告が1つあるにすぎない(村上・水島, 1960)。受精時の環境条件によって生殖過程における遺伝子型淘汰が生じ、量的実用形質についてもひずみが起るとすれば実際育種上注目すべきことである。

したがって、著者は第5連鎖群に属する遺伝子によって支配されている量的形質についてそのような淘汰が起るかどうかなを検討しようとしたが、著者の知るかぎりでは実験当初第5連鎖群にそのような量的実用形質を支配する遺伝子が見当たらなかった。

そこで、本研究ではオオムギの実際育種上初期世代から選抜の重点対象形質となる量的形質の出穂期を対象として遺伝子型淘汰の有無を確かめることとした。開花直前の F_1 の穂を高温処理して、その F_2 および F_3 世代を養成し、処理によって出穂期に関与する遺伝子が淘汰をうけるかどうかを追究したものである。

〈材料および方法〉

材料の養成 出穂期について分離がないことを確かめた両親品種をビニルハウス内に秋播して交配母本を養成し、春に交配して F_1 種子をえた。この F_1 種子をビニルハウス内で5万分の1のワグナーポットに1ポット当り3粒ずつ秋播し、 F_1 植物を両親品種とともに各組合せ10~30個体養成した。

用いた材料の組合せはつぎの通りである。

♀	♂
品 種 名 (表現型)	品 種 名 (表現型)
Tammi (極早生)	× US 6 (早 生)
US 6	× Tammi
金 独 (極早生)	× Fetto (極晩生)
	× 金 独

Svanhals(晩生) × 博多2号(晩生)

博多2号 × Svanhals

F₁個体の開花期に下記の要領で高温処理を行ない、F₂種子を採種した。また、対照として同時に雑種の両親についても処理を行なった。処理してえたF₂と無処理のF₂をビニルハウス内で栽培し出穂期の調査を行なった。

雑種第1代の高温処理 F₁植物の開花期をまわって、すでに開花を終わっていた穎花をすべて処理直前に切り落とし、1株のうちの半数の穂を開花直前に40±0.5℃の温湯に4分間入れて高温処理を行なった。同じ株の残りの半数の穂を自然条件下で開花させて対照区(無処理)とした。したがって処理と無処理の受粉が同一個体で行なわれたことになり、また同じ日に開花した穎花によって構成されるようにした。処理は午前8時から12時までの間に行ない、その翌日、処理および無処理とも開花(受粉)しなかった穎花はすべて切り落した。なお、受粉はすべて袋かけによった。

F₂とF₃の養成 6組合せについてF₂養成を行ない、US 6 × Tammi およびFetto × 金独以外の4組合せについてはF₃を養成した。

F₂: F₁の個体ごとに無処理と処理の種子を同数ずつ無作為に選び、木箱に6cm × 6cmの間隔で1箱(60 × 36 × 12cm)当たり60株とし、ビニルハウスの自然日長下で養成した。なお、試験区の構成は同一F₁個体の無処理と処理を対応させた3反復である(11月21日播種)。

F₃: F₃に展開した系統数およびF₂からの系統の選び方は各組合せで異なり、下記の通りである。栽植様式および栽植条件はF₂の場合とまったく同じであるが、播種は12月14日である。なお、F₂およびF₃の養成の場合に処理と無処理の両親品種を各25~60個体養成した。

(Tammi × US 6) F₂の早生群(第43表の早生群)で、早く出穂した個体の順に無処理およ

び処理ともに30個体を選び、早く出穂した順に1から30まで個体番号をつけ、無処理の1番と処理の1番、無処理の2番と処理の2番、…無処理の30番と処理の30番というように無処理と処理を対応させ、そのなかから27対を無作為に抽出した。各対のF₂から10粒ずつ種子をとり、5粒ずつの2反復として対間(27対)および対内(無処理と処理)をそれぞれ無作為に配列してF₃を養成した。したがって、各F₃系統は5個体の2反復、無処理および処理の総個体数はそれぞれ270個体である。

(金独 × Fetto) 無処理と処理のF₂で出穂順に対応させて同数ずつの種子をとり、対間および対内をそれぞれ無作為に配列してF₃を養成したことは前の組合せと同じである。しかし、この組合せではF₂の早生群(第44表の早生群)で早く出穂した順に30個体、遅く出穂した順に30個体および晩生群(第44表の晩生群)で早く出穂した順に60個体および遅く出穂した順に60個体の4群からそれぞれ無作為に20、15、48および40対を選び1系統10粒ずつ2反復して試験を行なった。したがって各F₃系統は10個体の2反復、無処理および処理の総個体数はそれぞれ400、300、960および800個体である。

(Svanhals × 博多2号) 2通りのF₃養成を行なった。1つはTammi × US 6とまったく同じF₂の早生群(第45表の早生群)で早く出穂した30対から無作為に15対を選び、各F₃系統の5個体を2反復したので、無処理および処理の総個体数はそれぞれ150個体である。

他はF₂の全体から無処理および処理ともにそれぞれ無作為に60個体を選び、各F₂個体から4粒ずつ採種し、さらにそれから1粒ずつとりだして各個体からF₃種子を処理と無処理に分けて混合して4群とした。これらを長日条件下(連続照明、100ワット白熱電球 4 m²に1燈)に4反復で養成した。したがって、それぞれ60個体の4反復、計240個体である。

(博多2号×Svanhals) F_2 の早生群(第45表の早生群)で早く出穂した30個体, 晩生群(第45表の晩生群)で遅く出穂した30個体, および処理と無処理の F_2 の平均出穂期を中心とした30個体を前述のように処理と無処理とを対応させて選んだ。さらに, これらの3群から無作為にそれぞれ20対を選び, 5粒ずつ3反復の F_3 をつくった。したがって各群の無処理と処理の総個体数は300個体である。

出穂期の調査 両親, F_2 および F_3 の全個体について, 毎日出穂期と相関の高い止葉展開日を調査し出穂期の代りとした。

観測値の取扱い 従来オオムギの出穂期については1対あるいは2対以上の主働遺伝子で説明されているから(安田・下山, 1964), まず主働遺伝子を想定して F_2 での理論分離比に対する観測値の適合性から, 高温処理による主働遺伝子についての遺伝子型淘汰の有無を検討した。

ついで, 出穂期は量的同義遺伝子の支配を受けていることも考えられるので, F_2 の平均出穂期について対応のある場合のt検定, および F_3 系統を養成することによって出穂期についての遺伝的ひずみを分散分析で調べ, 遺伝子型淘汰の有無を確かめた。

1) 主働遺伝子に関する遺伝子型淘汰について

観測値の取扱い方は各組合せで異なりつぎの通りである。

(Tammi × US 6) と (金独 × Fetto) およびそれらの逆組合せ 無処理の F_2 について早生親の出穂が終了するまでに出穂した群(早生群)とそれ以後に出穂した群(晩生群)とに分け, 1対の遺伝子を想定して早生群:晩生群の理論比を1:3として χ^2 -検定したところよく理論比に適合したので, 処理についても同様な検定を行ない処理の効果を確かめた。

(Svanhals × 博多2号)とその逆組合せ 両親はおよそ同時に出穂するが, F_2 には両親より早く出穂するものがかかなりあったので, 両親より早く出穂する群(早生群)とそれ以後出穂する群(晩生群)とに分けた。2対の主働遺伝子を想定して早生群:晩生群の理論比を7:9として無処理について χ^2 -検定を行なった結果, よく理論比に適合したので処理の F_2 について同様な検定を行ない処理の効果を確かめた。

〈結果〉

F_1 の穂を高温処理してえた出穂期の分離を無処理の場合と比較すると, つぎのような結果となった。

(Tammi × US 6) と (金独 × Fetto) およびそれらの逆組合せ 1主働遺伝子を想定して,

第43表 (Tammi × US 6) およびその逆組合せの F_1 を開花直前高温処理した場合の F_2 における出穂期についての1遺伝子雑種の分離

組合せ	表現型	理論値		観測値			
		個体数	分離比	対照区		処理区	
				個体数	確率	個体数	確率
Tammi × US 6	早生群	84.25	1	77	0.5	79	0.7
	晩生群	252.75	3	269	~0.3	258	~0.5
US 6 × Tammi	早生群	80.75	1	70	0.2	77	0.7
	晩生群	242.25	3	253	~0.1	246	~0.5

F₂での早生群：晩生群の分離比を1：3としたときの χ^2 -検定の結果を第43および44表に示した。4組合せの無処理および処理ともF₂で早生群と晩生群の分離は理論比1：3に適合した。したがって、出穂期に関する主動遺伝子に対する処理の効果は認められないことになる。

(Svanhals × 博多2号) とその逆組合せこれらの組合せのF₂の分離は早生群：晩生群の

分離比7：9として χ^2 -検定を行なった結果を第45表に示した。処理と無処理ともに理論比に適合し、主動遺伝子に対する処理の効果は認められなかった。

以上のように6組合せとも主動遺伝子を1または2対仮定したときの理論比に処理・無処理とも適合し、出穂に関する主動遺伝子に対する処理の効果は認められなかった。

第44表 (金独×Fetto) およびその逆組合せのF₁を開花直前高温処理した場合のF₂における出穂期についての1遺伝子雑種の分離

組合せ	表現型	理論値		観測値			
		個体数	分離比	対照区		処理区	
				個体数	確率	個体数	確率
金独 × Fetto	早生群	146	1	158	0.3	150	0.8
	晩生群	438	3	426	~0.2	434	~0.7
Fetto × 金独	早生群	74.5	1	64	0.1	70	0.7
	晩生群	223.5	3	234	~0.2	228	~0.5

第45表 (Svanhals × 博多2号) およびその逆組合せのF₁を開花直前高温処理した場合のF₂における出穂期についての2遺伝子雑種の分離

組合せ	表現型	理論値		観測値			
		個体数	分離数	対照区		処理区	
				個体数	確率	個体数	確率
Svanhals × 博多2号	早生群	73.5	7	67	0.5	77	0.7
	晩生群	94.5	9	101	~0.3	91	~0.5
博多2号 × Svanhals	早生群	114.6	7	124	0.3	117	0.8
	晩生群	147.4	9	138	~0.2	145	~0.7

2) 量的同義遺伝子に関する遺伝子型淘汰について

観測値の取扱い方はF₂およびF₃で異なりつぎの通りである。

F₂：F₁の個体単位でF₂における出穂期の平均

を求め、処理と無処理の対応のある場合のt-検定を行なった。しかし、F₂に展開した個体数がF₁ごとに異なったので、F₂の個体数が少ないとき、すなわちTammi × US 6, Svanhals × 博多2号およびそれらの逆組合せについては40個

