

氏 名 (本籍)	かわ 川	ぐち 口	かず 數	み 美
学位の種類	農	学	博	士
学位記番号	農	第	147	号
学位授与年月日	昭和51年12月9日			
学位授与の要件	学位規則第5条第2項該当			

学位論文題目 生殖過程におけるオオムギの遺伝子  
型淘汰に関する育種学的研究

論文審査委員 (主査)

教授 角田重三郎 教授 神田巳季男

助教授 高橋成人

# 論文内容要旨

植物の雑種集団を環境の異なるところで栽培した場合、その集団の遺伝子構成に変化が生ずることが知られており、この変化に突然変異、他からの遺伝子の混入、各遺伝子型に対する淘汰、および機会的変動が関与していることが考えられている。この雑種集団の変化をもたらす要因の中で、もっとも重要なものは各遺伝子型に対する淘汰であるように見受けられる。そして、各遺伝子型に対する淘汰は孢子体(2n世代)に起る場合と配偶体(n世代)に起る場合とが考えられる。

従来から母体より独立後の孢子体個体に起る各遺伝子型に対する淘汰の研究は数多く行なわれている。

これに対して、配偶体形成・受精・胚発育・種子形成の過程、すなわち生殖過程で起る遺伝子型淘汰についての研究は比較的少なく、とくに植物の場合に環境差が生殖過程での遺伝子型淘汰に影響するかどうかについては研究が進んでいない。

本研究は、オオムギを材料として、生殖過程における遺伝子型淘汰を環境条件と関連づけて検証し、この淘汰と植物育種との関係を論議したものである。

## ・ 材料の特性および調査形質

オオムギの連鎖群は7つあることが知られている。生殖過程における遺伝子型の淘汰が、これらのどの連鎖群上の遺伝子によって支配されているかを知るため、これら7つの連鎖群上にある標識遺伝子についてヘテロ接合体である雑種第一代植物を作出し、これらを主要実験材料とした。雑種第一代をうるための親として用いた材料は、目的とする形質について分離がないことを確かめた純系を供試した。

調査形質およびその形質を支配している遺伝子・連鎖関係・遺伝子記号などを第1表に示した。

第1表 調査形質とその表現型および遺伝子記号

連鎖群	調査形質	表現型(遺伝子記号)
1	皮 稈 性	皮性(N) , 稈性(n)
2	条 性 側列穎花の有無	2条(V) , 6条(v) 無(Vt) , 有(vt)
3	並 渦 性	並性(Uz) , 渦性(uz)
4	芒 型	冠芒(K) , 長芒(k)
5	穎 色 護穎外側輪の苞の有無	黒色(B) , 白色(b) 無苞(Trd) , 有苞(trd)
6	穎のオレンジ色の有無	無(O) , 有(o)
7	底刺毛茸の長短	長毛(S) , 短毛(s)
不 明	葉鞘毛茸の有無 稈 色 叢 性	有毛(Hs) , 無毛(hs) 赤色 , 白色 直立型, 中間型, 匍匐型
	出 穂 期 稈 長	連続的あるいは不連続的分布 連続的分布

I 質的形質の遺伝子型淘汰について

1. 開花直前の穂を高温処理した場合の遺伝子型淘汰について

孢子形成後の過程における遺伝子型淘汰を確かめるため、F<sub>1</sub> 個体の開花直前の穂を高温処理して、無処理の場合のF<sub>2</sub> 分離と比較した。

第 2 表 (改良二条種×Tester 189-1) F<sub>1</sub> を開花直前高温処理した場合のF<sub>2</sub> における7形質についての1遺伝子雑種の分離

