

緒 論

コムギやエンバクのような倍数性作物においては、古くから染色体異常をも含めた広義の突然変異による異型 (off-types or rogues) の発生が知られている。前者にはスペルトイド、コムバクトイドとしてわが国では内川⁶⁶⁾ (1934) の研究があり、本邦の在来品種にも石川²⁰⁾ (1934) によって発見されている。また後者ではフトイドとよばれる現象がある。これら以外にもコムギの遺伝に関連して ENGREDOW and WADHAM¹³⁾ (1925) には固定しない形質についての研究がある。最近では MOREY⁴⁾ (1949) が「Clinton oats」で、WALLACE et al.⁶⁵⁾ (1955) はエンバク品種「Fulwin」で、また WATANABE⁶⁹⁾ (1954) は「小麦農林10号」で、GOTOH¹⁹⁾ (1957) もコムギ品種「埼玉27号」でこのような例を報告している。

近年、北海道立農業試験場北見支場で育成された短稈多収な秋播小麦の品種「ホクエイ」(楠, 長内⁶⁵⁾ (1954)) にも異型の発生が認められ、その代表的なものは長稈型である。

このような異型はこの品種の系統育成試験の初期世代から出現していたが、それが稈長の分離によるものか、異品種の混入によるものか明らかでなかった。というのは通常の系統育成では、1系統約 100 個体中 1~2 個体の長稈個体が認められるが、系統群の中にはかゝる個体の出現をみない系統が必ず存在していたから、育種の操作上は後者の系統を選抜していればよかったからである。この品種が決定される数年前より予備増殖に移され、かなり大集団で 1 本植されるにいたって異型の問題が表面化してきた。この頃より北見支場ではもとより原々種農場、十勝支場のコムギ関係者は異型除去に対する強力な選抜を数世代にわたって繰返した。その結果一時発生頻度を低下させることには成功したが、異型を完全に取除くことはできなかった。他方これに類似の現象は、主として短稈化をねらった府県産品種との交雑による後代系統の幾つかに認められていた。またこうした系統の両親をさかのぼると、本邦在来の古い品種に異型を発生するものもあることも知られて

いた。その典型的な品種は「早小麦」であり「小麦農林10号」であった。

「ホクエイ」は異型発生という欠点を有しながらも、画期的な多収性のために 1954 年優良品種に決定され、以後北海道一円に急速な普及をみて現在約 8,000 ha、全道小麦作付面積の 70% 近くを占めるにいたった。そしてまた全道いたるところで長稈型異型の出現をみていることも事実である。

本研究の目的は「ホクエイ」における異型発生の実態を把握すること、その発生機構を遺伝学的に解明して、異型の発生を除去しようとした。このため 1951 年以来大規模な系統育成実験を秩序立てて行ない、これを基礎にして各種の実験を進めた。また 1956 年にはそれまで国立遺伝学研究所で研究を進めていた「埼玉27号」の材料を後藤寛治博士より譲り受け、以後両品種を併行させて現在にいたった。これらの研究の一部はなお続行中であるが、これまで延約 40 万個体に及ぶ調査によっていさゝか異型に関する知見をえたので、これを取りまとめ報告する。

稿をはじめにあたり本報告の校閲の労をとられた北海道大学教授長尾正人博士に厚くお礼申し上げる。北海道立農業試験場副場長楠隆技師はコムギ育種上の重要課題の 1 つとしてこの研究を命ぜられ、十有余年常に指導と多大の便宜を与えられた。国立遺伝学研究所の酒井寛一博士は、著者に同研究所での特別研究を許された上懇篤な指導を賜わった。後藤寛治博士には研究当初より特段の教示と激励をうけ、さらに貴重な材料を譲渡された。農林省東北農業試験場の渡辺好郎博士には細胞学的観察を煩わし、関東山農業試験場の橋村宏、北野茂夫両技官からは試験成績をよせていただいた。また細川定治博士、岡彦一博士、星野達三博士、佐々木正剛技官、斎藤泰三技師、茅野三男技師からはそれぞれ有益なる助言をいただいた。これらの諸先生に対し謹んで感謝の意を表する。

本研究開始以来今日まで絶大な協力を願った伊藤平一技師、小川武技師ならびに北海道農業試験場作物部作物第 3 研究室と北見支場の各位に厚く敬意を表する。

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

白ダマ×Velvet
 Turkey Red II × Martins amber
 東北1号(小麦農林6号)×本育49号
 赤錆不知1号
 東北67号(小麦農林58号)
 ホクエイ(本系331号)

1950年, F_2 以降北見支場(北見市)で系統育成試験をつづけ、1954年 F_{11} で優良品種に決定、現在北海道一円に普及栽培されている。引き続き北

第1表 系統育成の経過

収 穫 年 度		1944	'45	'46	'47	'48	'49	'50	'51	'52	'53	'54	'55	'56	'57	'58
		昭和 19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
世 代		F ₂	F ₃	F ₄	F ₅	F ₆	F ₇	F ₈	F ₉	F ₁₀	F ₁₁	F ₁₂	F ₁₃	F ₁₄	F ₁₅	F ₁₆
系 統 番 号		9 - 11 - 11 - 6 - 2 - 4 - 7 - 20 - 2 - 3 - (A) $\left\{ \begin{array}{ccccc} 1 & 1 & 1 & 1 & 1 \\ \setminus & \setminus & \setminus & \setminus & \setminus \\ 40 & 18 & 18 & 8 & 48 \end{array} \right.$														
		(B) $\left\{ \begin{array}{ccccc} 1 & 1 & 1 & 1 & 1 \\ 7 - \setminus & \setminus & \setminus & \setminus & \sim \setminus \\ 20 & 5 & 5 & 8 & 48 \end{array} \right.$														
		6 - 3														
		(C) $\left\{ \begin{array}{ccccc} 1 & 1 & 1 & 1 & 1 \\ 16 - \setminus & \setminus & \setminus & \setminus & \setminus \\ 19 & 12 & 12 & 8 & 48 \end{array} \right.$														
栽 植	系 統 群 数						1	1	2	4	140	35	24	144		
	系 統 数						5	8	10	99	560	35	144	576		
選 拔	系 統 数						1	2	4	35	35	24	144			
	個 体 数						8	10	99	140	35	144	576			

この表から「ホクエイ」の基本集団は、A、B、Cの3家系よりなっているが、選抜過程を追跡するといずれもF₉の1系統より、とくにA・B家系はF₁₀の1個体より派生したものである。このF₁₀以前の系統ないし個体選抜は耐倒伏性を目標にして、短程化が意図されてきた。またF₁₁以降は基本集団の系統育成を秩序だてるため、過度の選抜を行わず、正常型の程長を目標に比較的任意な選抜とし、A、B、C3家系を同一規模の集団として維持した。さらに自然交雑のおそれを除

くため、F₁₃からF₁₈までの3世代にわたって自殖を行ないF₁₄からF₁₇までの各世代はいずれも自殖種子を用いて系統育成を行なった。

2. 基本集団の特性

1) 集団の比較

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

第2表 系統育成試験における系統ならびに系統群間にみられる程長の差異

世 代	平 均 値		分 散	
	栽 植	選 抜	栽 植	選 抜
F ₉		A(1) < C(1)		
F ₁₀		A(7) < C(16) → A(5) < C(5)		A(7) = C(16) → A(5) = C(5)
F ₁₁	A(40) > B(20) > C(20)	A(18) > B(5) > C(12)	C(40) > A(20) > B(20)	A(18) > C(5) > B(12)
F ₁₂	B(40) > A(20) = C(20)	A(18) = B(5) = C(12)	B(40) = A(20) > C(20)	B(18) > A(5) > C(12)
F ₁₃		A(72) = C(20) = B(48) (A > B)		A(72) = C(20) = B(48) (A > B)

(注) ()内数字はF₁₀まで個体数、以後は系統数を示す。

第2表において、F₉は選抜個体間の比較であり、A個体はC個体よりも約10cm短程のものが選ばれた。F₁₀におけるAおよびC系統の程長平均値の差は、さらに明瞭となって、A系統が有意に短程であった。しかしこれらの分散では有意性が認められなかった。この関係は選抜系統についても同様であった。F₁₁では栽植個体を増加したがt-検定の結果、平均値においてA系統とC系統間に逆転がみられ、選抜個体の平均値でもA系統がBおよびC系統よりも有意に長程となった。またA系統は選抜個体間にみられる分散もBおよびC系統より大きく、F₂における均衡が破れた。F₁₂では、F₁₁の無選抜系統を用いて系統群間の比較を行なったが、平均値および分散ともにA系統群とB系統群で逆転がみられ、ここで選抜された

系統平均値では、A、B、C各系統群間に有意性が認められなかった。系統間の分散では、B系統群がC系統群より大きくF₁₁と逆転した。ここで興味深いことは、程長平均値については、選抜によって群間の差異をなくすることができたが、分散の差異をなくすることのできなかったことである。

以上の各世代はいずれも反復なしで比較されたが、F₁₃ではA、B、C各家系をそれぞれ18、5、12系統群として4回反復の乱塊法で比較した。実際上は4つのブロックに同一系統群の4系統を配置したから、A、B、C家系は72、20、48系統よりなっている。分散分析の結果を第3表に示した。

A、B、C家系間ではそれぞれの間に、平均値、分散ともに大きな差異はなく、ただ最大Aと最小B家系間に有意性が認められた。これらの系統育

第3表 F₁₃ 稈長の統計量に対する分散分析

変 因	d. f.	平 均 値		分 散		変 異 係 数	
		$\bar{x}$	s^2	$\bar{x}$	s^2	$\bar{x}$	s^2
全 体	139						
反 復	3		3445.58**		62.57**		0.9028
A.B.C 家系間	2		229.01*		28.20**		1.6410*
A 内	17	99.5	240.63**	26.31	9.17**	5.02	1.6160*
B 内	4	97.6	58.28	23.98	2.83	4.57	0.9365
C 内	11	99.2	139.71	20.54	10.34**	4.86	1.3013
誤 差	102		49.22		3.63		0.8775

成試験の結果から A.B.C 3 家系よりなる「ホクエィ」の基本集団は、10代を経過する後期世代でありながら、稈長に対してその平均値からみてもまた分散からみても未だに分離をおこしていることは明らかであり、おそらくそれは polygenic segregation にもとづくことが考えられる。また稈長の平均値に対しては、選抜の効果も関与していたが、分散に対しては平均値による選抜効果のほとんどないことがわかった。

第3表によれば B 家系内の分散がいずれも小さ

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

第4表 F₁₃ 稈長の平均値と分散との共分散分析

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

第4表によれば、系統間の分散の差は平均値の違いによっては説明されない。何故ならばこれらの分散を共通の平均値を基礎とするように修正した後においても、なお有意な差が認められるからである。すなわち、分散の差は系統固有のものであることが考えられる。しかし系統間でみられる稈長の平均値と分散の相関は有意に高く、また誤差の項でみられる相関はさらに高い、したがって平均値と分散が相当密接な連関を示しているが環境誤差に支配される部分のきわめて大きいこと

が認められる。そして稈長の平均値および分散の親子相関は各世代ともに認められなかった。

以上各世代の系統はいずれも自然状態で採種していたため、隣接せる他品種と自然交雑に由来する異型も含まれていたかもしれない。そこで F₁₄ で自殖を行なった個体の次代 F₁₅ の系統について再び稈長の統計量を調べた (第5表)。

第5表によれば、稈長の平均値、分散および変異件数の48系統の平均値 ($\bar{x}$) では、A.B.C 家系間にほとんど差異が認められない。したがって前

第5表 自殖個体の次代F₁₅系統における稈長の統計量

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

述した第2表のF₁₃における結果がよく維持されてきたものと思われる。ところがここで分散の分散(s^2)、分散の変異係数(c. v.)、あるいは変異係数の分散、変異係数の変異係数においてB家系がA、C家系よりも大きくなっている。このことは後述するように、B家系内48系統中2系統が長稈異型(T型)個体を多発したことにもとづいている。

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

2) 異型の発生頻度

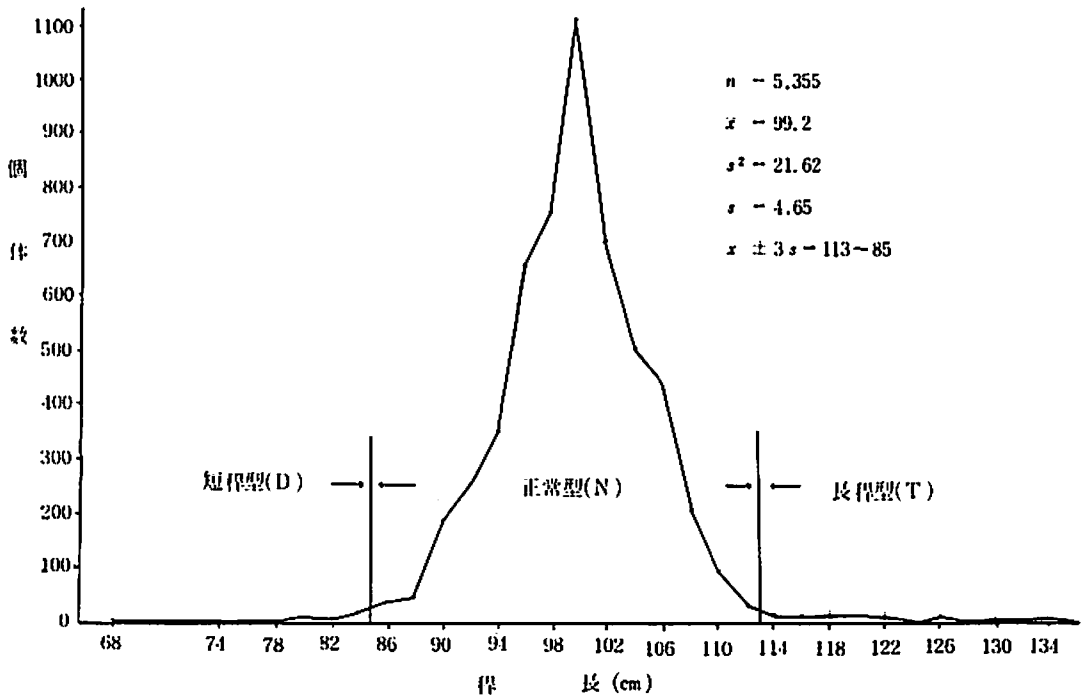
普通の場合、正常型(以下N型と略称する)個体の次代にあらわれる異型は主として稈長の差異にみられるものでN型と区別する稈長以外の形態的特徴は判別しにくい。とくにN型個体のなかに低頻度で混在している場合には、いかに個体植えされた状態であっても、出穂以前の形質について判

別することはほとんどできないが、出穂後稈長の伸長と相まって漸次明瞭な差を示すようになる。F₁₃における全個体について、収穫後の稈長測定結果を示すと第3図のような頻度分布をする。この図で明らかなことは、各個体の稈長は連続的な変異を示し、正規曲線に近いが長稈ないし短稈の両側に幅広く少数個体が分布し、その分布幅が68~134 cm におよんでいることである。したがってどの線でN型と区別するかは難しい。ここでは異型の指標として、統計的に稈長の系統平均値に対する標準誤差の3倍の上限と下限($\bar{x} \pm 3s$)を越えるものを、それぞれ長稈型(以後T型と称する)および短稈型(以後D型と称する)として区別した。このような統計的区分が生物学的にいかなる意義を有するかは後章にのべる次代検定にまたねばならない。