体以下、金独×Fetto とその逆組合せについては80個体以下の同一F₁に由来するF₂群については、それぞれの組合せで他のF₁に由来するF₂とを加えて40個体および80個体以上になるようにして、平均出穂期を算出し、対応のある場合のt-検定を行なった。

F₃: Tammi × US 6 については1系統 2 反復 1 反復 5 個体、金独×Fetto については各群ごとに1系統 2 反復 1 反復 10個体の平均出穂期について有意性の検定を行なった。Svanhals × 博多 2 号については Tammi × US 6 と同じ栽植をしたものについてはその組合せと同じ方法で有意性の検定を行ない、1個体から4粒ずつ採種し4反復したものについてはこれら60個体の平均出穂期を用いて有意性の検定を行ない処理の効果の有無を確かめた。

さらに、博多 2 号× Svanhals については20系統300個体を処理ごとに養成したが生育中期に高温障害によって生育が乱されたため、各反復ごとに生育障害が起る以前に出穂した30個体の平均出穂期を用いて各群ごとに処理の効果の有無を確かめた。

〈結 果〉

各組合せにおける無処理および処理の平均出穂期、標準偏差および処理の有意性検定結果を第46、47、および48表に示した。また、(Tammi

× US 6) と (金独×Fetto) についてはF₂とF₃における処理と無処理の出穂頻度をそれぞれ第3・4図に示した。

(Tammi × US 6) とその逆組合せ 正交雑では第3図の上段にみられるように、F₂の処理区では無処理区より出穂の早い、いわゆる早生型の個体が多くなり、処理の方が平均1.0日出穂が早まった(第46表)。F₃では無処理に比べて処理でF₂と同じように平均出穂期が有意に1.0日早く、早生型が多くなった。

逆交雑ではF₂で平均出穂期について処理の効果は認められなかったが、正交雑の場合と同様に処理で早生型が多くなる傾向がみられた。

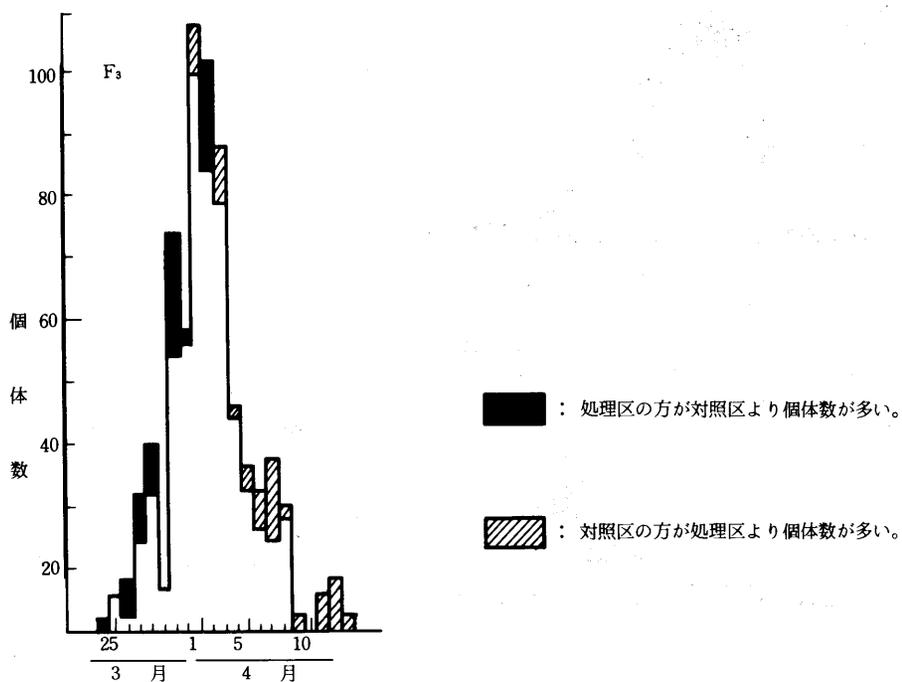
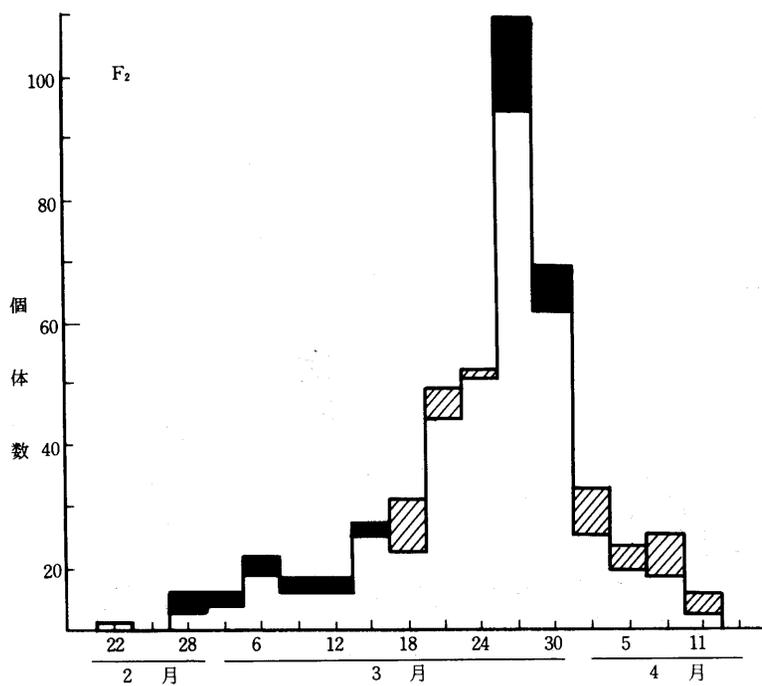
(金独×Fetto) とその逆組合せ 第4図にみられるように、正交雑のF₂で処理では無処理にくらべて早生群および晩生群ともに早く出穂する個体が多く、遅れて出穂する個体は少なくなった。逆交雑の場合でも同様な傾向であった。正逆交雑での処理および無処理の平均出穂期の差は有意ではなかったが、それぞれ0.4日および0.6日と処理区が早くなっている(第47表)。

つぎに、正交雑についてF₂の早生群、中早生群、中晩生群および晩生群から15~48個体をF₃系統として展開したが、早生群では無処理にくらべて処理に早生個体が多く(第4-1図)、平均で1.3日有意に出穂期が早まった(第47表)。中

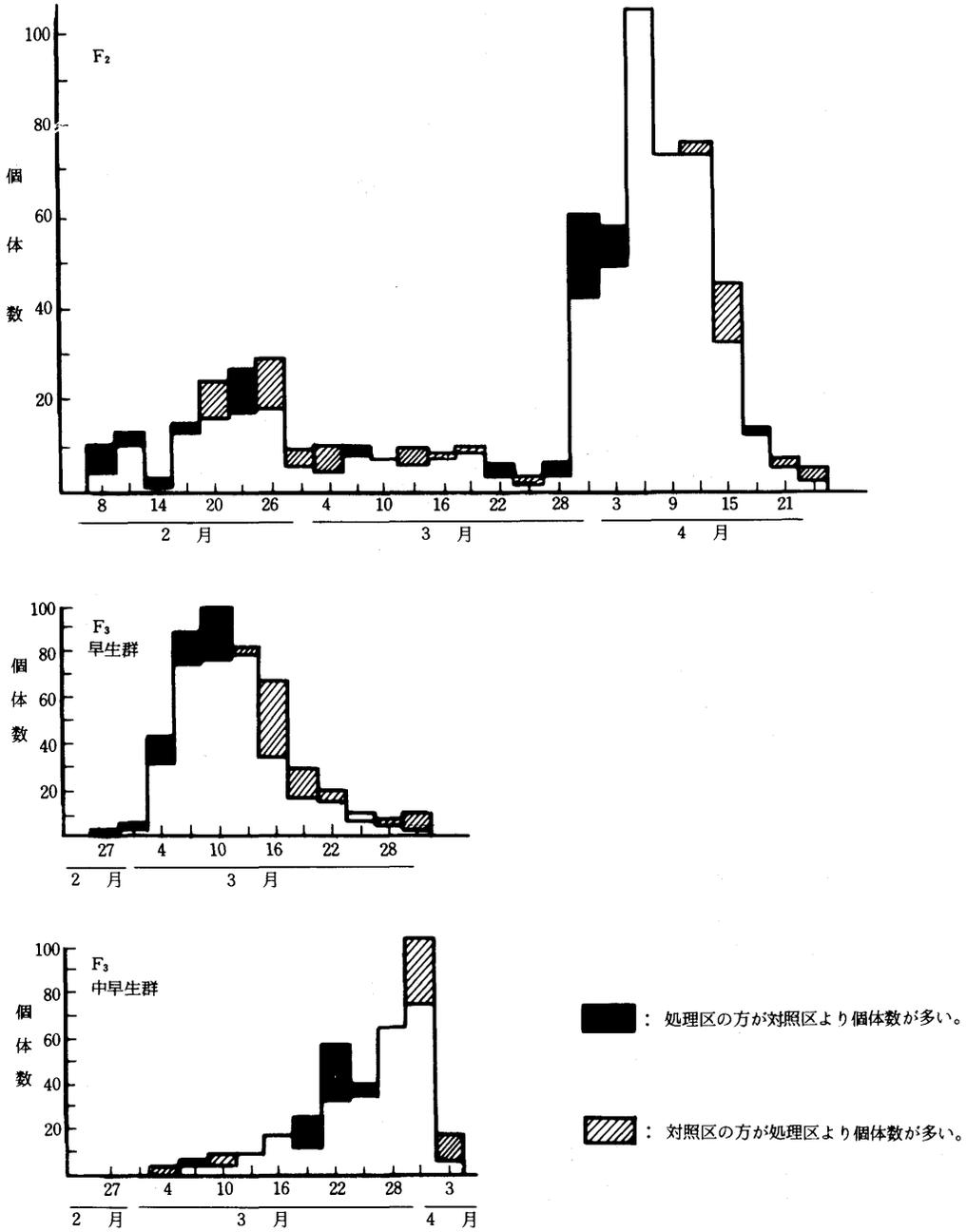
第46表 (Tammi × US 6) およびその逆組合せのF₁を開花直前高温処理した場合の後代における平均出穂期とその標準偏差

組合せ	世代	群 別	個体数	出穂期 (平均値±標準偏差)	
				対 照 区	処 理 区
				月 日	月 日
Tammi × U S 6	F ₂	—	337	3・26.2±8.2	3・25.2* ±8.5
U S 6 × Tammi	F ₃	早生群	270	4・2.3±3.4	4・1.3**±3.0
U S 6 × Tammi	F ₂	—	323	3・26.5±8.5	3・26.2 ±8.1