形 質	表現型	遺伝子型	理 論 値		観 測 値			
			個 体 数	分 離 比	対 照 区 (無 処 理)		処 理 区	
					個 体 数	確 率	個 体 数	確 率
皮 稈 性	皮 性	NN, Nn	260.25	3	275	0.1	271	0.2
	稈 性	nn	86.75	1	72	~0.05	76	~0.1
条 性	2 条	VV, Vv	260.25	3	274	0.1	265	0.7
	6 条	vv	86.75	1	73	~0.05	82	~0.5
並 渦 性	並 性	UzUzUzuz	260.25	3	262	0.9	258	0.8
	渦 性	uzuz	86.75	1	85	~0.8	89	~0.7
芒 型	冠 芒	KK, Kk	260.25	3	263	0.8	247	0.2
	長 芒	kk	86.75	1	84	~0.7	100	~0.1
穎 色	黒 色	BB, Bb	260.25	3	263	0.8	235	0.01**
	白 色	bb	86.75	1	84	~0.7	112	~0.001
護 穎 外 側 輪 の 苞 の 有 無	無	TrdTrl, Trd trd	260.25	3	253	0.5	283	0.01**
	有	trdtrd	86.75	1	94	~0.3	64	~0.001
底 刺 毛 茸 の 長 短	長 毛	SS, Ss	260.25	3	257	0.7	273	0.2
	短 毛	ss	86.75	1	90	~0.5	74	~0.1

\*\* 1%水準で有意

その結果(第2表), F<sub>1</sub> 個体の穂を高温処理すると, 穎色黒のB遺伝子がある比率で淘汰されることが認められた。また, B遺伝子と同じ連鎖群(第5連鎖群)にある有苞遺伝子 trd も同時に淘汰されることを確かめた。

このように, F<sub>1</sub> 開花直前高温処理によって分離がみだされたことは, 孢子形成後の生殖過程で特定の遺伝子型のものが淘汰されるためであるとみることができる。これらの遺伝子型に対す

る淘汰の機構については、さらに研究を要するが、高温条件下でおこる花粉淘汰である可能性が高いこと、さらに、高温条件下において花粉淘汰に関与する遺伝子(Gs5h)がB遺伝子・trd遺伝子と連鎖して存在することが推定された。

なお、F<sub>1</sub>花粉の貯蔵によるF<sub>2</sub>分離比のゆがみは認められなかった。

## 2. 大孢子形成過程の処理について

孢子形成過程において遺伝子型淘汰が起ることも考えられるので、F<sub>1</sub>養成時の温度条件、肥料条件を変え、または酵素欠乏条件でF<sub>1</sub>を養成し、開花前に除雄、これに品種を交雑してその次代で分離比にみだれが生ずるかどうかを検討した。その結果 どの処理区でも理論分離比によく適合し、分離比のみだれはみられなかった。

## 3. 開花期の自然条件を変えた場合の遺伝子型淘汰について

人為的な処理(開花直前の高温処理)で生殖過程における遺伝子型淘汰が生じて分離がみだされたので、自然条件下での環境の違いによって分離がみだされることも考えられる。そこで、雑種第一代の開花期の違いおよび開花期の温度の変化で分離比がみだされるかどうかを確かめた。

第 3 表 (改良二条種×Tridax) F<sub>1</sub>の遅延出穂した場合の F<sub>2</sub>における側列頰花の有無、芒型および顕色についての 1 遺伝子雑種の分離

形 質	表現型	遺伝子型	理 論 値		観 測 値			
					対 照 区		処 理 区	
			個 体 数	分 離 比	個 体 数	確 率	個 体 数	確 率
側 列 頰 花 の 有 無	無	V <sup>t</sup> V <sup>t</sup> , v <sup>t</sup> v <sup>t</sup>	635.25	3	649	0.2	656	0.1
	有	v <sup>t</sup> v <sup>t</sup>	211.75	1	198	~0.1	191	~0.05
芒 型	冠 芒	KK, Kk	635.25	3	642	0.7	602	0.01**
	長 芒	kk	211.75	1	205	~0.5	245	~0.001
顯 色	黒 色	BB, Bb	635.25	3	623	0.5	645	0.5
	白 色	bb	211.75	1	224	~0.3	202	~0.3

