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，F_3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GOTOH[19]（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，HUSKINS[27]（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，WATANABE[69]（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F_2，F_3世代における異型の発生とその遺伝行動を追求した。

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F_1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．F_2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_8	L×N	C—66	C— 8
C_9	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F_1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

系統は1区100個体，F_2 は1区300個体を播種したが，発芽が悪かったこと，北地麦類モザイク病の発生があったことによって調査個体はかなり減少した。

1959年：4月28日播種

設計　3．異型多発系統の選抜

D系統に由来する正常型の「D-6」，「D-25」の2系統について次代検定を行なうとともに，異型発生率の高い正常型系統の選抜を試みた。「D-6」，118系統；「D-25」，113系統；1系統約30個体を反復なしで比較選抜した。

設計　4．F_3 系統の比較

F_2 組合わせのうち，L×Nの "C_6"，"C_8"，および N×H の "C_{10}"，"C_{13}" の4組合わせについて稈長以外の形態的形質の正常型とみなされた個体を任意に選抜，それぞれ F_3 120系統に両親系統を加え，1系統約30個体，乱塊法2反復で比較を行なった。

以上2カ年を通じていずれも系統栽培直播法（畦幅 50cm，9 cm 2条千鳥播き）により春播栽培としたが，調査形質は出穂期（1958年は個体を単位として1日おきに出穂日をマークし，1959年は系統を単位として50%以上の個体が出穂した日を観察した），止葉の長さ幅，さらに成熟後は全個体を抜取って，稈長，穂長，穂数その他形態的特徴を調査した。

実験結果および考察

1．交配親の遺伝的特性

1）「埼玉27号」およびその組合せ親の特性

「埼玉27号」の一方の組合わせ親「California」なる品種には，「California No. 1」と「California No. 2」の2系統があり，いずれを交配母本としたかは不明である。後者は秋播性きわめて高く，北見における春播栽培では完全に出穂不能であった。また前者の「California No. 1」も約⅓の個体が不出穂に終わり，出穂した個体も晩生の傾向を示し，純粋な春播型ではなかった。東北農試で維持されていた「埼玉27号」のうち，「東北297」は関東東山農試で保存してきた「埼玉27号」と同様に春播型であったが，「東北296」は完全に秋播型を示した。全個体出穂したのは「早小麦」のみで，「早熟赤毛」は9%が不出穂，「埼玉27号」の基本集団も約4%の個体が出穂しなかった。そして「早小麦」を除いたすべての品種は，出穂日の変異が広く，14～16日におよび，これを北海道の春播品種にくらべると2倍以上の分布幅を示した。

基本集団と組合わせ親の稈長ならびに異型個体の発生頻度を示すと第30表のようである。

第30表によれば，「埼玉27号」の基本集団にくらべ，親品種の「早熟赤毛」，「California No. 1」は15～20cm 長稈で，「早小麦」もまた若干長稈であった。したがって「埼玉27号」は短稈の方へ強力に選抜されたことが考えられる。これらの品種の稈長の分散はいずれも大きく，とくに「早熟赤毛」，「California No. 1」，「埼玉27号」（関東東山）の分散が高かった。「早小麦」は出穂日の変異も小さく，稈長の分散も小さかった。また秋播栽培による「埼玉27号」（東北 296）も稈長の分散は小さかった。

「埼玉27号」は親品種にくらべると，穂長は中

第 30 表　親品種および基本集団の稈長と異型発生頻度

	個体数	稈長 cm $\bar{x}$	稈長 cm s^2	稈長 cm c.v.	穂長cm	穂数	葉[2] 長cm	葉 幅cm	葉型[3] 指数	異型個体数 H	L	穂型	稈色	計	異型発生頻度%
California No. 1	21	84.2	92.25	11.28	11.3	4.2	31.8	2.0	6.1	0	0	0	0	0	0
早熟赤毛	79	90.5	106.54	11.43	6.9	4.1	25.6	1.7	6.6	0	0	1	0	1	1.3
早小麦	96	75.7	50.00	9.34	6.1	4.3	24.5	1.6	6.5	1	0	1	0	2	2.1
埼玉27号(関東々山)	251	69.4	118.22	15.65	8.5	4.1	22.9	1.8	8.0	8	14	0	4	26	10.4
埼玉27号(東北296)[1]	79	75.3	31.19	7.41	8.9	6.9	—	—	—	0	0	0	0	0	0
埼玉27号(東北297)	204	72.0	65.30	11.22	8.8	4.8	23.9	1.8	8.0	3	3	2	4	12	5.9

注　1）秋播栽培による結果を示した。　2）止葉を用いた。　3）葉幅/葉長×100(%)で示した。

間で，止葉が短く，葉幅はやや広く，葉型指数が大きい。これに対し「California No. 1」は長大な止葉を有し，葉色鮮緑で，草型は秋播型を示した。「早熟赤毛」と「早小麦」の穂型は混棒状で，穂長は短い。この2品種からは穂型棒状で長穂の9個体が発生し，「早小麦」からは稈長117 cmにおよぶ長稈型異型1個体の発生がみられた。「California No. 1」では個体数の少ないためもあってか，異型個体の出現は認められなかった。

同じ「埼玉27号」でも，異型の発生率は関東東山で高く，H型，3.2%；L型，5.6%；その他の異型，1.6%；計10.4%に対し，「東北297」ではH，L型ともに1.5%，その他3.0%であった。このうちH型の2個体は稈長の変化と同時に稃色（白稈→褐稈），穂型（紡錘状→棒状）の変化を示し，合計5.9%の発生率となった。また秋播栽培の「東北296」からは，異型の発生がみられなかったが，大半の個体が冬枯れして，調査個体が少なかったことにもよると思われる。

もちろん，これらの材料はopenで採種しているため花粉の混入もないわけではないが，それにしても「埼玉27号」の基本集団は，かなり高頻度で異型を発生し，その直接原因は両親も異型を発生することと関係あるようである。

2) 交雑実験に用いた親系統の特性

設計2による交配親11系統の出穂反応は，一般にH型の系統では不出穂個体が多く，N型とL型では少ない傾向がみられた。同様なことは出穂日の分布幅にもみられ，H型では広く，N型，L型ではせまかった。とくにH型の「C-82」は95%までが不出穂で，出穂した個体も結実するには至らなかった。すなわちこの系統は完全に秋播型を示した。そして春播型と思われるほかのH型系統も，N型とくらべると出穂に関して変異性が著しかった。各親系統の出穂日や形態的形質を第31表に示した。

第31表　交雑実験に用いた親系統の特性

	型	出穂日 1) 平均値	出穂日 1) 分散	稈長 cm 平均値	稈長 cm 分散	穂長 cm	穂数	止葉における 2) 葉長 cm	止葉における 2) 葉幅 cm	止葉における 2) 葉型指数
C ～ 3	N	10.1	6.91	69.7	27.4	8.4	4.4	20.3	1.7	8.4
C ～ 8	N	9.5	5.05	71.0	16.9	8.6	4.0	22.4	1.8	8.2
C ～ 66	L	12.1	6.58	62.3	20.2	7.1	4.2	18.9	1.5	7.4
C ～ 82	H	32.0	23.00	—	—	—	—	—	—	—
D ～ 4	H	18.3	8.84	91.0	89.1	9.4	3.3	18.4	1.6	8.6
D ～ 5	H	19.5	6.59	95.3	123.0	9.5	3.1	17.3	1.6	8.6
D ～ 6	N	10.9	5.97	64.7	28.2	7.5	3.6	20.6	1.6	7.8
D ～ 7	H	13.3	10.15	98.7	125.0	9.1	3.6	22.2	1.5	6.8
D ～ 25	N	10.6	5.04	70.3	45.9	8.6	3.8	21.6	1.6	7.5
D ～ 28	H	21.3	15.60	97.0	144.0	9.0	2.7	16.1	1.5	9.6
D ～ 32	H	21.2	12.93	94.3	146.4	9.3	2.9	16.7	1.4	8.8

注　1) 出穂日は6月25日を1とした日数で，2反復の平均値と分散。
　　2) 1区40個体，2反復の平均値，その他はいずれも3反復の平均値をもって示す。

分散分析の結果によれば，第31表の各形質にはいずれも高い有意性が認められ，H型系統はN，L型の系統より晩生であった。H型の中にも「D-7」のように，かなり早生のものから，「D-28」や「D-32」のように極晩生のものが含まれていた。また秋播型の「C-82」では，9個体の平均出穂日が7月27日であって，N型との差は実に22日におよんだが，この差は三島においてはわずか8日にすぎなかったものである。出穂日の分散も「C-82」，「D-28」，「D-32」のH型系統がほかの系統よりも有意に大きかった。

H型の稈長平均値は，N型系統より約15 cm長稈，L型はN型よりも約8 cm短稈で，これらの間には有意性が認められた。稈長の分散もH型は

N型，L型より有意に大きく，穂長も同様な関係が認められた。しかし穂数は逆にH型の方がN型，L型よりも有意に少なかった。

止葉の長さはN型が長く，H型やL型はこれより短いが，H型の中には「D-6」のように長いものが含まれていた。葉幅も一般にはN型が広く，H型，L型はせまかった。したがって葉型指数はH型が大となり，L型が小となるが，N型の「D-7」ではきわめて小さく，いわゆる細長葉を示した。

これらのことから，異型としてN型と区別できる形質には，稈長以外に穂長や穂数，止葉の形，出穂日などがあげられるが，穂型，芒，稃色などについては，H，N，L型間の差は認められなかった。そして最もよく異型を判別できる形質は稈長であった。

3)「D-6」,「D-25」の遺伝行動

「D-6」なる系統は三島で，1955年N型を示したが，1956年次代6系統中3系統がN型で固定し，ほかの3系統は1系統60個体中それぞれ1，2，4個体の異型を発生した。「D-25」も次代6系統中3系統がN型で固定したが，ほかの3系統からはそれぞれ，1，2，2個体の異型がみられた。したがって，これらの親系統は異型発生率の高い正常型系統であることが推定された。系統内のN型個体の種子を混合して，1958年「D-6」，118個体；「D-25」，113個体について調査し，1959年にはこれらの全個体について次代系統を検討した。

その結果，遺伝的に異型を示したのは「D-6」においてH，L型各1個体，「D-25」では，H型4個体，L型1個体で，H型とL型をあわせると「D-6」の異型発生率は1.70%，「D-25」は4.42%となって，「D-25」の方が多かった。これらの異型系統の系統内における異型個体の発生率を示すと第32表のようになる。

第32表によれば，異型個体の次代は系統内で約半数の個体が異型を示し，残りはN型であった。したがって稈長の分散が非常に大きな値を示すようになる。7系統について稈長の親子相関を求めると，$r=0.9509^{**}$，回帰による遺伝力は，$h^2g^2=0.5071$ ときわめて高く，H型，L型ともにその子孫は遺伝的に行動することは明らかである。

第33表 H型，L型異型個体の次代系統における異型発生率

系統番号	型	稈長 cm '58年	稈長 cm '59年系統平均値	稈長 cm '59年系統分散	系統内個体数	異型個体数 H	異型個体数 L	異型発生率% H	異型発生率% L
D～6 — 19	L	48	55	36.05	23	0	11	0	47.8
〃 — 22	H	82	78	83.15	21	10	0	47.6	0
D～25 — 21	H	95	81	98.77	27	12	0	44.4	0
〃 — 26	L	60	58	33.67	4	0	3	0	75.0
〃 — 86	H	82	80	90.89	30	18	1	60.0	3.3
〃 — 109	H	98	80	65.41	30	15	0	50.0	0
〃 — 111	H	95	80	66.76	35	21	0	60.0	0

そこで異型の次代系統を除いた全系統につい

第33表 N型親系統に発生した異型個体の発生頻度

系統数 / 異型種類		系統内異型発生個体数 0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	計	異型を発生した系統数	異型を発生しなかつた系統
D～6	H	98	10	4	2	0	2												116	18	70(59%)
	L	82	24	5	3	1	0	1											116	34	
D～25	H	87	14	4	0	0	1	1	0	0	1								108	21	54(48%)
	L	70	23	7	4	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	108	38	

て，「D-6」，116系統；「D-25」，108系統を用い，1系統30個体の系統を単位に異型個体の発生頻度を調べたのが第33表である。

第33表を見ると，「D-6」ではH型異型を発生しなかった系統が98，L型異型を発生しなかったものが82系統あった。H型，L型ともに異型を発生しなかった系統が70系統あり，これは「D-6」116系統の59%に相当した。同様にして「D-25」でも異型を発生しなかった系統は48%となり，約半数の系統はH型またはL型異型を発生していることが認められた。

異型の発生頻度は系統内で1個体というのが最も多く，これはある程度チャンスによって支配されるかも知れないが，なかには4個体とか5個体，あるいは「D-25」のL型で見られるように12個体，16個体も異型を発生する系統が存在した。したがってこれらの発生頻度は単なる過然によるものではないと考えられる。またこの系統の親個体はいずれもN型を示したものばかりであるから，表現型は正常でも次代に異型を多発するものがあるということで，いわゆる異型の多発系統が存在するものと考えられる。異型の発生方向は大部分の系統でN→H，あるいはN→Lと一方的な変異を示すが，H，L型への変異が同時に起こって発生頻度の高くなる系統も存在した。

以上のことから「埼玉27号」の異型発生に多発系統の関与することは明らかで，かかる系統の存在によって異型の発生頻度を大ならしめることが認められる。

2. F_2世代における出穂期，稈長の遺伝

1) 出穂日および稈長の変異

設計2の8組合わせとも，個体の出穂日は両親を中心に連続的変異を示し，L×Nにくらべると N×Hの変異が大きく，この組合わせでは両親の出穂日の差の大小にかかわらず広汎な変異を示した。このことはH型の親系統自身が，出穂日について広い変異性を有することにもとづくものと思われる。両親系統とF_2について統計量を算出したのが第34表である。

出穂日の平均値あるいは分散間には，1%水準

第34表　F_2出穂日の統計量

		L×N	L×H	L×N			N×H		
		C_6	C_7	C_8	C_9	C_{10}	C_{11}	C_{12}	C_{13}
平均値	F_2	12.4	12.1	11.9	13.5	13.2	11.1	13.2	13.4
	F_1	12.0	10.8	12.0		14.5			10.7
	M.P	11.1	22.0	10.8	14.6	15.2	12.1	16.0	15.9
分散	F_2	4.20	18.86	6.37	15.66	11.80	16.13	12.57	11.32
	M.P.	3.97	10.13	4.42	7.41	6.28	8.26	10.32	8.98
遺伝力 (h^2_B)		5.5	46.3	60.6	52.7	55.3	48.8	17.9	20.7

で高い有意性が認められF_2の出穂日は両親の中間であった。これに反してF_2の分散は両親の分散よりも大きい傾向を示した。広義の遺伝力

$$(h^2_B = \frac{VF_2 - \frac{1}{2}(VP_1 + VP_2)}{VF_2})$$

を推定すると，同じ異型間の交雑でも，組合わせによって大きな差がみられ，例えばL×Nの"C_6"，"C_8"における遺伝力の差は，花粉親の「C-3」と「C-8」の差異によるものと思われるし，N×Hの"C_9"，"C_{10}"，"C_{11}"と"C_{12}"，"C_{13}"の遺伝力の差は，母本の「D-4」，「D-5」，「D-7」と「D-28」，「D-32」の差異にもとくものと思われる。したがって，両親に用いられた異型系統の出穂反応は同じH型でも遺伝的に異なっていたことが推定される。

F_2個体の稈長はいずれも連続的変異を示し，L×Nでは変異の幅は小さいが，N×HやL×Hでは分布幅が広く，ゆるやかな変異を示した。このことの原因として，L×Nでは両親の差が小さく，N×HやL×Hでは，両親稈長の遺伝的差異

がきわめて大きかったことが考えられる。同時に供試したF_1個体の稈長は両親の中間を示し，いわゆる不完全優性を示した。またF_2の分離は，長稈：短稈が3：1の比を示すようにも考えられたが，稈長の変異が連続的なため分離比の検定は困難であった。