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

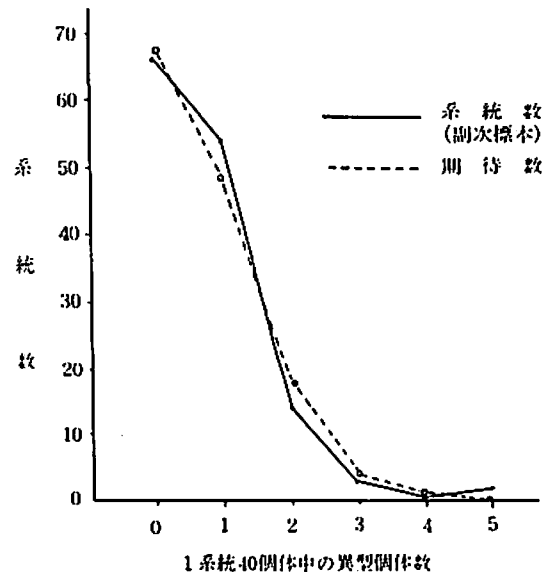
第6表 世代別異型発生頻度

世代	家系別	系統数	個体数	異型個体数			異型発生頻度(%)			統計的な異型の判定基準
				T	D	計	T	D	計	
F ₁₁	A		40	1	0	1	2.50	0	2.50	$\bar{x} = 97.3 \text{ cm}$ $s = 4.55 \text{ cm}$ $\bar{x} \pm 3s = 104 \sim 90 \text{ cm}$
	B		20	0	0	0	0	0	0	
	C		20	0	1	1	0	5.00	5.00	
	計		80	1	1	2	1.25	1.25	2.50	
F ₁₂	A	40	1,442	9	19	28	0.62	1.32	1.94	$\bar{x} = 75.3$ $s = 9.02$ $\bar{x} \pm 3s = 102 \sim 48$
	B	20	784	2	14	16	0.26	1.79	2.05	
	C	20	771	1	10	11	0.13	1.30	2.43	
	計	80	2,996	12	43	55	0.40	1.44	1.84	
F ₁₃	A	72	2,704	45	15	60	1.66	0.55	2.21	$\bar{x} = 99.2$ $s = 4.65$ $\bar{x} \pm 3s = 113 \sim 85$
	B	20	712	3	6	9	0.42	0.70	1.12	
	C	48	1,876	22	10	32	1.17	0.53	1.70	
	計	140	5,292	70	31	101	1.32	0.59	1.91	



第2図 F₁₃における粒長の頻度分布

第6表によれば、世代によって供試個体数を異にするが、異型の発生は約2%前後となる。年によってT型とD型の発生頻度の異なる場合もあるが、とくにD型の発生は干ばつや北地麦類モザイク病などの影響を強く受けていることは見逃せない。この表にはこれらの環境要因によって短程となった個体もD型として含まれている。F₁₃の140系統について、異型発生個体数をポアソン分布にあてはめると第4図のようになり、Chi-square testの結果は $P=0.68$ で、標本がポアソン分布から有意な隔りを示さないことがわかる。ただしこの場合は1系統当たり約40個体中に発生した異型個体数である。これらの140系統はポアソン分布をする母集団を構成するものと考えられ、したがってまた任意に抽出された個体が異型であるという確率は、全体を通じて一様であるとみなされる。そこで異型発生個体数を変量変換($\sqrt{x+0.5}$)し、分散分析をすると第7表のようになる。



第3図 F₁₃異型発生個体数の頻度分布

第7表 F₁₃における異型発生個体数の分散分析

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

この表によれば異型間 (T : D) には有意性が認められないから、一応 T 型と D 型の発生頻度は同程度、つまり 1% ずつと考えて差し支えないものと思われる。また家系間、家系内の系統間にも有意性が認められ、B 家系の異型発生が少なかったが、A・C 家系にくらべ B 家系の供試系統の少ないことにもよると思われる。なお異型 × 家系の交互作用分散が大きく、T 型ないし D 型個体の発生が系統によって異なることを示している。

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

3. 異型個体の次代検定

1) 予備実験

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

T 型個体と観察された 6 個体のうち、「H-6」のみが典型的な T 型異型を示し、F₁₂ における系統平均値においても、N 型にくらべ $\bar{x} - 3s$ を越えた。この「H-6」系統は 43 個体中 36 個体が T 型を示し、7 個体が N 型であった。また「H-1」～「H-6」の 6 系統、合計 214 個体中 D 型の出現は全くなく、そのため N 型の程長にくらべると、平均値は高く、分散は小さいが、「H-6」の分散のみ

第8表 T 型「H-6」の次代検定

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

がいちじるしく大きかった。

つぎに、D 型として統計的に区別された F₁₂ 35 系統と、その次代 F₁₃ 35 系統群 (1 群 4 系統) の D 型発生個体数に対する回帰による遺伝力は、 $h^2g^2 = 0.0005$ となってきわめて低かった。したがって D 型異型の発生は環境条件によって左右され、遺伝的連関のないことが明らかになった。

さらに、D 型個体の次代を検定するため、F₁₃ の 140 系統より統計的に D 型と認められた 116 個体の次代を検定したのが第 9 表である。

第9表 D 型の次代検定

供 試 材 料	程 長 平均値		r	h ² g ²
	F ₁₃	F ₁₄		
(1) F ₁₃ で短程を示した116個体	88	76	0.1714	0.1138
(2) (1)の中、 $\bar{x} - 3s$ 以下の程長 を示した27個体	75	75	0.2017	0.1831
(3) 標準N型	99	75		

F₁₃ で D 型と判定された 116 個体は、程長の平均値で N 型より 10 cm 以上も短程であったが、これらの個体のなかで程長が $\bar{x} - 3s$ 以下となるもの 27 個体が含まれていた。このように区分された個体群の程長平均値は、N 型より 24 cm 短程であったが、次代 F₁₄ の系統平均値 (1 系統約 60 個体) では N 型と全く差異が認められなかった。そして親子相関ならびに回帰による遺伝力とはともに低い値を示した。

2) 後代系統の観察

(1) 多発系統 (highly mutable strain)

1956 年、前述の「H-1」～「H-6」の 6 系統

の次代を 6 系統群 212 系統 (1 系統約 60 個体) として栽植し, T 型異型の後代を観察した。ただし, 1955 年は, 1 年休止したので世代は通算して F_{13} である。その結果「H-1」～「H-5」は系統群として正常な N 型であったが「H-6」は系統群としてみても T 型異型を示した。 F_{13} 系統群に対する F_{12} 系統の程長に対する回帰と相関を示すと第 10 表のとおりである。この表で「H-1」～「H-5」の相関はほとんど完全であり, 回帰による遺伝力も高く, この 5 系統群の次代は表現型が N 型とみなされた。したがって表現型で長程を示す個体のなかにも, 多分に環境変異にもとづくものの含まれることがわかった。

第 10 表 H 系統群程長の親子相関と遺伝力

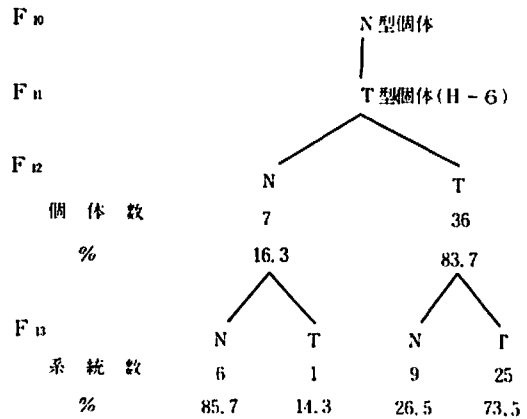
系 統 名	個体数	r	$h^2 g^2$
「H-1」～「H-5」	53	0.9942***	0.8829
「H-6」(T 型, N 型を含めて)	41	0.6139***	0.4030
「H-6」(F_{12} で T 型を示したもの)	34	0.6012***	0.4611

「H-6」の程長の遺伝力は 46% とやや低くなっているが, この系統群を仔細にみると F_{12} において 43 個体よりなっており, そのうち 7 個体が N 型で, これらの次代 F_{13} 系統は「H-6-26」なる 1 系統が T 型を示し, ほかの 6 系統はいずれも N 型を示した。そして T 型を示した 1 系統は 70 個体中 40 個体が T 型で, 30 個体は N 型であった。一方 F_{12} で T 型を示した 36 個体の次代 F_{13} 系統では, 9 系統が N 型, 25 系統が T 型を示した。これらの関係を図示すると第 4 図のようになる。

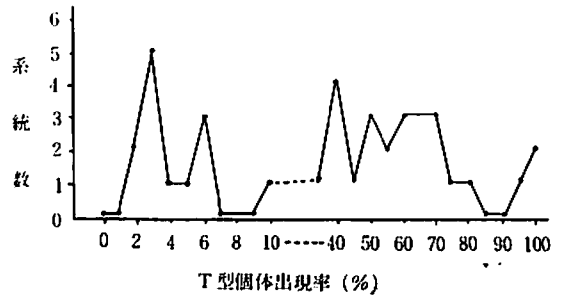
すなわち T 型個体の次代 36 系統では 84% が T 型を示し, さらにこれらの次代では 74% が T 型, 27% が N 型を示した。一方 T 型個体から分離した N 型系統の次代からも T 型系統が 14% 出現した。

F_{13} で T 型を示した 25 系統は, 系統内個体間で程長に関する変異を示し, T 型個体の発生頻度が系統によって異なった。この頻度分布を示すと第 5 図のようになる。

この図によれば T 型個体の発生頻度は, 40% および 65~70% の系統が多く, 100% T 型個体よりなる 2 系統も含まれている。また N 型と認められた 15 系統は, いずれも 2~10% の T 型個体を発生



第 4 図 T 型異型「H-6」における後代の分離



第 5 図 T 型系統群「H-6」にみられる T 型個体発生頻度

し, 正常の「ホクエイ」にみられる頻度よりも高率であった。同じ N 型系統でも, N 型個体より派生したものにくらべ, T 型個体から派生した系統の方が, T 型個体の発生頻度がやや高率でとくに発生頻度の分散が高かった。

以上のことから, T 型異型は正常個体の程長に発現する major gene の単なる突然変異体ないしは体細胞的突然変異体でないことは明らかである。また T 型個体の後代では T 型系統として固定する可能性のあるものがあり, T 型個体より派生した N 型系統は, 正常型にくらべて異型の発生頻度に対して多発性を有することが推定され, いわ

ゆる多発系統 (highly mutable strain) の存在と選択の可能性が暗示された。

(2) 多発系統における T 型異型の発生頻度

前項では特定な T 型異型を取扱ったので、ここでは広い範囲の異型を集めることを目的として、

F₁₃ 140 系統より長程個体として選抜した次代 F₁₄ 117 系統を用い、1956 年次代検定を行なった。1 系統約 60 個体中 20% 以上 T 型個体を含むものを T 型系統とした。その結果は第 11 表のとおりである。

第 11 表 T 型異型 程長の 遺 伝 力

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

第11表において、F₁₃ で選ばれた117個体は系統内で約10cm 以上長程を示したもので、統計的に棄却限界法 ($\bar{x} \pm s \{ (n+1) F/n \}^{1/2}$, 増田⁽⁴⁸⁾(1949)) の上限を越えるものを対照とした。したがって、これらの個体内には、 $\bar{x} + 3s$ を越える個体も約半数含まれていた。このように統計的に分類された個体の次代系統で T 型と認められたものは、 $\bar{x} + 3s$ を越えるもので 56%, それ未満で棄却限界法の上限を越えるものがわずか 5% であった。観察によって明らかに T 型と判定できない程度の個体、この場合程長の差で 10cm 前後長程の個体はその 95% までが N 型であったことになり、同帰による遺伝力 ($h^2 g^2$) も 16.93% と低い。したがっ

て、個体の程長の 10 cm 程度の差は大部分が環境変異にもとづいていることになる。これに反して $\bar{x} + 3s$ を越えた個体の、次代系統に対する程長の遺伝力は 49.73% となり、親子相関にも有意性が認められる。3 倍の標準誤差はこの場合約 15 cm に相当している。この位の程長の差は、系統内で N 型個体とかなり明瞭に区別される。それ故観察によって T 型個体とみなされるものでも、遺伝的に T 型異型であるのは、その約半数ということが出来る。

つぎに F₁₄ の 117 系統について系統内の T 型個体の発生頻度を示すと第12表のようになる。

第 12 表 系統内における T 型個体の発生頻度

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

この表で、型の欄の F₁₃ における T とは、程長平均値の 3 倍の標準誤差を越えた個体、N はそれ未満の個体で正常型とみなされるものである。また F₁₄ の T とは、系統内 T 型個体の発生率が 20% 以上のものとして N 型と区別した。したがって T T 型とは両世代とも遺伝的に T 型を示すもので

あり、T N 型とは、1 代限りの表現型的 T 型である。また N T 型は潜在的な T 型で、程長が N 型とみなされる個体の次代において T 型個体を 60% あるいは 85% という高頻度で発生する多発系統である。また N N 型および T N 型においても、T 型個体の発生頻度が、4 ~ 15% という系統を含ん

であり、正常型の発生頻度よりも著しく高率である。したがって、これらの型のなかにもT型異型を発生しやすい多発系統の存在が認められる。T型におけるT型個体の発生頻度は、20~90%まで連続的変異を示し、前項「H-6」系統群の第6図に類似していた。またNN型、NT型の発生頻度からみて、これらの系統間にはT型異型発生に関する mutability に差異のあることがうかがわれる。

以上のことから、正常型の「ホクエイ」集団には、潜在的に異型を発生しやすい個体ないしは個体群が含まれていることが考えられるが、同じ多発系統でも、TN型の場合はT型個体を除去することは容易であるけれども、NT型ないしNN型

では次代検定を行わずに mutable か否かを判定することは目下のところ困難であろう。そしてこのような mutable な個体の存在が「ホクエイ」集団の異型の発生頻度を高めているにちがいない。

4. T型異型発生頻度の変異

1) T型異型発生頻度の追証

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

またこれまでの実験結果からえられたT型個体の発生頻度1%という低率の発生を考えると、いわゆる系統栽培の標準栽植個体数100個体程度を

第13表 自殖した正常型から出現するT型異型個体の発生頻度

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

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

単位とした調査では発生の有無が単なるチャンスによって支配されるきらいがあった。そこで異型の発生頻度を 1% として、1% の信頼限界で異型の発生をとらえるための栽植個体数 (n) を計算すると、

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

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

$$n \leq 458$$

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

1956 年、 F_{14} 系統育成試験 35 系統について、正常個体を自殖させ、これらの次代を F_{15} で 24 系統群 144 系統、1 群 6 系統、調査個体数は系統群当たり 420 個体とした。その結果は第 13 表のとおりである。

この表で F_{15} における T 型個体の判定は、圃場における観察と程長の測定値にもとづいて、系統平均値より約 12 cm (3 倍の標準誤差に相当する) 以上長程のものとした。この場合系統内で顕著に飛び出ている個体に限り、ほかの個体と連続的な程長を示すものは除いた。

T 型個体と判定したのは 10,080 個体中、104 個体で、1.03% に相当するが、このうち 44 個体 0.44% は B 9 群 (B 家系 No. 9 系統群) から発生した。この系統群の T 型個体発生率は 10.48% であるが、この群の No. 50 および No. 52 の 2 系統が 70 個体中それぞれ 12 個体と 34 個体の T 型個体を発生し、この群内のほかの 4 系統にはいずれも発生をみなかった。これら 2 系統の F_{14} における個体の程長は 72 cm および 85 cm であり、正常型と判断されたもので、前述の NT 型に属する多発系統と考えられる。また 2 系統より発生した T 型個体は次代 F_{15} においてもすべて T 型異型を示した。したがって F_{14} における T 型異型の発生頻度 1.03% のうち、多発系統にもとづく 0.44% は完全に遺伝的な発生頻度である。ほかの T 型 60 個体のうち次代検定を行なったのは 30 個体で、このうち 10 系統が T 型と認められた。このことから逆に推定すると遺伝的にも T 型異型となるのは、全体の 0.20%、