\*\* 1%水準で有意

第 4 表 (改良二条種×Tester 189-2) F<sub>1</sub>の開花期に低温条件下に移した場合のF<sub>2</sub>における並渦性, 顕色および護額外側輪の苞の有無についての1遺伝子雑種の分離

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

\*\* 1%水準で有意

その結果(第3.4表), F<sub>1</sub>の遅れ穂および低温開花した場合の後代の分離に異常が認められた。それはuz遺伝子(第3連鎖群)あるいはK遺伝子(第4連鎖群)と連鎖している温度に感じやすい遺伝子の働きによるものと推論した。

#### 4. 未熟雌ずいに受粉した場合と少肥硼素欠乏条件で養成した場合の遺伝子型淘汰について

これまでの結果, 高温処理などで生殖過程での遺伝子型淘汰が起ることが明らかとなった。これは, 普通の環境下では発現しない遺伝子(例えばGs5h)が特殊な条件下で発現し, 遺伝子型淘汰に関与し, その結果分離がみだされたものと推論した。このように, 普通の環境下では発現しない遺伝子が特殊な条件下で発現することが他にも存在することも考えられる。そこで, F<sub>1</sub>の開花時の温度処理にかえて, 未熟雌ずいを受粉した場合とF<sub>1</sub>を少肥硼素欠乏条件で養成した場合の後代での形質分離に異常が認められるかどうかを検討した。

その結果(第5.6表), 未熟雌ずい受粉および少肥硼素欠乏条件ともに, F<sub>1</sub>×F<sub>1</sub>の後代で異常分離が認められた。分離比よりみて, このような特殊環境下のみで働く2対の接合体発育致死遺伝子の存在することが仮定される。

第 5 表 (改良二条種×Tridax) F<sub>1</sub>の未熟雌ずい受粉した  
場合の F<sub>2</sub>における側列顕花の有無, 芒型および顔色  
についての1遺伝子雑種の分離

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

\*\* 1%水準で有意

第 6 表 (改良二条種×Tridax) F<sub>1</sub>を少肥礫素欠乏条件下で  
養成した場合の F<sub>2</sub>における側列顕花の有無, 芒型および  
顔色についての1遺伝子雑種の分離

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

×, \*\* それぞれ2%水準および1%水準で有意

5. 異なる地域で栽培した場合および冬期温室栽培した場合の遺伝子型淘汰について

開花期の違いおよび開花期の温度の変化で異常分離がみられたので、生殖過程における遺伝子型淘汰という立場から、F1を地理的条件の異なる数地域と冬期温室を利用した世代促進栽培法で養成した場合に異常分離が認められるかどうかを検討した。

その結果(第7表), F1を地理的条件の異なる場所で養成した場合, 異常分離が認められた。これは生殖過程における遺伝子型淘汰に起因したものと推論した。

第7表 (改良二条種×Tridax) F1を異なる場所で養成した場合のF2における側列顕花の有無, 芒型および顕色についての1遺伝子雑種の分離

形質	表現型	遺伝子型	理論分離比	試験場所						
				盛岡	南河内	北本	倉吉	諫早	鹿屋	合計
側列顕花の有無	無	V <sup>t</sup> V <sup>t</sup> , V <sup>t</sup> v	3	297	328	332	247	271	269	1744
	有	v <sup>t</sup> v	1	103	112	108	113	89	91	616
	確率			0.3 ~0.2	0.9 ~0.8	0.9 ~0.8	0.01 <sup>***</sup> ~0.001	1.0 ~0.9	1.0 ~0.9	0.3 ~0.2
	確率									
芒型	冠芒	KK, Kk	3	305	311	333	261	283	257	1750
	長芒	kk	1	95	129	107	99	77	103	610
	確率			0.7 ~0.5	0.05 ~0.02	0.3 ~0.2	0.3 ~0.2	0.2 ~0.1	0.2 ~0.1	0.5 ~0.3
	確率									
顕色	黒色	BB, Bb	3	294	334	325	266	282	276	1777
	白色	bb	1	106	106	115	94	78	84	583
	確率			0.5 ~0.3	0.7 ~0.5	0.7 ~0.5	0.7 ~0.5	0.2 ~0.1	0.5 ~0.3	0.8 ~0.7
	確率									

