HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	高等植物における量的形質の発育遺伝学的研究
Author(s)	島本, 義也
Citation	北海道大学農学部邦文紀要, 6(2), 193-230
Issue Date	1967-09-30
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/11761
Type	bulletin (article)
File Information	6(2)_p193-230.pdf

Instructions for use

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

高等植物における量的形質の発育遺伝学的研究

島　本　義　也
(北海道大学農学部農学科工芸作物学教室)

Developmental-genetic study on quantitative characters in higher plants

YOSHIYA SHIMAMOTO
(Laboratory of Industrial Crop, Faculty of Agriculture,
Hokkaido University, Sapporo, Japan)

第I章　緒　　論

農業植物は，キノコ類の僅かの例外を除けばすべて高等植物である。遺伝学は，近年，遺伝子の本質とその機能を追求して，飛躍的な進歩をとげつつある。しかしながら，これらの遺伝学の進歩を直ちに，農業植物にとり入れて，応用遺伝学にうつし変えることは極めて難しい。なぜかといえば，上記の遺伝学の進歩は，専ら，体制と生活反応の極めて単純な微生物を用いて得られたものであって，高等植物の特性である複雑な体制と，生活反応の生物学的な調節によってなりたつ生産性には，その簡単化された模式を適用することが，全く不可能であるからである。すなわち，農業植物には，当然高等生物を対象とした応用遺伝学の特異な進歩が期待されねばならないと思われる。

農業植物で，最も重要な問題は，生産力を含む量的形質を如何に理解するかということであろう。量的形質は，それを支配する遺伝子系が極めて複雑であろうことも想像に難くないし，ましてそれらの遺伝子系が，生物をとりまく，極めて不定的な環境要因の組合わせに，瞬間的に特異的に反応しながら，終局産物を作ってゆくことも想像に難くない。量的形質とは如何なるものであるかを解決することこそ，高等植物としての農業植物における応用遺伝学の終局の課題であろうことは，疑うべくもないことであろう。

では量的形質はどのような見方で追求してゆくことができようか。1つの最も通念的な方向は，量的形質に関与する遺伝子の存在を確認してゆくことである。それは丁度，従来のメンデル遺伝学がいわゆる質的形質について行なってきた追求のように，量的形質に関する遺伝子の個別性と，実在の数をきめ，それらの染色体上における位置を見出すことである。しかしながら，そういう努力が，農業植物における応用遺伝学の発展に大きく役立つとは思えない。なぜかといえば，農業植物における量的形質は，それ自体に意味があるのではなく，遺伝子によって決まる量的形質の前駆者が，それら同士の間ならびに，環境条件の各種の組合わせに対して，予期を越えるような複雑な働きあいを行ない，その後初めて，量的形質として我々の眼前にその姿を現わすにちがいないからである。

ではどのようにして，農業植物における量的形質の追求が有効になされるだろうか。著者は，ここで，3つの方向を意中にもっている。それは次のようである。

(1) 量的形質は，同じ個体上に多種多様に作られる。それらは，たがいに遺伝的にも，発育的にも，機能的にも相連関しあう。たとえばテンサイの葉の数，葉の大きさ，根の大きさ，ならびに根に含まれる糖分（含糖率）はそれぞれ量的形質であるが，それらはいうまでもなく，相互に連関しあっている。葉の数と大きさは遺伝学的に連関しあっているであろうし，同時にまたそれらは発育的にも連関しあっているであろう。そして，葉の発育と根の発育および，根中糖分の蓄積は，発育的に，ならびに機能的に連関しあっていることは疑うべくもない。こういう実態に対して，葉や根の各特性を，それぞれ別個の量的形質として考えることは，形式的には誤りでないといえても，実質的には，生産力の本質に近づく正しい方法とは考えられない。すなわち，生産力に結びつくべきすべての量的形質は，それぞれの連関を追求することによってこそ，本質を理解することができるであろう。

(2) 量的形質の第二の追求は，環境条件の組合わせの変化に対する反応のしかたにむけられるべきであろう。もしそれが，比較的に単純な環境条件の組合わせ，たとえば，施肥量に対するものであれば，いわゆる肥料

反応としてとりあつかわれる。もし，現実に起こり得るべきあらゆる環境条件の変化の無限的な組合わせに対するものであれば，それは，生物の homeostasis として取り扱われねばならない。いずれにせよ，このような方向における研究が，量的形質の理解に役立つことは疑うべくもない。