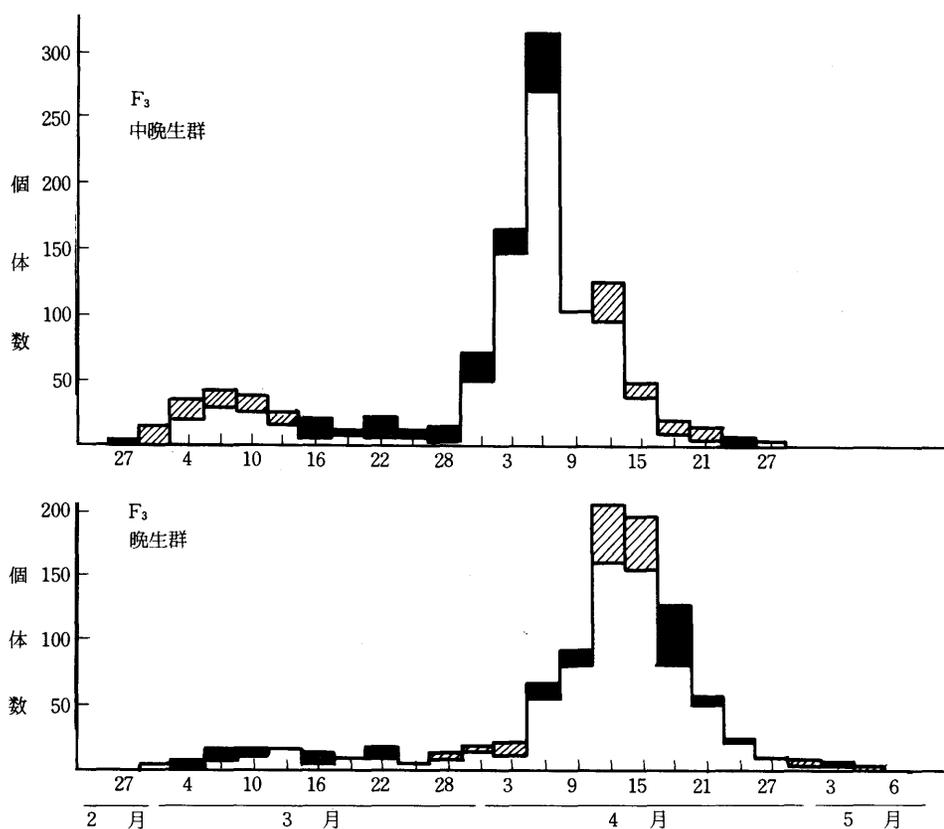
* 2%水準で有意, ** 1%水準で有意



第3図 (Tammi × US 6) F₁を開花直前高温処理した場合のF₂およびF₃における出穂状況



第4-1図 (金独×Fetto) F₁を開花直前高温処理した場合のF₂およびF₃における出穂状況



第4-2図 (金独×Fetto) F₁を開花直前高温処理
した場合のF₂およびF₃における出穂状況

第47表 (金独×Fetto) およびその逆組合せのF₁を開花直前高温処理
した場合の後代における平均出穂期とその標準偏差

組合せ	世代	群別	個体数	出穂期 (平均値±標準偏差)		
				対照区	処理区	
				月 日	月 日	
金 独 × Fetto	F ₂	—	584	3・29.1±19.4	3・28.7±19.4	
		F ₃	早生群	400	〃 13.5± 5.8	〃 12.2± 5.7
			中早生群	300	〃 26.8± 6.6	〃 25.7± 5.9
			中晩生群	960	4・ 2.8±12.3	4・ 3.3±10.3
晩生群	800	〃 12.0± 9.5	〃 11.3±11.1			
金 独 × Fetto	F ₂	—	299	3・29.8±18.0	3・29.2±18.2	

※※ 1%水準で有意

早生群には明瞭な差は認められないが平均値で1.1日早くなっている(第47表)。中晩生群と晩生群では平均出穂期について有意な差はみられなかった。

(Svanhals × 博多2号) とその逆組合せ正逆交雑ともにF₂における平均出穂期には明瞭な差がなく、F₃系統について検討しても処理に

よる効果は認められなかった(第48表)。

以上要約すると、Tammi × US 6 ではF₂およびF₃で無処理と処理の間で1.0日の差があり、その分布状況も処理区の方に明瞭に早生型が多い。金独 × Fetto のF₂では有意差は認められないが、F₃では早生群と中早生群の方に早生個体が多く、その差は早生群で明瞭であった。

第48表 (Svanhals × 博多2号) およびその逆組合せのF₁を開花直前高温処理した場合の後代における平均出穂期とその標準偏差

組合せ	世代	群別	個体数	出穂期 (平均値±標準偏差)			
				対照区		処理区	
				月	日	月	日
Svanhals × 博多2号	F ₂	—	168	4	7.3±3.7	4	7.4±3.4
	F ₃	早生群	150	〃	19.7±3.7	〃	20.8±3.8
		無作為群*	240	〃	3.9±7.2	〃	3.6±8.0
博多2号 × Svanhals	F ₂	—	262	4	6.9±3.3	4	7.2±3.6
	F ₃	早生群	300(30)**	〃	6.5	〃	6.8
		中生群	300(30)	〃	10.4	〃	10.4
晩生群		300(30)	〃	12.1	〃	11.6	

* 終夜照明条件 ** ()内は測定個体数

3) 論 議

これまでオオムギのF₁の穂を開花直前に高温処理すると第5連鎖群に属する特定の形質が淘汰されることを明らかにした。

第5連鎖群には当然実用形質として重要な量的形質に関与する遺伝子もっていることが予想されるので、高温処理の後代で量的形質についても分離上のひずみのあることが推測される。

本研究は量的形質として比較的遺伝力が高く育種上の重要な選抜形質である出穂期に着目して、正逆6組合せのF₁をつくり、そのF₁を開花直前に高温処理した後代について、当該形質について遺伝上の分離にひずみがあるかどうかを確かめた。

従来、オオムギ雑種集団の出穂期の変異は明瞭な不連続的な分布を示すものから連続的で正規型に近い頻度分布を示すものまで多数の報告があり、その遺伝様式についても1対、2対あるいはそれ以上の主働遺伝子、またはポリジーンを仮定して説明されているといわれる(安田・下山, 1964)。本研究の場合も(Tammi × US6)と(金独 × Fetto) およびそれらの逆交雑では1遺伝子、(Svanhals × 博多2号)とその逆組合せでは2遺伝子によって、F₂でのそれらの分離を一応説明することができた。また、(金独 × Fetto) とその逆組合せではその分布は明瞭な不連続的な2頂曲線を示し、他の4組合せでは連続的な分布を示した。

雑種第1代の開花期に高温処理を行なった場合、いずれの組合せも無処理の場合に仮定した遺伝様式によく適合した。したがって、これらの組合せで検出された出穂期に関する主働遺伝子が高温処理によって淘汰を受けていないか、受けたとしてもごくまれであることを示しているのであろう。

しかし、 F_2 において F_1 の個体ごとにまとめた平均出穂期を用いて対応のある場合のt-検定を行なった結果Tammi × US 6 では F_2 および F_3 で、また金独 × Fetto では F_3 の早生群に無処理と処理の間に明瞭な差が認められ、処理の平均出穂期は無処理より早かった。そのうえ、両組合せの頻度分布でも処理区に早生個体が多く認められた。

このように F_1 を高温処理するとその後代の分離は出穂期に関与する主働遺伝子の理論分離比に適合するが、量的同義遺伝子と考えられる分離には組合せによって処理と無処理とが一致しない結果となり、処理によって早生型の個体が増加することが認められた。

先に報告した第5連鎖群のB遺伝子が淘汰されたことと、この出穂期に関与する遺伝子との関係であるが、Takahashi et al (1970) およびRobertson (1970)によるとYasudaが出穂期に関与する劣性極早生遺伝子eakが第5連鎖群に属すと報告していて、eak-trd-Bの順序に配列しているように見受けられるので、本研究の組合せにeakをもつ組合せがあったかどうか明らかではないが、あったとしても、出穂期の主働遺伝子の分離がみだされなかったことは、花粉淘汰に関与する遺伝子Gs5h 遺伝子はtrd-B-Gs5hの順序に配列していると考えられることから、Bおよびtrdよりさらに遠くに位置するeakが高温処理によって影響を受けなかったことは当然であろう。

つぎに、量的同義遺伝子の淘汰であるが、出穂期を支配する量的同義遺伝子の連鎖関係につ

いては知られていないので、本研究で高温処理によって淘汰をうけた量的同義遺伝子と先の第5連鎖群との関係については明らかにならないが、処理によって分離がみだされたことは遺伝的なものであろう。すなわち、高橋ら(1958)はオオムギ雑種の出穂期は一般に連続的でポリゾーンの支配を受けるようであり、その遺伝力はごく高いと報告しているし、また、本研究で処理区の F_2 の分離で早生個体が有意に多く、 F_3 でさらに明瞭に多くなることが確認されたことから、処理によって特定(この場合は非早生)の量的同義遺伝子をもつ遺伝子型が淘汰されたためであり、この無処理と処理の違いは遺伝的なものと考えられる。

このように比較的多数の遺伝子が関与している形質についての遺伝子型淘汰の研究は予備試験の範囲ではあるがイネを用いて著者も協力して行なったことがある(村上・水島, 1960)。その結果によればある特定の組合せで温湯処理の F_2 は常温受精の場合に比較して平均稈長が明らかに高くなり、その分布は長稈品種の階級に属する個体数が増加する傾向がある。出穂期については親品種の出穂期の差がかなり大きい組合せでも平均到達日数には有意差がみられないが、その分布では早生品種の階級に属する個体数が処理の F_2 でより多く減少することがうかがわれ、そして、この原因についてある特定の遺伝子をもつ花粉が温湯処理によって淘汰されたためであろうと推論した。

本研究でも、 F_2 および F_3 において平均出穂期およびその分布状況は無処理と処理で明らかに差がある組合せおよび平均出穂期はほとんど同じであるが、その分布状況が異なるものなどが認められ、作物の種類は異なるがさきのイネの場合とよく一致した結果がえられた。

以上を要約すると、オオムギの F_1 の開花期に高温処理を行なうと特定の量的同義遺伝子をもつ遺伝子型のものについて淘汰が生じ、後代で

の出穂期の分離がゆがめられる。本研究の組合せでは親品種の出穂期の差が比較的大きいTammi × US 6 および金独 × Fetto の遺伝子は淘汰をうけ、その差の小さいSvanhals × 博多2号の遺伝子には淘汰がみられなかった。