多発系統の T 型異型を含めると 0.64% となる。

このことは open で採種し統計的に T 型異型と判定した前述の結果とほぼ一致している。すなわち $\bar{x} + 3s$ を越える長程個体は約 1% の頻度で出現し、このうちの 50% が遺伝的であるとしたことと大差がない。むしろ自殖を行なってさらに次代検定によって判定した F_{15} における発生頻度が、やや高くなっている。このことは年による差異にもよると思われるが、正常型から出現する T 型異型が、自然交雑や種子の混入によるものでないことを明示している。さらに同様なことは、2 世代自殖をつづけた F_{16} の系統育成実験からも追証された。 F_{16} では、 F_{15} の 144 系統からおのおの正常型 4 個体を選抜し、24 系統群 144 系統の 4 反復、合計 46,080 個体を調査した。このうち B 9, No. 52 に由来する 4 系統は、 F_{17} における次代検定からも T 型異型を多発する多発系統であることが確認され、この系統から発生した T 型個体は全体の 0.42% に相当した。また多発系統を除くほかの全系統から、T 型と思われる 1,239 個体を選抜し、 F_{17} で次代検定を行なったところ、全体の 0.25% が遺伝的に T 型を示した。それ故、 F_{16} 全体の T 型異型発生頻度は 0.67% となって、 F_{15} の結果と非常によく一致した。

2) T 型異型の固定化

1955 年、 F_{13} における系統育成試験において、N 型より出現した T 型個体の次代を、 F_{14} で系統として栽植し、系統内の T 型個体の発生頻度を調べたところ、前述のように 15%~90% の変異を示した (3, 2), (2))。1957 年これらの後代を追求するとともに T 型固定系統をえようとして、 F_{15} の 28 系統群 460 系統および 1953 年 T 型個体として選抜「H-6」の F_{14} 3 系統群 46 系統を供試した。栽植された各系統はいずれも前代において T 型を示した個体で、1 系統約 70 個体を調査した。その結果は第 14 表のとおりである。

第 14 表において T 型ホモ系統とは、観察によって N 型個体を 0~4 個体まで含むものとし、N 型ホモ系統とは、T 型個体を 0~4 個体まで含むものとした。またヘテロの系統とは T 型および N 型ホモ系統以外のものとした。 F_{14} において N 型と

第 14 表 T型系統群における程長の固定度

	型		F-5 系統群番号	枝値系統数	系 T型ホモ	統 ヘテロ	数 N型ホモ	系統群の 出現頻度(%)		程 T型ホモ	ヘ テロ	長 ⁽²⁾ (cm) N型ホモ	系統群内 のT型ホ モ系統発 生頻度 (%)	系統群内 のT型ホ モ系統及 び口含め た系統の 発生頻度 (%)	
	F ₁₃	F ₁₄						N	T						個体数
F ₁₄ にお ける T型 偶体 発生 頻度 (%)	N	N	(5 群計)	50	0	0	50 ⁽¹⁾ (35)	24	0.7	—	—	91	0	0	
	T	N	(〃)	50	0	0	50 (28)	25	0.7	—	—	92	0	0	
	15	T	T	11	20	7	1	12	13	1.6	124	101	91	35	40
	40	T	T	1	20	4	12	4	4	1.4	126	116	93	20	80
	45	T	T	91	20	7	8	5	13	3.7	120	118	99	35	75
	50	T	T	77	20	7	11	2	8	5.7	123	112	94	35	90
	50	T	T	92	20	11	9	0	0	0.0	119	102	—	55	100
	60	T	T	17	20	6	12	2	1	0.7	118	110	89	30	90
	60	T	T	83	20	10	10	0	0	0.0	129	109	—	50	100
	65	T	T	107	20	8	10	2	1	0.7	124	112	96	40	90
	65	T	T	108	20	13	7	0	0	0.0	127	115	—	65	100
	70	T	T	18	20	11	8	1	3	4.3	124	111	98	55	95
	70	T	T	60	20	6	10	4	8	2.9	126	115	97	30	80
	75	T	T	5	20	14	6	0	0	0.0	129	119	—	70	100
	75	T	T	42	20	8	10	2	3	2.1	124	114	101	40	90
	80	T	T	43	20	6	12	2	2	1.4	121	116	99	30	100
80	T	T	56	20	12	8	0	0	0.0	126	120	—	60	100	
90	T	T	22	20	13	3	4	3	1.1	129	116	100	65	80	
90	T	T	33	20	12	3	5	4	1.1	125	105	96	60	75	
90	T	T	75	20	20	0	0	0	0.0	119	—	—	100	100	
100	T	T	H-6-39	6	6	0	0	0	0.0	121	—	—	100	0	
100	T	T	H-6-40	20	20	0	0	0	0.0	119	—	—	100	0	
100	T	T	H-6-43	20	20	0	0	0	0.0	114	—	—	100	0	

(注) 1) ()内数字はT型個体を全く発生しなかつた系統数

2) 1 系統につき20個体を測定，平均値を求めた。

認められた10系統の次代10系統群 100 系統はいずれもN型を示し、T型個体の発生頻度は0.7%でいわゆる正常型を示した。またTT型21系統群は系統内におけるT型個体の発生頻度の異なるものほどT型ホモ系統を多数含むことが認められた。T型個体発生頻度のF₁₅系統群に対するF₁₄系統の回帰による遺伝力(h^2 $g^2=0.8641$)は非常に高く全般にF₁₄でよりもF₁₅においてT型個体の発生が多く、T型としての固定度が高まっている。とくにF₁₄で90%のT型をみたTT 75群は、F₁₅で100% T型系統となり、F₁₃ 100%の発生頻度を示した「H-6」3系統群は、F₁₄で同じく100% T型系統であった。代表的なT型異型の6系統群

について、 F_{15} と F_{16} の母長の変異係数を示すと第15表のようになる。

第15表によれば、調査個体数を異にするが6系

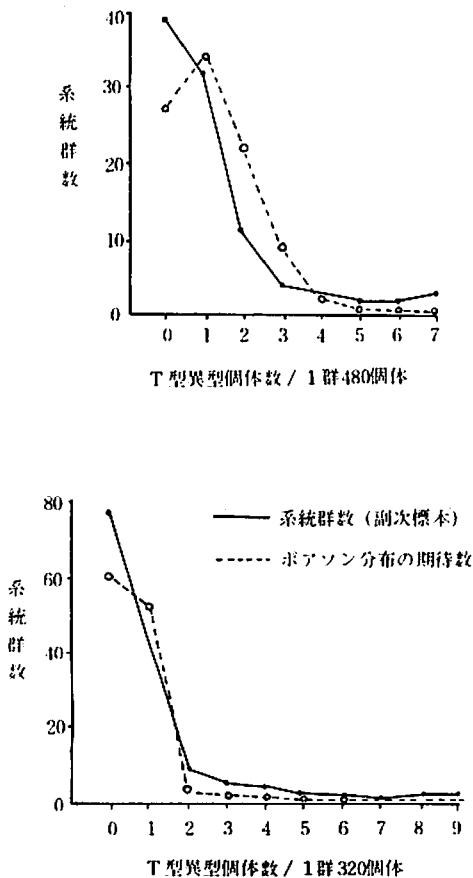
第15表 代表的T型系統群における程長の変異係数

系統群番号	F ¹⁵			F ¹⁶		
	系統数	平 均 変 異 係 数		系統数	平 均 変 異 係 数	
T T 91	7	5.65%		3	4.92%	
T T 17	6	5.31		3	4.80	
T T 22	13	4.91		3	4.91	
T T 33	12	5.30		6	5.86	
T T 75	20	5.20		20	4.78	
H—6—43	10	5.06		6	3.94	
正常型 (B15)	6	5.26		6	4.34	

統群の変異係数の平均値は、両世代ともに正常型に近い値を示している。とくに「H-6-43」の系統群は兩年とも正常型よりも低い変異係数を示した。変異係数の F_{16} に対する F_{15} 系統群の回帰による遺伝力は、 $h^2 g^2 = 0.6979$ となって非常に高い遺伝的連関を示した。このことは、T型異型の固定化がこれらの系統群では比較的容易であることを物語っている。もちろんこうなるまで、すでに3世代にわたる選抜が行なわれているが、前述の「H-6」群は最も早く固定されたものと思われる。

3) T型異型発生頻度の親子相関

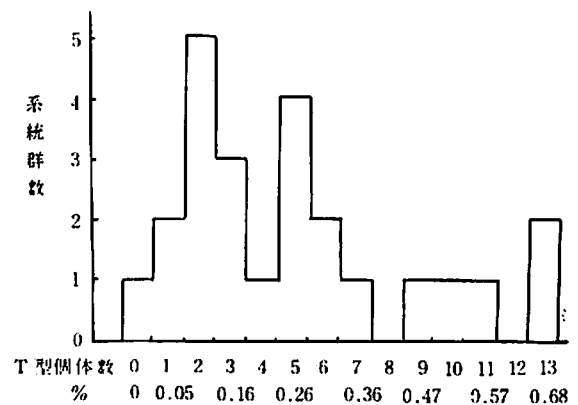
F_{16} の系統育成実験におけるT型個体発生頻度を系統群単位に図示すると第6図のようになる。



第6図 -a F_{16} 96系統群におけるT型個体の頻度分布
-b F_{16} 144系統群におけるT型個体の頻度分布

第6図によれば、T型個体の発生頻度は、0から発生個体数の多くなるにしたがって系統群数が極減し、ポアソン分布に類似するが Chi-square test の結果は、第6図-a, -b いずれの場合も、ポアソン分布の期待数よりも有意な隔りを示した。さきに F_{15} , 140系統についてポアソン分布にあてはまる例を示したが(第3図)1系統40個体という小集団における異型の発生(T型とD型を含めた)は、チャンスによってランダムとなることが考えられる。さらにT型異型の発生頻度が0.5%であるとすれば、第6図における系統群単位の個体数をもってしても、なお99%の信頼度で異型の発生を把握することは難しい。

F_{15} 以降の系統育成実験は、A, B, C 3家系24系統群として自殖を続けてきたので、この大系統群を単位にしてT型個体の発生頻度をみたのが第7図で、ここでは多発系統を除いた。



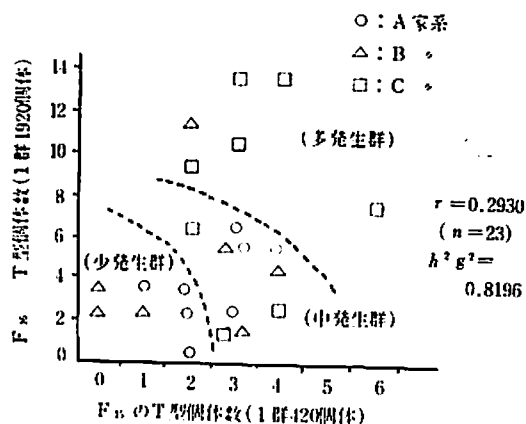
第7図 F_{16} 24系統群 (1群24系統, 1620個体) におけるT型個体発生頻度

第7図によれば、T型個体数は0~13、発生頻度は0~0.68%の変異を示し、むしろ正規分布に近いカーブを描いている。

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

つぎに、 F_{15} と F_{16} のT型個体出現数を23系統

群について調べると第8図のようになる。この場合も多発系統を含むB 9 群を除いた。



第8図 T型異型発生個体数の親子相関

第8図から、T型発生頻度に3つのグループが存在しうである。すなわち少、中、多発生のグループである。両世代間の発生個体数の相関は $r=0.2930$ となって、あまり高い関係ではないが F_{16} に対する F_{15} の回帰による遺伝力は $h^2 g^2 = 0.819$ となって、遺伝的に密接な関係が認められた。したがってT型異型の発生頻度に対して、多発生ないしは少発生両方向への選抜効果が暗示された。

また第8図から、A、B、C 3 家系別にT型個体の発生頻度をみると、一般にC家系に属する系統群に多発生のものが多く (C₂₄, C₁₃, C₁₉, C₂₂, C₂₃ の5系統群)、A家系に属するものは少発生のものが多い (A₂, A₃, A₅, A₈ の4系統群)。とくにA₈ 系統群は F_{16} の大集団においても、T型の発生が全く認められなかった。またB家系に属する系統群は少発生から多発生のグループに散在している。これらのことは第5表に示した各家系の母長の平均値、ないしは分散、および変異係数からみた集団の特性と、その次代に現われるT型異型の発生頻度とはほとんど無関係のように思われる。

5. T型異型の発生頻度に関する選抜

さきに系統育成実験の結果から、正常型「ホクエイ」の集団のなかには、T型異型の発生頻度を異にする系統群の存在が暗示されていたし、また

品種の純度を高める上からも発生頻度の少ない方向への、できれば異型を全く発生しない系統群の選抜が希望されていた。

1955年、 F_{13} において、T型異型の多く出現した系統群および発生が少なかった系統群をそれぞれ5系統群と6系統群選抜した。

1) 多発生に対する選抜

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

F_{15} では、11系統群、1群20系統1,400個体を単位として発生頻度を比較した。平均頻度は1.11%で最も多発生したのは「T₁-65」系統群で、68個体4.86%の高率を示した。これはこの群内の1系統「No. 169」が、いわゆる多発系統で70個体中48個体がT型であったことによる。また少発生の系統群は0.07%ときわめて低率であった。

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

第16表 T型異型多発生方向への選抜経過

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

(注) *は各世代の系統育成実験の基本集団

第16表によれば、最初7.50%と非常に高率を示した「T₁-7」群も、その後の発生頻度は漸減の

傾向を示した。また最初、正常型より低率であった「T₁-65」群は、F₁₅で4.86%と最高頻度を示したが、F₁₆では「T₁-7」群と同程度に減少した。正常型における発生頻度も世代とともに低下しているけれども、これらの選抜がT型個体の発生を累積的に高めることはできなかった。

もちろん、F₁₆までの結果は、いずれの世代でもN型にくらべてその発生頻度は高くなっている。とくにF₁₆では、T₁4系統群の平均発生頻度が2.04%となり、これら4群の集団が全体的にN型の発生頻度よりも1%以上も高められたことは無視するわけにはいかない。

2) 少発生に対する選抜

F₁₄では、24系統群1群5系統300個体を単位にして群間の比較を行なった。24群中T型個体を発生しなかったのは4群で、平均発生頻度は0.80%、変異の幅は0.00~2.33%であった。ここで無発生に3系統群を選抜した。F₁₅では13系統群、1群20系統1,400個体を単位とした。発生頻度の変異幅は0.07~0.93%で平均0.38%であった。ここで最も低頻度の1群を選抜した。F₁₆では4系統群、1群12系統840個体を単位とした。変異の幅は0.00~0.24%で平均0.09%と低率を示した。以上の選抜経過を示したのが第17表である。

第17表 T型異型少発生方向への選抜経過

系統群名	世 代	F ₁₃	F ₁₄	F ₁₅	F ₁₆
T ₀ -19	系 統 数	4	5	20	12
	個 体 数	160	300	1400	840
	T型個体数	2	0	1	0
	ク 発生率%	1.25	0.00	0.07	0.00
栽植された T ₀ 系統群	系 統 群 数	6	24	13	4
	平 均 発 生 率 %	0.63	0.80	0.38	0.09