稈長の平均値は，

H型の親＞N×H＞L×H，N型の親＞L型の親，L×N

の関係となって，F_2の平均値は両親の中間にあった。また分散分析の結果分散の大きさにつき

L×H，N×H，H型の親＞L×N＞N型の親，L型の親

の関係がみられ，F_2の分散は両親よりも大きいことが認められた。

F_2の各組合わせごとに，稈長の統計量を計算すると第35表のようになる。この表の遺伝力は，L×NよりもN×Hの方がはるかに大きいが，このことはL型とN型の稈長の遺伝的差異が，N型とH型の差ほど大きくなかったことを意味している。N×Hの5組合わせのうち，"C_{10}"および"C_{12}"がやや低い遺伝力を示しているが，この原因は両親によって推定された環境分散には大きな差のないことから，むしろF_2の分散の小さかったことにもとづいている。とくに"C_{10}"は"C_{11}"にくらべて，また"C_{12}"は"C_{13}"にくらべて小さくなっており，さらに興味あることは"C_{13}"では，118cmにおよぶ長稈個体が3個体も発生しており，"C_{11}"でも2個体が認められている。このような長稈個体が分散を過大にしたことは当然である。しかし"C_{10}"では132 cmあるいは144 cmにおよぶ長稈個体の発生を示しながら，そのF_2の分散は"C_{11}"よりも小さかった。したがって，花粉親に用いられたH型異型系統が，稈長に

第35表　F_2稈長の統計量

		L×N	L×H	L×N	N×H				
		C_6	C_7	C_8	C_9	C_{10}	C_{11}	C_{12}	C_{13}
平均値	F_2	62	73	61	78	81	80	80	82
	F_1	66	79	64	—	79	—	—	89
	M.P.	66	—	67	78	81	82	84	82
分散	F_2	18.4	179.7	84.8	119.0	122.6	173.0	135.7	177.1
	M.P.	23.8	—	18.6	59.0	75.6	76.6	95.0	96.2
遺伝力 (h^2_B)		—	—	21.9	50.4	38.3	55.7	30.0	45.7

第36表　F_2個体稈長の頻度分布

組合わせ	L型稈長(cm)						H型稈長(cm)												F_2全	異型個体の分離割合(%)		
番号	38	42	46	50	54	計	86	90	94	98	102	106	110	114	118…	132	…144	計	個体数	L	H	計
C_6 (L×N)	2	1	4	9	21	37		1										1	476	7.8	0.2	8.0
C_7 (L×H)		1	4	6	7	18	47	32	13	3								95	395	4.6	24.1	28.7
C_8 (L×N)		5	12	16	39	72	5	4										15	534	13.5	2.8	16.3
C_9 (N×H)					5	5	52	46	26	14	2		1	1				142	435	1.1	32.6	33.7
C_{10}(〃)			1	2	1	4	85	88	62	34	11	3	2			1	1	287	587	1.4	48.9	50.3
C_{11}(〃)				2	3	5	105	91	65	26	19	5	1		2			314	634	1.6	49.5	51.1
C_{12}(〃)					4	4	55	59	50	35	12		4					215	478	0.8	45.0	45.8
C_{13}(〃)			2	1	3	6	68	86	61	33	33	18	2	1	3			305	574	2.0	53.1	55.1
計						151												1378	4113			

ついて遺伝的に異なった潜在的な変異性を有するばかりでなく，母本である「D-6」と「D-25」のH型異型発生に対する mutability の差異に負うところが大きいと考えられる。

2) F_2 に発生した異型

第31表からN型の親4系統について，平均値±3倍の標準誤差を計算すると，$\bar{x} \pm 3s = 68.9 \pm 16.1$ (cm) となって，上限は 85 cm，下限は 53cm となる。この値はほぼH型とL型の稈長を示すので，これを基準にさらに穂長，穂数などを勘案しのて，F_2 に現われた異型個体の発生頻度を調べたのが第36表である。

第36表によれば，"C_6"，"C_7"，"C_8" からはさらに多数のL型個体が分離してよいはずであるが，母本の「C-66」の稈長が比較的高く，N型との差がわずか7 cm にすぎなかったこと，また北地麦類モザイク病の罹病個体を除いたため，これらの中にもL型個体が多数含まれていたかも知れないことなどによって，期待されたほどのL型個体の分離が見られなかった。しかしN×Hの5組合わせでは約半数のH型個体が分離した。ここでH型の花粉親5系統の稈長平均値は，第31表から95 cm となり，これより約10 cm 短稈のものから最高 144 cm におよぶきわめて広い分布が認められた。

L×Nの "C_6" および "C_8" からそれぞれ0.2%，2.8%のH型個体が分離したこと，N×Hの5組合わせから，0.8～2.0%のL型個体が分離したことは，分離による以外に異型の発生である可能性が考えられ，さらに長稈個体中に，H型の親の稈長にくらべはるかに高いものがみられたことは，長稈異型が発生したことを強く裏づけるものである。

以上，主として稈長に関する異型の発生についてのべたが，F_2 集団の中には稈長以外の形態的形質で，N型と区別される異型の発生も発見された。すなわち，H型では合計76個体が長稈であると同時に穂型や芒に変化がみられた。これらはH型全異型の5.5% に相当し，同様にL型では4.0%の個体が形態的変化を伴なった。また稈長の正常なN型の中にも形態的変化を示す異型が発生した。その数は85個体でN型個体の3.3% に相当する。H型とN型からは錐状の穂型を示すものが頻繁にみられたが，紡錘状と棒状ないし錐状という穂型の分類では，環境変異によって大きく左右されがちである。まれごく稀れには，これらの形質が芒性や稈色の変化と同時に発生した例も数個体に認められた。

3. F_3 世代における異型多発系統の分離

1) F_3 系統稈長の変異

設計3にもとづき，1系統約30個体2反復について稈長平均値と分散を算出，4組合わせ，F_3 480系統の稈長の変異を示したのが第37表である。

第37表　F_3 系統における稈長の頻度分布

組合わせ番号	稈長の系統平均値 (cm) 52	56	60	64	68	72	76	80	84	88	92	96	100	系統数
C_6 (L×N)	5♀	25	70	18♂	2									120
C_8 (L×N)	4	11♀	50	49♂	6									120
C_{10} (N×H)			4♀	6	18	21	24	25	12	7♂	2			120
C_{13} (N×H)		1	1	5♀	10	17	21	26	15	16♂	4	2	1	120

組合わせ番号	稈長の系統内分散 10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	系統数
C_6	2	36♀	43♂	21	8	1	1							1	112
C_8	1	24♀	38♂	25	10	6	2	2	4	0	1	1	0	1	115
C_{10}	0	4♀	7	17	7	18♂	15	12	14	5	2	3	2		107
C_{13}	8	4	8♀	9	17	11	12	16♂	16	10	4	3			110

L型の母本「C-66」の稈長平均値は57 cm，N型の「C-3」，「C-8」，「D-6」，「D-25」は62～65 cm，H型の「D-5」，「D-32」は93～94 cm であった，第37表によれば各組合わせとも両親の中間を示す稈長のものが多く，L×Nでは変異の幅が小さいが，N×Hでは非常に広くなっている。ここで興味あることは，L×Nからは系統としてH型を示したものの発生がなかったけれども，N×Hの "C_{13}" からはL型の1系統 (C_{13}-2) が発生したことである。この親個体は F_2 でN型と観察されていた。また両親よりもさらに長稈ないしは短稈の超越型数系統が発生した。

両親系統の分散はL型が最も小さく，N型はこれよりやや大きいが，H型ではきわめて大きな値を示した。L×Nの“C_6”や“C_8”では，系統分散のモードはN型の親系統に一致して，分散の分布幅も“C_6”では10～70とせまったが，“C_8”では系統分散の変異がゆるやかで，20～120という広い分布幅に散在していた。したがって，モードはH型の親系統あるいはN型とH型の系統の中間に存在するが，このモードを中心に幅広い変異を示した。すなわちN×Hでは，その分散が系統間においてL×Nよりも大きかったばかりでなく，系統内の分散も非常に大きかった。このことはN×Hの系統間では，個体間の稈長の差がはげしかったことを意味するものである。また“C_8”における分散の大きな数系統においても同様であって系統内に発生したL型ないしH型個体の頻度にもとづくところが大きいと考えられる。

F_3 系統に対する F_2 個体の稈長の回帰による遺伝力（h^2g^2）と親子相関は，

C_6，	25.2%	；	0.5321****
C_8，	1.5%	；	0.1063
C_{10}，	20.5%	；	0.4109****
C_{13}，	27.3%	；	0.4830****

となって，“C_8”の遺伝力が極端に小さいが，これは F_2 の分散が異常に大きかったためと考えられる。一般に F_2 個体の分散は，F_3 系統の分散にくらべて約4倍の大きさを示したが，F_3 の分散はN×HがL×Nよりもはるかに大きかった。ここで“C_8”を除く3組合わせの遺伝力は，約20～27%と推定されたが，親子相関はいずれも有意であった。これらの値は第34表の広義の遺伝力にくらべてやや低いが，F_2 ではドミナンスやエピステーシスが多く加わるばかりでなく，環境変異にもとづく表現型分散の大きかったことが考えられる。

親系統の稈長を基準にして，系統内における異型個体の分離の割合を組合わせごとにみたのが第38表である。

F_3 系統で完全にN型を示した系統は「C_8-100」，「C_{10}-99」の2系統のみであった。観察によってL型，N型，H型と判定されたり，あるいは稈長平均値がそれぞれL，N，H型の稈長に類似している系統でも，系統内には必ず異型個体がみられ，その分離の割合は0～98%までの変異を示した。

第38表 F_3 系統内における異型の分離とその系統数

組合わせ番号	異型	異型の分離割合（%） 0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	異型を分離した系統数
C_6	L	0	1	17	25	18	25	19	9	2	3	1	120
	H	116	4										4
C_8	L	1	8	27	37	23	14	5	1	1	3		119
	H	106	11	2									13
C_{10}	L	73	39	5	3								47
	H	6	16	7	8	12	15	16	11	13	9	7	114
C_{13}	L	61	43	13	3								59
	H	11	13	10	13	15	15	12	8	13	1	1	109

第38表にはこの分離割合に該当する系統数を各組合わせごとにL型とH型に分けて示してある。ここで，L×Nの“C_6”では，L型の分離割合は40%を境にして高い方と低い方にほぼ同数ずつの系統が含まれているが，“C_8”では30%以下の系統数が全体の約 ⅔ を占めている。これに反しN×Hの“C_{10}”，“C_{13}”では，H型の発生率がきわめてゆるやかに広い変異を示している。これらのことは，組合わせに多少の差異はあっても，それが F_3 世代であることからも当然期待される分離である。

しかしL×Nの“C_6”では，H型異型個体を分離するものが4系統あり，“C_{13}”でも13系統にみられることは，単なる分離としてこれを取扱うわけにはゆかない。またN×Hの“C_{10}”では47系統に，“C_{13}”では59系統と約半数に近い系統でL型個体がみられた。しかもこれらの中にはL型体個を30%も含む系統が存在した。またこれら異型個体の稈長は90 cmから100 cmという長稈個体や，50 cm以下40 cmくらいの短稈個体が認められた。したがってこのような系統では，異型個体が分離したというよりも，異型の発生と考えられる個体も多く含まれていたにちがいなく，いわゆる多発系統と考えられる。そしてこの多発系

統は前述の「D-6」,「D-25」のような親系統の異型多発性に由来するものと考えられる。

正常型の「埼玉27号」から，H，L型両方向の異型が発生することは前述のとおりであるが，この異型が単なる突然変異体で，異型を発生しやすいという性質が「埼玉27号」のN型に存在しないならば，L×NやN×Hの交雑によって，前者からH型，後者からL型個体が発生しないはずである。L×HによってH型異型を発生した系統は，全系統の7.5％にみられ，N×Hの組合わせからL型系統が現われたり，44％の系統にL型個体が発生し，このうち17％は，F_2，F_3 ともにH型を示した系統に発現を見たということは，正常型の「埼玉27号」における異型発生に関するmutabilityが遺伝的であることを強く暗示するものと思われる。したがって，L×Nの17系統や，N×Hの18系統はいわゆる異型多発系統（highly mutable strain）であって，これが F_3 世代で分離を示したということができる。

2）稈長以外の形態的形質に発生した異型の特性

稈長以外の形態的形質に関して，正常型と異なる異型を示した個体は，調査全個体24,885のうち461個体に認められたが，このうち134個体は F_2 で異型を示した個体の次代4系統中に出現したものである。したがって，F_3 世代で新らしく発生した異型個体は1.34％ということになる。組合わせ別に異型の発生頻度を示したのが第39表である。

第39表　稈長以外の形態的形質にみられた異型個体の発生率

組合わせ	栽植系統数	調査個体数	異型個体数 H	N	L	計	異型を発生した系統数	異型個体発生率(％)	異型個体を発生した系統の頻度　(％)
C_6	120	6,167	1	0	1	2	2	0.032	1.67
C_8	117	6,062	3	28	5	36	9	0.594	7.69
C_{10}	119	6,060	82	27	0	109	25	1.799	21.01
C_{14}	120	6,135	87	92	1	180	17	2.934	14.17
計	476	24,424	178	155	8	327	53	1.339	11.13

稈長以外の形態的形質にみられた異型の発生率は，L×Nの“C_6”，“C_8”よりもN×Hの“C_{10}”，“C_{13}”の方がはるかに高率である。とくに“C_6”ではわづか2系統から2個体の異型が発生したのみで，その発生率は0.03％にすぎず，この程度の発生頻度はむしろ自然突然変異によるかもしれないが，このうちの1個体は長稈H型で無芒を示したものである。また同じL×Nでも“C_6”にくらべると“C_8”の発生率が0.6％と高く，N×Hでも“C_{10}”の発生率1.8％に対し，“C_{13}”では2.9％と高かった。これらのことは，稈長に見られた異型発生率とほぼ平行的な関係を示している（第38表）。系統内の異型発生率は2％前後のものが多いが，“C_{10}”や“C_{13}”では50％以上におよぶ系統も若干存在した。一般的に，N×HではH型のものに稈長以外の異型の発生が多かった。これを詳細にみるため4組合わせをこみにした全個体を稈長についてH，N，L型に分け，これらの中から

第40表　稈長以外の形態的形質にみられた異型の種類

型	調査個体数	異型個体数	異型個体発生率％	異型個体数 芒 無	少	中	計	穂型 棍棒	棒状	錐状	計	褐稈	稈色 褐 棍棒	棒状	稈色 無芒錐状
H	5,323	183	3.44	14	111	38	163	6	6	1	13	6	0	0	2
N	14,787	136	0.92	9	59	12	80	1	12	0	13	34	7	0	1
L	4,314	8	0.19	0	1	0	1	0	1	0	1	4	0	2	0
計	24,424	327	1.34	23	171	50	244	7	19	1	27	44	7	2	3

発生した異型個体を形質ごとに分類したのが第40表である。

第40表によれば，異型の種類は主として芒，穂型，稈色の3形質に変化がみられ，大部分は1形質に対して単独な変化を示したが，ごく稀れには2形質ないし3形質全部に変化を示す個体もあった。4組合わせをこみにすると調査全個体24,424個体中H型とみなされる個体は全体の21%，N型に属する個体は60%，L型個体は19%の割合となる。このうちH型から3.44%と最も高率で異型の発生があり，N型からは0.92%，L型からは0.19%となって，L型からの発生がきわめて少なかった。

異型の種類中芒に関する変異が最も多く全異型個体の74.6%を占め，さらに芒の変異の約70%はH型の個体に発生した。これに反し，穂型の変異はN型，H型からともに同数の13個体に見られ，稈色の変異はN型のものに圧倒的に多かった。

形質的に異型個体の稈長をみると第41表のようになる。N型系統の稈長は4系統の平均値で63 cmであるから，第41表に示した異型個体の大半はN型よりもH型異型に近い稈長を有している

第 41 表　形質別にみた異型個体稈長の頻度分布

形質	組合わせ	稈長 40	44	48	52	56	60	64	68	72	76	80	84	88	92	96	100	104	異型個体数 合計
芒	C_6			1										1					2
	C_8							2											2
	C_{10}						1	4	3	5	14	13	12	21	21	13	2		109
	C_{13}						1	8	9	17	16	13	25	20	13	7	1	1	131
	計			1			2	14	12	22	30	26	37	42	34	20	3	1	244
穂型	C_8					1	2	1	1	1									6
	C_{13}					1	4	1	4	9		1			1				21
	計					2	6	2	5	10		1			1				27
稈色	C_8		2	1			5	5	4	3	2	1							23
	C_{13}			1				3	3	2	7		2	1	1	1			21
	計		2	2			5	8	7	5	9	1	2	1	1	1			44
褐稈，棍棒状	C_{13}							3	2		2								7
〃 棒状	C_8	1		1															2
無芒，褐稈，雑状	C_x									1		1	1						3
	合計	1	2	4	0	2	13	27	26	38	41	29	40	43	36	21	3	1	327