4) 摘 要

(1) 本研究は主働遺伝子の他に量的同義遺伝子の多数が関与しているといわれる量的形質である出穂期について、I-1-1)と同様にF₁の開花直前の穂を高温処理した場合、遺伝子型淘汰が起るかどうかを検討した。

(2) 出穂期の主働遺伝子の淘汰は認められな

かったが、量的同義遺伝子の淘汰が認められ、処理によって雑種集団の平均出穂期が約1日早くなり、その分布も早生個体が増加した。

(3) すなわち、親品種の出穂期の差が比較的大きいTammi × US 6 および金独 × Fetto の遺伝子は遺伝子型淘汰をうけ、その差の小さいSvanhals × 博多2号の遺伝子には淘汰がみられなかった。

(4) なお、先に同様な処理によって淘汰を受けた第5連鎖群と本研究で淘汰をうけた出穂期の量的同義遺伝子との関係は明らかでない。

2. 雑種第1代の開花直前高温処理による稈長の淘汰について

本研究では出穂期と同様に実際育種上初期世代から選抜の重点対象形質となる量的形質の稈長を対象として遺伝子型淘汰の有無を確かめることとした。

〈材料および方法〉

材料の養成 稈長について分離がないことを確かめた両親品種を用いて前項1の出穂期の場合と同様にして、交配母本養成、交配、F₁養成およびF₁の高温処理を行なった。

用いた材料の組合せはつぎのとおりである。

♀	♂
品 種 名	品 種 名

(表現型) (表現型)

US 6 (短稈) × 栃木ゴールデンメロン (長稈)

エビス (短稈) × Fetto (長稈)

F₂とF₃の養成 (F₂): 養成手順は前項1の出穂期の場合と同じである。

(F₃): F₂の区毎(3区)に稈長を短稈と長稈に群別し、短稈の順に無処理および処理ともにそれぞれ20個体を選び、無処理の1番と処理の1番、無処理の20番と処理の20番という具合に無処理と処理を対応させ、そのなかから10対を無作為に抽出した。各対から21粒ずつを採種

し、7粒の3反復とし対間(30対)と対内(無処理と処理)をそれぞれ無作為に配列してF₃を養成した。したがって、各系統は7個体3反復の30対で無処理および処理の総個体数はそれぞれ630個体である。

長稈群についても短稈群と同様にして、長稈の個体から順に無処理と処理の対を20対つくり、そのなかから10対を選んで短稈群と同様にしてF₃に展開した。

F₃の栽植様式は10cm × 5cmで1箱(60 × 36 × 12cm)当たり42株である。

稈長の調査 株抜取り後、1株の最長稈の根元から穂首までの長さを測定し稈長とした。

1) 量的同義遺伝子に関する遺伝子型淘汰について

F₁の穂を高温処理してえたF₂と、同一F₁を自然受粉させてえたF₂の稈長の分布は連続的であったので、量的同義遺伝子による形質として観測値の検討を行なった。

F₂: 出穂期と同様に処理と無処理の対応のある場合のt-検定を行なった。

F₃: 1系統3反復、1反復7個体の平均稈長について有意性の検定を行ない処理の効果の有無を確かめた。

〈結 果〉

両組合せのF₁の高温処理と無処理でのF₂, F₃の平均稈長, 標準偏差および有意性の検定結果は第49表に示した。

(US 6×栃木ゴールデンメロン) ではF₂とF₃の処理と無処理の平均稈長について有意差はみられなかった。また, (エビス×Fetto)についてもF₂における平均稈長は無処理にくらべて処理では1.7cm高かったが, 有意な差ではなかった。F₃の短・長稈群についても処理の効果はみられなかった。

2) 論 議

雑種第1代の開花期に高温処理を行なった場合, 両組合せとも無処理と処理との有意な差は

認められなかった。

したがって, 稈長に關与する遺伝子と遺伝子型淘汰に關与する遺伝子とは本研究の組合せの範囲では連鎖關係がないか, あるいは両親品種の遺伝子型淘汰に關与する遺伝子の働きが同じために淘汰が認められなかったのであろう。

3) 摘 要

(1) F₁の開花直前の穂を高温処理した場合, 遺伝子型淘汰が起るかどうかを稈長について検討した。

(2) 稈長については処理と無処理の差はF₂およびF₃ともに有意でなく, 遺伝子型淘汰はみられなかった。

第49表 (US 6×栃木ゴールデンメロン) および (エビス×Fetto) のF₁を開花直前高温処理した場合の後代における平均稈長とその標準偏差

組 合 せ	世 代	群 別	個 体 数	稈 長 (平均値±標準偏差)	
				対 照 区	処 理 区
				cm	cm
U S 6 ×	F ₂	—	786	125.3±15.5	125.5±18.8
栃木ゴール デンメロン	F ₃	短稈群	588	94.8±16.8	94.2±18.7
		長稈群	527	107.3±17.8	109.3±16.9
エ ビ ス ×	F ₂	—	845	141.8±14.2	143.5±14.3
Fetto	F ₃	短稈群	491	98.3±17.5	99.3±17.1
		長稈群	553	120.0±19.4	120.3±17.8

Ⅲ 総 合 考 察

雑種集団を環境の異なるところで栽培した場合、その集団の遺伝子構成に変化が生ずることが知られており、この変化の機構に突然変異、他からの遺伝子の混入、各遺伝子型に対する淘汰および機会的変動などが考えられている(酒井, 1956)。この雑種集団の変化の機構中、もっとも重要なものは各遺伝子型に対する淘汰であるように見受けられる。そして、各遺伝子型に対する淘汰は個体(2n世代)に起る場合と生殖過程の遺伝子型(n:配偶体, 2n:接合体)に起る場合とが考えられる。

従来から個体に起る各遺伝子型に対する淘汰の研究は数多く行なわれている。また、配偶体の遺伝子型に対する淘汰の研究も自然条件下で理論分離比にひずみが生じた場合、配偶体淘汰が起きたとし、その機構として競走受精に強い遺伝子(岡, 1953b)あるいは配偶子の発育に

関係する遺伝子(岡, 1953a, 1953C)などをあげて説明している。

自然条件下では理論分離比に適合する分離も環境をかえることによって生殖過程の遺伝子型に対する淘汰が生起して分離がみだされることも理論的にはありうるものと考えられる。このことについては、著者は村上・水島(1960)と共にイネで環境をかえた場合の分離と自然条件下での分離とで異なる場合があり、その場合花粉淘汰が起きたと考えられることを証明しているが、それは予備試験の範囲である。

このようなことが実際に広く起るとすれば、育種上きわめて重要な問題であり、このことを考慮して育種をすすめねばならないので、著者はオオムギをつかって、生殖過程(配偶体形成から種子形成まで)における遺伝子型淘汰が起るかどうかを確かめるため本研究を行なった。

1. 生殖過程における遺伝子型淘汰について

本研究で行なった主な結果を整理すると第50表となる。第50表にみられるように、正常な環境では異常な分離を示さない形質も環境を変えらることによって異常な分離を示す形質がある。このことは、環境が変わることによって生殖過程における配偶体などの表現型が変わることも配偶体などの遺伝子型によって支配されていることを示すものであろう。また、同じ表にみられるようにオオムギの7連鎖群のうち、生殖過程の遺伝子型淘汰に関与する遺伝子が認められなかったものは、第1, 6および7連鎖群であり、この淘汰に関与する遺伝子が存在すると考えられる連鎖群は第2, 3, 4および5連鎖群であった。推論ではあるが、このうち花粉淘汰あるいはその受精力に関与する遺伝子は第3, 4, 5連鎖群に、特殊条件下で働く接合体発育致死遺伝子は第2, 4連鎖群に認められた。

このように、生殖過程の遺伝子型淘汰に関与する遺伝子が本研究だけでも多くの連鎖群に認められたこと、また、花粉の行動に関与している遺伝子だけでも3つの連鎖群に認められたことは興味深いことである。さらに、並性 U_z に対し渦性 uz 遺伝子、長芒 k に対し冠芒 K 遺伝子、穎色白 b に対し黒 B 遺伝子および無苞 Trd に対し有苞 trd 遺伝子などの一般に広く栽培されているオオムギの特性にない遺伝子が淘汰されていることも注目される。

生殖過程での配偶体の行動に関して、最近村上ら(1972)はトウモロコシでhaploid phaseでの1種のヘテロシスが存在することを報告しているし、また、Nakagahra(1972)およびNakagahra et al(1974)はイネで日本稲とインド稲の交雑の後代で理論比に適合しない分離がみられ、この機構について花粉競走に弱い配偶体

第50表 本研究における主な結果

処理	連鎖群 形質 組合せ	1	2	3	4	5		6	7	不明		備考	
		皮稈性 N, n	条性 V, v	並渦性 Uz, uz	芒型 K, k	穎色 B, b	護穎外 側輪の 苞の有 無 Trd, trd	穎のオ レンジ 色の有 無 O, o	底刺毛 茸の長 短 S, s	叢性	稈色		葉鞘毛 茸の有 無 Hs, hs
配 偶 体 淘 汰	改良二条種 × Tridax		—		—	B (31)						第2表	
	〃 × Tes189-1	—	—	—	—	B (45)	t (42)		—			7	
	〃 × Tes 189-2			—		—	—		—			11	
	〃 × H.S.pont.					—						13	
	〃 × Orange L.		—					—				14	
	Tammi × U S 6		—									15	
	U S 6 × Tammi		—									〃	
	金 独 × Fetto									匍匐			16
	Fetto × 金 独									—			〃
	改良二条種 × F ₁		—		—	—							18
U S 6 × 〃		—		—	—							19	
エ ビ ス × 〃		—		—	—							20	
関 7 × 〃		—		—	—							20	
遅 延 出 穂	改良二条種 × Gopal	—									—	24	
	〃 × Tri dax		—		K (27)	—						25	
	〃 × Tes.189-1	—	—	—	—	—	—					26	
	〃 × Tes189- 2			u(51)		—	—					27	
低 温 処 理	改良二条種 × Tes189-1	—	—	—	—	—	—					28	
	〃 × Tes189-2			u(45)		—	—					29	
未 熟 雌 す い 受 粉	F ₁ × F ₁		v ^t		K	—						31	
	改良二条種 × F ₁		—		—	—						32	
	F ₁ × 改良二条種		—		—	—						33	
少 欠 肥 素 条 件 淘 汰	改良二条種 × Tridax		V ^t		K	—						34	
	F ₁ × 改良二条種		—		—	—						23	