選抜された「T₀-19」群は、当初 T₀6系統群にくらべると発生頻度の高い系統群であったが、以後選抜の効果が認められ、F₁₆ではT型個体の出現がなかった。第16表のN型の発生頻度にくらべると、栽植されたT₀の各系統群はF₁₄を除いていずれも低率に経過してきた。果たして選抜系統群「T₀-19」が、さらに後代においてもT型個体

を発生しないかは疑問である。またF₁₆の系統育成実験からも大集団でT型個体の出現しなかった「A8」系統群が見出されている。このことは少発生方向への選抜効果を高く評価しえないかもしれない。しかし、T₀系統群全体として低率化してきたことは選抜の効果を物語っている。なお「T₀-19」群は前述のように、T型少発生グループに属するものの多いA家系より派生していることは興味深い。

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

6. 成熟分裂の細胞学的知見

(この章は農林省東北農業試験場渡辺 好郎博士の実験による)

N型、T型および1954年北見支場より送付した正常型から盛岡試験地で発生した長桿B型の各5個体ずつ、幼穂を固定しPMCのM₁における染色体の行動を調査したところ、第18表のようになった。

第18表 PMC, M₁における染色体の行動

型		21n	20n +2t	19n +4t	
N	1—7	100	—	—	
	1—1	100	2	2	
	1—5	100	1	—	
	1—4	100	—	—	
	1—2	100	—	—	
B	6—2	100	5	—	他に mosaic 3細胞
	8—53	100	5	—	
	9—58	100	—	—	
	10—3	100	4	—	他に mosaic 3細胞
	5—9	100	5	—	他に mosaic 1細胞
T	5—6	100	4	—	
	5—1	100	2	—	
	5—2	100	2	—	
	5—4	100	—	—	
	5—7	100	—	—	

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

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

7. 論 議

同じコムギ類でも、オオムギの場合とコムギ、エンバクのような倍数性作物の場合では、生態型や異型の発生機構がかなり異なっている。倍数性作物でも固定不完全な場合、分離による品種の分化が考えられるし、また他品種の花紛や種子の混入も異型発生の1要素といえる。しかし HUSKINS⁽²⁷⁾ (1946) が示しているとおり、コムギやエンバクでは広い意味での突然変異が異型の発生に結びついていることが知られている。WALLACE et al.⁽⁴³⁾ (1955) はエンバクの1品種「Fulwin」で品種内に草丈、穂数、収量などの量的形質について、かなり広い変異性のあることを発見した。彼らは分離、混入以外に染色体異常による異型の発生が可能なことを暗示している。また MOREY⁽⁴⁷⁾ (1949) は「Clinton oats」が12%の異常を含むこと、最も普通の異常が正常のものより長程であることをのべ、細胞学的見地から異型発生の原因を考察している。

WATANABE⁽⁶³⁾ (1954) は極短程種である「小麦農林10号」から、長程の異型が4~6%発生する場合を細胞学的な面から追究し、染色体異常に関係あるとした。すなわち A, B および D ゲノム間の部分相同性による異親接合 (allo-syndesis) の結果と推論し、かかる異親接合を生ぜしめる因子が突然変異によって生じたものであろうとしている。さらに彼は meiotic index (正常花粉4分子の百分比) と一価染色体出現率を多数の小麦品種について調査し、細胞学的不安定性の型として (1) Univalent formation (2) Chromosome mosaics (3) Chro-

mosome fragmentation or collapsing の3つをあげ品種の純正維持上に細胞遺伝学的検討の必要性をのべている (渡辺⁽⁷⁰⁾ (1956a))。

「ホクエイ」の場合長年にわたる系統育成、とくに3世代自殖した種子を用いた試験結果から、異型の発生が自然交雑や他品種の混入によるものではないし、普通にいわれる形質の分離によるものでないことも明らかである。自然突然変異にくらべると異型の発生頻度がかなり高いこと、あるいは異型個体の次代に、母長に対して広い変異性がみられることは、単なる突然変異 (gene mutation or somatic mutation) の概念とは異なるものであると考える。さらに最も普通にみられる長程型異型の形態的特徴は、栽培品種にみられるものと同様であって、いわゆるスペルトイド突然変異とも考えられない。しかしごくまれには同一個体内では稈色や穂型のモザイクが観察される。

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

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

最近 Gorou⁽¹⁹⁾ (1957) は小麦品種「埼玉27号」

で長程、短程両型の異型の発生を認め、同じ長程型のなかにも秋播型と春播型のものがあって、秋播型の個体間には、稈長、出穂期に関して **polygenic variability** のあること、さらにそれらの個体間では、高温長日下での反応に差異のあることを明らかにした。このような量的形質に関する変異性が異型間に見られることは、異型の発生原因をますます複雑なものとしている。「埼玉27号」の1つの親「早小麦」には、石川²⁸⁾ (1934) によってスペルトイドの発生が見出されているが、また同一個体内に穂型、芒、稈色などのモザイクが、関係形質の分離系統あるいは固定系統から発現し、モザイク型の後代においては再びモザイク個体の発現しやすい傾向を認めている。こうした突然変異をおこしやすいという特性が、雑種後代にも伝えられるとすれば、「早小麦」を親とした「埼玉27号」、あるいは「小麦農林58号」を親とした「ホクエイ」にも異型が発生してもよいと考えられる。このような例は、著者らが行なっている小麦育種の過程でしばしば認められてきた。「小麦農林10号」を親とした育成系統「14 F, 189」は現在でもかなり高頻度で長程個体が出現するし、無芒、棍棒状の穂型を有する「本系275号」(小麦農林24号×北海195号)からは、長程型個体の折出ばかりでなく、種々の異型の発生が見られており、すでに10数年前から育種家を悩ませてきた。この「本系275号」を親とした多数の育成系統にも、その発生頻度に差異はあるが必ず長程型個体が発現している。その1例を示したのが第19表

第19表 育成系統における異型の発生

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

(注) * 1959年生産力検定試験の約4,000個体中に出現した頻度

である。

現在北海道の優良品種である「小麦農林8号」には短頂芒個体の出現があって、粒色もまた白→赤の変化を伴っており、また「小麦農林62号」からはやや長程で短頂芒個体が出現している。さらに北見支場の系統栽培において、主として東北、北陸地方の品種、例えば「小麦農林24号」、「小麦農林33号」、「小麦農林54号」、「アオバコムギ」、「ナンプコムギ」、「ユキチャボ」、「ヒツミコムギ」などからは毎年長程型を含めた異型個体が発見されている。コムギにおいては品種により異型の種類が異なっているとはいえ、多くの品種で同じような現象が知られている。HUNTER²⁶⁾ (1951) によれば、イギリスの小麦品種で、「Yeoman」「Holdfast」「Little Joes」「Steadfast」「Square heads master」「Wilhelmina」「Juliana」「Jubiligen」「Atle」などに稈長、稈色、芒に関する異型やスペルトイドの発生が認められている。しかしこれらの変異が発生する機構については、まだ十分な説明がなく遺伝的な原因であろうとしているが、これはコントロールできないことを指摘している。

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

古くより *Drosophila* には系統によって高い突然変異率を示すものが知られている。Demerec⁸⁾ (1937) により突然変異率を高める遺伝子の存在が推定されていたが、IVES²⁹⁾ (1950) も供試系統の中に突然変異率の著しく高い系統を発見し、それを突然変異率を高める遺伝子によるものとして説明

した。彼はこのような遺伝子を、**mutation rate gene** または **mutator** と名づけている。トウモロコシにおいても古くは **RHOADES**⁵⁷⁾ (1936, 1938)⁵⁸⁾ の *Dl* (dotted) - a_1 系についての知見があり、 a_1 対立因子が劣性の *dl* と共存するときは、低頻度の突然変異を起こすが、*Dl* が存在すると、**highly mutable** となることが知られている。**PETERSON**⁵⁹⁾ (1953) はビキニの原爆実験でえられた、**mutable pg** (pale green) 遺伝子座で、**mutability** を高める **En** (Enhancer) 因子を認めており **McCLINTOCK**⁶⁰⁾ (1951) は遺伝子の発現をさらに規制する特別な遺伝子系に関する卓越した研究の成果を報告した。これは2つの相互に作用する単位からなる、いわゆる **Dissociation-Activator** (*Ds-Ac*) とよばれる制御要素 (Controlling element) に関する論文である。

また彼女^{41) 45) 46)} (1953, 1956) は、*Ds-Ac* 系とは別に遺伝子作用を抑制する a_1^{m-1} -*Spm* (Suppressor mutator) に関する一連の研究を続けている。*Spm* の存在によって a_1^{m-1} 遺伝子座での作用が抑制され、存在しない場合には a_1^{m-1} 対立因子がある程度活性化する。そして *Spm* はその本性を失うことなく、かなり高頻度で移動することがわかった。これと類似した要素に **BRINK and NILAN**⁴¹⁾ (1952) および **BRINK**^{23) 24)} (1954, 1958) のいう *Mp* (Modulator) がある。これも規則正しく転位可能な因子で、**mutability** を調節する作用をもっている。

以上の諸説がコムギの異型発生原因として妥当か否かは現在明白な例証がなく、原因および機構についてはより一層の研究にまたねばならない。なおこれら以外に疑われる点は、蔬菜の **rogue** にみられる細胞質遺伝子説、あるいは **semi-allelic gene** の存在、**LERNER**⁴⁰⁾ (1954) のいわゆる **phenodeviants**、田中⁶¹⁾ (1954) のいう不安定遺伝子説との関係如何ということである。

次に本章でえられた知見にもとづき「ホクエイ」の原採種の問題にふれてみよう。正常型の「ホクエイ」の集団から約 0.5% の頻度で遺伝的 T 型異型を出現するとすれば、放任状態で栽培を続けるとき、毎代その頻度が高まっていくことは品

種決定当初より問題視されていた。一般栽培のなかにはかなり高頻度で発生する場合も散見されているが、これらの例の多くは「ホクエイ」が品種に決定されて間もなくか、あるいはそれ以前に配付されたものに端を発している種子にもとづく場合が多い。現在では秋播小麦の 80% も占められているから、他品種との混入の機会も少ないと思われるが、品種決定時においては異型発生の頻度が高かったばかりでなく、混入の機会も多かったにちがいない。第20表には、**original** な「ホクエイ」を農家に委託栽培し、30アール以上の大集団の中から任意に調査した場合の異型発生頻度を示した。

第20表 「ホクエイ」の無選抜集団における T 型異型の発生頻度

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

(注) * : 北見支場で T 型個体を除いた基本集団を近郊農家に委託栽培させ以後無選抜とした。

** : 過去6カ年2戸の農家で放任栽培したが、それ以前の経路は不詳、ただし10カ年以上は経過していない。

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

かに種子の更新をはかるならば、一般栽培における異型の発生を著しく低下させることはそれほど困難であるとは思われない。

最近、この種の異型は他作物にも発生しており、水稻（茅野ら⁷⁾ (1958)、大豆（後藤、未発表）の品種にもその例が見られており、ともに品種の純正維持の上からのみでなく商品価値を低下させるものとして問題視されている。一方、後藤¹⁴⁾ (1958) はトウモロコシにおいて、易変系 (mutable system) の利用による暫新な育種法を紹介しているが、他殖性ばかりでなく自殖性作物においても将来開拓されるべき分野であると考えられる。その場合の前提としてもこの種異型の本性、あるいは mutability の機構解明が早急に行なわれなければならない。

II 「ホクエイ」に出現する 異型の特性

前章においては、秋播小麦「ホクエイ」に現われる異型の原因が花粉や種子の混入によるものではないことを明らかにし、主として長程型異型の遺伝行動を追究して、染色体異常や体細胞突然変異とは関係のない遺伝子による変化であろうとした。同じ長程でも程長にかなりの変異性が認められるばかりでなく、形態的形質について種々の異型が発生することはしばしば観察され、とくに農家の大面積の栽培でその発生が著しかったが、遺伝的原因にもとづくかどうかの検討は加えられていなかった。またこうした異型が、実用形質についていかなる変異性を示すか？ 異型の発生頻度が高まるにつれ、収量は次第に低下し「ホクエイ」の多収性に退化が生じはしないであろうか？ あるいはまた、地理的環境を異にした場合、出穂期や播性の変異に差異のあることが大麦品種「細程2号」の地方系統で知られているが (Gorond¹⁶⁾ (1955)) 「ホクエイ」の場合も環境によって異型間の差が明瞭になったり、異型の発生頻度に差異が生じないであろうか？ これらの諸点について1956年以来若干の実験を行なって、異型の特性を明らかにしようとした。

1. 異型の分類

1) 正常型より出現した異型

1958年、2世代自殖をつづけた基本集団 F_{16} の24系統群576系統、46,080個体の中から多発系統を除いて、異型と思われる1,300個体を選抜した。これらの形態的特性を調べるとともに、1959年さらに全個体について次代検定を行なった。その結果親子ともに異型を示した215系統を分類すると第21表のようになった。

N型の形態的特徴は、程長が 93.7 ± 5.7 cm、穂長は 9.2 ± 0.9 cm (3系統180個体の平均) で穂型は紡錘状、無芒、褐桴、程やや太く強靱 (st)、葉色は濃緑 (G)、茎葉は非帯白性 (w) である。

第21表においては、程長をT、M、N'、Dの4型に区分したが、T型の程長は1系統10~20個体の平均値で、111~137 cmにおよび、M型では99~110 cmまでの変異を示した。系統平均値あるいは個体の程長は連続的変異を示すために、厳密にT、M型を区分することは困難であるが、概念的にはN型より約17 cm長程 (3倍の標準誤差に相当する) のものをT型、N型より約10 cm高く、T型との中間にあるものをM型として区別した。またN'型はN型と同じ程長を示しながら、ほかの形態的特徴によってN型と区別されるものである。前章において、D型発生の大部分は、環境変異にもとづくことの多いことをのべたが、 F_{16} の系統育成実験で、N型より約15 cm短程の23個体を選抜し、次代を検定したところ、この中の5系統のみが短程で、ほかの18系統はN型であった。D型の程長平均値は84~85 cmでN型よりも約10 cm短程であった。

T、M型では錐状、棒状の穂型がみられ、紡錘型から錐状へと変化したものが多かった。しかしN'型やD型では錐状の穂型はみられなかった。棒状あるいは棍棒状のものは系統内でヘテロの形で現われ、紡錘状または棒状個体と混在していた。「D~1」の棍棒状は棒状個体の中に数個体発見されたが、この系統は前代で棍棒状を示した個体で、個体の分けつ程ではそれぞれ穂密度を異にしていた。これらの分けつ穂を、穂別に次代を調べたところ、すべて「D~1」と同様、系統内