\*\*\* 1%水準で有意

世代促進栽培法でF1を養成する場合, その後代に異常分離が起らないようにするためには, 少なくとも不稔粒を発生させないように注意しなければならないことがわかった。

## II 量的形質の遺伝子型淘汰について

### 1. 開花直前高温処理による出穂期の淘汰について

F<sub>1</sub>の開花直前に高温処理すると、第5連鎖群の遺伝子(B遺伝子とTrd遺伝子)が淘汰されることが認められた。第5連鎖群の染色体には当然量的形質に関与する遺伝子も含まれていると考えられるので、高温処理によって量的形質についても淘汰を受け、後代にひずみが現われることが予想される。

本研究ではオオムギの実際育種上初期世代から選抜の重点対象形質となる量的形質の出穂期を対象として淘汰の有無を確かめた。

第 8 表 (Tammi × US6) およびその逆組合せの F<sub>1</sub> を開花直前高温処理した場合の後代における平均出穂期とその標準偏差

組合せ	世代	群別	個体数	出穂期 (平均値 ± 標準偏差)	
				対照区	処理区
Tammi	F <sub>2</sub>	—	337	3.26.2 <sup>月</sup> ± 8.2 <sup>日</sup>	3.25.2 <sup>月</sup> ± 8.5 <sup>日</sup> *
US × 6	F <sub>2</sub>	早生群	270	4.2.3 ± 3.4	4.1.3 <sup>**</sup> ± 3.0
US × 6 Tammi	F <sub>2</sub>	—	323	3.26.5 ± 8.5	3.26.2 ± 8.1

\* 2%水準で有意, \*\* 1%水準で有意

その結果(第8表), 出穂期に関与する主働遺伝子の淘汰は認められなかったが, 量的同義遺伝子の淘汰が認められ, F<sub>1</sub>開花直前の高温処理によって親品種の出穂期の差が比較的大きい雑種集団の平均出穂期が早くなり, その分布も早生個体が増加した。

### 2. 開花直前高温処理による稈長の淘汰について

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

その結果, 稈長については処理と無処理の差は F<sub>2</sub> および F<sub>3</sub> ともに有意でなく, 遺伝子型淘汰はみられなかった。



### Ⅲ 生殖過程における遺伝子型淘汰と植物育種

従来、雑種集団の遺伝子構成のかたよりは母体よりはなれた孢子体個体に対する淘汰のみで理解されているように見受けられる。もちろん個体淘汰は充分考慮しなくてはならないが、生殖過程における遺伝子型淘汰も存在し、しかもそれが環境条件と関連をもつことが認められたので、このことを考慮して育種をすすめていかななくてはならないものと考えられる。

同一組合せの  $F_1$  の遺伝子型は同じであるので、環境による淘汰がないと考えられがちであるが、生殖過程における遺伝子型淘汰が存在するので  $F_1$  養成時の環境に充分注意する必要がある。一般にとられている世体促進栽培などのような異常環境ともいえる条件下で雑種集団を維持していく場合には、とくに充分な注意が必要である。

第9表および第10表は、淘汰が花粉の遺伝子型についてのみ起り、その淘汰の強さの程度により、次代の遺伝子型の分離比が種々異なる場合について、交雑後代各世代において希望型を失しなわなないための必要栽植個体数を推定したものである。