注 B : B 遺伝子が淘汰された。

() : その淘汰が花粉淘汰だと仮定した場合の花粉淘汰率

— : 淘汰は認められなかった。

遺伝子が存在するとし、さらに中川原(未発表)によればこのような遺伝子は1つの連鎖群だけでなく、多くの連鎖群に認められているということである。村上およびNakagahraの報告は正常な環境条件における配偶体の行動の研究であろうし、著者のものは特殊な環境条件下における配偶体の行動の研究であるが、haploid phaseでの配偶体の行動はそれ自身の遺伝子型に支配されていることは作物の種類は異なるが3者とも一致しているものと考えられる。

また、中川原(未発表)の場合同じ働きをする配偶体遺伝子が1つの連鎖群だけではないということも著者の場合と一致している。なお、本研究からややそれるが著者は村上およびNakagahraの正常な環境下でのヘテロシスおよび花粉競走などを発現する配偶体の遺伝子も別の環境におかれれば、その働きが変るのではないかと考えている。

このように、生殖過程の条件を変えることによって、特定の遺伝子型の淘汰が認められたので、育種をすすめていく上でこのことを考慮しなければならぬであろう。その場合、質的形質の淘汰が起きて望ましい個体はただちに選抜できるので、さほど問題にならないと考えられがちであるが、質的形質が淘汰を受ければその形質を支配する遺伝子と連鎖関係にある実用上の重要な量的形質を支配する遺伝子も淘汰を受ける可能性もあることになる。

そこで、そのような生殖過程における遺伝子

型淘汰についての多数の研究を蓄積しておくことが大切であろう。したがって、本研究では7連鎖群の極少数の標識遺伝子(1~2個)を試験しただけなので、さらに各連鎖群で多数の標識遺伝子をもつ材料を用いて試験することが必要である。また出穂期については、安田ら(1964)によると出穂期に関与する遺伝子の連鎖関係は所属連鎖群が6つ見出されているとのことであり、本研究の組合せがこの6つの連鎖群の主働遺伝子をすべて含んでいたとは考えにくいので、本研究で高温処理した場合に主働遺伝子が淘汰されなかったといっても、出穂期に関与するすべての主働遺伝子が淘汰を受けないとはいえないから、この点も確かめる必要がある。さらに、稈長についても出穂期の場合と同様に、稈長についての遺伝子が淘汰を受けないとはいえないので、この点についてもさらに確かめる必要がある。

このようにして生殖過程における遺伝子型淘汰に関する研究を蓄積しておくことは育種上きわめて重要なことと考えられる。

したがって、本研究がそれらの研究の糸口となれば幸甚である。

なお、このような研究をする場合、量的形質のみを対象とすると、一般に量的形質は多くの遺伝子が関与しているので、特定の遺伝型が淘汰されたとしても発見しにくいから、1遺伝子のみが関与している質的形質も対象にして研究をすすめた方がよいものと考えられる。

2. 生殖過程における遺伝子型淘汰を考慮した育種法について

交雑育種法においては遺伝質の組換えによって生じる優良な変異が再び分離しないようにこれを固定する必要がある、このため自家受精作物では系統育種法、集団育種法、派生系統育種法、戻し交雑育種法および多系交雑法などの育種法を用いて系統の選抜固定をはかっている。

いずれの育種法を採用するにしても、育種家

は特定の遺伝子型の選抜あるいは淘汰を考慮して選抜の場をきめることは少なく(耐病性・耐冷性などの選抜は数少ないもののうちの1つである)、雑種集団内の遺伝子構成がかたよらないような場で選抜あるいは淘汰を行なうのが望ましいとされている。このことは、ある形質を支配する遺伝子がどのような環境で淘汰を受ける

のかが充分研究されていないことと、さらに遺伝子の多面作用なども充分調査されていないためであろう。

前述したように、従来雑種集団の遺伝子構成のかたよりは個体淘汰 (2n世代) のみで理解されているように見受けられる。もちろん個体淘汰は充分考慮しなくてはならないが、村上・水島 (1960) および本研究から生殖過程における遺伝子型淘汰も存在することがわかったので、このことを考慮して育種をすすめていかななくてはならないものとする。同一組合せのF₁個体の遺伝子型は同じであるので環境による淘汰がないと考えられがちであるが、生殖過程における遺伝子型淘汰が存在すればF₁養成時の環境に充分注意する必要がある、一般にとられている世代促進栽培などのような異常環境ともいえるところで雑種集団を維持していく場合、いくら1株1粒法などの理論的に良い方法を用いたとしても、そのような淘汰が生じて遺伝子構成がかわってしまつてはなにもならない。したがって、この点には充分な注意が必要である。本研究で開花時期を異にした場合の分離比にひずみが生じたことなどを考慮すると、雑種集団を2群に分けて一方を世代促進栽培、他方を自然条件下で養成する位の配慮が必要にならうと考えられる。さらに、この世代促進栽培法も少なくとも不稔が発生するような条件はさけるべきであろう。

このことは質的形質のみならずイネ (村上・水島; 1960) および本研究のオオムギでもみられたように開花前の温度処理によって量的形質の淘汰が認められたので、なお一層の注意が必要である。また、特殊な条件 (未熟雌ずい受粉) で働く接合体発育致死遺伝子の存在も考えられるので、このことについても人工交雑を行なう場合などには留意すべきであろう。さらに、異なる環境条件で組換え価も異なるので、このことにも注意をはらわねばならぬであろう。

このような生殖過程における遺伝子型淘汰と

くに花粉淘汰が育成途上の雑種集団にも生起するとすれば、集団内の希望型をうしなうことになる。そこで、この淘汰が生じた場合でも集団内の希望型をうしなわないようにするにはどうしたらよいかについてつきに考えてみる。

1) 希望型をうしなわないために花粉淘汰を考慮した集団育種の場合の栽植個体数について

花粉淘汰が生じないような条件で雑種集団を養成しなければならぬことについては、前述したとおりである。しかし、花粉淘汰がおきる条件とその淘汰との関係がまだ充分明らかになっていないので、注意しても雑種集団の分離にひずみが生ずることがあろう。

例えばF₂において1遺伝子雑種の分離は優性：劣性個体の分離が3：1であれば花粉淘汰が生じていないと考えられるが、この理論比3：1からはずれる場合の方が多い。このことは、機会的変動によることを含むであろうが、花粉淘汰によることも考えられる。そこで、F₂における分離比を調査して、その分離比のひずみは花粉淘汰によるものとして、雑種集団の養成個体数をきめれば、希望型の遺伝子を集団内からより一層のがさないことになる。

F₂における分離比と花粉淘汰をうけた花粉の出現率および花粉淘汰率は第51表に示す通りである。第51表にみられるように優性：劣性個体が2.88：1.12に分離すれば、優性遺伝子をもつ花粉：劣性遺伝子をもつ花粉は0.44：0.56の割合で出現し、優性遺伝子をもつ花粉が21%淘汰されたことになる。また、その分離比が3.12：0.88であれば劣性遺伝子をもつ花粉が21%淘汰されたことになる。

このように各世代における分離比のひずみは花粉淘汰によるものとし、それを考慮して雑種集団の栽植個体数をきめれば、花粉淘汰が生じたとしても、雑種集団内から希望型遺伝子をうしなわないことになる。

明峰 (1958) は雑種自殖集団の後代 (Fn) に含まれる r 対の遺伝子に関する希望型の割合から希望型を少なくとも 1 個体含むための栽植個体数が算出できるとしている。たとえば aa × AA という交雑から後代で希望型として AA を得ようとする場合、この集団には 3 種の aa, aA, AA が含まれ、このうちその後代で希望型を生じうるものは aA のヘテロ型と AA のホモ型の 2 種類であり、3 種の遺伝子型が雑種集団中にどのように存在するかは簡単な式で与えられるから、この希望型を含む 2 種類の遺伝子型の含まれる割合も次式によって簡単に与えられるとしている。

$$P = \left(\frac{2^{n-1} + 1}{2^n} \right)^r$$

P = 希望型の割合

n = 世代

r = 遺伝子対数 (連鎖関係はない)

さらに、上式により希望型の割合 (P) が算出できるので栽植個体数を算出する

$$n \geq \left\{ \log (1 - \alpha) \right\} / \left\{ \log (1 - P) \right\}$$

にもとずいて栽植個体数の決定ができるとしている。ただし、 α は希望型を含む確立である。

花粉淘汰を考慮した雑種自殖集団 (Fn) に含まれる r 対の遺伝子に関する希望型の割合 (P) は次式によって与えられる。なお、この場合、便宜的に花粉淘汰率は r 対の遺伝子および各世代とも同率としている。

第51表 F₂における分離比と花粉淘汰をうけた花粉の出現率
および花粉淘汰率との関係

F ₂ の 分 離 比				花 粉 の 出 現 率		花粉淘汰率 (%)
優性遺伝子をもつ 花 粉 の 淘 汰		劣性遺伝子をもつ 花 粉 の 淘 汰		淘汰された遺 伝子をもつ花粉	淘汰されなかった 遺伝子をもつ花粉	
優性型 : 劣性型	優性型 : 劣性型	優性型 : 劣性型	優性型 : 劣性型	(p)	(1-p)	
3.00	1.00	3.00	1.00	0.50	0.50	0
2.96	1.04	3.04	0.96	0.48	0.52	8
2.88	1.12	3.12	0.88	0.44	0.56	21
2.80	1.20	3.20	0.80	0.40	0.60	33
2.72	1.28	3.28	0.72	0.36	0.64	44
2.64	1.36	3.36	0.64	0.32	0.68	53
2.56	1.44	3.44	0.56	0.28	0.72	61
2.48	1.52	3.52	0.48	0.24	0.76	68
2.40	1.60	3.60	0.40	0.20	0.80	75
2.20	1.80	3.80	0.20	0.10	0.90	89
2.00	2.00	4.00	0.00	0.00	1.00	100

$$P = \left\{ \frac{(2^{n-1} - 1)p + 1}{2^{n-1}} \right\}^r$$

P = 希望型の割合

p = 希望型遺伝子の出現率

1 - p = 非希望型の出現率

n = 世代

r = 遺伝子対数 (連鎖関係はない)