ことがわかる。とくに芒の変異を示した異型個体は，モートが88 cmに位置しており，稈長がH型と同定しうる個体は，N型とみなされる個体の約2倍数におよんでいる。これらの個体はN×Hの"C_{10}"および"C_{13}"において顕著であるが，L×Nの"C_6"からは，H型の稈長を示す5個体の異型のうち，1個体に無芒で88 cmの長稈個体が発生した。しかし同じL×Nの"C_8"からは，H型異型が合計12個体発生していたが，これらの個体に芒の変化はみられなかった。したがって，N×Hでは稈長がH型に変化することと，芒が長多芒から無芒，あるいは少芒（これが最も多い），中型へと変化することとの間に何らかの関連あることが強く暗示される。

穂型の変化はN型に多く，稈色の変化もN型に最も多いが，L型やH型にも発生が認められた。なお3形質に同時に変化を示した9個体には長稈H型が認められなかった。つまり芒以外の形質ではその変化が稈長と関係あるとは考えられない。

F_2で異型を示した個体の次代4系統について，

第 42 表　F_2 で異型を示した個体の次代系統内における異型個体の変異

系統番号	型	芒			穂型				稈色	少芒			中芒			稈色	少芒	中芒	異型個体合計	栽植個体数	異型発生率%	H型異型発生率%	F_2 個体の特性
		無	少	中	楕円	棍棒	棒状	錐状	稈	棍棒	棒状	錐状	棍棒	棒状	錐状	棍棒	稈	稈	稈				
C_8 ～ 5	H					6	4	1		1									12				
	N					16	3	10		1									30	79	61	18	N型，棍棒
	L					4	1			1									6				
C_8 ～23	H								5									1	6				N型，棒状
	N								14		1	1		1	1	1	1	1	21	61	44	13	褐稈
C_8 ～86	H						1												1				
	N					8	11			3			1						23	59	71	2	N型，棍棒
	L			1	2	9	4			2									18				
C_{10}～25	H	2	13																15	60	28	77	H型，無芒
	N	2																	2				
計		4	13	1	2	43	24	11	19	8	1	1	1	1	1	1	2	1	134				

系統内の異型個体を調べたのが第 42 表である。

第 42 表によれば，F_2 で H 型を示したのは 4 系統のうち「C_{10}-25」1 系統のみで，ほかの 3 系統の稈長はいずれも N型であったが，穂型と稈色に変化がみられていた。N型で穂型棍棒状を示した「C_8-5」の次代では，系統内で 61％の個体が稈長以外の形質に変異を示し，その大部分は親個体の棍棒状を示したが，棒状，錐状個体の分離が見られ，さらに棍棒状の 3 個体は同時に少芒の変化を示した。またN型で棒状，褐稈の「C_8-23」からは褐稈以外に芒と穂型，あるいは稈色を加えた 3 形質に同時に変異を示した個体が低頻度で発生した。N型棍棒の「C_8-86」の次代では，穂型楕円状を示した短稈のコンパクトイドらしい 2 個体の発生があり，さらに低頻度ながら芒についても変異を示した。

以上の 3 系統はいずれも親個体の形質が分離を示し，稈長でもH型とL型両個体の発生をみたがH 型無芒の「C_{10}-25」は系統内個体の77％がH型で，このものはH型系統とみなされたが，このうち 28％に無芒ないし少芒の変異がみられ，N型の 2 個体も含まれていた。つまり稈長がH型の次代ではほぼ H 型となるが，無芒からは無芒，少芒，長芒が分離した。この変異の原因が F_2 親個体の突然変異にもとづくとするためには，F_3 の分離はあまりにもはげしすぎる。同様なことは，稈長以外の形質で正常であった F_2 個体の次代においても認められ，発生頻度の高い数系統がえられた。これらの系統における異型個体の種類と頻度を示したのが第 43 表である。

第 43 表によれば，異型の発生頻度は 25～100％におよんでいる。この 100％を示した「C_{13}-19」は全個体が少芒を示したものである。「C_8-64」は L × N における唯一の多発系統で，このものの F_2 個体は 118 cm という長稈を示したが，次代系統の平均値は 68 cm と N型であった。したがって親個体は正常なN型であったことになるが，褐稈個体がN型とL型でそれぞれ 9 個体，32％の発生をみた。また「C_{13}-105」は，F_2 で 42 cm と短稈な L 型を示していたが，F_3 系統では 68 cm となり明らかにN型であった。このものが穂型，稈色の 2 形質に同時に 58％という高頻度の異型個体を発生した。この 2 系統を除くほかの 10 系統はいずれもN × Hの組合わせに由来するが，すべて芒性に関する変化のみを示した。そして F_2 の長多芒個体から無芒，少芒，中芒の個体が発生したことになる。

これらの形質は親系統の表現型には全くみられないものであって，変化の多様性と発生頻度の高い点で，いわゆる自然突然変異や自然支配による

第 43 表 稈長以外の形態的形質における異型多発系統

系統番号	稈長		異型の種類と個体数													栽植個体数	異型発生率%	L型発生率%
			無芒		少芒		中芒		棍棒	棒状	褐稈			褐稈棍棒	計			
	F_2	F_3	N	H	H	N	H	N	N	N	H	N	L	N				
C_8～64	118	68										9	9		18	56	32	
C_{10}～22	91	84	2		8	2									12	41	29	2
75	82	79					23								23	52	44	
104	79	82	1	1	8	3									13	30	43	
110	64	84			11	3									14	50	28	
C_{13}～ 7	103	75			26										26	42	61	2
8	92	79			7	5	2	1							15	40	37	3
36	96	74			3	9									12	48	25	
19	83	82			26	17									43	43	100	
83	87	77		1	7	5	9	3							25	55	45	2
85	80	70	1	3	1	2	1	2							10	35	29	11
105	42	68							1	1	4	12	1	10	29	50	58	4
計			4	5	97	46	35	6	1	1	4	21	10	10	240	542		

変異とはそのカテゴリーを異にする。したがって両親のN型あるいはH型系統の遺伝子型には，かかる形質に関する異型多発性が潜在していたとしか考えられない。そしてこの性質がL×N，あるいはN×Hという交雑によって表現型として発現され，F_2 世代に至っていわゆる異型多発系統の分離となったものと思われる。

4. 論 議

以上それぞれの項では関連した問題について考察を加えてきたが，ここでは異型の発生機構について明らかになった点をとりまとめて論議したい。ここにいう異型が自然交雑や自然突然変異による異型とはその性質を異にすることや，異質倍数性作物に見られる染色体異常（スペルトイド，コンパクトイドのような）では説明できないことなどについては，既に前章でのべたので触れないことにする。またIに引用した各種の controlling element との関連は今のところ否定はできないが，証明はむずかしい。

まず交配親の異型多発性とその遺伝について明らかになったことは，「埼玉27号」の親品種の中には異型個体を発生するものがある。さらに「埼玉27号」の集団からとり出した母本の中には，「D-6」，「D-25」のようにその表現型は正常でも次代に異型を分離するものがある。GOTOH[19]（1957）は，異型を発生する親品種を母本とする場合，雑種後代にそのような系統を分離する可能性を示唆したが，「埼玉27号」の異型多発系統を用いてその可能性を追究することが，本章における主要な目的であった。

F_2 個体と F_3 系統の詳細な調査結果を分析してみると，そこには単なる稈長の分離以外に稈長に関する異型を発生する系統が分離していることがわかる。またその発生頻度には系統間差異があり多発系統の存在することも明らかになった。Iで取扱った「ホクエイ」の異型発生頻度に関する選抜実験では発生頻度の多少両方向に選抜効果が現われた。このことは異型多発性が遺伝的な性質であることを強く支持するもので，上記の結果を説明するのに役立つ。SCHMALHAUSEN[61]（1949）もある系統の mutability は遺伝的なものであるとしている。しかも異型多発性に関して量的な変異があると考えられるので，品種集団の安定化をはかる場合には，異型をとくに多発する系統を淘汰すればよいことになる。

さて，ここで扱った異型の形態的特性については本文中にのべ，また GOTOH[19] に図示されているが，稈長自体かなり環境条件に左右されやすい

形質である。したがって，F_2でL，またはH型と同定されたものの中にはN型が含まれていた可能性があり，次代検定でN型と判定された系統もあった。そこで，稈長に関する異型とほかの形質についての変異との関係を調べてみた。

稈長以外の形態的形質（芒，穂型，稃色）の異型を発生した系統の頻度は，組合わせによって異なるが1.67～21.01%で平均11%となりかなり高いことがわかった。またこの種異型の頻度をH，N，L型の総調査個体数に対する割合でみると，H，3.44%；N，0.92%；L，0.19%となり，表現型が長稈のものに高頻度で現われた。

いま，第38表の系統内における稈長の分離割合に対応させて，それ以外の異型を発生した系統数を示すと第44表のようになる。

第44表　稈長における異型分離の割合とそれ以外の異型を発生した系統数

組合わせ番号	型	稈長異型の分離割合 % 0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	系統数合計
C_6	L					1	1						2
	H	1	1										1
C_8	L				2	3	3	1					9
	H	7	2										2
C_{10}	L	17	7		1								8
	H	2	1	2	2		4	5	3	2	4		23
C_{13}	L	10	6	1									7
	H	2	2	1	1	2	6	2					15

この表によれば稈長以外の異型を発生した系統の過半数は，長稈異型の占める割合が30%以上の系統に同時に発生している。このことは稈長以外の変異が稈長の異型に伴なって発生することを暗示している。

しかしこれらの異型の発生や次代の分離はメンデル性の遺伝様式にくらべると異質である。というのは異型として扱ったものはいずれも優性の方向に起きた突然変異の結果と思われる変異で，しかも逆突然変異（reverse mutation）によるとするには頻度が高すぎる。

またこれらの突然変異は固定することなく，褐稈から白芒が，混棒状からは棒状や錐状の穂を分離する。これらの結果は，ある遺伝子自体の易変性というよりはほかのゲノムに属する染色体の間で組換えを起こすとか，ある染色体に逆位その他の異常が起こりやすいといった，染色体異常に由来することも考えられる（Huskins[21]（1946））。しかし，稈長に関する異型の発生にくらべればそれ以外の変異はごく少ないので，染色体異常ですべてを説明することはむろん困難である。

IV．異型多発性の遺伝

Ⅲでは，「埼玉27号」を集団分析した結果，稈長に関する異型の多発系統が存在し，これらを母本に用いた交雑実験のF_2，F_3では，単なる稈長の分離以外に異型の多発系統が分離することをのべた。もちろんこの多発性には量的変異が認められるが，同時にまた稈長以外の形態的変化も認められ，ある遺伝子自体の易変性というよりも染色体異常に由来することも考えられた。

しかし稈長に関する異型の発生にくらべると，それ以外の変異はごく少ないので染色体異常ですべてを説明するわけにはゆかなかった。ここではF_3世代で分離した異型多発系統の次代をさらに追究して，異型の多発性が遺伝的であるかどうかを検討しようとした。

材料と方法

供試材料は前章にひきつづき「埼玉27号」の正常型（N）と，これより発生した長稈型（H），短稈型（L）の異型間交雑におけるF_4系統を用いた。1960年5月6日播種，系統栽培とした。1959年F_3世代で認められた稈長やそれ以外の形質に関する異型多発系統について，それぞれ系統内の正常個体を集団選抜し，1系統約100個体3回反復でF_4系統を栽植した。

異型多発系統は稈長に関する44系統と，稈長以外の形質に関する22系統を用いたが，後者の系統中には2形質以上にわたって異型を示した7系統が含まれた。また多発系統の対照として，各組合わせにつきF_3世代で異型を全く発生しなかった系統より合計17系統を選び，系統内の全個

体を混合して F_4 正常型系統としたほか，両親7系統をあわせて供試した。

出穂期は系統ごとに50%以上の個体が葉鞘より穂先を抽出した日を観察したが，稈長やその他の形態的形質に関しては均一な生育を示した1反復を選び，病害個体を除く全個体を抜取り1系統約70個体について調査した。供試材料の組合わせおよび栽植系統数は次のとおりであるが，両親系統の由来や特性は前章と同一である。

組合わせ番号	組合わせ 母	組合わせ 父	型	正常型系統数	異型多発系統数
C_6	C-66	C- 3	L×N	4	6
C_8	C-66	C- 8	〃	4	18
C_{10}	D- 6	D- 5	N×H	5	19
C_{13}	D-25	D-32	〃	4	21
計	4 組合わせ			17	64

実験結果および考察

1. 多発系統の特性

1) 出穂期

F_3 世代における多発系統内の正常型個体の選抜にあたっては出穂期を考慮しなかったにかかわらず，栽植 F_4 系統の多くは極端な早晩性の差異を示さなかった。一般的にはN×Hの2組合わせでは出穂期の系統間分散がやや大きく，これは主としてH型親系統の晩熟性にもとづいた変異であったが，両親7系統間にみられるほどの変異の幅を示さなかった。したがって多発系統として選抜されたものも，正常型として選抜された系統との間には出穂期で大きな差異はなかった。系統平均値と分散および F_3 と F_4 間の相関を示すと第45表のとおりである。

第45表　出穂期の比較

	系統数	$\bar{x}$	s^2	r F_3. F_4
両親	7	19.7	10.83	0.8123*
正常型系統	18	19.7	1.41	0.2535
多発系統 C_6	6	21.2	0.20	0.5774
〃 C_8	18	20.6	0.59	0.6343***
〃 C_{10}	19	20.6	3.61	0.6259***
〃 C_{13}	21	19.1	3.90	0.8064***
計	64	20.1	3.02	0.5900***

第45表によれば，正常型系統を除くと，両親はじめ多発系統の各組合わせとも親子相関は高く各組合わせをこみにした多発系統64系統で，r = 0.5900*** と有意性を示した。これらのことは多発系統といえども異常な出穂を示さないこと，また系統間で多少の変異はあっても，その幅はL，N型の親系統とH型の親系統の差ほどは大きくなく，親子相関の高いことから普通の分離系統と同様であって，出穂期に関して何ら特殊な反応を示すものではなかった。

2) 稈長

異型を多発した F_3 系統とこれらの系統から正常型個体を選抜したときの稈長平均値および系統間分数について，F_3 と F_4 を比較したのが第46表である。

第46表によれば，両親のL型とN型の稈長の差は，F_3 ではわずか7 cm余りであるが，N型とH型との差は26 cmもあった。F_4 世代では，L型とN型の差はより顕著であったが，H型との差は30 cmにも達しさらに著しかった。このことは両年の気象的ちがいにもとづくところが大きい。とくに F_4 世代では異例な成熟期の遅延を見たため，H型の発生がよりおう盛であったものと思われる。

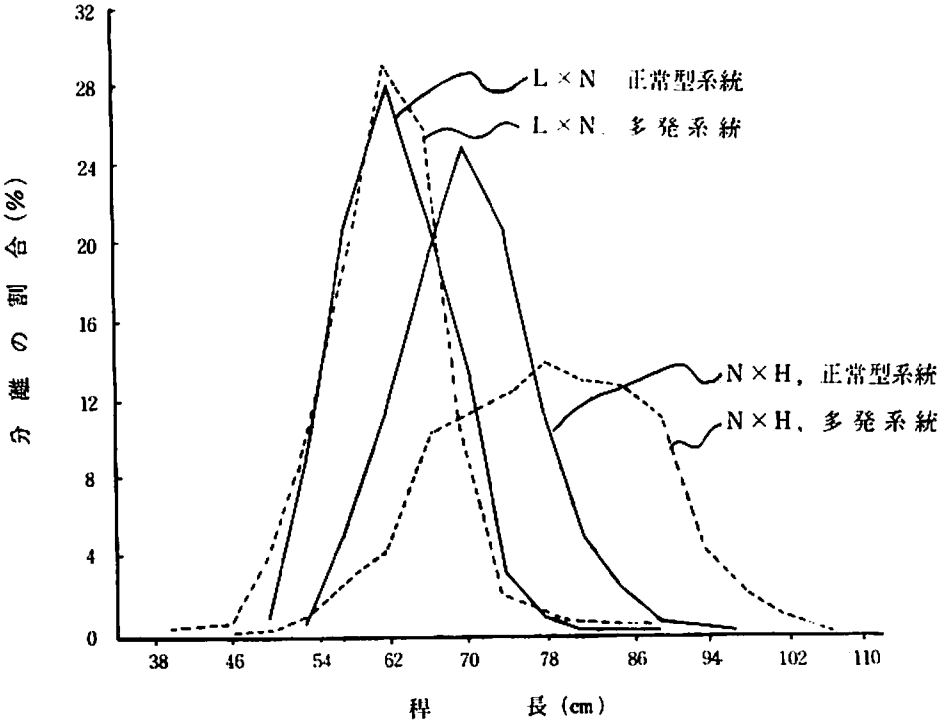
正常型系統では，F_3 の栽植系統と選抜系統間に平均値ではほとんど変異はないが，個体間の分散は選抜系統で著しく小さい。同様なことは多発系統の分散においても認められるが，F_3 で栽植されていた多発系統の稈長平均値は，L×NではL型に近く，N×HではN型とH型の中間を示していた。しかし正常型個体の選抜によってかなりN型に近い稈長平均値がえられた。これらの次代 F_4 でも，L×Nでは，L型とN型の中間，N×Hでは，N型とH型の中間を示した。一般にH型親系統の分散が著しく高いため，N×Hでは正常型系統でも分散がかなり高く，多発系統ではH型親と同程度の分散を示した。稈長平均値の親子相関は，両親では r = 0.9744*** ときわめて高く，正常型でも0.47～0.66とかなり高いが，多発系統で