第 21 表 正常 (N) 型の次代に現われた異型の種類

型	穂型	芒	稈色	帯白性	稈	葉色	株の開閉	その他	系統数	型	穂型	芒	稈色	帯白性	稈	葉色	株の開閉	その他	系統数
T - 1	紡錘	無	褐	W	st	g			1	M - 6	紡錘	短少	褐	W	st	g	開		3
T - 2	〃	〃	〃	W	st	G			2	M - 7	〃	〃	〃	W	st	G			5
T - 3	〃	〃	〃	w	st	Cg			2	M - 8	〃	〃	〃	W	st	G	開		2
T - 4	〃	〃	〃	w	sl	G			1	M - 9	〃	〃	〃	w	st	g	開		1
T - 5	〃	短少	〃	W	st	g			9	M - 10	〃	〃	〃	w	st	g			2
T - 6	〃	〃	〃	W	st	G			9	M - 11	錐	無	〃	W	st	Cg			1
T - 7	〃	〃	〃	W	st	G	開		2	M - 12	〃	短少	〃	W	st				1
T - 8	〃	〃	〃	W	st	G		分けつ少	2	M - 13	〃	〃	〃	W	st		開		2
T - 9	〃	〃	〃	W	sl	g			2	M - 14	〃	〃	〃	W	st	G			5
T - 10	〃	〃	〃	W	sl	g	開		1	M - 15	〃	〃	〃	W	sl				7
T - 11	〃	〃	〃	w	st	g			8	M - 16	〃	〃	〃	W	sl	G	開		9
T - 12	〃	〃	〃	w	st	Cg			1	M - 17	〃	〃	〃	w	sl	G			12
T - 13	〃	〃	〃	w	sl	G			3	M - 18	〃	〃	〃	w	sl	G			1
T - 14	〃	〃	〃	w	sl	g			6	M - 19	棒	無	〃	W	st	G			1
T - 15	〃	〃	白	W	st	G			1										
T - 16	〃	長多	褐	w	sl	g			1	(N型)	紡錘	無	褐	w	st	G			
T - 17	錐	無	〃	W	st	g			1										
T - 18	〃	短少	〃	W	sl	g			3	N' - 1	紡錘	無	褐	W	st	G			2
T - 19	〃	〃	〃	W	sl	G			10	N' - 2	〃	短少	〃	W	st				3
T - 20	〃	〃	〃	w	st	G			6	N' - 3	〃	〃	〃	W	st	G			2
T - 21	〃	〃	〃	w	st	g			2	N' - 4	〃	〃	〃	W	st		開		1
T - 22	〃	〃	〃	w	sl	G			2	N' - 5	〃	〃	〃	W	st			分けつ少	19
T - 23	〃	〃	〃	w	sl	g			12	N' - 6	〃	長多	〃	w	st				3
T - 24	棒	短少	〃	w	st	g			1	N' - 7	〃	〃	白	W	st				1
										N' - 8	棒	無	褐	W	st	G			11
M - 1	紡錘	無	褐	W	st	g	開		2	N' - 9	〃	〃	〃	W	st	g			13
M - 2	〃	〃	〃	w	st	g			1										
M - 3	〃	〃	〃	w	st	G			1	D - 1	棒～棍棒	無	褐	W	sl	G			1
M - 4	〃	〃	〃	w	st	g	開		3	D - 2	紡錘	短少	〃	W	st				3
M - 5	〃	短少	〃	W	st	g			8	D - 3	〃	〃	〃	w	st				1

(注) 表中, W: 帯白性, w: 非常白性, st: 稈がやや太く強稈, sl: 稈が細く繊弱なもの, G: 濃緑
g: 淡緑, Cg: 鮮緑

で数個体が棍棒状を示した。このことは遺伝子突然変異というよりも染色体異常に関連するかもしれないが、詳細は未検討である。

N型の芒は完全に無芒ではなく、0.5cm から 1.0 cm 位の芒が穂の先端の部分に生ずることもあるが、その大部分は 0.3~0.5 cm の範囲のものが多。ただし芒長は環境によっても左右されやす

く、同一個体内の分けつ穂の芒長にも、しばしば多少の変異が認められている。ここでは、5 cm 以上の芒が穂の各部に生ずる場合を長多芒とし、1~2 cm の芒が穂の先端ないし上部に生ずるものを短少芒とした。一般に穂型が錐状のものに短少芒が多く、いわゆる「赤銹不知1号」に類似している。

白稈を示したものは、T型とN'型に1系統づつ見られたにすぎなかったが、これらの親個体ならびに系統内の全個体がすべて白稈を示し、この場合は劣性突然変異によるものと思われる。茎葉の全面が白粉の蠟質で被われる帯白性(W)と非帯白性(w)が区別されたが、この形質は生育時期や場所によってもその発現程度に差異が見られた。

「N'-1」と分類した型のものは、帯白性においてのみN型と区別されるが、この型のものは基本集団のうち、C家系の3系統群にも認められた。したがって、この「N'-1」が異型であるか分離であるかには疑問の余地がないわけではない。しかし上記の系統群以外から発生したT, M, N', Dの各型に多数の帯白性が見られることは、この形質もまた異型の対照として考えねばならな

第 22 表 多発系統の次代に見われた異型の種類

型	穂型	芒	稈色	帯白性	稈	葉色	株の開閉	その他	系統数	型	穂型	芒	稈色	帯白性	稈	葉色	株の開閉	その他	系統数
T-25	紡錘	無	褐	w	sl	Cg	開	穂首黒	3*	M-30	錐	無	白	W	sl				1
T-26	〃	〃	白	W	sl				2	M-31	〃	短少	〃	W	sl				1
T-27	〃	〃	〃	W	st				1	M-32	棒	無	〃	W	sl				5
T-28	〃	短少	〃	W	st				1	M-33	〃	短少	褐	W	st				1
T-29	〃	〃	〃	W	sl				1	M-34	〃	〃	〃	w	st				3
T-30	〃	長多	褐	W	st				6	M-35	〃	〃	白	W	st				4
T-31	〃	〃	白	W	st				3	M-36	〃	〃	〃	w	st				1
T-32	棒	無	褐	W	st				1	M-37	棍棒	無	〃	W	st				1
T-33	〃	〃	〃	w	st	Cg			5	M-38	〃	短少	褐	W	st				1
T-34	〃	〃	白	W	st				4	M-39	〃	〃	白	W	st				1
T-35	〃	〃	〃	W	st		開	穂首黒	1	N'-10	紡錘	無	白	W	st				1
T-36	〃	短少	褐	W	st				4	N'-11	〃	短少	褐	w	st			黄錆病弱	1
T-37	〃	〃	白	W	st				5	N'-12	〃	〃	淡褐	w	st				1
T-38	棍棒	無	褐	W	st				1	N'-13	〃	〃	白	W	st			黄錆病弱	1
T-39	〃	〃	〃	w	st	Cg			1	N'-14	〃	中中	褐	W	st				1
T-40	〃	〃	〃	w	st				1	N'-15	〃	長多	〃	W	st				1
T-41	〃	〃	白	W	st				1	N'-16	棒	無	〃	W	st			開	1
T-42	〃	短少	〃	W	st				1	N'-17	〃	〃	白	W	sl				1
M-20	紡錘	無	褐	W	sl		開	分けつ少	2	N'-18	〃	〃	〃	W	st				1
M-21	〃	〃	〃	w	sl				7	N'-19	〃	短少	褐	W	st				4
M-22	〃	〃	白	W	st				5	N'-20	〃	〃	〃	w	st				1
M-23	〃	〃	〃	w	st				1	N'-21	〃	〃	〃	w	st			穂首黒	1
M-24	〃	短少	褐	W	st				1	N'-22	〃	〃	白	w	st				1
M-25	〃	〃	〃	W	st				1	N'-23	棍棒	〃	褐	W	st				1
M-26	〃	〃	白	W	st				7	N'-24	〃	〃	白	W	st				1
M-27	〃	〃	〃	W	st				1										
M-28	〃	長多	褐	W	st				4	D-4	棒	短少	褐	W	st				2
M-29	〃	〃	白	W	sl				4	D-5	棍棒	無	白	W	st			晩熟	1

(注) 第1表と同一符号を用いたが、葉色は Gg (鮮緑) のみとした。

* 印は、本実験とは別な多発系統から出現した種類。

いであろう。また葉色に淡緑 (g) を示すものと鮮緑 (Cg) を示すものがあるが N 型の濃緑 (G) と区別したが、淡緑の判定は観察であるので明確を欠く場合が多く、とくに生育の時期や場所、時刻などによっても異なる結果を経験した。しかし鮮緑のものは、一見して N 型と区別され、出穂期の前後がとくに明瞭であった。

以上の形質以外にも、秆が強くやや太い (st) のものと、緩弱で倒れやすい (sl) いわゆる「赤錆不知 1 号」に似た slender type が区別され、株の開くもの、分けつ数の少ないものなどが観察された。これらの形質は、個体としての判定は困難であるが、系統単位に N 型とくらべると明らかな差が認められた。

2) 多発系統より出現した異型

F_{10} の系統育成実験では、T 型異型個体を多発した B 9 群の 2 系統から T 型個体を自殖によって選抜し、これらの後代 F_{17} を 1959 年 14 系統群 226 系統を栽植した。この中には第 21 表に示した異型の種類が多数存在したが、それら以外にも種々の異型が認められた。一括して表示すると第 22 表のとおりである。

第 22 表で新たに区別された種類は、穂型棒状ないし棍棒状のものが多く、さらにこれらは褐稈、白稈の 2 通りを示すものである。しかしこの種のものから長芒のものは出現しなかった。一般に錐状や紡錘状のものにくらべると、棒状あるいは棍棒状の穂型は固定しにくく、系統群ないしは系統内で種々の変異を示す場合が多かった。錐状あるいは紡錘状個体の次代系統中に、棒状や棍棒状個体が出現したり、褐稈個体から白稈あるいは白稈個体の次代系統中に数個の褐稈個体が出現したり、無芒個体から長芒を析出したりする場合がかなりの頻度で見られ、これらは系統内で種々の分離比を示した。第 22 表にはこのような分離個体もあわせて記してある。この表の「N'-12」で見られる淡褐稈は、白稈個体の次代系統中にわずかの個体に現われたものであり、「N-14」の中芒は芒長 3~4 cm の半芒 (half-awned) で、無芒個体の次代に散見されたものである。

1959 年はたまたま黄錆病の多発年であって、N

型では黄錆病の抵抗性が比較的高いことが判明したが、「N'-11」あるいは「N'-13」では著しく罹病性を示し、同じような系統はほかの実験に用いた多発系統の後代にも見出された。また「D-5」の晩熟として区別した種類は、N 型よりも出穂期が 5~6 日遅いばかりでなく、春季の起生が遅く草立ちが非常に遅れ、5 月中旬までいわゆる bush の状態をつづけた。このような系統は同一系統群の他の 2 系統にも観察された。「T-26」と「N'-21」は穂首に黒色のやや大きな斑点を示したもので、登熟期の後半に稈の緑色が褪色してから現われたものである。穂首に着色する例は、カナダの春播小麦品種にしばしば見うけられ、年によって発生程度を異にしているが、形態的品種の特性なのか病理的原因によるかは明らかでない。

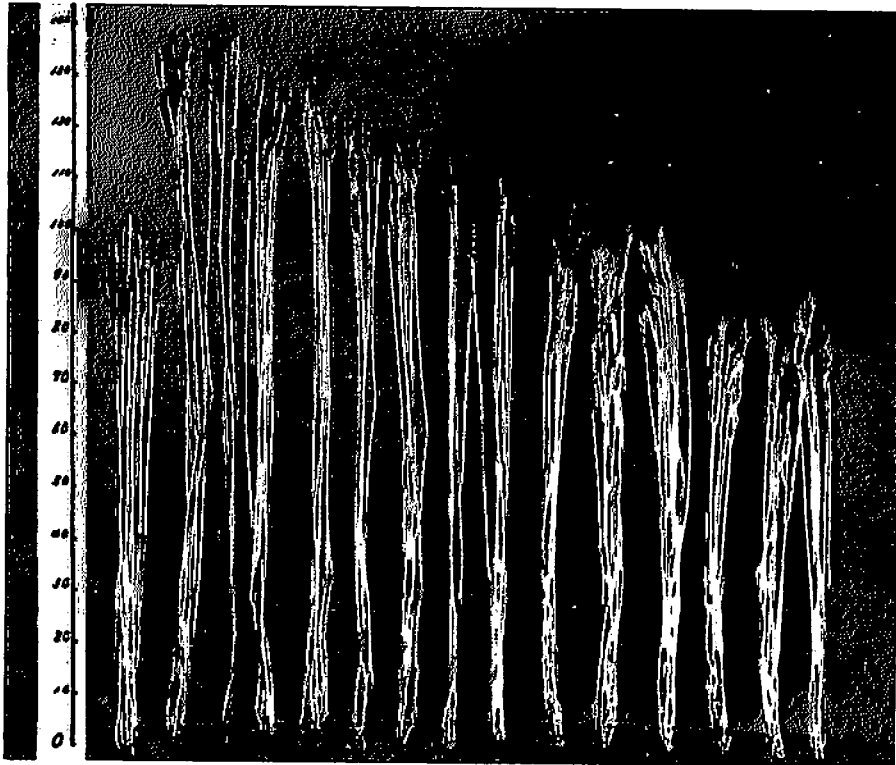
さらに興味あることは、1 系統約 80 個体という小集団でありながら、M 型の系統内に 1~2 個体の T 型が発生したり、系統として N 型と認められるものから M 型や T 型個体の出現が、かなり頻繁にみられたことである。このことは N' 型においても低頻度で見られたが、D 型の系統ではこのような例は発見されなかった。しかし D 型の場合は、系統数が少なかったことによるものか、あるいは D 型として稈長が固定されたものであるかは明らかでない。

第 21 表では、N 型より発生した異型の種類が、T 型 24、M 型 19、N' 型 9、D 型 3 を数えたが、多発系統の後代からは T 型 18、M 型 20、N' 型 15、D 型 2 となり、合計 110 種類の多数となった。第 21、22 表を通じて、穂型は分布率や穂密度の測定を欠き観察によって判定しているので、厳密な意味では正確度を欠くが異型の種類がきわめて多岐にわたること、そして多発系統の後代からは、N 型の次代に現われる種類の約 2 倍の異型を発生したことは注目すべき事実である。N 型の基本集団をさらに大規模にすればするほど、これから出現する異型の種類もさらに多くなるであろうが、わずか 2 系統の多発系統の子孫 3 世代間に現われた異型の多様性の方が、その発生頻度の点においてもはるかにまさっている。

このことは、多発系統が稈長に対して mutable

なばかりでなく、ほかの形態的形質に対しても豊富な変異性 (variability) ないしは不安定性 (unstability) を有するものと考えられる。

代表的な異型の種類を写真で示したのが第9図である。



第9図 「ホクエイ」に出現した代表的な異型の種類
左端N型、これより右へ5個体T型、3個体M型、3個体N'型、3個体D型の順となり、
・ 稈色、芒、穂型の変化がみられる。

2. 異型と正常型の比較

1) 出穂に対する反応

(1) 出穂期の変異

1959年、前述の多発系統の後代220系統について出穂期をみると、その平均値は6月18.6日、変異の幅は6月15日から23日の9日間におよんだ。一方同一圃場のN型220系統の平均値は6月17.3日で分布の幅は6月16日から21日の6日間であった。つまり異型の出穂期は平均やや遅いけれども、N型よりも変異性に富むことが認められる。しかし上記多発系統は形態的にも未固定系統を多く含んでおり、個体の出穂日にはなお多くの変異が存在することが考えられる。そこで個体別に行なった調査例を示すと第23表のとおりである。

これは、1956年普通に秋播きしたN型とT型各1系統群について、個体の出穂日を系統ごとに示

したものである。ここで「T T-75」群は第21表の「T-2」に相当する異型であるが、系統間で穂型に変異が認められていた。出穂日の平均値ではT型が3日遅く、分散では系統群としてみた場合大差は認められないが、各系統群の分散はT型でよりもN型でやや大きい。しかし系統間でみられる分散の変異はむしろT型で大きかった。