上式により希望型の割合(P)が算出できるので、栽植个体数を算出する前述の式に $\alpha = 0.99$ として計算したものを第52・53・54表に示した。

雑種集団の遺伝子構成にかたよりが生じた場合、すなわち遺伝様式既知の形質の分離がみだ

第52表 希望型の花粉淘汰が生じた場合における遺伝子対数7の雑種集団から希望型個体をのがさぬための各世代の栽植个体数

F ₁ における1遺伝子雑種の分離比				世 代						
X-	xx	X-	xx	1	2	3	4	5	6	7 (代)
3.00	1.00	3.00	1.00	1	33	122	257	384	473	527
2.96	1.04	3.04	0.96	1	36	145	321	494	620	696
2.88	1.12	3.12	0.88	1	44	207	511	842	1096	1255
2.80	1.20	3.20	0.80	1	54	301	842	1499	2038	2388
2.72	1.28	3.28	0.72	1	67	446	1441	2809	4023	4849
2.64	1.36	3.36	0.64	1	83	677	2575	5597	8543	10661
2.56	1.44	3.44	0.56	1	103	1055	4849	12022	19865	25899
2.48	1.52	3.52	0.48	1	129	1692	9724	28362	51852	71603
2.40	1.60	3.60	0.40	1	163	2809	21050	75449	157675	234837
2.20	1.80	3.80	0.20	1	301	12022	234837	1981072	7726181	15452370

第53表 希望型の花粉淘汰が生じた場合における遺伝子対数12の雑種集団から希望型個体をのがさぬための各世代の栽植个体数

F ₁ における1遺伝子雑種の分離比				世 代						
X-	xx	X-	xx	1	2	3	4	5	6	7 (代)
3.00	1.00	3.00	1.00	1	144	1294	4588	9110	13036	15657
2.96	1.04	3.04	0.96	1	169	1733	6704	14023	20640	25165
2.88	1.12	3.12	0.88	1	235	3176	14871	34895	54755	69044
2.80	1.20	3.20	0.80	1	331	6088	34895	93536	158322	207691
2.72	1.28	3.28	0.72	1	469	11780	87398	273976	504978	696051
2.64	1.36	3.36	0.64	1	672	24030	236273	888065	1839565	2664199
2.56	1.44	3.44	0.56	1	973	51301	696051	3219241	7726181	11037404
2.48	1.52	3.52	0.48	1	1426	115143	2272404	12876973	*	*
2.40	1.60	3.60	0.40	1	2114	273976	8584647	*	*	*
2.20	1.80	3.80	0.20	1	6008	3219241	*	*	*	*

された場合 (第51表), たとえば1 遺伝子雑種の分離比が3:1でなく, 2.80:1.20あるいは3.20:0.80とかの分離比になった場合, 第51表から

花粉がそれぞれ33%淘汰されていることになる。いまオオムギの場合遺伝子対の数を半染色体数 n の7 (第52表) にとると花粉淘汰が生じなかつ

第54表 希望型の花粉淘汰が生じた場合における遺伝子対数21の雑種集団から希望型個体をのがさぬための各世代の栽植個体数

F ₂ における1遺伝子雑種の分離比				世 代						
X-	xx	X-	xx	1	2	3	4	5	6	7 (代)
3.00	1.00	3.00	1.00	1	1934	89010	813281	2664199	4828864	6438484
2.96	1.04	3.04	0.96	1	2565	148293	1576771	5518699	11037404	15452370
2.88	1.12	3.12	0.88	1	4561	426859	5943216	*	*	*
2.80	1.20	3.20	0.80	1	8243	1287695	*	*	*	*
2.72	1.28	3.28	0.72	1	15151	4066412	*	*	*	*
2.64	1.36	3.36	0.64	1	28362	12876973	*	*	*	*
2.56	1.44	3.44	0.56	1	54103	*	*	*	*	*
2.48	1.52	3.52	0.48	1	105403	*	*	*	*	*
2.40	1.60	3.60	0.40	1	209380	*	*	*	*	*
2.20	1.80	3.80	0.20	1	1287695	*	*	*	*	*

第55表 F₂における分離比と雌性・雄性両配偶体淘汰をうけた配偶体の出現率および配偶体淘汰率との関係

F ₂ の 分 離 比				雌・雄性配偶体の出現率		雌性配偶体 および 雄性配偶体 の淘汰率 (%)
優性遺伝子をもつ 雌・雄配偶体の淘汰	劣性遺伝子をもつ 雌・雄配偶体の淘汰	優性型 : 劣性型	優性型 : 劣性型	淘汰された 遺伝子をもつ 配偶体 (p)	淘汰されなかつた 遺伝子をもつ 配偶体 (1-p)	
3.00	1.00	3.00	1.00	0.50	0.50	0
2.92	1.08	3.08	0.92	0.48	0.52	8
2.75	1.25	3.23	0.77	0.44	0.56	21
2.56	1.44	3.36	0.64	0.40	0.60	33
2.36	1.64	3.48	0.52	0.36	0.64	44
2.15	1.85	3.59	0.41	0.32	0.68	53
1.93	2.07	3.67	0.33	0.28	0.72	61
1.69	2.31	3.77	0.23	0.24	0.76	68
1.44	2.56	3.84	0.16	0.20	0.80	75
0.76	3.24	3.96	0.04	0.10	0.90	89
0.00	4.00	4.00	0.00	0.00	1.00	100

た場合F₂では33個体を養成すれば足りることになるが、花粉淘汰が生じてその分離比が2.80:1.20あるいは3.20:0.80であれば54個体栽植しなければならないことになる。毎世代花粉淘汰が同率で起るとすればF₃で301個体、F₄で842個体という具合に無淘汰にくらべて多くの個体数を栽植しなくてはならないことになる。したがって、集団育種法で育成を進めていく場合、各世代において遺伝様式既知の形質について分離比を調査し、その分離から栽植個体数を決定していくことが、雑種集団内から希望型遺伝子をのがさないことになろう。

希望型遺伝子の大部分は連鎖関係、多面作用などについてわかっていないので、現在のところ既知の遺伝子の分離が期待する方向に動いたとしても希望型遺伝子が淘汰されたとして栽植

個体数を決定する方が集団内から希望型遺伝子をのがさないことになろう。

なお、本研究では胚珠淘汰は認められなかったが、異常分離が認められた場合雌雄両配偶体が淘汰されたとすればF₂における淘汰率は第55表となり、それを考慮した場合の集団内の希望型の割合 (P) は次式によって与えられる。

$$P = \left\{ \frac{p^2 \{1 - \{2p(1-p)\}^{n-1}\}}{1 - 2p(1-p)} + \{2p(1-p)\}^{n-1} \right\}^r$$

P = 希望型の割合

p = 希望型遺伝子の出現率

1 - p = 非希望型の出現率

n = 世代

r = 遺伝子対数 (連鎖関係はない)

その場合の7遺伝子雑種の栽植個体数は第56表に示される通りである。

第56表 希望型の雌雄両配偶体淘汰が生じた場合における遺伝子対数7の雑種集団から希望型個体をのがさぬための各世代の栽植個体数

F ₂ における1遺伝子雑種の分離比				世代毎の栽植個体数						
X-	xx	X-	xx	1	2	3	4	5	6	7 (代)
3.00	1.00	3.00	1.00	1	33	122	257	384	473	527
2.92	1.08	3.08	0.92	1	40	173	405	643	820	929
2.75	1.25	3.23	0.77	1	62	381	1127	2058	2825	3320
2.56	1.44	3.36	0.64	1	103	946	3721	8004	11936	14581
2.36	1.64	3.48	0.52	1	182	2729	15068	39098	63641	80647
2.15	1.85	3.59	0.41	1	353	9451	78040	250037	441494	576579
1.93	2.07	3.67	0.33	1	765	41183	547954	2207478	4066412	5518699
1.69	2.31	3.77	0.23	1	1918	241441	5518699	*	*	*
1.44	2.56	3.84	0.16	1	5875	2088157	*	*	*	*
0.76	3.24	3.96	0.04	1	515077	*	*	*	*	*

2) 遺伝子型淘汰を利用する育種法について
交雑育種法で品種を育成することは交雑する両親のいずれかに希望する遺伝子が含まれなくてはならないことは当然であり、さらに変異の

巾は両親のもつ遺伝子の組合せの範囲内である。雑種集団のなかでのこの変異の巾がもっともひろい可能性のあるものはF₁植物の配偶体である。なかでも、F₁1株の雄性配偶体は非常に多くの

遺伝子型のもが含まれている。

二条オオムギを例にとれば二条オオムギの1葯当たりの花粉粒数は約3000粒含まれている(山本, 1954)。二条オオムギは1穎花3葯, 通常の栽培法で1穂30穎花, 1株5穂位であるので1株当たり1,350,000粒の花粉をもつことになる。このうち, まったく同じ遺伝子型のもが1対ずつあるので675,000粒が遺伝子型の異なる花粉である可能性がある。これは $2^{19} = 524,288$ に相当し, F_1 1株で19対の遺伝子すべての組合せの遺伝子型をもつことになる。 F_1 4株で21対の遺伝子の希望型の花粉は1個含まれることになる。

したがって, 多くの F_1 をあつかえば F_1 植物に育種家が望む遺伝子型の花粉が1個は含まれているということである。この希望する花粉を何とかとれず手だてではないものだろうか。また, 組換え価が非常に小さい場合でも希望の組換え型が F_1 個体の花粉のなかに含まれることになる。すなわち, F_1 1個体 524,288粒の花粉では0.13~0.14%の組換え価のものでも花粉1粒は希望の組換え型が含まれていることになる。これを何とか

とりだせないだろうか。この組換え価は同一連鎖群のなかで何回も組換えを起さなくては希望型の花粉がえられない場合にもあてはまるであろう。

このことが非常に困難で希望型の配偶体がみつけだせないとしたら希望型配偶体の頻度を高めるため, 非希望型配偶体を少しでも淘汰できないであろうか。

このような考えから本研究に着手し, 自然条件下では配偶体淘汰を受けないものも, 条件をかえることによって配偶体淘汰が起ることを実験的にとらえることができたので, さらにこのような研究を蓄積すれば望ましくない花粉を淘汰することも不可能ではないと考えられる。

受精時の条件を変えることによって受精にあずかる花粉の遺伝子型を入為的に制御できるようになれば, これまで個体レベルでの淘汰だけに頼ってきた育種操作を一層効率化することができよう。

花粉淘汰がどのような条件で生じ, どのような形質を支配する遺伝子が淘汰されやすいかなどまだ十分に研究されていないので, この育種

第57表 非希望型の花粉淘汰が生じた場合における遺伝子対数7の
雑種集団から希望型個体をのがさぬための各世代の栽植個体数

F_2 における1遺伝子雑種の分離比				世代毎の栽植個体数						
X-	xx	X-	xx	1	2	3	4	5	6	7(代)
2.20	1.80	3.80	0.20	1	4	6	7	7	7	7
2.40	1.60	3.60	0.40	1	8	12	16	18	19	19
2.48	1.52	3.52	0.48	1	9	17	22	26	27	29
2.56	1.44	3.44	0.50	1	11	22	31	37	40	42
2.64	1.36	3.36	0.64	1	14	30	44	54	60	63
2.72	1.28	3.28	0.72	1	17	40	63	80	91	97
2.80	1.20	3.20	0.80	1	20	54	92	122	141	151
2.88	1.12	3.12	0.88	1	24	74	137	189	223	243
2.96	1.04	3.04	0.96	1	30	103	207	301	365	403
3.00	1.00	3.00	1.00	1	33	122	257	384	473	527