第46表　稈長の比較と親子相関

		系統数	F_3（栽植）		F_3（選抜）		F_4（栽植）		r_1		r_2	
			$\bar{x}$	s^2	$\bar{x}$	s^2	$\bar{x}$	s^2	$\bar{x}$	s^2	$\bar{x}$	s^2
			cm				cm					
両親	L	1	62.3	20.2			56.8	26.8				
	N	4	68.9	29.6			68.5	29.1	0.974***	0.648		
	H	2	94.8	114.7			100.0	79.3				
正常型系統	L × N	8	63.0	20.3	64.9	15.1	60.9	25.6	0.659	0.396	0.751	0.774
	N × H	9	69.7	49.2	69.3	19.5	69.0	45.6	0.472	0.470	0.307	0.383
多発系統	L × N	21	60.5	31.0	63.2	14.6	63.0	45.6	0.235	0.366	0.114	0.194
	N × H	38	74.3	71.1	70.6	27.9	76.1	68.5	0.262	0.243	0.001	0.246

（注）　r_1，F_3（栽植）：F_4（栽植）
　　r_2，F_3（選抜）：F_4（栽植）

はほとんど関係が認められない。この関係は選抜された系統との間においても同一傾向を示し，分散の親子相関も正常型系統にくらべると多発系統において低い値を示した。これらのことは，正常型系統が稈長について比較的 homogeneous であり，多発系統がより heterogeneous であったことも考えられる。稈長の頻度分布を比率で示したのが第14図である。



第14図　稈長の頻度分布

第14図によれば，各組合わせとも個体ごとの頻度分布は連続的変異を示し，L × Nでは正常型系統と多発系統とが非常によく類似するが，N × Hでは正常型系統にくらべて，多発系統の分布幅がきわめて広くなっている。いいかえればN × Hの多発系統では広汎な分離を示したことになる。

前章でものべたように，L型ないしはH型の異型個体は稈長以外に穂長や葉の形にかなりの特徴

を有しているが，実際的には連続変異を示し，それが雑種集団の中にあっては，異型の判定を厳密にすることはかなりむずかしい。したがってここでは，N型の親を標準にして3倍の標準誤差を越えるのをそれぞれH型ないしはL型の異型として区分すると，H型は78 cm以上，L型は54 cm以下となる。

第13図からも明らかなように，正常型系統や多発系統において，L×NからL型個体が分離しN×HからH型個体が分離するのは当然であるが前者からH型，後者からL型個体の出現するのは分離というよりは発生と考えられる。つまり多発系統には，L×NからH型，N×HからL型異型の発生がより多く認められる。多発系統の分散を大きくした要因には，超越型個体を含めた分離以外に，かかる異型の発生が関与していたことは確実である。

2. 異型の種類と発生頻度

1) 稈長の変異

正常型系統は F_3 世代で異型を発生しなかったものであるが，これらの次代 F_4 では，4組合わせ合計17系統中，6系統に異型の発生が認められ1,165個体中に6個体，つまり発生頻度は0.60％と低いものであった。それはN型親3系統の発生頻度1.50％にくらべても約1/2である。これらの関係を第47表に示した。ここでN型親のうち「D-6」，「D-25」の2系統はいわゆる異型を多発する系統として，基本集団から選抜されたものであり，基本集団の発生頻度はH型とL型がそれぞれ約0.5％であることも経験的に知られている。このことを考えあわせると正常型系統の発生頻度はほぼ標準並みとみなされよう。

第47表 各組合わせの正常型系統およびN型親における異型発生頻度

組合わせ	組合わせ番号	系統数	調査個体数	異型個体数 L	異型個体数 H	異型発生頻度(%)	異型を発生した系統数
L × N	C_6	4	241	0	0	0	0
〃	C_8	4	330	0	2	0.67	2
N × H	C_{10}	5	346	1	0	0.29	1
〃	C_{13}	4	248	4	0	1.61	3
計		17	1,165	5	2	0.60	6
N型の両親		3	133	1	1	1.50	2

多発系統として選抜した44系統は，L×NとN×Hの組合わせによって，異型の発生頻度を異にし，L×NからH型異型の発生は，N×HからL型異型の発生にくらべてその頻度は低かった。この傾向は F_4 においても同様で，また全体をこみにした発生頻度も3.99％から3.09％と低下した。多発系統から発生した異型の頻度を示したのが第48表である。

第48表 多発系統における稈長の異型発生頻度

組合わせ	組合わせ番号	系統数	F_3 調査個体数	F_3 異型個体数 L	F_3 異型個体数 H	F_3 異型発生頻度	F_4 調査個体数	F_4 異型を分離した系統数	F_4 異型個体数 L	F_4 異型個体数 H	F_4 異型発生頻度
L × N	C_6	5	302	0	5	1.66%	302	2	0	2	0.66%
〃	C_8	12	689	0	16	2.32	707	3	0	6	0.85
N × H	C_{12}	9	447	28	0	6.26	604	8	29	0	4.80
〃	C_{13}	18	866	43	0	4.97	1,232	15	51	0	4.14
計		44	2,304	71	21	3.99	2,845	28	80	8	3.09

第48表からN×Hの2組合わせでは，27系統のうち23系統にかなり高頻度で異型の発生があったが，L×Nの2組合わせでは，17系統のうちわずか5系統にのみ異型が発生した。そしてその発生頻度も“C_6”で0.66％，“C_8”で0.85％とかなり低頻度であるが，第47表の正常型系統にくらべると，むしろ高率である。もちろんN×Hの2組合わせは正常型系統にくらべてはるかに多発している。

これらのことは，多発系統の次代で異型を多発することを強く示すものである。

2) 稈長以外の変異

(1) 芒

F_3 世代で稈長以外の形質についても異型の多発生が認められ，そのうち芒に関する異型が多かったが，これらの異型は長芒から無芒ないし少，中芒へ変化したものである。芒に関する異型を分離した系統内で，稈長および芒性について正常型個体を選抜し，その次代を検定したところ第49表がえられた。

第 49 表　芒性に関する多発系統の次代における発生頻度

組合わせ	組合わせ番号	系統数	F_3 調査個体数	F_3 異型個体数	F_3 発生頻度 %	F_4 調査個体数	F_4 異型を分離した系統数	F_4 異型個体数	F_4 発生頻度 %
L × N	C_6	2	119	2	1.72	146	0	0	0
〃	C_8	2	120	2	1.67	137	1	3	2.19
N × H	C_{10}	13	606	32	5.28	868	7	9	1.04
×	C_{13}	5	220	91	41.36	355	0	0	0
計		22	1,062	127	11.96	1,506	8	12	0.80

第49表によれば，F_3 世代において芒の異型を多発生した22系統は，N×Hの組合わせで発生頻度が著しく高く，全体で11.96％という高率を示したが，これらの中には系統内で10～60％の個体が無芒ないし少芒という系統を含んでいた。4組合わせのうち，F_4 において芒の変化を示した系統はわずかに8系統で，異型個体は1,506個体中13個体，0.86％の頻度でしかなかった。とくに C_6 や C_{13} からは異型個体の発生がなかった。このことは稈長における異型の発生とかなり趣きを異にしている。前述の10％以上の多発系統の次代からは，異型個体の発生が全くなかったこと F_4 で発生した異型個体の親系統はいずれも F_3 で低頻度の発生を見た系統であったことなどにより，芒の異型は多発系統の次代に必ずしも多発するものとは考えられない。

また栽植された22系統のうち，8系統は同時に稈長の異型も発生した多発系統であったが，これらの系統の次代においてとくに芒の変化が多かったということはなかった。

無芒ないし中芒の12個体の稈長は“C_8”ではL型1個体とN型2個体，また“C_{10}”からはL型に近い1個体とその他の8個体はいずれも系統平均値より長稈なH型であった。このことは F_3 における芒の変化と類似しており，芒に関する異型個体が一般に長稈の傾向を示すことがⅢにひきつづき確認された。

(2) 穂　型

F_3 で紡錘型より棍棒状ないしは棒状の穂型に変異した4系統について，系統内の正常型を選抜して，その次代をみると，4系統のうち1系統に穂型の変化がみられ，これら異型個体の発生頻度は1.08％であった。F_3 での5.09％という高い頻度から見ると著しく低かった。

(3) 稈　色

3系統のうち1系統に褐稈の異型個体を発生しその頻度は0.48％であったが，これらの親系統の中には28～32％と著しく高頻度のものが含まれていた。これらの関係をとりまとめると第50表のようになる。

第50表によれば，調査個体数に極端な差があって発生頻度の直接比較は困難かもしれないが，多

第50表 稈長以外の形質に現われた異型個体の発生頻度

		系統数	調査個体数	芒 %	穂型 %	稈色 %	異型を発生した系統数
正常型系統		17	1165	0.09	0.60	0	4
N型の両親		3	133	0	0	0	0
多発系統	芒	22	1506	0.86	0	0	8
	穂型	4	216	0	1.08	0	1
	稈色	3	135	0	0	0.48	1

発系統の次代では，正常型系統や親系統よりも異型の発生が多いことは確かである。

(4) 2形質以上，同時に異型を発生する場合

多発系統の中には，同時に2形質以上に変異を示すものがあり，それらのうち7系統の次代を検定したのが第51表である。

第51表によれば同一形質で親子とも異型を多発しているのは「C_{10}—45」と「C_{13}—62」の2系統で，ほかの5系統は必ずしも同一形質の異型を発生してはいない。とくに「C_6—12」では，次代に異型の発生を示さなかったし「C_{10}—42」は次代で1形質のみに変化しただけであった。しかしその他の3系統はいずれも稈長においてはかなり高い

第51表 2形質以上の異型多発系統の次代における異型発生頻度（%）

系統番号	F_3 稈長	F_3 芒	F_3 穂型	F_3 稈色	F_4 稈長	F_4 芒	F_4 穂型	F_4 稈色
C_6 — 12	1.85	1.85	—	—	0	0	—	—
C_8 — 24	6.66	—	3.33	—	5.37	—	0	1.79
C_{10} — 42	29.73	2.70	—	—	0	1.75	—	—
— 43	2.22	2.22	—	—	6.06	—	1.52	—
— 45	2.44	7.32	—	—	21.79	1.28	—	—
C_{13} — 111	4.00	—	6.00	28.00	3.85	—	0	1.92
— 62	5.56	—	9.26	—	9.30	—	3.49	—
C_8 — 85	0	—	—	32.14	1.54	—	7.69	—
C_{10} — 91	1.85	0	—	—	0	1.30	1.30	—
— 95	3.39	—	—	—	4.11	—	2.74	—
— 98	0	—	43.33	—	16.36	—	1.82	—
— 99	0	1.67	—	—	8.11	2.70	—	—

頻度で異型を発生しており，親の世代で正常であった形質に新らしく変異を生じている。

このような例は「C_8—83」～「C_{10}—99」までの6系統にもみられ，とくに「C_8—83」や「C_{10}—91」では，親系統で変化を示さなかった新らしい形質に同時に異型を多発した。

3. 多発性の遺伝力

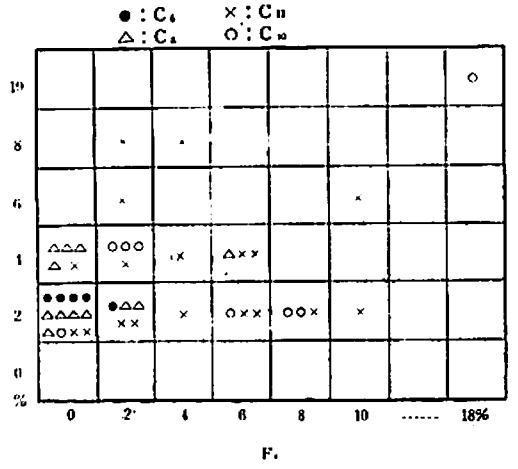
F_3 世代で稈長の異型を多発した44系統とその次代 F_4 における異型発生頻度との親子相関を求めたのが第52表である。"C_6" や "C_8" では第48表にも示したように F_3 で多発系統と思われた17系統のうち，F_4 で異型を発生したのはわずか4系統で異型の発生頻度もきわめて少なかった。そのためこれらの組合わせでは，親子相関が負の値を示したりあるいは有意とはならなかった。

第52表 稈長に現われた異型発生頻度に関する親子相関

組合わせ	組合わせ番号	系統数	r F_3-F_4
L × N	C_6	5	0.6251
〃	C_8	12	0.2493
N × H	C_{10}	9	0.8109**
〃	C_{13}	18	0.0502
計		44	0.4888**

これらに反して "C_{10}" の9系統はそのうち8系統に異型が発生し，その頻度は両世代ともきわめて平行的であった。すなわち有意な相関が認められたのはこの "C_{10}" のみであったが，4組合わせ

をこみにすると $r=0.4888^{**}$ となり，回帰による遺伝力は $h^2g^2=0.8683$ と高い値を示した。これらの関係を示したのが第15図である。



第15図　多発系統の稈長における異型発生頻度の相関図

第15図によれば，異型発生頻度の高い系統の次代では大体発生頻度が高いという関係が存在しそうである。このことは多発系統内の表現型的正常型個体が選代再び異型を多発する性質をになっていたにちがいない。

自然界には mutability の高い系統ないしは遺伝子型が存在し，突然変異を高める遺伝子，あるいはある遺伝子座の近くで突然変異を刺激する遺伝の存在も知られている（Demerec[3]（1937），Ives[28]（1950），Brink[1]（1952），McClintock[43][45][46]（1951，1956））。また Schmalhausen[6]（1949）は突然変異によって highly mutable な系統が誘発され，しかもそのような high mutability が遺伝的性質であることを指摘している。

第52表で，L×N の "C_6"，"C_8" よりも，N×H の "C_{10}"，"C_{13}" で異型の多発性がより遺伝的であることの理由は，交配母本のN型親における発生頻度の差にもとづいている。すなわち，後者のN型親「D—6」と「D—25」は今まで異型の発生が多かったし，いわゆる異型の多発系統が含まれていた（第33表）。このことからも異型を多発する系統を母本とした場合，その雑種後代に多発系統の分離がみられること，その発生頻度の遺伝力が高いことから，稈長の異型多発性が遺伝的形質であることは明らかである。

稈長の異型発生頻度にくらべると，芒に関する異型の発生頻度は明らかに少なく，その親子相関も22系統についてみると，$r=0.0363$，$h^2g^2=0.3\%$ と著しく低かった。つまり芒に関する異型の多発性にはほとんど遺伝的関係が認められない。同様のことは穂型や稃色にも認められる。これらのことから稈長以外の形質に現われた異型の発生は稈長の異型発生とは異なるカテゴリーのものと考えられる。

Heyne and Liverse[25]（1953）は Sears and Rodenhiser[60]（1948）の方法により，小麦品種「Pawnee」を用いて monosomic analysis を行なった。これによれば多くの染色体上に芒の抑制ないしは伸長遺伝子の存在を認めており，また Swaminathan and Natarajan[63]（1959）は peanut oil に浸漬した種子から完全に無芒の突然変異体をえて，さらに分けつ穂別に採種した次代植物と正常個体の交雑実験を行ない，バンコムギの無芒性が awn producing genes の欠失によるだろうとしている。したがって本章の実験結果からみられるような長芒個体から無芒，少芒，中芒個体の変異も，異なるゲノムに属する染色体間の組換えや，欠失などによる染色体の構造的変化にもとづくかもしれない。同様のことは発生頻度のさらに少ない穂型や稃色の変異についても考えられる。