さらに両型の出穂反応の差を詳しく見るために、1957年稈長のほぼ固定しているT型（「T T-22」「T T-33」「T T-75」群の1系統づつを混合）とN型（A家系No.6, 7の2系統を混合）の催芽種子を、それぞれ0, 30, 40, 50日間低温処理を行ない、4月21日に播種して出穂日を個体ごとに調査した。無処理では両集団とも出穂しなかったが、30日処理ではT型にのみ1個体出穂を見た。40日、50日処理の出穂日の変異は第10図のとおりであ

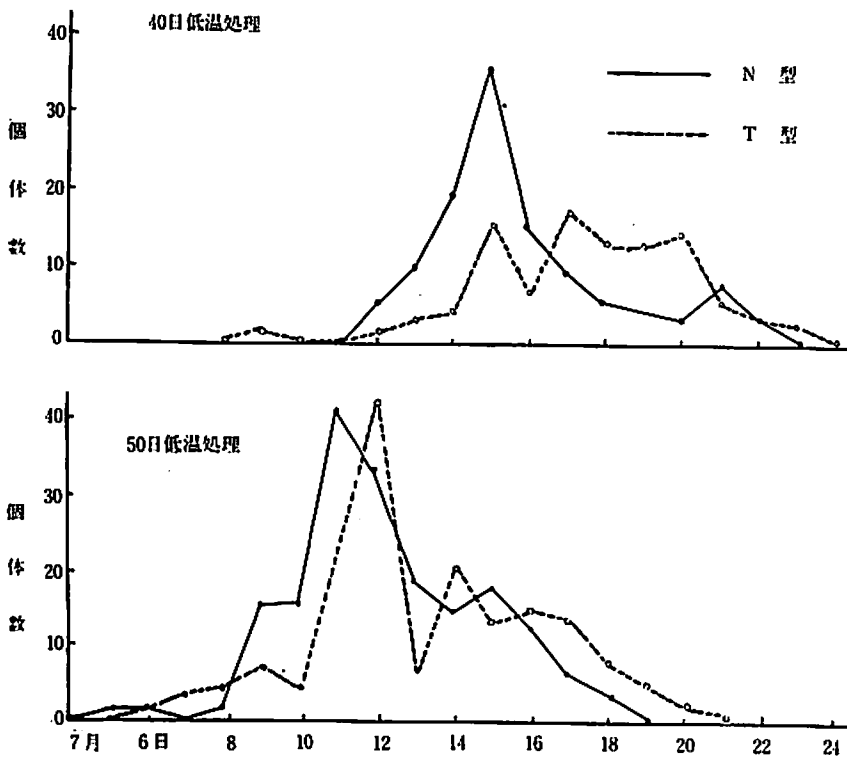
第23表 N型, T型1系統群における出穂日の変異

型	系統群番	系統番号	出穂日(6月)									個体数	平均値	分散
			13	14	15	16	17	18	19	20	21			
N	23	133	7	12	10	15	6	4	8	—	—	62	15.7	3.52
		134	8	12	9	15	5	1	7	—	—	57	15.5	3.32
		135	5	29	11	18	5	—	5	—	—	73	15.1	2.31
		136	4	21	8	17	5	4	12	—	—	71	15.8	3.64
		137	8	21	16	15	11	2	3	—	—	76	15.2	2.20
		138	9	18	13	18	6	11	1	—	—	66	15.0	1.75
		計	41	113	67	98	38	22	36	—	—	405	15.4	2.83
T	T T 75	454	—	—	—	2	3	14	20	14	—	53	18.8	1.07
		455	—	—	—	—	5	22	15	6	3	51	18.6	1.01
		456	2	5	7	4	20	15	9	3	1	66	17.1	3.53
		457	—	—	—	1	7	26	19	7	5	65	18.6	1.24
		458	—	1	—	—	15	19	18	10	4	67	18.5	1.68
		459	—	1	—	—	9	18	9	6	2	47	18.2	1.57
		460	2	1	3	5	14	20	3	7	3	58	17.6	3.61
		計	4	8	10	14	73	134	93	53	18	407	18.2	2.22

る。

第10図によれば、50日低温処理ではT型が平均値において約1日遅く、全体としてやや晩生に傾いているけれども、おおむねN型とよく類似した変異を示している。しかし40日低温処理のT型では、平均値で2.2日遅く分布幅が4日広く、分散もまた大きくなっている。

コムギの出穂には純粋早晩性と秋播性の2つの生理が関与することはよく知られている。北見における通常の秋播栽培では、約120日以上低温短日ないしは暗黒条件下におかれているから、秋播性はすでに融雪期以前に消去され、播性に関する個体間の差は失われているであろう。さらに融雪後ただちに長日処理をうけることとなる。したがって光週反応あるいは感光性に関する差異が減少され、出穂期における個体間に残された差異は純粋早晩性と環境変異の差にのみもとづくものとなるだろう。しかるに低温処理40日くらいでは秋播性を完全に消去するわけにはいかないから、こ



第10図 N型, T型の低温処理による出穂日の変異

の場合の出穂反応は残存秋播性にもとづく部分の多いことは当然である。

これらのことからT型とN型には出穂に関してその純粋早晩性と秋播性程度に差異のあること、とくにT型ではこれらの変異性の大きなることが認められる。

(2) 出穂期と稈長の関係

F₁₅ の B 9 群「No. 50」「No. 52」の 2 系統に由来する F₁₆ 多発系統 57 と、同じく F₁₅ の系統育成実験から出現した N' 型 (主として稈色、帯白性、粒質で N 型と異なる) F₁₆ 42 系統について、1958 年秋播栽培における出穂期と稈長を調査した。その結果を第 24 表に示した。

第 24 表 秋播栽培における系統の出穂期と稈長

型	系統数	出穂期(6月)		稈長 (cm)		出穂期と稈長の相関係数
		平均値	分散	平均値	分散	
T	57	19.4	2.57	117.9	83.53	-0.1521
N'	42	20.0	0.89	88.8	15.57	0.3099*
N	57	19.6	1.04	89.8	6.91	0.5187***

第 24 表における T 型 57 系統の中には、いわゆる M 型に属する 13 系統が含まれていた。また N 型の 57 系統は、近接して栽培されていた F₁₆ 系統育成実験 IV ブロックの 144 系統から任意に選んだものである。出穂期の平均値はどの型もきわめて類似しており、各系統の分布の幅も 5~6 日で T 型が 1 日広くなっているにすぎなかったが、出穂期の分散では T 型が明らかに大きかった。

稈長では平均値、分散ともに T 型が大きく、N 型の分散はきわめて小さく、変異係数も 2.4% にすぎなかった。これにくらべると N' 型の稈長の分散はやや大きかったが、出穂期と稈長の相関係数はともに有意性を示し、N' 型よりも N 型において高い正の連関がみられた。分布の幅や分散のせまい両形質にこのような高い相関を示すことは、polygenic な連関として興味深い。

しかし T 型においては $r = -0.1521$ で両形質の間にはほとんど関係が認められなかった。この関係は M 型を区分した場合にも同様で、おそらく長稈型の異型には、出穂の早晩性に関して広い変異性を有するため、同じ長稈系統の中にも早晩両

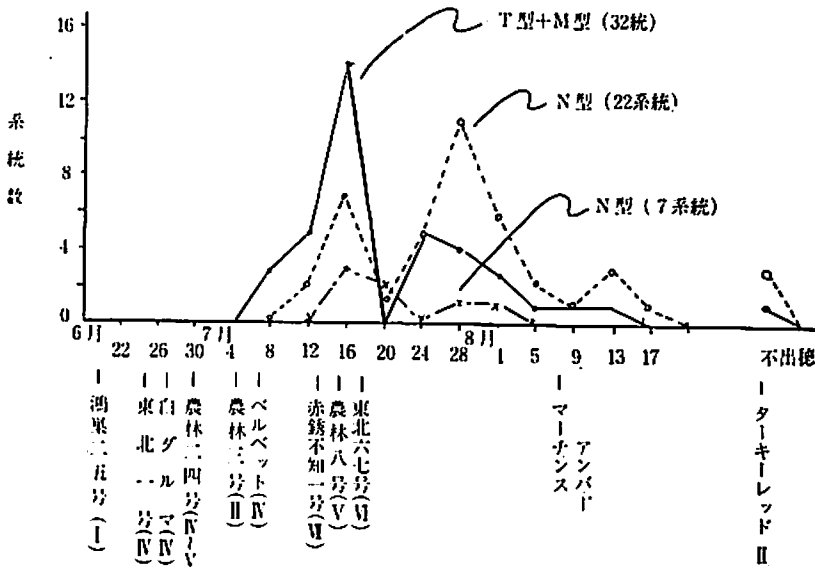
方のものが含まれているのか、あるいはこれらの多発系統が形態的にばかりでなく、早晩性についてもヘテロの状態にあったため、稈長の平均値や出穂期に歪みが生じたのかもしれない。このことを確かめるために、これらの多発系統から形態的に異なる特性を有する 15 系統を選抜し、1959 年 F₁₇ で 15 系統群として栽培した。この中から稈長が T 型を示し、ほかの形態的特性において代表的な異型を示し、比較的ホモと認められた 13 系統について、出穂期と稈長の相関を求めると、 $r = 0.5534^*$ となって有意な正の連関が認められた。また F₁₆ の系統育成実験で発見された M 型多発系統の次代、F₁₇ の M 型 47 系統についてみると、 $r = 0.9832^{***}$ となってきわめて高い正の連関が認められた。

これらのことから、一般的には稈長の高いものほど出穂期が遅いという関係が T, M, N', N 型の各型について存在するものと思われる。

(3) 秋播性程度と稈長の関係

前項で供試した系統中、T 型 27, M 型 9, N' 型 22, N 型 7, その他「ホクエイ」の組合せ親ならびに参考品種を用い 1 系統 20 粒の催芽種子を 40 日および 50 日間低温処理を行ない、1958 年 4 月 25 日 2 粒ずつ点播、後に間引いて 1 本立てとした。1 系統 10 個体について出穂調査を行なった。40 日低温処理の出穂始めを図示すると第 11 図のようになる。

40 日間の低温処理で出穂しなかったのは、「Turkey Red II」と、T 型では「No. 24」、N' 型では「No. 92」「No. 93」「No. 119」の 3 系統で「Martins amber」は 1 個体のみ出穂した。50 日間の低温処理では、「Turkey Red II」のみが不出穂で、「Martins amber」は出穂期にはいたらなかったが 3 個体の出穂を見た。そして T, N', N 型の各系統はすべて出穂期に達したが、出穂揃いとなるまでかなりの日数を要した系統が多かった。この 50 日処理の出穂始めと、秋播栽培の出穂期との間には、T 型と M 型をこみにして、 $r = 0.3690$ ($n=28$)、全体をこみにすると、 $r = 0.2956^*$ ($n=59$) と有意な正の相関が認められた。これに反し 40 日低温処理の出穂始めと秋播栽培の出穂期



(注) 品種名の()内は秋播性程度の分級を示し、柿崎・鈴木(1937), 麦類品種一覧(1959)によった。

第 11 図 40日低温処理における出穂始めの頻度分布

との間には、T型とM型をこみにして $r = 0.1465$ ($n=27$), 全体で $r = 0.0750$ ($n=55$) となって、ほとんど関係が認められなかった。このことは50日の低温処理では純粹早晩性による出穂現象に近いが、40日の低温処理では、残存秋播性に左右された出穂反応を示した純粹早晩性とは独立した特性であって、秋播性程度を示す指標の1つであると考えられる。「ホクエイ」の組合せ親(「赤錆不知1号」, 「東北67号」, 「白達摩」, 「Velvet」, 「東北1号」, 「Martins amber」, 「Turkey Red II」)と参考品種の合計12品種について、柿崎・鈴木³¹⁾(1937)および麦類品種一覧⁵⁰⁾にもとづいた、秋播性程度の分級と低温処理の春播栽培による出穂反応との間には次の相関関係が認められた。

40日低温処理の出穂始め: 0.8496^{***}

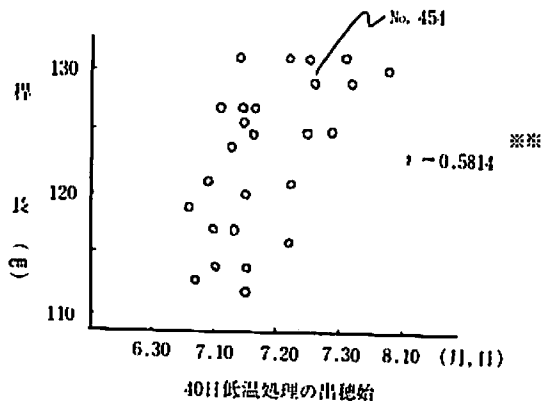
50日低温処理の出穂始め: 0.4049

つまり、40日低温処理の出穂始めは秋播性程度をよく示した。

第12図によれば、頻度分布は2頂曲線を描いており、1つのモードは「赤錆不知1号」と一致

し、ほかの1つはこれよりも約10日遅いところにあった。したがって異型の約半数、N型の数系統もまた「赤錆不知1号」よりも高い秋播性を示すことが考えられるし、また異型が秋播性について広い変異性を有するものと思われる。

そこで秋播栽培における稈長の系統平均値と、低温処理40日春播栽培による出穂始めとの相関



第 12 図 T型異型の秋播性程度と稈長

を調べたのが第12図である。

第12図からT型の伸長は40日低温処理の出穂始めとの間に高い正の連関が認められる。同様にして各型ごとの相関係数(r)を求めると、次表に示すように、N'型を除いてM、N型にはかなり

		n	r
全	体	53	-0.1414
T	型	26	0.5814**
M	型	6	0.7652
N'	型	14	0.2364
N	型	7	0.8652

高い関係がみられた。しかし全体をこみにした場合には何らの関係も存在しなかった。また、T型とM型、N'型とN型をこみにしてそれぞれ相関を求めた場合にも、関係は低くなるかあるいはほとんど無関係となった。このことは伸長で区別されるT型、M型の異型が、秋播性程度との関連性からみても、異なるカテゴリーによる異型であり伸長以外の形態的形質で区別されるN'型もまた同様に独立した1群の異型と思われる。

2) 耐 冬 性

1958年、N型と最も普通にみられるT型の「H-6」系統群(第21表の「T-17」に相当する)について耐寒性を検定した。検定方法は地表露出法(1954)³⁶⁾により(-)25.0°Cに約30分間、栽植個体をさらし、春季凍害による被害度と生存株歩合を調べた。1956年9月25日播種、1区20個体、6回

反復の乱塊法とした。調査の結果は第25表のとおりである。

第25表 凍害による被害度と生存株歩合(arc sin $\sqrt{\%}$)

	型	1	2	3	4	5	6	平均	F
被害度	N	60.9	57.4	63.9	53.8	51.8	58.6	57.7	3.38 ^{n.s.}
	T	59.3	75.5	68.5	54.2	61.7	60.3	63.3	
生存株歩合	N	58.3	67.5	58.2	90.0	80.5	65.6	70.0	7.49*
	T	43.4	46.7	53.1	73.3	62.3	62.9	57.0	

この表によれば、被害度は有意な差を示さなかったが、生存株歩合ではN型が有意にT型よりも高かった。したがってこの種T型の耐寒性は、N型にくらべやや劣るものと考えられる。しかしこの実験は1年のみであるし、また異型の中には耐寒性ないしは耐冬性についても、秋播性と同様におそらく多くの変異性を有するものと思われ、詳細は他日の研究にまきたい。