法は実用性に乏しいが、花粉淘汰を利用した育種法を提言し、それがいかに有利であるかを述べ、今後花粉淘汰の研究の蓄積が行なわれることを期待したい。すなわち、非希望型花粉の淘汰がいかに有利であるかはつぎの通りである。

いま、7対の遺伝子(第57表)についてそれぞれ毎世代33%ずつ非希望型遺伝子が淘汰されるとすれば(2.80:1.20あるいは3.20:0.80)F₂では無淘汰の場合33個体に対して、淘汰が生じた場合は20個体、F₃では122個体(無淘汰)に対して54個体(淘汰)という具合に栽植個体数を減らしても、希望型遺伝子の中が含まれることになる。同様に12対の場合は第58表に示した。21対の遺伝子(第59表)ではその淘汰率が33%(2.80:1.20あるいは3.20:0.80)であればF₂で1934個体(無淘汰)に対して497個体(淘汰)、F₇では6,438,484個体に対して168,692個体という具合に個体数を減らしてもよいことになる。著者の研究室で行なっている二条オオムギ新品種育成の栽植様式ではa当り15,000個体養成できるので21対のF₇では無淘汰の場合は429aに対して12aですむことになる。

このように、花粉淘汰を利用して希望型遺伝子の含まれる割合を増すことは非常に有利であるので、環境と生殖過程における花粉の表現型との関係の研究を多く蓄積することが望まれる。

なお、本研究では胚珠淘汰は認められなかったが、理論的には存在するものと考えられ、雌雄両配偶体の非希望型が淘汰された場合のF₂における淘汰を考慮した場合の7遺伝子雑種の栽植個体数は第60表となり、花粉淘汰だけの場合より、さらに有利である。

さらに、近年、薬培養による半数体作出の技術も確立されたので、この半数体作出と生殖過程における遺伝子型淘汰とを組合せることによって、希望型の選抜ができる可能性があるのでは、従来長年月を要していた育種も短期間にできるうえに、圃場面積ならびに労力節減ができるものと考えられる。

なお、この雌雄両配偶体淘汰を利用すれば作物の劣悪劣性遺伝子を完全に除去することができよう。すなわち、random matingしている場合、劣悪劣性遺伝子は個体淘汰(2n世代の淘汰)で除ききれないでヘテロの形で集団内に残って

第58表 非希望型の花粉淘汰が生じた場合における遺伝子対数12の雑種集団から希望型個体をのがさぬための名世代の栽植個体数

F ₂ における1遺伝子雑種の分離比				世代毎の栽植個体数						
X-	x x	X-	x x	1	2	3	4	5	6	7 (代)
2.20	1.80	3.80	0.20	1	6	10	12	13	14	14
2.40	1.60	3.60	0.40	1	14	31	44	54	59	62
2.48	1.52	3.52	0.48	1	19	48	76	96	108	115
2.56	1.44	3.44	0.56	1	26	76	132	176	203	219
2.64	1.36	3.36	0.64	1	35	122	235	331	394	430
2.72	1.28	3.28	0.72	1	48	199	430	642	789	876
2.80	1.20	3.20	0.80	1	65	331	808	1294	1650	1866
2.88	1.12	3.12	0.88	1	89	561	1571	2722	3617	4180
2.96	1.04	3.04	0.96	1	122	973	3176	6008	8373	9919
3.00	1.00	3.00	1.00	1	144	1294	4588	9110	13036	15657

しまうが、劣悪遺伝子を配偶体のとき完全に除けば集団から劣悪遺伝子は消失することになる。例えば、本研究で用いた開花直前高温処理によれば、穎色黒(B)と有苞(trd)遺伝子の頻度が減少した。このことは現在の主要栽培型品

種にはあまりみられない形質が淘汰されていく傾向にあり、栽培型品種の成立に深い関係があるものであろう。このことから、配偶体淘汰は非常に小さな働きであったろうが進化に寄与したかもしれないとすることは言過ぎであろうか。

第59表 非希望型の花粉淘汰が生じた場合における遺伝子対数21の雑種集団から希望型個体をのがさぬための各世代の栽植個体数

F ₂ における1遺伝子雑種の分離比				世代毎の栽植個体数						
X-	x x	X-	x x	1	2	3	4	5	6	7 (代)
2.20	1.80	3.80	0.20	1	12	22	30	35	37	39
2.40	1.60	3.60	0.40	1	40	138	260	359	422	458
2.48	1.52	3.52	0.48	1	66	295	648	971	1191	1320
2.56	1.44	3.44	0.56	1	108	648	1682	2754	3539	4016
2.64	1.36	3.36	0.64	1	177	1464	4561	8243	11152	12992
2.72	1.28	3.28	0.72	1	295	3414	12992	26198	37540	45023
2.80	1.20	3.20	0.80	1	497	8243	39079	89010	136023	168692
2.88	1.12	3.12	0.88	1	848	20684	124815	325997	536539	689836
2.96	1.04	3.04	0.96	1	1464	54103	426859	1287695	2272404	3090471
3.00	1.00	3.00	1.00	1	1934	89010	813281	2664199	4828864	6438484

第60表 非希望型の雌雄両配偶体淘汰が生じた場合における遺伝子対数7の雑種集団から希望型個体をのがさぬための各世代の栽植個体数

F ₂ における1遺伝子雑種の分離比				世代毎の栽植個体数						
X-	x x	X-	x x	1	2	3	4	5	6	7 (代)
0.76	3.24	3.96	0.04	1	2	2	2	2	2	2
1.44	2.56	3.84	0.16	1	4	4	5	5	5	5
1.69	2.31	3.77	0.23	1	5	6	7	7	7	7
1.93	2.01	3.67	0.33	1	6	8	10	10	10	10
2.15	1.85	3.59	0.41	1	8	12	15	16	16	17
2.36	1.64	3.48	0.52	1	10	18	24	27	28	29
2.56	1.44	3.36	0.64	1	14	29	41	49	54	56
2.75	1.25	3.23	0.77	1	19	48	79	102	116	124
2.92	1.08	3.08	0.92	1	27	88	168	238	285	312
3.00	1.00	3.00	1.00	1	33	122	257	384	473	527

IV 摘 要

生殖過程における遺伝子型淘汰が生じ、しかもこれが環境によって異なるとすれば、実際育種上の雑種集団の維持にこのことを考慮しなくてはならないし、この淘汰を積極的に利用すれば、集団内の希望型を増すことも考えられる。

本研究はこの観点から試験をすすめ、生殖過程における遺伝子型淘汰を実験的に検証し、それを考慮した育種操作を提言したものである。

1. 孢子形成後の過程における遺伝子型淘汰を確かめるため、 F_1 個体の開花直前の穂を高温処理して、同一株の自然受粉の場合の分離と比較した。その結果、異常分離が認められ、そのことについては穎色のB遺伝子をもつ花粉が31~45%およびB遺伝子と同一連鎖群の苞の有無のtrd遺伝子をもつ花粉が42%淘汰されたためであろうと考えられた。さらに叢性(連鎖群不明)についても特定の遺伝子型に対する淘汰が認められた。

高温処理のほかに、貯蔵花粉についても調べたが花粉淘汰は認められなかった。

2. 孢子形成過程における遺伝子型淘汰も理論的には考えられるので、 F_1 養成の環境(温度、肥料および圃素欠乏条件)をかえて試験を行なった。その結果、孢子形成過程における雌性配偶体の遺伝子型に対する淘汰は認められなかった。

3. 高温処理によって生殖過程における遺伝子型淘汰が生じたので、自然条件下でもそのような淘汰が起る場合があるかもしれないので、そのことについて検討した。

① F_1 個体の最初に出穂する穂と遅れて出穂する穂の次代の分離比を比較した。② F_1 の開花期に低温に遭遇させたものとさせないものの次代の分離比の比較を行なった。その結果、異常分離が認められ、そのことについては推論ではあるが、芒型のK遺伝子および並渦性のuz遺

伝子をもつ花粉の受精力がそれぞれ27%および45%(51%)低下したためと考えられた。

4. これらの場合、自然条件では生殖過程に関与する遺伝子の発現はみられないが、環境が変わると働きだし、花粉淘汰あるいは花粉の受精力の低下が起ると仮定した。その遺伝子の1つとして第5連鎖群にある高温に感受性の高いGs5hがあると考えた。このような遺伝子が他にも存在するのではないかと考えられる。

5. また、 $P_1 \times F_1$ 、 $F_1 \times P_1$ および $F_1 \times F_1$ について未熟雌ずい受粉を行なった結果、 $F_1 \times F_1$ の次代の分離に異常が認められた。また、 F_1 を少肥圃素欠乏条件で養成した結果、次代の分離に異常が認められた。

これらの異常分離は2対の接合体発育致死遺伝子を仮定することによってよく説明できた。

6. このように特殊環境下で働く遺伝子の存在が考えられるので、このような遺伝子が通常の栽培条件でも養成場所によっては働きだすことも考えられる。

そこで、 F_1 を全国の6場所に配付して養成し、その次代の分離を調査した結果、花粉の受精力が低下したと考えられる分離が認められた。

7. つぎに、生殖過程における質的形質の遺伝子型淘汰が認められたので、これと連鎖している農業上の実用形質も淘汰を受けるであろうことが考えられる。

そこで、1と同じように F_1 の開花直前に高温処理して F_2 および F_3 について、出穂期および稈長の分離を無処理の場合と比較した。その結果、処理すると早生個体が増加する組合せが認められた。しかし、稈長についてはこの実験の範囲では処理の効果は認められなかった。