Iによれば「ホクエイ」の基本集団における長稈型異型の発生頻度の遺伝力は82%であった。これはこの実験における多発系統で推定された遺伝力と非常によく一致している。このことを考えあわせると「埼玉27号」も「ホクエイ」の場合も生長に関与する種々の遺伝子が Brink[1][2][4]（1952，1954，1958）のいう Modulator（*Mp*）や，McClintock[43][44][45][46]（1951，1953，1956）の制禦要素類似の1種の mutator に規制されることが暗示される。そしてその関与する因子の重複効果あるいは遺伝子座のいかんによって，発生頻度に量的変異を示すのではなかろうか？。しかしこれらとの関係は今後の研究にまつところが多い。

V 「ホクエイ」の異型発生頻度に関する遺伝的差異

Iから，主として稈長に現われる長稈型異型個体の発生頻度には同一品種でも集団分析した系統間に量的変異がみられ，発生頻度の高い方向およびその逆方向への選抜効果が認められている。第II，III から「埼玉27号」で発生頻度の高いいわゆる多発系統は異型との交雑による後代にも分離し，この多発性が高い遺伝力を示す遺伝的形質であることを知った。一方「ホクエイ」で少発生方向への選抜を7世代繰返したところ，1,000個体以上の集団で2世代とも全く異型の出現をみない2系統群が含まれており，これらの選抜集団を元の基本集団にくらべると約 1/2 以下の頻度にまで低下させることができた。このように表現型的に正常でありながら異型発生頻度を異にする系統はおそらくその遺伝子型を異にすることが考えられる。

この差異を知るための1つの研究方法として遺伝分散を比較するという試みがある。また長稈型異型の中には表現型的に多種類のものが含まれており，稈長自体も連続的変異を示すものである。したがって長稈型異型の稈長がすべて遺伝的に等質であるとは思われない。若しそれがいわゆる単純な体細胞的突然変異体であるとすれば，異型間交雑ないし異型と正常型交雑の分離世代の変異は前者では環境変異によって占められ，後者では異型の種類間に変異の差は見られないであろう。ここではこれらの知見をえるために，異型の発生頻度を異にする正常型，異型間に種々の交雑を行ない，異型発生の遺伝的差異，長稈型異型の遺伝子型の差異を検討した。

材料および方法

1958年，24系統群144系統からなる「ホクエイ」の基本集団より，正常型（N）3系統，1955年より行なってきた異型発生頻度に関する実験材料から，少発生（T_0）と多発生（T_1）の各3系統，さらに1954年より異型の固定化をはかり十分固定したと考えられた長稈型（T）異型3系統を用い，1958年次表に示す9種類，24組合わせの交配を行なった。これらの系統はいずれも自殖を行なってきたもので，また交配にあたっては開花前日に除雄し，その5日後に授粉を行ない，この時自花授精の有無を確かめた。

組合わせ一覧

交雑の種類	交配番号	♀	♂
N × N	58 r 1	N - 1	N - 2
	58 r 2	N - 1	N - 3
	58 r 3	N - 2	N - 3
T_0 × T_1	58 r 4	T_0 - 2	T_1 - 2
T_0 × N	58 r 5	T_0 - 1	N - 1
	58 r 6	T_0 - 2	N - 2
T_0 × T_0	58 r 7	T_0 - 1	T_0 - 2
	58 r 8	T_0 - 1	T_0 - 3
	58 r 9	T_0 - 2	T_0 - 3
T_1 × T_1	58 r 10	T_1 - 2	T_1 - 3
	58 r 11	T_1 - 4	T_1 - 3
	58 r 12	T_1 - 4	T_1 - 2
T × N	58 r 13	T - 1	N - 1
	58 r 14	T - 2	N - 1
	58 r 15	T - 3	N - 1
N × T	58 r 16	N - 1	T - 1
	58 r 17	N - 1	T - 2
	58 r 18	N - 1	T - 3
T × T	58 r 19	T - 1	T - 2
	58 r 20	T - 1	T - 3
	58 r 21	T - 2	T - 3
T × T (reciprocal)	58 r 22	T - 2	T - 1
	58 r 23	T - 3	T - 1
	58 r 24	T - 3	T - 2

N型3系統のうち「N—1」は基本集団のA家系に属し「N—2」「N—3」はB家系に属するもので，これらの系統は異型の発生頻度が比較的少ないものから選ばれた。T_0 型の3系統はいずれもA家系に由来する「T_0—19」群に属し，大集団においても異型の発生がなかった。T_1 型の3系統のうち「T_1—2」はA家系に「T_1—3」「T_1—4」はB家系に由来するが，とくに「T_1—4」の属した「T_1—65」群は異型の発生頻度が最も高かった。T型異型の「T—1」と「T—2」は

「TT—75」群に属する長強稈型で，いずれも茎葉に帯白性を有し，葉色は鮮緑を示すが稈長は後者の方が高かった。また「T—3」は「H-6-40」なる系統群に属し，普通にみられるT型異型で稈長以外にN型と区別されるところはないが，長稈のためもあっていわゆる slender type である。

1959年，これらのF_1と両親約20個体を反復なしで比較し，1960年，F_2 24集団を各800個体1本植えし両側に両親をそれぞれ460個体配置し，乱塊法2反復とした。異型の判定は圃場観察と成熟後全個体を抜取って稈長その他形態的形質の測定によったが，この時の両親は各々100個体とした。

実験結果

1. F_1 稈長のヘテロシス

両親系統の稈長はT型3系統が著しく長稈であった以外，N，T_0，T_1 の各系統はいずれも正常であった。また稈長の分散はT型3系統も正常な稈長を有する9系統にくらべて大差はなかった。

T×N およびこれの逆交雑におけるF_1稈長の平均値は中間親 (M. P) にくらべて14～18%高くほぼT型親に近いドミナンスを示した。しかしN×N，T_0×T_1，T_0×N，T_0×T_0，T_1×T_1 の5交雑12組合わせのF_1稈長は，M. P にくらべて±4%の間にあり，また T×T およびこれの逆交雑におけるF_1も M. P に対して±3%の範囲にあった。F_1稈長の分散も，T×N とこれの逆交雑で両親を凌駕したが，ほかの交雑では両親の分散と同程度であった。したがって，T型の稈長はN型に対し優性であったが，N，T_0，T_1 間あるいはT型同志の交雑では F_1 で稈長のヘテロシスは認められなかった。

2. F_2 における稈長の統計量

24組合わせのF_2個体の稈長はいずれも連続的変異を示した。稈長平均値と分散の分散分析を行なったのが第53表で，交雑の種類別に統計量の平均値を比較したのが第54表である。

第53表によれば稈長の平均値と分散はともに各組合わせ間，交雑の種類間，および T×N，N×Tの交雑内に有意性が認められ，平均値では

T×T (逆)，T×T＞N×T，T×N＞T_0×T_1，T_1×T_1，T_0×T_0，T_0×N，N×N

の関係となり，分散では

N×T＞T×N，T×T (逆)＞T_0×T_0，T_0×T_1，T_1×T_1，T_0×N，N×N

の関係となった。つまり異型間または異型と正常型の交雑が表現型的に正常型同志の交雑よりも，稈長は高く分散の大きいこと，そして正常型同志の交雑では平均値や分散に差異のないことが認められた。このことは F_2 の全分散から環境分散として両親の分散を除いた F_2 の遺伝分散を比較することによっても確かめられる。第54表によれば，N，T_0，T_1 相互の交雑による F_2 の遺伝分散は多くが負の値を示し，T_0×T_1，T_1×T_1 にお

第53表　F_2 稈長の平均値と分散の分散分析

変因	自由度	分散 平均値	分散 分散
全体	47		
ブロック	1	6.40	145.95
組合わせ間	23	333.20**	3324.60**
交雑の種類間	8	893.39**	8884.30**
N × N	2	2.10	1.41
T_0× T_1	0		
T_0× N	1	1.96	6.01
T_0× T_0	2	3.35	20.14
T_1× T_1	2	13.02	4.81
T × N	2	81.95**	961.12*
N × T	2	141.29**	1610.14**
T × T	2	4.02	34.89
T×T(逆)	2	11.58	60.19
誤差	23	12.54	188.46

第54表　F_2 稈長の平均統計量

交雑の種類	平均値 cm	全分散	遺伝分散	遺伝力 %
N × N	90.6	22.7	(−)	(−)
T_0 × T_1	92.4	28.4	1.7	5.8
T_0 × N	90.6	26.3	(−)	(−)
T_0 × T_0	90.6	29.1	(−)	(−)
T_1 × T_1	91.3	28.1	1.0	3.5
T × N	105.2	101.5	74.6	72.8
N × T	107.7	135.0	108.1	79.6
T × T	118.9	67.5	42.4	62.1
T × T(逆)	121.3	59.3	31.9	53.3

いてもきわめて小さい。これに反し T×N，N×Tの遺伝分散は最大でその遺伝力もきわめて高い。また T×T およびこれの逆交雑の遺伝分散は比較的高くなっている。

これらのことは，N，T_0，T_1 の両親系統はその表現型のみならず稈長の遺伝子型も等質であることを示し，T型異型間には稈長に対して異なる遺伝子型を有することが考えられる。第53表にみられるように T×N，N×T の交雑内で稈長平均値や分散に有意性があり，これを詳細にみると第55表のようになる。

第55表　異型と正常型の正逆交雑における稈長の比較

交番	配号	組合わせ母	父	平均値 cm	全分散	遺伝分散	遺伝力 %
58	r 13	T-1	N-1	97.9	98.1	70.2	71.5
58	r 14	T-2	N-1	108.1	124.9**	97.1	77.7
58	r 15	T-3	N-1	109.7	81.5	56.5	69.3
58	r 16	N-1	T-1	99.5	131.6*	103.7	78.8
58	r 17	N-1	T-2	116.3*	164.9**	137.1	83.1
58	r 18	N-1	T-3	107.4	108.4	83.4	76.9

（注）*，**：「58 r 13」に対してそれぞれ5%，1%水準で有意性のあることを示す。

この表の6組合わせのうち「58 r 17」の統計量は一般に高く，これの正交雑「58 r 14」もほかの2組合わせにくらべ高い値を示している。ここで正常型「N—1」は各組合わせに共通な親系統であるから，F_2 の差異は主として T 型異型の差によるものと思われる。

3. T型異型発生頻度の差異

正常な稈長を示す N，T_0，T_1 の各系統間に行なった5交雑，15組合わせの F_2 における T型異型の発生頻度を第56表に示した。F_2 の調査個体数約800にくらべると両親の460個体は少なかったが，それでもこの程度の母集団の大きさであれば異型の発生を高い信頼度で把握できるはずであり，さらに2回の反復を行なっているので調査個体数に不足はないものと考えられ，発生頻度に対する数値変換は行なわなかった。分散分析の結果は第57表のとおりである。

第56表によれば，両親や F_2 間には有意な差がみられ両親グループないし交雑の種類間にも発生頻度の差は有意であるが，これらのグループ内，交雑の種類内各組合わせ間では有意性が認められない。第56表から明らかなように T_0 型の両親系統は最も発生頻度が少なく，平均0.35%に対して T_1 型では平均2.09%と著しく高い。N 型の親はこれらの中間で1.14%を示している。また交雑の種類間でも，有意な差が認められ，

$T_0 \times T_1$，$T_1 \times T_1 > T_0 \times T_0$

の関係となって，$T_0 \times N$，$N \times N$ はこれらの中間を示した。すなわち T_1 型同志あるいは一方に T_1 型をもった交雑では，T_0 型同志の交雑にくらべ

第56表　両親および F_2 5交雑の T型異型平均発生頻度

両親および交雑の種類	系統数又は組合わせ数	異型個体の平均発生頻度（%）
N	3	1.14
T_0	3	0.35
T_1	3	2.09*
N × N	3	0.79
$T_0 \times T_1$	1	2.38**
$T_0 \times N$	2	0.92
$T_0 \times T_0$	3	0.36
$T_1 \times T_1$	3	1.84*

（注）*，**：T_0 に対してそれぞれ5%，1%水準で有意性のあることを示す。

第57表　T型異型発生頻度の分散分析

変因	自由度	分散
全体	41	
ブロック	1	0.0617
両親及び F_2 間	20	1.0544*
グループ間	7	2.8114**
N	2	0.0682
T_0	2	0.0509
T_1	2	0.3029
N × N	2	0.0405
$T_0 \times T_1$	0	
$T_0 \times N$	1	0.0441
$T_0 \times T_0$	2	0.0729
$T_1 \times T_1$	2	0.1762
誤差	20	0.3869

異型の発生頻度は明らかに高く，T_0型，T_1型の親系統と同一な関係にある。

このことは「ホクエイ」の基本集団より派生した正常な系統の中にも，表現型は正常であっても異型の発生頻度を遺伝的に異にするものがあって多発生方向へ選抜した親系統を用いた交雑のF_2世代では明らかに異型の発生頻度が高まった。したがって異型の発生は異型の多発性の支配を強くうけているものと推察される。

4. 異型×正常型，異型×異型における稈長の変異

T×N および T×T の正逆交雑におけるF_2稈長の頻度分布を第58表に示した。これらの組合わせはすべて連続的変異を示し，その分布幅は

第 58 表　異型×正常型，異型×異型におけるF_2個体稈長の頻度分布

交雑の種類	D 75	D 81	D 87	N 93	N 99	N 105	N 111	N 117	T 123	T 129	T 135	T 141	T 147	個体数	正常型個体の分離割合 %	短稈型個体の分離割合 %
T × N	6	38	141	♂314 ♀242	435	455	384	282	♀146 ♂111	55	13			2,269		0.26
N × T	8	125	210		336	341	212	196		63	19			1,894		0.42
T × T		7	20	22	88	209	459	549	494	397	127	14	2	2,388	2.05	
T×T(逆)		2	12	45	106	210	619	709	650	273	80	11		2,715	2.17	
N × N	11	97	626	960	431	46	4	3	1					2,179		0.50

N×Nにくらべはるかに広かった。T×NおよびN×Tでは両親の中間にモードを示し，T×Tの正逆両交雑ではT型親よりもややN型の方に傾いた。いずれも逆交雑によって頻度分布を異にするようなことは認められなかったが，それぞれ両親の超越個体が分離した。T×NおよびN×Tでは，N型よりも15 cmも短稈な個体が出現し，同様な短稈個体はN×Nの交雑からも0.50％みられている。こうした短稈型は基本集団でもすでに見出されていたが，次代検定の結果は大部分が環境変異にもとづき，その遺伝力は0.2％にすぎなかった。しかし現在までに短稈型（D）異型として5種類のものが発見されており，それらの中のいくつかは第58表の短稈個体にも存在した。したがってこれらの交雑では分離以外にD型異型の発生も関与していると考えられる。これにくらべるとT×Tの交雑においてはN型と考えられる個体の分離が，環境変異を考えてもかなり高率である。このことはT型系統にT→Nの変異を含んでいたのかもしれない。というのはもしT型異型が単なる突然変異体であるならば，N型の分離はもっと少なくなるであろうし，いわゆる逆突然体とするならばN型の頻度は高すぎるからである。

5. 稈長以外の形態的形質にみられる変異

「ホクエイ」に出現する異型の中には，稈長以外に稈色，芒性，穂型の変化がみられ，基本集団におけるこれらの変異は，無芒→短少芒が最も多く，紡錘状→錐状という変異もかなり多かった。これらにくらべると褐稈→白稈という変異は自然突然変異と考えられるほど低率であった。とくに前2者の変異は環境による影響をうけやすいが，本実験における9種類の交雑F_2では，稈色の変異が頻繁にみられた。発生頻度を第59表に示した。

第59表によれば，交雑の種類によって発生頻度が著しく異なり，$T_1 \times T_1$はN×NやT₀×T₀にくらべはるかに高率である。この$T_1 \times T_1$にくらべるとT×N，N×Tはやや低率であるが，T×Tとその逆交雑では約5％という著しい変異がみられた。これらのことはT_1型の交雑でみられたT型異型を発生しやすい性質が，同時にほかの形質の変異を生じやすいという関係が認められる。また多くのT型異型の次代を調べていると褐稈系統の次代で白稈を，無芒の次代に長芒個体などを低頻度で出現する場合が観察されていた。ただここで用いられたT型異型はその系統群を含めて育成

第 59 表　各交雑の F_2 個体における稈長以外の形態的変化の発生頻度

交雑の種類	組合わせ数	調査個体数	個体数 稃色	芒	穂型	計	発生頻度（%） 稃色	芒	穂型	計
N × N	3	2,179	0	2	0	2	0	0.09	0	0.09
T_0 × T_1	1	950	0	0	0	0	0	0	0	0
T_0 × N	2	1,255	0	14	0	14	0	1.12	0	1.12
T_0 × T_0	3	2,228	17	2	0	19	0.76	0.09	0	0.85
T_1 × T_1	3	2,199	48	8	0	56	2.18	0.36	0	2.55
T × N	3	2,269	30	0	3	33	1.32	0	0.13	1.45
N × T	3	1,894	31	4	0	35	1.64	0.21	0	1.85
T × T	3	2,388	82	44	1	127	3.43	1.84	0.04	5.32
T × T(逆)	3	2,715	72	53	0	125	2.65	1.95	0	4.60