育種的にみた場合、生殖過程における遺伝子型淘汰には希望型が減少する場合と希望型が増加する場合とがありうる。前の場合には、雑種集団内から希望型を失しなわなないためには集団の栽植個体数を増やさなければならぬ。(第9表) また、後の場合には、集団の栽植個体数を減らすことができる。(第10表) しかし、実際には希望型遺伝子の大部分は連鎖関係・多面作用などについてわかっていないので、現在のところ既知の遺伝子の分離が期待する方向に動いたとしても、希望型遺伝子が淘汰されたとして栽植個体数を決定する方が、雑種集団内から希望型遺伝子をのがさないことになろう。

第 9 表 希望型の花粉淘汰が生じた場合における遺伝子対数 7 の雑種集団から希望個体をのがさぬための各世代の栽種個体数

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

第 10 表 非希望型の花粉淘汰が生じた場合における遺伝子対数 7 の雑種集団から希望型個体をのがさぬための各世代の栽種個体数

F <sub>2</sub> における1遺伝子雑種の分離比		世 代 毎 の 栽 種 個 体 数								
X-	xx	X-	xx	1	2	3	4	5	6	7(代)
2.00	2.00	4.00	0.00	1	1	1	1	1	1	1
2.20	1.80	3.80	0.20	1	4	6	7	7	7	7
2.40	1.60	3.60	0.40	1	8	12	16	18	19	19
2.48	1.52	3.52	0.48	1	9	17	22	26	27	29
2.56	1.44	3.44	0.50	1	11	22	31	37	40	42
2.64	1.36	3.36	0.64	1	14	30	44	54	60	63
2.72	1.28	3.28	0.72	1	17	40	63	80	91	97
2.80	1.20	3.20	0.80	1	20	54	92	122	141	151
2.88	1.12	3.12	0.88	1	24	74	137	189	223	243
2.96	1.04	3.04	0.96	1	30	103	207	301	365	403
3.00	1.00	3.00	1.00	1	33	122	257	384	473	527

## 審査結果の要旨

高等植物について、母体より独立後の孢子体個体についての淘汰の研究は多いが、孢子～配偶体～配偶子形成、受精、胚発育、種子形成の過程、すなわち生殖過程における遺伝子型淘汰の研究は比較的少なく、特に環境差が生殖過程での遺伝子型淘汰に影響するか否かについては研究が進んでいない。

著者は、(1)オオムギの7つの連鎖群に位置する標識遺伝子について、ヘテロ接合体である雑種第一代植物 ( $F_1$ ) を作出し、(2)この  $F_1$  を種々なる環境下におき、(3)次代植物の表現型～遺伝子型頻度を観察して、その分離比について統計分析を加えるという手法を用いて、特定の環境が特定の遺伝子型を淘汰するか否かを検討した。その結果  $F_1$  の穂の高温処理では顔色黒のB遺伝子およびB遺伝子と同じ連鎖群(第5連鎖群)にある有苞遺伝子 *trd* が同時に淘汰されるなど、特定の環境が特定の遺伝子型を淘汰する事例を観察している。異常分離がみられた条件には、その他出穂遅延、開花時の低温処理、未熟雌ずいの受粉、少肥で硼素欠乏条件下での  $F_1$  の養成などがある。また世代促進栽培法で  $F_1$  を養成する場合も、その後代に異常分離が起らないようにするためには、少なくとも不稔粒を発生させぬようにする必要があることも明らかにしている。著者は遺伝子型淘汰がどのような機作によって起るかについては深く追究していないが、調査対象とした標識遺伝子に連鎖している遺伝子の働きによるものと推定している。また同じ連鎖群に乗る量的形質に関与する遺伝子も同時に淘汰されるものと考え、量的形質の淘汰についても観察を加えている。

著者は以上の観察に基づき、植物育種における雑種後代の養成法や個体数の決定に際しては、生殖過程における遺伝子型淘汰をも考慮に入れる必要があると論じている。

以上要するに本研究は、オオムギの標識遺伝子を主な観察対象として、生殖過程における遺伝子型淘汰が環境条件と関連して起ることを検証し、植物育種の発展上有用な知見を加えたものであり、著者に農学博士の学位を授与してしかるべきものと認めた。