8. このように、生殖過程の条件を変えることによって、特定の遺伝子型の淘汰が認められたので、育種をすすめていく上で、このことを考

慮しなければならないことを論議し、例えば花粉淘汰が生じた場合でも雑種集団内から希望型の遺伝子をうしなわないための集団の栽植個体

数を示した。なお、この花粉淘汰を利用すれば、従来個体レベルだけの選抜が配偶体のレベルでも行なえることになり、その有利性を提示した。

引用文献

- 1) ADAIR, C. R. and J. W. JONES. 1946. Effect of environment on the characteristics of plants surviving in bulk hybrid populations of rice. *Jour. Amer. Soc. Agron.* 38: 708~719.
- 2) 明峰英夫・菊池文雄 1958. 日本稲雑種集団の遺伝子構成におよぼす環境の影響. 酒井・高橋・明峰編, 植物の集団育種法研究: 89~105, 養賢堂, 東京.
- 3) ——— 1958. 育種数値表解説. 酒井・高橋・明峰編, 植物の集団育種法研究: 314~337, 養賢堂, 東京.
- 4) ANTHONY, S. and U. HARLAN 1920. Germination of barley pollen. *Jour. Agric. Res.* 18: 525~536.
- 5) ATTAIA, M. S. 1950. The nature of incompatibility in cabbage. *Pro. Amer. Soc. Hor. Sci.* 56: 369~371.
- 6) BELLING, J. 1918. Lethal factors and lethality. *Jour. Herid.* 9: 161~165
- 7) BESSEY, E. A. 1928. Effect of the age of pollen upon the sex of hemp. *Amer. Jour. Bot.* 15: 405~411.
- 8) BRINK, R. A. 1925. Mendelian ratio and gametophyte generation in Angiosperms. *Genetics* 10: 359~388.
- 9) DEMERC, M. A. 1924. A case of pollen dimorphism in Maize. *Amer. Jour. Bot.* 11: 461~464.
- 10) 榎本中衛 1923. マツバボタンに於ける一種の固定不能型に就て, 遺雑, 2.
- 11) GRIFFING, B. and J. LANGRIDGE. 1963. Phenotypic stability of growth in the self fertilized species. *Arabidopsis thaliana. Statistical Genetics and Plant Breeding N. A. S. National Res. Council.* 368~394.
- 12) HALLQUIST, T. C. 1923. Gametenelimination bei der Spaltung einer Zwerghaften und Klorophylldefektion Gerstensippe. *Hereditas* 4.
- 13) JODON, N. E. 1938. Experiments on artificial hybridization of rice. *Jour. Amer. Soc. Agron.* 30: 294~305.
- 14) 川口数美 1966. 二条オオムギの配偶体淘汰に関する育種学的研究 I, 雑種第1代の開花直前高温処理による質的形質の淘汰. 育雑, 16: 113~120.
- 15) ——— 1973. 同上 II. 雑種第1代の開花直前高温処理による第5連鎖群上の形質淘汰について. 育雑, 23: 198~206.
- 16) KEMPTON, J. H. 1927. Age of pollen and other factors affecting Mendelian ratio in maize. *Jour. Agric. Res.* 35: 39~74.
- 17) ——— 1936. Modification of a Mendelian ratio in maize by pollen treatment. *Jour. Agric. Res.* 52: 81~121.
- 18) KHAN, S. 1955. Effect of temperature on crossingover in heterozygous T5-6c with homozygous inversion in chromosome 5 in maize. *Cytologia* 20: 150~156.
- 19) KIESSELBACH, T. H. and N. F. PETERS. 1926. The segregation of

- carbohydrates in cross between waxy and starchy types of maize. *Genetics* 11: 407~422.
- 20) 近藤頼巳 1939. 温湯除雄法に依る稲の人工交配に就て, 農及円, 14: 41~52.
- 21) MANGELSDORF, P. C. and D. F. JONES. 1926. The expression of Mendelian factors in the gemetophyte of maize. *Genetics* 11: 423~455.
- 22) 村上寛一・水島宇三郎 1960. 水稻 F_1 の受精時の温度が後代の形質に及ぼす効果, 受精直前的高温処理について(講演要旨). 育雑, 10: 268.
- 23) ———・山田 実・高柳謙治 1972. トウモロコシの選択受精に関する研究 I. F_1 個体の花粉に現われた受精上のヘテロシス. 育雑, 22: 203~208.
- 24) 村上道夫 1954. 牧草の集団除精法 I. 温湯法によるチモシーの除精. 育雑, 4: 14~17.
- 25) 永松土己 1958. イネの亜種間雑種集団の構成におよぼす環境の影響. 酒井・高橋・明峰編, 植物の集団育種法研究: 106~113. 養賢堂, 東京.
- 26) 長尾正人・高野胤雄 1938. 稲の花粉及柱頭の授受精能力保存期間に就て, 農学論叢.
- 27) ———・河村幸次郎 1942. 稲の交雑に関する研究 II. 温湯除精法による稲の人工交雑に関する実験的研究. 遺雑, 18: 58~68.
- 28) NAKAGAHRA, M. 1972. Genetic mechanism on the distorted segregation of marker genes belonging to the eleventh linkage group in cultivated rice. *Japan. J. Breed.*, 22: 232~238.
- 29) ———, T. OMURA and N. IWATA. 1974. New certation gene on the first linkage group found by inter-subspecific hybridization of cultivated rice. *J. Fac. Agr. Kyushu Univ.*, 18: 157~167.
- 30) 野口弥吉・浜田成義 1927. 水稻の花柱及花粉の受精力に就て, 農学报: 300.
- 31) 岡 彦一 1953 a. 栽培稲における品種間雑種不稔性の機構, 栽培稲の系統発生的分化(第6報). 育雑, 2: 217~223.
- 32) ——— 1953 b. 稲の品種間雑種不稔性の遺伝子分析と配偶子の組合せによる競走受精, (栽培稲の系統発生的分化第8報). 育雑, 3: 23~30.
- 33) ——— 1953 c. 稲の品種間雑種の不稔性の分離に対する影響(栽培稲の系統発生的分化 第9報). 育雑, 3: 31~39.
- 34) OKA, H. I. and Y. DOIDA. 1962. Phylogenetic differentiation of cultivated rice, XX Analysis of the genetic basis of hybrid breakdown in rice. *Jap. Jour. Genet.* 37: 24~35.
- 35) 大村 武 1972 a. イネにおける組換え価の変異 I. 組換え価に及ぼす温度の影響. 九大農芸学雑誌, 26: 1~5.
- 36) ——— 1972 b. 同上 II. 組換え価に及ぼすカルシウムおよびマグネシウムの影響. 九大農芸学雑誌, 26: 7~11.
- 37) PFAHLER, P. L. 1965. Fertilization ability of maize pollen grains I Pollen sources. *Genetics* 52: 513~520.
- 38) ——— 1967. Do. II Pollen genotype, female sporophyte and pollen storage interactions. *Genetics* 57: 513~521.
- 39) POPE, M. N. 1937. The time factor in pollen tube growth and fertilization in barley. *Jour. Agr. Res.* 54: 525~529.
- 40) ROBERTSON, D. W., G. A. WIEBE and R. G. SHANDS. 1955. A summary of linkage studies in barley. Supplement II, 1947~1953. *Agron. J.* 47: 418~425.
- 41) ——— . ——— . ——— and A. HAGBERG.

1965. A summary of linkage studies in cultivated barley, *Hordeum Species: Supplement III, 1954~1963. Crop Sci. 5: 33~43.*
- 42) ——— 1970. Recent information of linkage and chromosome mapping. *Barley Genetics II: 220~242.*
- 43) 酒井寛一 1956. 植物育種学 (増補版). 朝倉書店, 東京.
- 44) SEARS, E. R. 1937. Cytological phenomena connected with selfsterility in the flowering plants. *Genet. 22: 130~181.*
- 45) SIRKS, M. J. 1926. Mendelian factors in *Datura I. Genetica 8.*
- 46) SMITH, L. 1951. Cytology and genetics of barley. *Bot. Rev. 17, 1~51, 133~202, 285~355.*
- 47) STEPHENS, J. C. and J. R. QUINBY. 1933. Bulk-emasculatation of sorghum flowers. *Jour. Amer. Soc. Agron. 25: 233~234.*
- 48) ——— and ——— 1934. Anthesis, pollination and fertilization in *Sorghum. Jour. Agric. Res. 49: 123~136.*
- 49) TAKAHASHI, R., J. YAMAMOTO, S. YASUDA and Y. ITANO. 1953. Inheritance and linkage studies in barley. *Ohara Inst. Landw. Forsch. Ber. 10: 29~52.*
- 50) 高橋隆平 1956. オオムギ遺伝子記号. 遺伝学ハンドブック, 技報堂, 東京.
- 51) ———・安田昭三 1958. 大麦における出穂期の遺伝機構と選抜の問題. 酒井・高橋・明峰編, 植物の集団育種法研究: 44~64, 養賢堂, 東京.
- 52) ——— and ——— 1970. Genetics of earliness and growth habit in barley. *Barley Genetics II: 388~408.*
- 53) 建部民雄 1942. Brassicaに於ける不和合花粉の行動に関する研究 I. 体菜, 水菜, 及び壬生菜. 園雑, 13: 177~185.
- 54) ——— 1955. 甘藍の自家不和合性に関する研究 II. 抑制物質について. 園雑, 24: 168~174.
- 55) ——— 1957. ダイコンにおける不和合花粉の行動に関する研究 (続報). 園雑, 26: 21~27.
- 56) WESTER, P. J. 1914. The determination of sex. *Jour. Hered. 5: 207~208.*
- 57) WIEBE, G. A. 1968. Genetics Barley: Origin, Botany, Culture, Winterhardness, Genetics, Vernalization, Pests. *Agricultural Handbook No. 338: 105~111, Agricultural Research Service U. S. DEPARTMENT of AGRICULTURE.*
- 58) 山本 正 1954. 大麦の不稔性に関する研究. 第5報 葯の裂開力の測定. 育雑4: 78~82.
- 59) 安田貞雄 1951. 高等植物生殖生理学 (訂正第5版). 養賢堂, 東京.
- 60) 安田昭三 1961. 大麦雑種集団の出穂期におよぼす自然淘汰の影響. 農学研究 49: 93~119.
- 61) ———・下山 博 1964. 麦類の出穂生理とその遺伝. 第6報 大麦の戸外秋播出穂期に関する遺伝子の検出. 農学研究 50: 167~186.

研究報告第22号正誤表

頁	行	図表番号	欄	誤	正
5		第1表1)	9US6 側列穎花 の有無欄	無	有
			エビス 側列穎花 の有無欄	無	有
46		第40表	遺伝子型 欄	B-trb	B-trd
50	右下から 1			×金独	Fetto×金独

研究報告第22号正誤表

頁	行	図表番号	欄	誤	正
5		第1表1)	9US6 側列穎花 の有無欄	無	有
			エビス 側列穎花 の有無欄	無	有
46		第40表	遺伝子型 欄	B-trb	B-trd
50	右下から 1			×金独	Fetto×金独