中にかかる変異は認められなかった。しかしT × T の F_2 で第59表の変異がみられたことと，第58表の N 型個体の分離ないしは発生との間に何らかの関連が暗示される。それはあたかも T_1 型の交雑でみられたと同様のあるいは類似した一連の機作によるのかもしれない。

6. 論　議

この実験における T 型異型を用いた交雑の F_1 や F_2 では，明らかにヘテロシスと分離がみられ，その遺伝分散はきわめて高い値を示した。このことからもT型異型が一種の突然変異体であったことは明らかである。さらに3系統のT型異型がそれぞれN型との交雑において，稈長の遺伝分散を異にしたことはT型異型の多様性を物語るもので稈長に現われた単純な自然突然変異体として異型を考えるわけにはゆかない。

さきに著者は「ホクエイ」の基本集団から異型多発系統の存在を知り「埼玉27号」には「D—6」「D—25」のような多発系統が含まれていた。これらの系統は表現型的にはN型と全く同一であった。本章の実験に用いられた T_0，T_1 型の各3系統と正常型の交雑 F_1 では，稈長に何らのヘテロシスもなく，F_2 における稈長の分散は両親の分散よりもむしろ低かった。このことはこれらの稈長が正常型と全く遺伝的に等質であることを示すであろう。

ここで稈長平均値と分散を比較すると，T型異型を含めて全24交雑では $r=0.5491^{***}$ と有意になるが正常型間の12交雑ではその関係はほとんどない。というのは低頻度のT型異型の発生の多少では F_2 の稈長平均値や分散に及ぼす効果がきわめて低いからである。したがって平均値と分散の直接的関係を仮定することは無理であり，少なくとも正常型同志の交雑ではT型異型の発生はこれらの推定値とは独立な形質として考えなければならない。

正常型間の交雑 F_2 で現われたT型異型の発生頻度には有意な差が認められた。このことは稈長に関して homogeneous な正常型の系統間にT型異型の発生頻度に関して遺伝的差異のあることを強く示すものである。「埼玉27号」の「D—6」「D—25」も異型多発系統でこれと異型との交雑の後代では異型の多発系統が分離された。また異型多発性と稈長以外の芒，穂型，稃色などの変異との間に関連がみられたが，この実験の「ホクエイ」の場合にもこれらの形質の変異がT型異型の多発性と関連している。しかもT型異型にこれらの変異が比較的多い。T_0 および T_1 型の選抜集団（選抜を開始して6年目）約 10,000 個体中における稈長以外の形質の変異を示すと次表のとおりである。

すなわち T_0 にくらべると T_1 の発生頻度は約3倍であり，両者ともにT型異型での変異が多い。このことは，T_0，T_1 型はT型異型の発生頻度に遺伝的な差異があるばかりでなく，その他の形質における変異についても遺伝的差異のあることを示している。いいかえれば，これらの変異を

異型の種類			発生個体数 (F_{17})	
稈長	芒	稃色	T_0	T_1
T	少	褐	6	8
〃	中	〃	1	7
〃	少	白	1	1
〃	中	〃	0	2
〃	無	〃	0	1
N	少	褐	1	10
N	中	〃	1	3
	計		10	32

生じやすいという性質（多発性）ばかりでなく，生じにくいという性質（少発性）もまた遺伝的形質であると考えられる。「ホクエイ」の場合におけるこれらの変異は劣性方向への変異であり「埼玉27号」の場合とは逆の方向であった。このことについては前章でも論議したように染色体異常に由来することも考えられる。しかし「ホクエイ」の場合，正常型はもとよりT型異型（T－3）においても一価染色体の形成や chromosome mosaic などで見られる細胞学的不安定性は他品種にくらべ少なくむしろ正常であった。

McCLINTOCK[43][45][46]（1951，1956）がトウモロコシで発見した controlling element は，ゲノム内のある位置を規則正しく占めるものではなく，通常の染色体配列以外の別な機構によって一方から他方の遺伝子座に転位する遺伝子である。BRINK and NIRAN[1]（1952）のいう Modulator（*Mp*）も McCLINTOCK の Activator（*Ac*）とその作用が類似している。最近 KEDHARNATH and BRINK[34]（1958）はトウモロコシの種皮色に斑入りを示す P^{vv} 対立因子の1成分である転位可能な Modulator が *P* locus から転位する場合の安定性と変化に関する研究を行ない，P^{vv} から P^{rr} への somatic mutation の頻度を減少させる効果を比較した。それによると *Mp* の安定性が維持される場合と，突然変異率を減少させる能力に差異のみられる場合があった。後者では Modulator unit 自身の変化の結果ではなく，position effect にもとづくかあるいは *Mp* の modifying action に対して感受性の強い locus が存在して量的変化を受けるのではないかとしている。ここでえられた異型発生頻度に対する遺伝的差異にこれらの概念を直接適用するのは無理であるが，異型の発生が mutator ないしこの種の genetic element によって規制されるであろうことは推定に難くない。

T型異型間の交雑において特異な点は，F_2 個体の稈長の分布幅が広く，その遺伝分散は予想外に大きかった。また第58表に示したように正常型個体が2％以上も分離し，第59表によれば稃色や芒性の変異がほかの交雑よりもはるかに多かったことである。

さきに，T型異型の次代にN型の分離することそしてこの分離の割合が連続的分布を示し，少数ながらN型個体の分離をみない系統を発見した。このT型系統をさらに固定化の方向へ選抜したのがこの実験に用いられたT型の両親系統であった。したがって，T×Tの交雑からN型個体が出現したのはいわゆる segregation とは考えられない。segregation でないとすれば，T→N の逆突然変異であろうか？　それにしても2％の頻度は高すぎるきらいがある。

さらにここで注目すべきことは稈長以外の形質における変異である。第59表にみられるとおりT×Tの正逆両交雑では，芒や稃色の変異がほかの交雑にくらべて著しく多い。しかもこれらの変異は長稈個体に多かった。このことは前述の T_1 集団や III の「埼玉27号」の多発系統の場合とよく一致する。

BRINK[4]（1958）によれば，前記 P^{vv} から突然変異によって生じた P^{vv}_{m-1} には，P^{vv} と同様に modulator を成分としてになっていたという。さらにこの modulator には染色体切断作用をもつ Dissociation（*Ds*）を促進させることが認められている。もし，かかる genetic element がコムギにも存在するならば，T×Tにおける変異の説明は容易となるであろう。

VI　総括と結び

1．総　括

1951年以来，主として稈長における異型発生の

機構を遺伝的に究明する目的で，小麦品種「ホクエイ」と「埼玉27号」を材料として，秩序立てた系統育成と後代検定を行ない，さらに異型発生頻度に関する選抜実験ならびに交雑実験によって異型の遺伝行動を追究した。これまで各章ごとに関連した問題について考察と論議を加えてきたが，ここではそれらの知見にもとづき異型発生の原因について一括検討することにした。まず，異型の発生に関係がないか，あっても少ないと考えられる条件は次のとおりである。

(1) 異品種の混入

花粉の混入に対しては，数世代自殖を行なって自然交雑のない条件で採種し実験に供したが，放任状態で採種した場合にくらべ異型発生頻度に差異がなかった。また種子の混入に対しては，自殖によってえられた異型の種類や特性を把握することによって，稀れに起こる機械的混入個体を判別することができた。したがって異型の発生がこの種の原因によらないことは明らかである。

(2) 稈長の分離

3家系よりなる「ホクエイ」の基本集団において F_{10}～F_{11} までは，稈長に関して polygenic segregation がみられたが，その後各家系は種々の統計量に対して差異がなく，いずれも homogeneous と判定された。「埼玉 27 号」の各地方系統でも春播型，秋播型を問わず，雑種集団でみられるような稈長の分離は全くなかった。

(3) 自然突然変異

普通にいわれる自然突然変異率にくらべると，異型の発生頻度はきわめて高率であること，とくに多発系統が存在すること，異型個体が多様な変異性を示すこと，その多くは優性方向への変異であることなどによって単純な自然突然変異とは考えられない。

(4) 体細胞突然変異

異型個体から穂別に採種して次代検定を行なった結果，いわゆる tiller bud mutation によって発生する異型 (Morey[47] (1949)) とは異なったカテゴリーに属するものであることが明らかになった。またスベルトイドやコムパクトイドとはその特性よりみて異なるものである。

(5) 細胞学的異常あるいは染色体異常

「ホクエイ」の正常型はもとより，最も普通に見られる長稈型異型においても，異型を発生しない他品種にくらべて成熟分裂における染色体の行動は正常であって，これらとの関連は少ないようである。しかし稈長以外の形質における変化が，ほかのゲノムに属する染色体間の組換えや，ある染色体上での逆位やその他の異常を起こすといった細胞遺伝学的特性と何らかの関連があるものと推察される。稈長の異型にくらべると，稈長以外の形質の変異は発生頻度は低いし，発生頻度の遺伝力もきわめて低いので，染色体異常ですべてを説明することはむずかしい。

(6) 細胞質遺伝

エンドウにおける狭葉の変異や，トマトにおける矮性のローグ (rogue) とは性質が異なり，異型×正常型，異型×異型 の正逆交雑間で異型の発生頻度やその他の変異について差異はなかった。したがって plasmagene による可能性は否定される。

(7) 環境による遺伝子型の表現の変化

播種期，施肥条件，気象条件などのちがいによって異型の発生頻度は変わらない。しかし極端に地理的環境を異にする場合は（北見，盛岡，鴻巣）主として冬季および春季の気温と日長効果のちがいによって，秋播性の高い長稈型異型は寒地での伸長がむしろおう盛となり，逆に秋播性のやや低い正常型は暖地でよく伸長する。したがって正常型と異型の差は寒地が大きく，暖地では小さく異型の判別が困難となる場合もある。このことは交配親品種の播性に対する差異の程度や育成地の地理的気候的環境によって，品種の変異性ないしは不安定性を豊富にすることの原因とはなるが，直接的な異型の発生原因とはならない。またいわゆる環境の関作用による（大豆の場合，後藤 (1961)）ものでないことはもちろんである。

(8) Phenodeviants

異型発生頻度に関する選抜実験の結果，コムギに発生する異型は，Lerner[40] (1954) のいう phenodeviants とは性質を異にするものであることがわかった。

(9) 不安定遺伝子

田中[64] (1954) の蚕における褐円斑，多星紋の数とか体節上の分布の形式から提唱された不安定遺伝子説によって，異型の発生は説明できない。

現在のところ，異型発生の機構についてある仮説を示し，それにもとづいて結論を導き出すことはむずかしいので，2，3類似の仮説をあげてそれらとの関連において原因を検討してみたい。

(1) 突然変異率を高める遺伝子で，ショウジョウバエにおける mutator や，トウモロコシにおいて制禦要素 (controlling elements) とよばれる *Ac* (Activator) と *Ds* (Dissociator)，あるいは *Mp* (Modulator)，*En* (Enhancer) などと類似の機能を有する genetic element が，コムギの異型発生にも関与する可能性が考えられる。

何故ならば mutator の存在によって突然変異率が10倍に高められているし，後者の各遺伝子は *Ac*－*Ds* と同様の機能をもった系列で，突然変異を誘発しあるいはこれを調整する働きがあり，しかも *Ds* と同じく染色体を切断したりこれを活性化する転位可能な因子として知られている。これらの要因に類似のものが，扱かったコムギの品種にも存在することが推察される。

(2) 10世代以上にわたって，長稈型異型除去の強力な選抜が毎代繰返えされていながら「ホクエイ」や「埼玉27号」では完全にこれを取り除くことのできなかった事実は，生長に関与する遺伝子座の近くに「異型発生促進遺伝子 (Promoter)」が存在する可能性を強く暗示している。

長稈型異型にほかの形質の変異が多いことは，この遺伝子座の近くで染色体の切断や逆位などの異常が起こりやすいという可能性も考えられるし稈長の異型が多様性に富むことの原因としては，この遺伝子の変更作用あるいは位置効果 (Raffel and Muller[56] (1940)) にもとづくかもしれない。また異型多発系統 (highly mutable strain) と少発系統 (nearly stable strain) の遺伝的差異は，長稈異型に稈長以外の形質の変異を伴なうので，稈長に関する semi-allelic gene system (Dunn and Caspari[10] (1954)，Laughnan[39] (1952)) によって同時にこれを説明することは困難であるが，異型発生促進遺伝子の dosage effect による可能性を暗示させる。

(3) これらのことは，コムギの生長に関与する遺伝子座の近くにヘテロクロマチンの部分の存在を仮定しても説明できる。その部分が直接間接に稈長の異型あるいはその他の形質の変異を規制すると考えるわけである。

2. 結　び

従来コムギにおける異型の発生は制禦不能な遺伝的変化として，その複雑さが指摘されていた。本研究においてもその発生機構が十分に解明できたわけでなく，したがって対策が確立されるには至らなかった。しかし異型発生促進遺伝子の存在を仮定することによって各種異型の発生現象をかなりの程度にまで説明できそうである。この因子はトウモロコシにおける controlling element と類似の遺伝子作用を有することが期待される。しかし，この種遺伝子がいかなるゲノムの染色体上に位置するかは全く不明であって，将来，monosomic または nullisomic analysis による染色体の判定がのぞましい。また *Ac* あるいは *tr-Mp* のように転位可能な遺伝子であるか否かを追究する必要もある。Brink[6] (1958) は Casperson[5] (1956) の研究から，これらの genetic element がヘテロクロマチンの部分に存在することを暗示している。したがって今後は，異型自体の生化学的研究を通じて，染色体の作用を明らかにする必要があるだろう。

一方，品種の安定性や純系の維持または交配母本の選定にあたって，異型の発生が知られている品種に対しとくに留意すべきことは，いわゆる異型多発系統の存在する可能性がきわめて強いことである。集団分析によってこれを除去することはさして困難ではない。さらに選抜を加えることによって実用形質に影響なしにかなり安定した系統をとらえる功算も高い。交雑育種の後代で多発系統の分離を最少限とするためにもこの種の安定型系統を用いた方がよいだろう。さらに完全な異型の除去をはかるためには，異型発生のおそれのない品種を数回戻交配して異型発生促進遺伝子の組換えを行なわねばならない。

VII 摘 要

1. 「ホクエイ」の育成過程での異型の発生にふれ，本研究の目的を明らかにした。

2. コムギおよびエンバクにおける異型の研究を回顧した。

(I)

3. 「ホクエイ」に現われる異型の実態を株序だてた系統育成実験によって調べ，異型の後代検定と選抜実験を行なった。

4. 3家系よりなる「ホクエイ」の基本集団は交配後約10年以上を経過しているにかかわらず，稈長の平均値と分散については分離を起しており，それは polygenic segregation と考えられた。この場合稈長に対する選抜は次代家系間の平均値に若干の効果をおよぼしたが，ほかの統計量に対しては変化がなかった。

5. F_{15} 以後は稈長の平均値，分散，変異係数の家系間に平均値ではほとんど差異がなく，3つの家系はその表現型において homogeneous に近かったが，異型多発系統の存在によって，分散，変異係数の各々の分散あるいは変異係数には家系間に差異が見られた。しかし異型の発生が集団の分離にもとづくものではないことがわかった。

6. 当初，異型の判定を統計的に稈長の平均値の3倍の標準誤差を基準として長稈型（T），短稈型（D）に分け，F_{11}～F_{13} の発生頻度を調べるとそれぞれ1％ずつであった。栽植個体数の少ない場合の異型発生頻度はポアソン分布を示したが後代の大集団ではポアソン分布にあてはまらなかった。

7. 異型個体の次代検定によって，統計的にT型と判定されたもののうちその約半数は遺伝的であることを知った。したがってT型異型の発生頻度は約0.5％と考えられた。このことは自殖種子を用いた F_{15}，F_{16} の大集団によっても追証され，異型の発生が自然交雑や他品種の混入によるものでないことを知った。

8. また統計的に判定されたD型の次代はほとんど正常型（N）を示し，稈長の遺伝力は0.5～18％と低かった。したがってD型異型の大部分は環境変異によるものと考えられた。