3) 実 用 形 質

Iで示したように、放任栽培をつづけるときは、集団中に占める異型の割合が次第に高まってくる。かかる場合の実際栽培に当たって心配されることは、正常型の「ホクエイ」にくらべて収量が低下するのではないかということである。もちろんN型とT型が混植されるとき、これらの間に競争力が働くであろうし、また実際的にはN型に対して、T型の混植率による収量の比較が重要かもしれない。ここではN型とT型について単植し

第26表 生育ならびに収量調査(1958年)

試験 番号	系 統 群 番 号	異 型 の 種 類	出穂期 月 日	成熟期 月 日	伸長 cm	穂長 cm	穂数	10a 当り (kg)			子実 歩 合 %	収量 歩 合 %	100g 粒 重 g	千粒重 g	品質
								総重	穂重	子実重					
1	T-22	T-20	6.19	7.24	119	8.7	91	957	533	336	35	74	796	46.7	上
2	T-33	T-13	19	25	113	8.4	106	1,089	616	376	35	83	790	43.0	上下
3	TT-75-1	T-6	19	25	112	8.4	107	1,047	582	403	39	89	782	41.0	〃
4	TT-75-6	〃	21	27	110	8.2	97	1,028	544	401	39	89	769	40.4	〃
5	TT-75-13	T-36	23	28	108	7.3	90	957	544	331	35	73	759	42.5	〃
6	TT-75-14	T-6	20	25	111	8.1	101	987	533	381	39	84	773	43.0	〃
7	TT-75-17	〃	18	24	109	8.8	92	1,047	586	382	37	84	778	38.7	〃
8	T1-169	M-2	19	24	103	7.8	103	1,078	502	437	41	97	782	40.5	〃
9	N 型		19	24	98	9.0	102	1,108	575	453	41	100	753	42.4	〃

* 第1, 2表の分類による。

た場合の実用形質を比較した。

(1) 1958年

1957年、T型系統の選抜実験で、秆長について比較的固定度の高かった3群7系統と、T₁型(T型個体を多発生する方向への)選抜実験で発見された多発系統「T₁-169」の8系統を用い、普通栽培で比較試験を行なった。播種期は1957年9月20日、1区8.25m²、乱塊法3反復とした。試験の成績は第26表のとおりである。

これらのT型系統間では、形態的形質ばかりでなく、総重、秆重、子実重、1ℓ重、千粒重、などの量的形質にも差異が認められる。子実重では統計的に有意性はなかったが、「T₁-169」を除く

ほかの系統は、N型よりも10~30%の減収を示した。

(2) 1959年

前年にひき続き、「TT-22」、「TT-33」、「TT-75」群に由来する10系統のほかに、同じくT型選抜実験の「TT-92」、「TT-17」群の後代2系統、「T₁-169」群の次代および1956、1957両年にわたる正常型「ホクエイ」の2次選抜の結果、多収と認められた「C110」を加え、合計15系統とN型と比較した。播種期は1958年9月15日、1区8.25m²、普通栽培の乱塊法4回反復とした。試験成績は第27表のとおりである。

第27表 生育ならびに収量調査(1959年)

試験番号	系統名	系統番号	群号	異型の分類 ¹⁾	D) 出穂期		止		葉長 ²⁾	葉幅 ³⁾	葉型 ⁴⁾	黄銹病 ⁵⁾	倒伏 ⁶⁾	節間長 ⁷⁾	節数	穂長 ⁸⁾	10 a 当り (kg)			歩実重 ⁹⁾	収割量 ¹⁰⁾	一ℓ重 ¹¹⁾	千粒重 ¹²⁾	種子率 ¹³⁾	品質
					月	日	cm	cm									cm	cm	総重						
1	5801	T T	-92-5	M—	7	6.16	7.29	16.9	1.20	7.1	17	多	123	47	9.0	108	1.097	642	328	30	88	784	40.1	79	上
2	5802	T T	-17-3	T—	37	16	26	17.9	1.23	6.9	46	中	145	53	7.5	104	1.147	650	321	28	86	773	41.7	73	上下
3	5803	T T	-22-14	T—	20	17	29	21.8	1.30	6.0	14	多	131	52	9.3	111	1.176	730	328	28	88	774	41.8	66	〃
4	5804	T T	-33-2	T—	13	14	25	16.6	1.05	6.3	3	甚	142	54	8.1	109	957	586	292	31	78	787	39.9	92	上
5	5805	T T	-75-1	T—	6	17	26	21.3	1.25	5.9	6	〃	152	61	9.5	117	1.297	1,009	389	30	104	789	38.0	62	〃
6	5806	〃	〃	〃	〃	18	27	20.3	1.35	6.7	17	〃	141	58	8.5	106	1.230	748	360	29	96	771	39.1	60	〃
7	5807	〃	〃	〃	〃	17	26	18.6	1.28	6.9	7	無	142	55	8.2	121	1.277	723	438	34	117	777	37.9	74	〃
8	5808	T T	-75-6	〃	〃	15	26	17.4	1.23	7.0	22	〃	141	55	8.8	89	1.103	667	345	31	92	778	39.0	69	〃
9	5809	〃	〃	〃	〃	16	26	17.6	1.15	6.5	8	多	141	56	9.2	105	1.003	600	294	29	79	807	37.7	35	上下
10	5810	T T	-75-13	T—	36	19	27	20.2	1.33	6.6	6	無	148	57	8.6	97	1.216	735	364	30	97	773	35.8	87	上
11	5811	〃	〃	〃	〃	17	26	20.4	1.28	6.3	8	〃	143	54	8.4	98	1.091	703	304	28	81	769	40.7	72	〃
12	5812	T T	-75-19	T—	13	18	27	21.6	1.28	5.9	1	甚	149	63	9.7	112	1.220	772	339	28	91	771	36.1	91	〃
13	5813	H-6-39-1	T—	22	16	25	18.6	1.18	1.18	6.3	1	〃	146	58	9.4	108	1.136	721	285	25	76	774	37.8	53	上下
14	5814	T ₁ -169	〃	〃	14	26	16.7	1.40	1.40	8.3	1	微	128	46	8.2	124	1.151	670	416	36	112	791	39.2	62	上
15	5815	C-110	〃	〃	15	28	16.0	1.23	1.23	7.6	4	無	111	45	8.8	106	1.070	518	390	36	105	792	42.4	44	上下
16	N型	〃	〃	〃	15	28	17.3	1.23	1.23	7.1	2	〃	115	44	8.9	122	1.097	615	373	34	100	773	40.4	52	〃

(注) 1): 第1, 2表の分類による。2): 葉長/葉幅×100を以て示す。3): 穂首より最終節までの長さ。

第27表によれば、T型各系統の節間長は52~63cmの変異を示し、N型にくらべ7~18cm長くなっている。秆長の差の大部分は、最後の節間によって支配されることがわかる。これにくらべM型では、秆長がN型より約10cm長秆であるにかかわらず、節間長の差はきわめて少ない。また「TT-75」群に由来する5系統では、止葉の葉

身が3cmも長くなっているが、葉幅の差は少なく葉型指数は小さい。したがって止葉は細長くなっている。

T型系統間には黄銹病の発生程度にも顕著な差異がみられ、N型と同様に抵抗性を示すものから、発生程度46%と罹病性を示す系統が存在し、「TT-75」群に属する系統間にも1~22%まで

の変異がみられた。なお、稈の繊弱な (sl) あるいは稈の太い (st) 型の系統にも倒伏するものがみられ、同じ (st) 型でも長稈のものほど耐倒伏性は低下した。

T型では一般に総重、粒重においてN型にまさったが、子実重歩合が低いため子実重は低収のものが多く、有意に減収を示したものの5系統、有意性のないもの8系統、有意に多収を示したものは「5807」の1系統であった。なお、前年かなり多収を示した「T₁-169」(5814)も有意に近かった。また1立重、千粒重などにおいて前年同様多くの変異がみられ、とくに硝子率においては35%から92%までの系統間差異が認められ、N型にくらべ著しく硬質で、硝子率90%を示すものが3系統存在した。

2カ年にわたった以上の試験結果からT型異型には、実用的形質に対しても多くの変異性が存在することは明らかである。とくに収量の点では多数のT型系統がN型よりも劣る傾向がみられた。このことは異型発生頻度の高い放任集団では、次第に低収の方向に推移することが予想され「ホク

エイ」の多収性に退化がおきる可能性を暗示させるものである。しかし第27表の「5806 (北成71号)」あるいは「5814 (北成72号)」のようにN型よりも多収で、粒質もすぐれた系統も存在する。もちろんこれらの系統は数少ないけれども、多数の異型の中には実用的に有望な系統の含まれることが今後とも期待される。上記系統はなお検討を繰返す必要があるが、とくに「5814 (北成72号)」が多発系統より派生したことは、多発系統が収量のよる量的形質に対しても mutability を示したものと考えられるし、このような多発系統の育種的な直接の利用価値を示すものと思われる。

3. 異型発生と地域との関係

異型の発生が環境条件によって差異があるかどうか、あるいは異型の特性が環境によっていかに表現されるか。もしもある環境で最もよく異型の特性が発現されたり、異型の発生が多かったりするならば、そのような環境条件を与えることによって異型の実態がよく把握されるばかりでなく、異型発生に対する選抜ないしは淘汰を強力に行ないうるであろう。

第 28 表 3 地域における T 型、N 型の生育調査

型	系 統 番 号	鴻 巣 ¹⁾			盛 岡 ²⁾			北 見 ³⁾			他 長 (cm)			他 数		
		$\bar{x}$	s^2	c. v.	$\bar{x}$	s^2	c. v.	$\bar{x}$	s^2	c. v.	1)	2)	3)	1)	2)	3)
N	No. 133	105.4	17.36	3.96	—	—	—	92.2	55.21	8.11	11.1	—	9.8	19.7	—	12.8
	134	—	—	—	101.0	28.05	2.61	93.7	23.00	4.97	—	10.9	9.7	—	21.1	12.0
	135	107.0	24.31	4.61	92.2	110.40	11.38	97.2	47.58	7.09	11.5	10.2	9.8	18.1	16.5	11.2
	136	108.3	8.57	2.70	96.6	38.35	6.39	95.9	47.68	7.18	11.4	10.6	9.3	17.2	—	11.6
	137	101.1	26.16	5.05	101.7	50.00	6.93	95.3	32.74	6.02	10.3	10.6	9.5	16.5	—	12.5
	138	101.8	27.92	5.18	100.9	22.36	4.66	94.0	46.37	7.18	10.3	10.5	9.7	17.1	—	11.9
T	No. 404	120.1	39.68	5.23	—	—	—	119.6	18.68	3.61	10.6	—	9.9	19.6	—	15.9
	411	130.0	24.74	3.81	—	—	—	130.4	25.00	3.83	10.8	—	10.1	11.3	—	12.6
	412	122.0	180.40	11.00	—	—	—	130.6	42.16	4.97	8.6	—	10.3	12.6	—	14.6
	417	116.4	20.21	9.10	—	—	—	128.5	30.26	4.28	9.9	—	9.4	13.4	—	13.1
	454	120.3	42.68	5.41	122.3	141.50	9.71	126.0	17.05	3.28	11.1	9.8	9.6	14.7	21.1	10.2
	422	—	—	—	132.7	34.58	4.43	121.3	84.89	7.59	—	10.2	9.2	—	19.8	15.0
	433	—	—	—	134.5	126.37	8.34	124.0	25.47	4.07	—	11.1	9.4	—	18.2	14.7
	436	—	—	—	127.5	108.16	8.45	131.6	40.36	4.83	—	11.4	9.3	—	20.1	15.3
	438	—	—	—	119.3	163.84	10.70	130.4	43.79	5.08	—	11.1	9.9	—	18.6	12.9

(注) 各系統20個体の測定値による。

ここでは地理的環境条件を異にする3地域で異型発現の比較を行なった。すなわち関東東山農業試験場(鴻巣市)と東北農業試験場盛岡試験地(盛岡市)ならびに道立農試北見支場(北見市)の3カ所において1957年に実施したものである。供試材料は F_1 N型のC家系No. 23の1系統群500個体, T型2系統群500個体, このうち鴻巣では「TT-22」群の4系統, 盛岡では「TT-33」群の4系統で, 前年いづれも自殖した種子を北見と等分した。ただし採種量の関係から3カ所で共通な系統はN型, No. 135, 136, 137, 138の4系統, T型では, 「TT-75」群のNo. 454の1系統のみであった。

1) 特性の比較

3カ所で共通な調査形質について一括とりまとめると第28表ようになる。これらの形質以外に注目された形態的形質中, 3場間に差異の認められたものは, 鴻巣における叢性, 春季の分けつ状態, 盛岡では止葉の葉色などについてであった。

盛岡, 北見での叢性はN型, T型ともに匍匐型を示したが, 鴻巣ではT型のNo. 404とNo. 412が匍匐型と中間型の中間を示した。寒さのきびしい北見では, 秋季の叢性は中間型を示すが, 根雪直前となると匍匐型を示すようになって, 異型間の叢性はほとんど差異が認められない。この点暖地の鴻巣では低温による叢性の反応がよく現われたものと思われる。また春季の分けつは鴻巣において, T型よりN型で多く観察されたが, 盛岡や北見ではそのような差は認められなかった。また盛岡では, 止葉の色についてT型に淡緑色を呈した縞状が全系統について見られた。これはN型系統中にも多少みられたがその差はわずかで, T型にはっきり見うけられ, 葉が軟かく垂れ下がった状態を示した。葉色が淡く葉身が長く, また葉幅の広い系統では, たまたま葉が垂れ下がることは北見でも観察されていたが, 葉身に縞が見られるようなことはなかった。T型, N型各6系統について, 止葉を比較すると次表ようになる。これは各系統20個体につき出穂期に測定した。すなわちT型では葉長が長く分散が著しく大きい。このことは止葉の形態についてもかなりの変異を含む

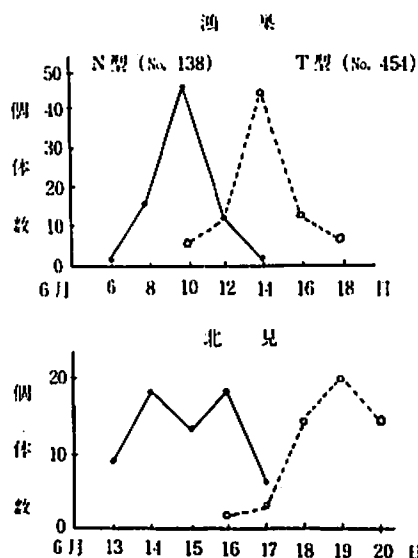
	T 型		N 型	
	$\bar{x}$	s^2	$\bar{x}$	s^2
葉 長(cm)	23.1	10.25	20.1	1.97
葉 幅(cm)	1.31	0.0053	1.38	0.0007
葉 型 指 数	6.7	0.0051	5.7	0.0143

ことを意味しているが, 葉型指数が小さく, 葉身は細長くなり, かかる止葉の形も異型の特徴を示すものと思われる。

出穂期について3地域の比較をすると, N型系統間では差異がみられなかったが, T型系統間では鴻巣, 盛岡でN型より1~2日早いものから1~6日遅いものが発見され, 北見ではN型と同じかあるいは4日遅いものまでがみられた。共通系統におけるT型とN型の出穂期の差の関係は,

盛岡(6日) > 北見(4日) ≥ 鴻巣(3日)