(3) 量的形質に関する第三の追求は，環境効果が，いかにして，植物の中にとり込まれ，いかにして量的形質の発現に関与するかを明らかにすることであろう。現在の我々の知識によれば，環境要因は直接的に，量的形質の形成に寄与するか，あるいは，酵素の活動を通して間接的に量的形質の形成に寄与すると考えられている。しかし，細胞の中に上記以外の形で，環境要因が組入れられる可能性がないとはいえない。その可能性を研究し，更にそれによる寄与のしかたを追求することは，将来の応用遺伝学の課題となり得よう。

以上のような考え方に立って，農業植物の応用遺伝学的研究を考えるとき，現在の農業生物学者の使命は極めて広くかつ大きい。著者は，上記のうち第一の課題について，今まで5年間，北海道大学農学部工芸作物学教室および国立遺伝学研究所応用遺伝部の施設を利用して研究を行なってきた。本論文はそれらの研究結果をとりまとめたものである。

第II章　従来の研究

従来も，遺伝学において，Embryological genetics 又は Developmental genetics とよばれる分野があった。これは，動物遺伝学者達にとって大変興味のある分野であって，主体は主働遺伝子の突然変異による畸型をつかい，器官形成が如何に進行し，かつそれがどのような遺伝子支配の下にあるかを究明しようとするものである。たとえば，GRÜNEBERG (13) のネズミにおける骨格形成の畸型に関する研究もその一例である。Embryological genetics のもう1つの方向は，いわゆる細胞培養又は胚培養によって，体組織の分化を追究しようとするものであった。

著者は，緒論で述べたように，農業植物における量的形質の発育の研究に興味をもってきた。その立場から問題になるのは，主働遺伝子の突然変異による畸型でなくて，正常に形成された形質の量的変動である。従って，以下記述してゆく研究史は，上記のような研究を除いて量的形質に関するものに限ることにする。

先ず初めに，従来の研究について概論的にいえば，著者が志向しているような，量的形質の発育遺伝学的研究に直接に関係するようなものは，いまだ殆んど見当らない。しかしながら，著者が量的形質の発育遺伝学的研究のための有力な足がかりとしようとしている量的形質の発育不安定性に関する研究は，英国を中心として欧米の二，三の国で，いくつか行なわれてきた。それらは次のようである。

動物発生学者として知られていた WADDINGTON (44) は，その著書 "The Strategy of the Genes" において，動物の器官形成過程における遺伝子の役割を論じた。彼は，発育の経過において起こる外界の環境変動に対する生物の自己調節作用を考え，これを canalization とよんだ。彼によれば，生物が自らに一定の平衡状態を保たしめる方策には，(1) physiological homeostasis (生理的状態を一定に保たしめること)，(2) developmental homeorhesis 又は canalization (発育の過程を一定に保たしめること)，および (3) genetic homeostasis (集団の遺伝子頻度を一定に保たしめること) の3種が区別されるとした。彼は，発育上に起こる量的誤差すなわち developmental noise と canalization を区別して，canalization は，生物は色々な環境条件の下に育てても，生物が，その環境のストレスに対抗して，一定の形質を生じようとする傾向であり，developmental noise は，環境条件をできるだけ均斉にしたときに，なお起こる変異であるとした。

器官形成における量的ばらつき，すなわち，上記の developmental noise は，人により色々によばれ，chance or stochastic variability, developmental error, independent variance, developmental stability (instability) などと命名されたが，本論文では，これを発育不安定性 developmental instability とよぶことにする。

MATHER (22) は，*Drosophila melanogaster* の近交系間の交配を行ない，親世代および雑種各世代における胸側部剛毛 Sternopleural chaeta 数の左右不対称性[1]の比較を行なった。それによると，F_1, F_2 は親よりも不対称性が低いが，その後の世代では，不対称性に関する系統分離を起こし，世代間の回帰は，$b=0.106$ であることを見出した。剛毛数の左右不対称性と，剛毛数自体とは，一見正の相関を示したが，これは世代と共に減少し，リンケージによることが推察された。雑種世代においての不対称性に関する正及び負の方向への選抜は有効で，