9. T型個体の次代系統では，系統内のT型個体の発生頻度に変異性が見られ，0％～90％，まれには100％T型となるものが認められた。このうち20％以上の高率を示すものをTT型，以下のものをTN型として区別した。また統計的にN型と考えられた個体の次代においても，60～85％の高率でT型を含む系統がえられ，これをNT型多発系統（highly mutable strain）と名づけた。また親子ともN型をホすNN型の中には，TN型と同様に正常な「ホクエイ」の発生頻度よりさらに高率な系統を含んでいた。

10. NT型は，自殖をつづけた後代の基本集団からも2系統に認められ，異型発生頻度の過半がこれらの多発系統によって占められることがわかった。

11. T型個体の後代で固定した6系統群がえられた。

12. T型異型発生個体数の遺伝力（$h^2 g^2 = VF_{15}/\sqrt{VF_{15} \cdot VF_{16}}$）は82％と推定され，2世代の発生頻度から基本集団を多発生，中発生，少発生の3グループに系統群を区分できた。A家系に属するものは異型の発生少なく，C家系のものに発生が多かった。これらの発生頻度は各系統群の稈長に関する統計量とは関係がなかった。

13. T型異型の発生頻度に関して，多発生，少発生両方向への選抜を4世代行なった。多発系統の存在によって，発生頻度が左右され，累積的効果は示さなかったが，基本集団にくらべると両方向への選抜効果が顕著であった。

14. N型，T型ともにPMCの M_I における染色体の行動は正常で，異型の発生はこの種の染色体異常とは関係なかった。

15. 「ホクエイ」の組合わせ親における異型発生の有無と，異型を発生する主要品種を紹介し，また突然変異を誘発する遺伝子の存在に関する著名な研究例をあげ「ホクエイ」の異型が単純な突然変異，あるいはスペルトイド，コムパクトイドの概念と異なることについて論議した。

16. さらにこれまでの知見によって原採種の問題に言及した。

(II)

17. 「ホクエイ」に発生した異型の種類，形態

的ならびに生理的特性を調べ，実用形質に関する正常型との比較，地理的環境条件を異にした場合の遺伝子型の表現差異を明らかにした。

18．長稈型異型の中で，系統または系統群としてM型を区分した。これはN型より約10 cm長稈でT型との中間を示す。またN型より約10 cm短稈で発生頻度のごく少ないD型の数種類がえられた。

19．正常型から発生し，次代検定で確かめた異型を稈長以外に穂型，芒，稃色，帯白性，稈の太さなどの形質によって分類し，T型，24；M型，19；N′型，9；D型，3，計55種類の異型をえた。

20．多発系統の後代からも同様な分類によって新たにT型，18；M型，12；D型，2；N′型，15，計55種類の異型をえた。

21．多発系統に由来する異型の種類が広汎な変異性を有し，多発系統が各種の形質でmutabilityに富むことがわかった。

22．秋播栽培したときの出穂期や，低温処理による春播栽培の出穂反応について，T型がN型よりも広い変異を示し，出穂期と稈長の間に相関が見られた。

23．40日低温処理と50日低温処理の出穂始から推定した秋播性程度と，組合わせ親品種あるいはT，M，N型の稈長の間には高い正の相関がみられ，T型の中には組合わせ親と同様に春播型に近いものからすこぶる秋播性の高いものが含まれ，稈長がこれに伴なって高くなった。

24．農学的実用形質に関して，耐寒性についてはN型よりやや弱いT型異型があった。収量その他の量的形質にも異型間にかなりの変異がみられT型の多くはN型よりも低収の傾向にあったが，中には同程度かまたは有意に多収性を示す有望系統も存在した。

25．さらに異型の中には，耐病性（黄錆病）についても変異が認められ，抵抗性から罹病性のものまで含まれていた。また容積重，粒重，粒質についても異型間に差異が著しかった。

26．3地域間で異型の比較を行ない，出穂日の変異は北見でよりも盛岡，鴻巣と暖地に行くにしたがって広くなった。稈長ではN型とT型で地域間の順位が逆転し，N型は鴻巣で最も高く，T型は北見で最も高かった。稈長の分散，変異係数にも地域間の差がみられ，N型では鴻巣が低く，T型は逆に北見が低かった。

27．このことに関連して出穂期や播性のような生理的形質の異なる遺伝子型が寒地の育成環境で集団中に維持されやすいこと，異型個体の表現型の発現差異が暖地において顕著でないため府県ではこの種異型があまり注意をひかないことについて論議した。

28．異型と自然突然変異の関係についても論議し，基本集団における芒性，稃色の変異は遺伝子突然変異によるものと考えられた。

(III)

29．「埼玉27号」の地方系統よりえられた正常型（N）および「埼玉27号」の組合わせ親の特性を調べ，正常型と異型間交雑のF_2，F_3世代について遺伝分析を行なった。

30．基本集団から長稈型（H）と短稈型（L）の異型がかなり高い頻度で発生した。親品種の「早熟赤毛」や「早小麦」からも異型の発生が認められ，もう1つの親品種「California」は秋播性が高かった。

31．交雑実験に用いられた親系統はいずれも「埼玉27号」から選抜され，これらの間では稈長や出穂日およびそれらの分散が異なり，H型系統の変異は大きかった。

32．N型の親系統中「D－6」，「D－25」の後代では系統間で異型の発生率を異にし，いわゆる異型多発系統が含まれていた。

33．8組合わせ（L×N，L×H，N×H）のF_2個体と，4組合わせ（L×N，N×H）のF_3系統を分析した結果，稈長の分離以外に稈長に関する異型を発生する系統が分離し，その発生頻度には系統間差異があり多発系統の存在を認めた。とくにL×NからH型の異型，N×HからL型の異型を多発する系統が分離し，異型多発性が遺伝的性質であることを知った。

34．稈長以外にも芒，穂型，稃色などの形質に関して異型を発生した系統の頻度がかなり多く，これらの変異は稈長の異型多発性と関係があり，変異の多くは優性方向の変化を示した。

35. 異型の発生や次代の分離はメンデル性の遺伝様式と異なること，稈長に出現する異型がそれ以外の異型にくらべはるかに高頻度であるため，染色体異常では異型のすべてを説明できないことについて論議した。

(IV)

36. L×N，N×Hの F_3 世代で分離した多発系統について，系統内で表現型的に正常型を示す個体を集団選抜し，その次代 F_4 世代における異型の発生頻度を調べた。

37. 多発系統の出穂期や稈長の平均値は両親および正常型系統にくらべて異常ではなく，出穂期の親子相関は高かった。しかし稈長平均値や分散の親子相関は著しく低かった。

38. このことは稈長の頻度分布が異なること，とくに多発系統からは稈長の分離以外に発生と考えられる異型の多く出現したことにもとづいていた。

39. 稈長の異型は44系統のうち28系統にみられ，その発生頻度は3.09%と高率であった。稈長以外の芒，穂型，稃色に関する異型は29系統中14系統にみられ，それぞれ0.86，1.08，0.48%であった。もちろんこれらの発生頻度は正常型系統やN型の親系統にくらべはるかに高率であった。

40. 2形質以上にわたって1系統より同時に異型を発生した7系統の次代では，2系統に同じ異型を発生し，ほかの4系統は形質を異にしたが同じく2形質に異型が認められた。

41. 稈長における異型発生頻度の回帰による遺伝力は87%と推定され，異型の多発性が遺伝的形質であることを知った。またこの多発性は突然変異率を高める遺伝子の存在を暗示させた。

42. これに反し，稈長以外の形質における異型発生頻度の遺伝力はきわめて低く，芒性において0.3%と推定され，これらの形質の多発性は強い遺伝的性質とは考えられなかった。したがって F_3 系統での多発性は染色体異常に由来するものと思われるが，そのような異型を起こしやすい性質はある程度遺伝的であると考えられた。

(V)

43. 「ホクエイ」における長稈型（T）異型の多発生（T_1）および少発生（T_0）方向へ選抜を重ねた各3系統とN型3系統，固定化をはかったT型異型3系統のそれぞれの間に，9種類24組合わせの交配を行ない，F_1 および F_2 世代の稈長ならびに異型発生頻度について遺伝分析を行なった。

44. N，T_0，T_1 相互間の交雑12組合わせでは F_1 の稈長にヘテロシスがみられず，F_2 の遺伝分散もきわめて小さく，これらの系統の稈長は遺伝的に等質と考えられた。

45. F_2 世代における T 型異型の発生頻度には有意な差があり，$T_1\times T_1$ は $T_0\times T_0$ よりも多発生を示した。

46. 稈長以外の形質に関する変異も，$T_1\times T_1$ で明らかに多く，T型異型の多発性と関連あることが認められた。これらの関係は，T_1，T_0の 親系統と同様で，稈長の平均値および分散は homogeneous でありながら異型の発生に遺伝的差異を示すことがわかった。

47. T×Nの F_1 稈長は T 型に近い優性を示し T×Tではヘテロシスが認められなかった。

48. F_2 個体稈長の遺伝分散はT×Nが最大で，T×Tでもかなり大きかった。しかし正逆交雑間に差異がなく，ともに連続的変異を示した。とくに前者の交雑からは短稈（D）型異型の発生があり，後者からはN型個体が高頻度で分離し，稈長以外の形態的変異も多かった。

49. またT型異型3系統間には稈長に関する統計量で有意な差を示し，これらが単純な突然変異体でないことを追証した。

50. 異型発生の遺伝機構に関してトウモロコシにおける易変系（mutable system）とそれの制禦要素を引用して，この種の遺伝要素による可能性について論議した。

51. 本研究からえられた知見を総括して，当初設定された諸説の妥当性を検討した。その結果「異型発生促進遺伝子」を仮定することにより，コムギの異型とその発生機構を最もよく説明することができた。

52. 最後に本題における未開拓の分野の課題を明らかにし，コムギ育種上における異型の取扱い方にふれ結びとした。

参考文献

1) Brink, R. A., and R. A. Nilam, 1952: The relation between light variegated and medium variegated pericarp in maize. Genetics 37: 519-544.
2) Brink, R. A., 1954: Very light variegated pericarp in maize. Genetics 39: 724-740.
3) ————, 1956: A genetic change associated with the *R* locus in maize which is directed and potentially reversible. Genetics 41: 872-889.
4) ————, 1958: A stable somatic mutation to colorless from variegated pericarp in maize. Genetics 43: 435-447.
5) ————, 1958: Paramutation at the *R* locus in maize. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 23: 379-391.
6) Caspersson, T., 1956: Quantitative cytological determinations on endonuclear structures. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 21: 1-18.
7) 茅野三男, 田北辰雄, 三好一夫, 長谷川繁雄, 1958: 水稲糯品種に出現する粳について. 道立農試集報 2: 98-100.
8) Demerec, M., 1937: Frequency of spontaneous mutations in certain stocks of *Drosophila Melanogaster*. Genetics 22: 469-478.
9) ————, 1940: Genetic behavior of euchromatic segments inserted into heterochromatin. Genetics 25: 618-627.
10) Dunn, L. C., and E. Caspari, 1945: A case of neighboring loci with similar effects. Genetics 30: 543-568.
11) Emerson, R. A., 1917: Genetical studies on variegated pericarp in maize. Genetics 2: 1-35.
12) ————, 1929: Frequency of somatic mutation in variegated pericarp of maize. Genetics 14: 488-511.
13) Engledow, F. L., and S. M. Wadham, 1925: Inheritance in wheat. I. An "unfixable wheat" (Investigation on the late M. Philippe de Vilmorin's "race de ble' nain infixable").
14) 後藤寛治, 1952: 量的遺伝とそれに関与する遺伝子. 遺伝 6 (6, 7, 9): 47-51, 44-47, 44-47.
15) Gotoh, K., 1953: Genetic analysis of varietal differentiation in cereals. I. Statistical differences found among local strains of a barley veriety, "Hosogara No. 2". Jap. Jour. Genet. 30: 95-106.
16) ————, 1955: Do. II. Various growth habits of local strains of the barley variety, "Hosogara No. 2". Jap. Jour. Genet. 30: 197-205.
17) ————, 1956: Do. III. Competitive ability of local strains of the barley variety, "Hosogara No. 2". Jap. Jour. Genet. 31: 1-8.
18) ————, 1956: Do. IV. Polygenic differences in agronomic characters between local strains of a barley variety, "Hakata No. 2". Jap. Jour. Genet. 31: 172-175.
19) ————, 1957: Do. V. Off-type plants observed in a wheat variety, "Saitama No. 27". Jap. Jour. Genet. 32: 1-7.
20) ————, 1957: Do. VI. Population structure of the barley variety, "Iwate Mensury No. 2". Jap. Jour. Genet. 32: 75-82.
21) ————, 1957: Do. VII. Interrelationships between potential variabilites and environmental conditons. Jap. Jour. Botany 16: 46-60.
22) 後藤寛治, 1958: アメリカにおける育種事情. 北農 25: 280-290.
23) Gotoh, K., 1959: Intra-inbred line variation in number of tassel branches of corn. Jap. Jour. Botany 17: 1-13.
24) Hagberg, A., N. Nybom, and A. Gustafsson, 1952: Allelism of *erectoides* mutation in barley varieties. Hereditas 38: 510-512.
25) Heyne, E. G., and R. W. Livers, 1953: Monosomic analysis of leaf rust reaction, awnedness, winter injury and seed color in Pawnee wheat. Agron. Jour. 45: 54-58.
26) Hunter, H., 1951: Crop varieties. London.
27) Huskins, C. L., 1946: Fatuoid, speltoid and related mutations of oats and wheats. Bot. Rev. 12: 457-514.
28) 石川喜三郎, 1934: 小麦の本邦在来品種におけるスペルトイド突然変異ならびにその遺伝現象について. 農業及園芸. 9 (6, 7, 10): 1361-71, 1566-71, 2244-47.
29) Ives, P. T., 1950: The importance of mutation rate genes in evolution. Evolution 4: 236-252.
30) Jensen, N. F., 1952: Intra-varietal diversification in oat breeding. Agron. Jour. 44: 30-34.
31) 植崎洋一, 鈴木真三郎, 1937: 小麦における出穂の生理に関する研究. 農事試験場彙報. 第3巻, 第1号.
32) 吉川秀男, 1956: 近代遺伝学. 東京.
33) 木原　均, 1954: 小麦の研究. 東京.
34) Kedharnath, S., and R. A. Brink, 1958: Transposition and the stability of Modulator in maize. Genetics 43: 695-704.
35) 楠　隆, 長内俊一, 1954: 秋播小麦新優良品種「ホクエイ(北栄)」. 北農. 21: 301-309.
36) ————, 1954: 寒地における秋播麦類の耐寒性検定について. 日作紀. 23: 135.
37) ————, 1956: 普通系小麦「北栄」の稈長に見られる変異性について. (予報) 北農研究抄報. 3: 5-6.
38) ————, 1959: 秋播小麦雑種初期世代の耐寒性に関する集団選抜の効果. 育種学雑誌. 9: 1-6.
39) Laughnan, J. R., 1952: On the designation of