となる。北見と鴻巣における出穂日の変異を示したのが第13図で, 出穂日の分布幅が, N型, T型ともに北見では4~5日であるのに, 鴻巣では8日間におよんでいた。また盛岡でもN型にくらべT型No. 436, 438の2系統で著しく分布幅の広



第13図 鴻巣と北見における出穂日の頻度分布

いことが認められた。したがって分布幅は、鴻巣>北見の関係となり、T型における出穂期の変異は北見でよりも暖地において広がることがわかった。

稈長について3地域の全系統平均値を比較すると次のようになり、N型では、鴻巣>盛岡>北見の順になるが、T型では、北見=盛岡>鴻巣の関係となる。したがって、T型とN型の差は北見で

稈 長(cm)	鴻 巣	盛 岡	北 見
N 型	105	99	95
T 型	118	127	127

最も大きくなる。また第28表から、稈長の分散と変異係数は、N型では鴻巣や盛岡が小さく、北見が大きい。ところがT型では逆に北見が最も小さくなっている。さらに穂長では、鴻巣>盛岡>北見の関係がみられ、穂数では、盛岡>鴻巣>北見の関係となる。穂長においてはN型とT型の差はほとんどないが、穂数においては、鴻巣でN型>T型、盛岡、北見ではT型>N型の関係がみられる。

2) T型個体発生頻度の比較

鴻巣ではN型の各系統から、T型と思われるものの出現は認められなかった。盛岡ではN型のNo. 134から、30cmも長稈のT型が1個体出現した。北見では盛岡のような特別長稈の個体はなかったが、N型にくらべ統計的に3倍の標準誤差を越える14~15cm長稈の6個体が出現した。これらの稈長を示すと次表のとおりである。このうち次代検定の結果*印の4個体が遺伝的な異型を示した。したがってT型の発生頻度は明らかに北見

場 所	N型の系統番号	T型個体の稈長(cm)
盛 岡	No. 134	131
	No. 133	106
		105*
	No. 136	107
北 見		108*
	No. 137	110*
		110*

で高かった。

4. 論 議

自然突然変異(spontaneous mutation)は、概括的に10万ないし100万分の1の頻度でおきるとされている。各遺伝子の突然変異率ははなはだ低い、逆に遺伝子の数はきわめて多い。したがってショウジョウバエでは毎世代5~10%の頻度で、何らかの突然変異がおきるといわれる。コムギの場合にも、われわれが予想する以上に多数の突然変異が毎世代生じているはずである。そして量的形質を支配するpolygeneにも同様の突然変異が期待される。

木原³³⁾(1954)によれば、コムギの稈長に関する遺伝子が同義因子による例を多く認め、数個の遺伝子が働くと考えられている。また穂型にも、密穂(C)遺伝子が穂密度を大にするばかりでなく、スベルト形質に関するS遺伝子が穂の密度に関係するし、穂軸伸長遺伝子(L_1 , L_2)や、巨頭遺伝子(Sq)をはじめ、変更遺伝子も多数存在する。芒に関しても有芒(a)、頂芒(a_1)、半芒(a_2)があり、芒長は変更遺伝子によって左右される。褐色類には、 Rg_1 , Rg_2 遺伝子があり重複遺伝を行なう。また帯白性には数個の遺伝子に関与するらしく、松村⁴⁹⁾(1950)は染色体異常に関係があるらしいとしている。

HUNTER²⁶⁾(1951)は主要なコムギ9品種の異型(rogues)として、スベルトイド、長稈個体、稈色、芒などの形質をとりあげているが、9品種のすべてに現われているのは稈色であって、褐稈と白稈の変化が時々あるいはかなり普通におきている。また品種には有芒への変化があり、スベルトイドも非常にまれにおきる品種と、かなり普通に出現する品種がある。長稈個体の出現は「Hold-fast」と「Jubiligen」に時々発生することを認めているが、長稈個体が同時に稈色や芒の変化を伴うかどうかは明らかでない。

第21表から正常型に生じた異型の種類を形質別にまとめると第29表のようになる。この表によれば、芒の変化が最も多く全異型の約80%と認められた。このうち短少芒への変化、すなわち芒長が1~2cmとなる場合が大部分を占めた。ま

第 29 表 形質別に見た異型の発生頻度

形 質	変 異 の 方 向	異型と認められた系統数	全種類の異型に対する各形質の発生頻度 %	同一形質における変異の方向別発生頻度 %	正常型母集団に対する発生頻度 %
稈 長		160	74.4	100.0	0.3540
	N → T	88	—	55.0	0.1947
	N → M	67	—	41.9	0.1482
	N → D	5	—	3.1	0.0111
	(N → N')	(55)	—	(33.1)	(0.1173)
穂 型		102	47.4	100.0	0.2257
	紡錘状→錐状	75	—	73.5	0.1659
	紡錘状→棒状	26	—	25.5	0.0575
	紡錘状→棍棒状	1	—	1.0	0.0022
芒		171	79.5	100.0	0.3783
	無芒→短少芒	167	—	97.7	0.3695
	無芒→長多芒	4	—	2.3	0.0088
稈 色	褐色→白色	2	0.9	—	0.0044
帯 白 性	非帯白性(w)→帯白性(W)	145	67.4	—	0.3208
稈 程	強(st)→弱(sl)	70	32.6	—	0.1549
葉 色	濃緑(G)→鮮緑(Cg)	4	1.9	—	0.0088
株の開閉	閉→開	26	12.1	—	0.0575
分けっ数	多→少	21	9.8	—	0.0465

た稈長の変化は全体の約74%, T型, M型の発生頻度はほぼ同率で, D型の発生はきわめて少なかった。これらについて帯白性, 穂型の変化が多かったが, 稈色や葉色の変化は非常に少なく, 正常型の母集団に対する発生頻度は1万分の1以下であった。したがって, 無芒→長多芒, 褐稈→白稈, 濃緑→鮮緑などの変化は, 自然突然変異によるもので, 前2者では劣性の突然変異によって生じたものと考えられる。稈長におけるD型の発生も低頻度で約1万分の1であったが, この種の中にはいわゆるコンパクトイドと考えられる特性を示すものもあり, 染色体異常にもとづくかもしれないが, 詳細については未検討である。

発生頻度の高い形質, すなわち稈長, 穂型, 短少芒, 帯白性等の変化のうち, 稈長については前章において, 突然変異を活性化するような遺伝子が関与するのではないかと, 2, 3の論議を行なったからここでは省略するが, 同様な作用をもつ遺伝子が, 稈長以外の形態的形質をも支配す

るであろうという理由としては, これらの形質には多くの遺伝子が認められているから, それらの個々に突然変異が起こったとしても, 表現型は多様性を示すと考えられるからである。しかし一方変異因子が関与したり, 環境によって発現程度に差異を生じがちである。したがって, すべての種類が突然変異に起因すると断定するわけにはゆかない。HAGBERG et al.²¹⁾ (1952) は大麦のX線による突然変異体 (いわゆる erectoides) 間に穂密度に関して polygenic な差異を見出している。この形質には14の遺伝子座が認められており, そのうちの1つは8つの対立遺伝子を持っている。この発見を考えれば第29表の穂型の変異についても当然のことと思われる。

多発系統の後代からは, さらに多岐にわたる異型が出現して, T, M, N'型のそれぞれに, 穂型, 芒, 帯白性などの対立因子を優性あるいは劣性に有すると思われる多数の種類が出現している。もちろん, 多発系統の出現はきわめてまれで

現在までの「ホクエイ」に関する種々の系統育成ならびに選抜実験の総個体数 40 万個体の中から、わずかに 7 系統がえられたにすぎなかった。このような系統は稈長に対して *mutable* なばかりでなく、ほかの形態的形質に対しても *mutability* を示すようである。異型個体の中には、形態的にもいくつかの形質に異型としての特性をあらわすもの、さらに生理的ないし病理的形質にも差異を示すもの、収量やこれに関係する量的形質にも変異を示すものが含まれている。このことは異型の発生原因をますます複雑なものとしている。

さきに Gotoh¹⁹⁾ (1957) は、「埼玉 27 号」の D 系統で、圃場における稈長や出穂期と高温長日下の反応の間に連関のあることを発見したが、「ホクエイ」の場合にも出穂期や秋播性程度と稈長の間に正の連関が認められた。また 50 日低温処理の出穂期について親子相関を求めると、T 型では $r = 0.6228^{***}$ ($n=34$)、N 型では $r = 0.3867^*$ ($n=24$) となり、回帰による遺伝力 (h^2g^2) は 54% および 46% となって、これらの形質に対して、異型が遺伝的にも豊富な変異性を含むことが認められた。第 12 図によれば、T 型異型の中には「Velvet」(IV) あるいは「小麦農林 3 号」(IIIa) に近い出穂反応を示す中間型ないし春播性に近いものから、40 日の低温処理期間では秋播性を消去できず不出穂に終わるものまで、きわめて広汎な変異を含んでいた。そして程度の差こそあれ同じような変異性は N 型にも存在する。このような変異性を生じた原因は何によるものであろうか？

「ホクエイ」の直接の両親は「赤錆不知 1 号」と「東北 67 号」であるが、この 2 品種はさらに秋播性の高い「Turkey Red II」と「Martins amber」の組合わせに由来している。また「東北 67 号」には「東北 1 号」や「白達摩」のような中間型の品種が組合わされている。とくに「白達摩」は北見における春播栽培で完全に出穂結実する春播性に近い品種である。かくして「ホクエイ」や「東北 67 号」は組合わせの当初、播性に関して広い変異性と種々の遺伝子型を含んでいたことが推定される。そしてさらに重要なことは、これらの変異性がいかにして後代まで維持されたかということであ

ある。Gotoh¹⁹⁾ (1955) は、大麦「細程 2 号」の北見に分化した A 系統が、出穂期や播性の異なる遺伝子型を有し、それが北見の自然環境で維持されたことを発見し、その原因について論議している。「ホクエイ」やその組合わせ親のある品種は盛岡、札幌、北見で育成され長年栽培をつづけられてきた。これらの地域における冬季間の自然環境は低温短日ないしは暗黒状態がすこぶる長期にわたり、播性に関する *screening* はほとんど行なわれがたい。また春季長日条件下での出穂期の差も最小となりがちで、これらの形質に対する自然淘汰はどうしても不完全となって、多くの変異性を保存する結果となる。

鴻巣と北見で行なわれた N 型、T 型の出穂反応の差は、「細程 2 号」の場合と同様であって、両地域における冬季の低温短日期間と、春季の長日あるいは光週反応ないしは感光性の違いによって説明される。N 型の稈長が鴻巣において高く、反対に T 型の稈長が盛岡や北見で高いことの 1 つの原因として、冬季の環境条件に支配されることが考えられる。3 地域で共通な T 型系統 No. 454 は N 型にくらべると秋播性がかかなり高く (第 12 図参照)、暖地の鴻巣では秋播性を完全に消去することができなかった。そのため、T 型の稈長が低く、分散や変異係数が大きくなり穂数が減少したものと考えられる。これに対して十分秋播性を消去できる北見や盛岡では、鴻巣とは逆な生育を示したものであろう。さらに秋播性の若干低かった N 型では、T 型と対称的關係を示したが、本来鴻巣のような暖地では、秋播性が十分消去される。例えば「赤錆不知 1 号」や「小麦農林 8 号」のような北海道の品種ではすこぶる長稈となることが知られており、ここに用いられた N 型もまたこの例にもれなかったものと思われる。

T 型個体の発生が、鴻巣では全く見られず、盛岡でよりも北見で高率であった原因については、1 年のみの試験結果から連断できないが、上述のように秋播性消去に対する地域の環境的差異が、T 型異型の発生と無関係であることはありえない。とくに鴻巣において T 型と N 型の稈長の差が小さく、T 型の形質が北見より明瞭でなかったこ

とは、T型異型の発現力と環境の交互作用にもとづくことが考えられるが、また他方にはT型異型の発現力を抑制する要因が、暖地の環境の中に存在するのかもしれない。

実用形質について、T型の多くはN型より劣っていた。このことは「ホクエイ」の退化を促進する有力な原因となるであろう。しかし異型の中には、収量や粒質で実用的にN型より有望な系統も存在し、その1つは多発系統に由来していた。したがって、多発系統の遺伝機構の解明は、異型の発生原因を追究する重要な鍵であると同時に、育種面への直接的利用価値の高いことが考えられる。

III 「小麦埼玉27号」の異型と多発系統の分離

「埼玉27号」は1918年、農林省農事試験場九州支場で（「California」×「早熟赤毛」）×「早小麦」なる交配をなし、F₃以後埼玉県立農事試験場で選抜育成をつづけ、1928年同場から普及された品種である。白稈、長芒、短強稈の多収品種として関東から中部地方にかけて広く栽培されていた。この品種にも古くから異型の発生が知られており、その代表的なものは長稈型である。

さきに Goron¹⁹⁾ (1957) は国立遺伝学研究所（三島市）において、5カ所の地域農試より「埼玉27号」の種子を蒐集し、圃場と調節温室で地方系統間の比較を行なった。それによれば従来知られている異型と異なって、長稈、短稈の両型を発生すること、同じ長稈型中にも秋播型と春播型のものがあり、大原農業生物研究所より入手したD系統（のちに東北農業試験場のものと同一であることがわかった）の秋播型個体間には、高温長日下の出穂反応に差異がみられること、とくに圃場で測定される稈長や出穂期と、高温長日下の出穂反応の間に正の相関があることなどを明らかにした。

コムギやエンバクのような倍数性作物では、広義の突然変異による異型の発生が知られており、HUSKINS²⁷⁾ (1946) が示したような染色体異常による異型の発生も可能であろう。しかし、WATANABE⁶⁹⁾ (1954) による「小麦農林10号」の異型の

中にも、あるいは「ホクエイ」でも、そのような染色体異常によらない異型の発生が認められている。本章では、「埼玉27号」から発生した異型間ないし異型と正常型との交雑実験を行ない、その後代F₂、F₃世代における異型の発生とその遺伝行動を追求めた。

材料と方法

1954年、後藤は三島で、前記D系統と東海近畿農業試験場よりとりよせたC系統の中から、正常型（N）、4；長稈型（H）、6；短稈型（L）、1系統の異型を選抜し、これらの間に8組合わせの交配を行ない、1955年同地でF₁を養成した。これらの材料のほかに「埼玉27号」の基本集団ならびに組合わせ親品種を北海道立農業試験場北見支場に移し、1958年（北見市）と1959年（常呂郡訓子府町）の2カ年、次の設計によって実験を行なった。

1958年：4月23日播種

設計 1. 基本集団と組合わせ親品種の比較

関東東山農業試験場と東北農業試験場よりとりよせた「埼玉27号」について、異型個体の発生頻度を調べた。後者の「埼玉27号」は播性について分離されており、秋播型の「東北296」と春播型の「東北297」の2系統があった。したがって、3つの基本集団と組合わせ親4品種を用い反復なしで比較を行なった。

設計 2. F₂の比較

8交雑の組合わせは次のとおりである。

組合わせ 番 号	型	組 合 わ せ	
		母	父
* C ₆	L×N	C—66	C—3
* C ₇	L×H	C—66	C—82
* C ₃	L×N	C—66	C—8
C ₅	N×H	D—6	D—4
* C ₁₀	N×H	D—6	D—5
C ₁₁	N×H	D—6	D—7
C ₁₂	N×H	D—25	D—28
* C ₁₃	N×H	D—25	D—32

すなわち、L×N、2組合わせ；L×H、1組合わせ；N×H、5組合わせで*印の5組合わせについては、数個体ながらF₁も養成した。これらの交配親11系統を含めて乱塊法3反復とし、親