1) ショウジョウバエの胸側部の剛毛数は，本来左右両側に対称的に生ずべきもので，それが不対称になるのは，発育不安定性の結果と解されねばならない。

ポリジーン形質であると考えられた。また不対称性は傾母性をあらわし，細胞質遺伝もあることが考えられた。REEVE and ROBERTSON (30) は，同じく *Drosophila melanogaster* で，翅の長さと胸部の長さの変異を，純系とその F_1 雑種でしらべた。翅の長さと胸部の長さの両分散には，両者の長さに関係の深い体長の分散が共通的に含まれるが，同時に両分散にそれぞれ独自の分散も含まれる。いま，翅の長さと胸部の長さの分散を，それぞれ σ_W^2 および σ_T^2 とすると，それらは，共通の部分 σ_c^2 と，独立の部分 σ_e^2 に分けられる。研究の結果，雑種は，純系に比し，翅長，胸長共に分散が小さかったが，その原因は，主に σ_c^2 が小さくなったためであることを見出した。実際に身長の分散を見ると，純系は，F_1 の2倍位の大きさをもっていた。翅長と胸長の相関をみたところ，F_1 は純系よりもはるかに小さい値を示した。

TEBB and THODAY (42) は *Drosophila melanogaster* のX染色体標識遺伝子に関する突然変異系統の交雑集団4群を使って，25°C の恒温と，25°C 及び 15°C の変温の両条件で，X染色体の，胸側部剛毛数の左右不対称性に対する効果を研究した。それによると，純系はそれが育成されてきた恒温環境では，不安定性が低かった。同じ集団内の交配によって作ったX染色体のヘテロ個体は，恒温でも変温でも安定的であるが，異なる集団間の交配によって作ったX染色体のヘテロ個体は，恒温，変温共に，不安定であることが見出された。ここで純系が，飼育環境で安定化したのは遺伝子の internal balance によるものであり，集団内ヘテロ個体が，変温という異常環境でも安定なのは，X染色体の相互淘汰によって起こった relational balance の結果と考えられよう。集団間ヘテロ個体が，恒温，変温共に不安定性が高いのは，negative heterosis によるものと考えられるとした。

THODAY (40) は *Drosophila melanogaster* の胸側部剛毛数について，近交系と F_1 を，15°C, 25°C, 30°C の3種の温度で飼育し，左右不対称性をしらべた。15°C では，F_1 は，親よりも不対称性が高いが，25°C 及び 30°C では，親系統の方が，F_1 よりも不対称性が高くなった。純系の剛毛数自体に関する個体間の変動と，個体内の左右不対称性との間の関係をしらべたところ，それらは互に相関していた。卵の生存率と不対称性の間には負の相関が見出された。ヘテロ個体とホモ個体では，別に不対称性に関して差がないことから，THODAY は，不安定性は，ホモ接合性に関係あるものではなく，むしろ，発育安定性に関与する遺伝子の集積によって起こるものであり，すなわち，遺伝子間の natural balance が重要であると結論した。

THODAY (41) は，*Drosophila melanogaster* で，胸側部剛毛の数について，正負の両方向に選抜を行なった。この選抜は有効であったが，附随的現象として，高低両選抜系統には高い不対称性があらわれた。この不対称性は，ヘテロ性と関係がなく，剛毛数の遺伝子と不安定性遺伝子との間に連鎖があるためだと考えられた。

REEVE (29) は，*Drosophila melanogaster* の胸側部剛毛数の左右不対称性について遺伝学的研究を行ない，不対称性の分散分析による遺伝力，実際の選抜試験から得られた実効遺伝力 realized heritability ともに，約2%であることを見出した。REEVE は，発育不安定性の分散は，(1) 正規の環境分散と，(2) 発育中におこる局部的偶発事故による分散とからなるとした。

BEARDMORE (3) は，*Drosophila melanogaster* の胸側部剛毛数の不対称性を，恒温区 (25°C) と曲線的変温区 (20°～30°C) でしらべた。純系では，両区に差がないが，F_1 では変温区で不対称性が高まる傾向があった。野生系統は，系統，F_1 共に，変温区で不対称性が小さい傾向を示したが，それらを実験室 (恒温条件) で15代ほど繁殖したものでは，恒温区と変温区の差はなくなってしまった。この変化は，恐らくは初めのうち，自然集団は変温に適応していたが，その後，実験室で恒温状態で繁殖されているうちに，元来もっていた遺伝子系を失ったのであろうと解釈された。

WADDINGTON (46) は，*Drosophila melanogaster* で，環境条件 (温度) が変化しても，器官の形成が安定であるような特性，すなわち，canalization の強さについての選抜実験を行ない，それが有効であったことをたしかめたが，こういう canalization の強さは，同じ形質の発育不安定性とほとんど，又は全く関係がないことを明らかにした。