closely linked genes with similar effects. Amer. Nat. 86: 109-111.
40) LERNER, I. M., 1954; Genetic homeostasis. London.
41) LEWIS, D., 1953; The rougue tomato: a problem in nuclear cytoplasmic and environmental control. Heredity 7: 337-360.
42) LEWIS, E. B., 1950; The phenomenon of position effect. Advances in genetics 3: 73-115.
43) McCLINTOCK, B., 1951; Chromosome organization and genic expression. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 16: 13-47.
44) ——, 1953; Induction of instability at selected loci in maize. Genetics 38: 579-599.
45) ——, 1956; Intranuclear systems controlling gene action and mutation. Brookhaven Symp. Biol. 8: 58-74.
46) ——, 1956; Controlling elements and the gene. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 21: 197-216.
47) MOREY, D. D., 1949; The extent and causes of variability in Clinton oats. Iowa State Coll. Res. Bull. 363. (According to Biological Abst. 24 (1): 202. 1950).
48) 増山元三郎, 1949; 少数例の纏め方と実験計画の立て方. 東京.
49) 松村清二, 1950; コムギ五倍雑種よりの零染色体植物の研究, 遺伝雑, 25. (5-6): 256.
50) 農林省関東東山農業試験場, 1959; 麦類品種一覧.
51) 長内俊一, 後藤寛治, 1958; 大麦地方系統の競争力と地域との交互作用, 育種学雑誌, 8: 83-88.
52) ——, 植 隆, 後藤寛治, 1960; コムギにおける異型発生の遺伝機構. I. 秋播小麦「ホクエイ」に出現する異型の遺伝行動, 道立農試集報, 6: 32-51.
53) ——, ——, ——, 1960; 同 上. II. 秋播小麦「ホクエイ」に出現する異型の特性, 道立農試集報, 6: 52-67.
54) ——, 後藤寛治, 1960; 「小麦埼玉27号」の異型と多発系統の分離, 育種学会第18回講演要旨, 2.
55) PETERSON, P. A., 1953; A mutable pale green locus in maize. Genetics 38: 682.
56) RAFFEL, D., and H. J. MULLER, 1940; Position effect and gene divisibility considered in connection with three strikingly similar scute mutations. Genetics 25: 541-583.
57) RHOADES, M. M., 1936; The effect of varying gene dosage on aleurone color in maize. Jour. Genetics 33: 347-354.
58) ——, 1938; Effect of the *Dt* gene of the mutability of the *a* allele in maize. Genetics 23: 377-397.
59) SEARS, E. R., 1954; Cytogenetic studies with polyploid species of wheat. II. Additional chromosomal aberrations in *Triticum vulgare*. Genetics 29: 232-246.
60) ——, and H. A. RODENHISER, 1954; Nullisomic analysis of stemrust resistance in *Triticum vulgare* var. *Timstein*. Genetics 33: 123-124.
61) SCHMALHAUSEN, I. I., 1949; Factors of evolution. Philadelphia.
62) STADLER, L. J., 1929; Chromosome number and mutation rate in *Avena* and *Triticum*. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. 15: 876-881.
63) SWAMINATHAN, M. S., and A. T. NATARAJAN, 1959; Cytological and genetic changes induced by vegitative oils in *Triticum*. Jour. Heredity 50: 177-187.
64) 田中義麿, 1954; 不安定遺伝子総説, 日本蚕糸学会東海支部講演集, 2.
65) ——, 1955; 遺伝学, 東京.
66) 内川 勇, 1934; スペルトイド小麦の遺伝学的細胞学的研究. I. C-系統スペルトイド, 植及動, 2: 851-864.
67) VAN SCHAIK, N. W., and R. A. BRINK, 1959; Transposition of Modulator, a component of the variegated pericarp allele in maize. Genetics 44: 725-738.
68) WALLACE, A. T., G. K. MIDDLETON, R. E. COMSTOCK, and H. F. ROBINSON, 1956; Variability in Letoria and Fulwin oats. Agron. Jour. 47: 178-181.
69) WATANABE, Y., 1954; Studies on the cytological instabilities of common wheat. I. The meiotic abnormalities of dwarf wheat, Norin No. 10, with special reference to the appearence of tall plants. Jap. Jour. Breed. 4: 67-77.
70) 渡辺好郎, 1956; 同 上. II. 小麦若干品種のマイオテイツク・インデツクスと一価染色体出現率, 育種学雑誌, 6 巻別冊, 第10回講演会要旨.
71) ——, 1956; 同 上. III. 小麦品種 "白肌" のクロモゾーム・モザイクについて, 遺伝雑, 31 (10. 11): 315. 第28回大会講演要旨.

Resume

GENETIC MECHANISM OF OFF-TYPE OCCURRENCE IN WHEAT

Shun-ichi OSANAI

It is well known that various kinds of off-type plants or rougues resulting from or associating with gene mutations and chromosomal aberrations occur in wheat and oat varieties (HUSKINS, 1956). The occurrenece of off-type plants in a certain cultivated variety may be associated with segregation in still unfixed characters or with contamination by seed or pollen of other varieties.

Recently, this kind of off-types was found in Clinton oats by MOREY (1949), in an oat variety, "Fulwin" by WALLACE et al. (1955), also in wheat varieties, "Norin No. 10" and "Saitama No. 27".

In a winter wheat variety, "Hokuei" which was released from Kitami Branch Station, Hokkaido Prefectural Agr. Exp. Sta., it has been noticed by wheat breeders that in the breeding process several rougues, especially tall or low plants as shown in Figure 1, occur occasionally.

"Hokuei" is a new high yielding veriety ; it has brown chaff, awnless, and is furnished with strong straw and rust and cold resistance. At the present time it is widely grown Hokkaido districts. At first "Hokuei" was examined in the writer's experiments during 1954 to 1960. In 1958, specimen "Saitama No. 27" derived from GOTOH (1957) was offered. Since, "Saitama No. 27", a spring habit type of wheat, was employed.

To pursue the genetic mechanisms of off-type occurrence in these two varieties was the subject of the present studies.

Experiments were conducted in the field at Kitami Branch Station, Hokkaido Prefectural Agr. Exp. Sta., at the Kitami city of during 1958 and at Kunneppu-cho, Tokoro-gun, Hokkaido, in 1959 and 1960.

I. Breeding behavior of off-type occurrence in a winter wheat variety, "Hokuei".

A systematic line building was undertaken in order to gain correct information regarding off-type plants themselves and frequency of off-type occurrence. Further, progeny tests of off-type plants and selection experiment for high and low frequency groups were made.

The mean and variance of culm length for A, B, C families were originated in F_3 generation. Polygenic differences were observed during F_3 to F_{10}, but they were statistically non-significant. A few lines with high frequency were found in the selfed normal populations. Accordingly, the differences between plant lines in culm length due to segregation were concluded to be negligible.

Firstly, frequency of off-types, tall (T) and dwarf (D), surpassed the limitations of three-fold of standard error for culm length was 1.0% respectively, in F_{11}-F_{13} generation,

In small population Poisson distribution was fitted for the frequency of off-type occurrece, but it was not true in large population (480 plants) of F_{15}-F_{16} generation.

According to the progeny test, it was found that a half of the number of T type cases decided statistically was due to genetic origin but residual plants were due to enviromental variations. Accordingly, it has been estimated that frequency of off-type occurrence should be 0.5% in T off-types. This was proven later in the large population using selfed seeds. Thus, it was recognized that the occurrence of off-type is not due to natural crossing or contamination between the other varieties.

As results of the progeny test of D type, it was made clear that the greater part of D type may results from environmental variation.

According to the progeny test among T type plants, frequency of T plant occurrence within a line differred between lines. Several highly mutable strains in which 60-80% of plants showed T type were found in the progenies of normal type. In general, frequency of T type occurrence in normal plants derived from T off-type was higher than frequencies off-type free lines. Highly mutable lines were also found in self-pollinated progenies of the original population. Frequency of T type occurrence due to these lines supplied a half of total off-type plants.

It was estimated that the heritability ($h^2g^2 = W F_{15} / \sqrt{V F_{15} \cdot V F_{16}}$) of the number of T types which occurred in the progeny of normal type is 82%. Based on the frequency of two generations (F_{15} and F_{16}), 23 line-groups of original population were classified into 3 groups : high, medium, and low frequency groups. Almost all of the line groups of A family belonged to the low frequency group, on the other hand the line-groups in C family belonged to the high frequency group. There was no association between the frequency of T type occurrence and the various parameters on the culm length.

The two-way selection for high and low frequency undertaken during four generation was effective although cumlative effect due to increase of highly mutable lines was not recognized.

According to the cytological observations by Dr. Yoshio WATANABE, both of normal and the most popular T type showed normality in chromosome configurations at M_1 of PMCs. Accordingly, off-type occurrence may not be associated with this kind of chromosomal aberration.

In some varieties of the parents or ancestors of "Hokuei" off-type plants were observed. The occurrence of off-types in several famous varieties except "Hokuei" have been found by the writer and these off-types were distinguishable from the simple mutant : speltoid or compactoid. Procedures for eliminating off-type plants in the seed farm and foundation stock farm were presented.

II. Characteristics of off-type in a winter wheat variety, "Hokuei".

Discussion was presented on the classification of off-types, comparison between normal and off-types and relation between the off-type occurrence and localities.

M type and D type with about 10 cm longer or shorter culm length than N types were distinguished. M type occurs more frequently than D type. According to the

difference in morphological characters except culm ; spike type. awn, glume color, waxiness, and strength of culm, 55 kinds of off-types were found in the progenies of normal and mutable lines respectively, namely T, 24 ; M, 19 ; N′, 9 ; D, 3 in the former and T, 18 ; M, 20 ; D, 2 ; N′, 15 in the later (see Tables 21, 22 and Figure 10).

Thus so-called a highly mutable strain showed variability in various characters. It was found that the variations in the progenies of T type were wider than those of N type on the heading date in both materials sown in fall and sown in spring after cold temperature treatment. Possible association was found between culm length, heading date and degree of winter habit. In the same lines of off-type, variation in the winter habit was found. Variation ranged from complete winter type exceeding the parent to nearly spring type, as in "Shirodaruma", one of the ancestors of "Hokuei".

It was found that T type was inferior to N type in cold resistance. The majority of T type plants were susceptible to yellow rust whereas a few N type lines were resistant. A few lines of T type showed significantly higher yield than N type.

For comparison of heading date, culm length and frequency of off-type occurrence an experiment was conducted in three locations, namely, Kitami, Hokkaido ; Morioka, Iwate Pref. and Kōnosu, Saitama Pref.

It was found that variation of heading date was larger at Kōnosu than at Morioka and Kitami ; in the contrast T type, was taller at Kitami than at Morioka and Kōnosu. Difference in off-type occurrence was not clear. However, it is reasonable that, since the differences of culm length in N and T type are less in mild-winter district than in cold-winter district such as Kitami, the finding of off-types by field inspection in the mild-winter districts is more difficult.

III. Genetic studies on off-type occurrence in a wheat variety, "Saitama No. 27".

"Saitama No. 27" was released from the Saitama Prefectural Agr. Exp. Sta. It was derived from a three way cross, namely, "(California × Sōjuku-akage) × Haya-komugi". It has been noticed by wheat breeders that in field population of this variety tall off-type plants occur occasionally. According to Gotoh (1957), among plants of tall free type line of D strain in "Saitama No. 27" polygenic variation was found in plant height and date of heading.

The experiment described in this chapter was conducted in 1958 and 1959 at Kitami and Kunneppu, Hokkaido. The intention was to ascertain the off-type plants which occur in the progenies originated from crosses between normal (N) type and off-types (high or low). Seeds were sown in spring. "California" showed the winter habit type, and a few off-type plants were found in the stands of "Sōjuku-akage", and "Haya-komugi". Each of the parents in the present crossing experiment, D-6 and D-25, was phenotypically normal. However, they produced high percentage of off-types and also differences between lines were remarkable for the frequency of off-type occurrence. These lines were designated provinsionally as mutable ones. It was found that some lines derived from these lines and normal lines were similar in nature to the mutable parents. The eight cross hybrids of normal and off-types (L×N, L×H, N×H) were examined in F_2 genera-

tion. Among these crosses four population (L × N, N × H) were selected in F_4 generation. Segregation of lines producing off-types except the simple segregation in culm length was observed. Differences in frequency of off-types occurrence was remarkable and the existence of mutable lines which produced off-type plants with high frequency was confirmed. It means that spontaneous mutation or natural crossing may not be associated with the occurrence of off-types in "Saitama No. 27", as is also true of "Hokuei".

Further, it was assumed that chromosomal aberrations such as compactoid and speltoid mutation were not associated with off-type occurrence.

However, high off-type plants resulted from the cross L × N and low off-type plants resulted from the cross N × H frequently.

Above in this paper, the writer has pointed out that the selections for high or low frequency of off-types occurrence in "Hokuei" were effective. These results emphasized that the element producing off-types in high frequency should be the genetic character. Many off-types concerning awn, spike type and glume color appeared. Frequency of occurrence of these off-type was highest in H type plants. Many lines producing off-type plants in culm more than 30% accompany various changes in the characters, especially in the awn.

Occurrence and segregation of off-type cases may be distinguished from the mode of inheritance in Mendelism, because these off-types segregate plants with dominant characters. Because of the high frequency of off-types occurrence, it was unreasonable to explain this situation as a result of reverse mutation. However, none of these segregates bred true. A few white plants were obtained from the brown glume, and those of gimlet and oblong from the clavate spike type. Occurrence of these variations except the culm was at a much lower rate than the off-type found in culm. Accordingly, all these phenomena may not be explained as chromosomal aberrations.

IV. Inheritance of high mutability.

In the wheat variety, "Saitama No. 27", it is known that so-called tall (H) and dwarf (D) off-types occur, more or less, in the progenies of normal plants (N), while there are lines nearly free of off-type occurrence. Through the population analysis of foundation stock, a few "highly mutable lines" (may be so called tentatively) were found which produce off-types with high frequency. Plants with normal phenotype selected within the mutable lines were crossed with both kinds of off-type, namely, 2 crosses of L × N and the same N × H.

In F_3 generation of those crosses, a few mutable lines were segregated. They seemed to produce off-types, in addition to segregates due to segregation or transgression. Then, the phenotypically normal plants were selected for the progeny test of mutable lines in F_4 generation. In addition, 4 lines which seemed to be off-type free were examined for the comparisons in each cross.

The experimental results may be summarized as follows:

Heading dates of mutable (M) lines was not different from those of the off-type free (F) lines. In M lines parent offspring correlation of heading date was highly significant.

Mean of culm length of N lines was similar to the means of F lines. However, variance of M lines was larger than that of F lines. This may be due to the occurrence of off-type plants in addition to the segregation in hybrid generations. The frequency distribution of culm length in each cross is shown in Figure 15. In N × H cross the wide range of distribution of M lines contrasts with normal distribution of F lines.

Off-type plants in culm length were observed in 28 lines out of 44 M lines examined, and the frequency was 3.09%. Also, off-type plants in awn, spike type and glume color occurred in 14 lines out of 29 M lines. The frequencies of such occurrences were 0.80, 1.08 and 0.48%, respectively. Frequencies were very high, compared with those in F_3 lines.

Seven M lines, in which off-type plants occurred with phenotypic changes in two or more characters at the same time, were examined for progeny test. In 2 lines, the same was true in F_4 generation, but the other lines behaved erratically, as shown in Table 50.

Degree of heritability of frequency of off-type occurrence in culm length was 0.87%, on the basis of regression coefficient. Thus, mutability seemed to be heritable. However, other characters, except culm length, did not show any unique tendency. It was assumed that this kind of phenotypic difference may be originated from chromosomal abnormalities, and such characters stimulating occurrence of chromosomal abnormalities may be heritable to a certain extent.

V. Crossing experiments between normal and off-types in a winter wheat variety, "Hokuei".

It was found that the difference in frequency of off-type occurrence between the lines of "Hokuei" and "Saitama No. 27" was quantitative in nature. Selection for high (T_1) and low frequency (T_0) followed during four generation was effective. This experiment was conducted to ascertain the genetic nature of T_0 and T_1. Crosses covered all combinations, namely ; N × N, T_0 × T_0, T_1 × T_1, T_0 × T_1, T_0 × N, N × T, T × N, T × T (normal cross), T × T (reciprocal cross), respectively.

Heterosis was not found in any cross among N, T_0 and T_1 types respectively and genetic variance of culm length in F_2 population was very low. Thus, it was decided that every line examined was genotypical homogeneous. However, the differences between these crosses in frequency of T off-type occurrence were statistically significant. Frequency of $T_1 \times T_1$ was higher than that of $T_0 \times T_0$. Such relation was found in frequency of off-types in the other characters. Accordingly, difference between T_1 and T_0 in frequency of off-type occurrence is to be countered heritable.

Heterosis was not found in the F_1 hybrids, T × T (normal and reciprocal cross). Genetic variance of culm length was the highest in T × N and N × T, and was comparatively high in T × T. There were no differences in genetic variance between normal and reciprocal crosses.

D off-type plants were found in T × N and N × T, and N type plants appeared in T × T occasionally. Especially the latter accompanied variations in other characters except in the culm. It was assumed that T off-type plants do not result from simple somatic mutation.

Conclusions

The experimental results and the essential points of information on the off-type occurrence in "Hokuei" and "Saitama No. 27" may be summarized as follows:

It was proven (a) that off-type occurrence in these varieties is not due to migration from other varieties (seed or pollen), to segregation of culm length, to a simple spontaneous mutation, to somatic mutation or tiller bud mutation proposed by MOREY (1949), to cytoplasmic inheritance under certain environmental conditions, (b) that so-called phenodeviants of LERNER (1954) do not correspond with the off-types, and (c) that the unstable gene theory proposed by Yoshimaro TANAKA (1954) cannot explain the phenomenon of off-type occurrence.

Here the writer would like to propose the existence of an element concerning off-type occurrence. It may be called tentatively "a promoter", which could be located near a locus regulating plant growth. Since a highly mutable strain differs genetically from a nearly one with respect to the off-type occurrence, the so-called "promoter" is a genetical element, The existence of the promoter in the population of varieties "Hokuei" and "Saitama No. 27" seems likely to be the main cause of off-type occurrence. As a cause of such occurrence, chromosomal aberrations may not be neglected, because it was difficult satisfactorily to explain the phenomena accompanying off-type occurrence from the view point solely of Mendelian segregation.