RASMUSON (28) は，*Drosophila melanogaster* で，剛毛数，翅，脚，眼などにおける畸型発生について，近交試験と選抜試験を行なった。近交によって畸型発生率は高まったが，選抜の効果は，余り有効でなかった。この畸型の発生率は，集団密度に関係がないが，餌に酵母を入れて，ショウジョウバエに対してよりよい条件にすると，発生率が高くなった。畸型のパーセントと，胸側部剛毛数の左右不対称性同一遺伝子型をもった個体の間の，胸側部剛毛の総数に関する変異，又は paraoxon 薬剤に対する感受性とを比較したところ，畸型発生率と，各種の発育不安定性とは互に平行的であったが，paraoxon 感受性は畸型発生率と相関がなかった。この研究から，

Rasmuson は，薬剤に対する抗抵性，すなわち，環境ストレスに対する生物内の buffering capacity は別ものであるとした。薬剤抵抗性は，個体のヘテロ性に直接関係し，近交系は弱く，F_1 は強かったが，発育不安定性にはそのような傾向が認められなかった。

BENTVELZEN (5) は *Drosophila melanogaster* で，平均の生長速度は同じであるが，変異の大小について異なる両種の幼虫群をつかって，密度効果を実験した。この実験から彼は，餌の条件が悪くなった場合には，集団内の変異性の大きい方が適応性が高いという結論を導いた。

以上述べたように，発育不安定性の研究は，主にショウジョウバエで，特に，胸側部剛毛数の左右不対称性について行なわれてきたが，しかし，その他の動物および植物でも僅かながら報告されたものがある。

CHAI (7) は，ネズミの系統をつかい，発育時期と発育不安定性との間の関係をしらべた。供試系統は，体の大きい L と小さい S で，それらの間の F_1, F_2 および戻交配群につき，生誕時，離乳期 (生後 28 日目)，および 60 日目の体長をしらべた。その結果によると，集団内変異は，純系および F_1 では，生長が進むにつれて減少するが，F_2 および戻交配集団では，生長とともに漸増した。これは，生長段階に特異的に働く遺伝子の分離と共に，交配による自己調節作用の喪失によるものであろうと推論された。

BADER (2) は，イエネズミの歯の左右不対称性を研究した。個体内分散で見ると，雑種は不対称性が低かったが，しかし近交系が野生集団や任意繁殖集団に比べて特に不対称性が高いとはいえなかった。すなわち isogenic になることが不対称性を増すとはいえないし，ホモ性が不対称性を高めるともいえない。又個体の，集団平均からの偏差と，不対称性との間にも相関はみられなかった。

さてここで少し，動物学者の，動物の発育に対する全般的な考え方をうかがってみよう。

WABURTON (47) は，発育における feed back の系の生物進化における役割を考察した。彼は，その系を，(1) 形態発生における機作 (morphogenetic feed back), (2) 形態変化による生理機構の調節に関する機作 (simple feed back), (3) 器官の活性変化による機作 (linked feed back) に分類した。突然変異は，しばしば，生物の生理機能を狂わせやすいが，しかし，生体内で各種の機作が調節的に働くために，器官の生理的平衡は保たれるのである。そしてそれらはすべて，上記の feedback のいずれかに属する。feedback は生物の進化にとって非常に重要であるというのが彼の結論である。

VAN VALEN (43) は，*Drosophila melanogaster*, ハツカネズミ *Peromyscus leucopus noveboracensis* および，古代馬 *Griphippus gratus* について発育不安定性の研究をした。古代馬は，化石として発掘された 36 の試料について，歯の研究をした。VAN VALEN は左右不対称性を，(1) Directional asymmetry, (2) Antisymmetry, (3) Fluctuating asymmetry に分けた。この最後のものが一般にいう発育不安定性である。VAN VALEN は発育不安定性に対する抵抗性 (別の言い方では buffering capacity) は，発育の canalization と関係があると考えた。著者はこの両者は，適応に関する同じ事態を，異なったレベルでみたものであると考えたのである。

さてここで再び，眼を転じて植物における研究の進展状況を見てみよう。

LEWIS (20) は，トマトで異常型 (rogue) を出す系統をつかい，異常型の発生を高める条件が高温，弱光，短日，花序の老化等であることを見出したが，rogue を出す系統は，分化発育の間に，体組織が不安定平衡状態にある為であると結論した。

JINKS and MATHER (16) は，部分自殖性の *Nicotiana rustica* で，区内の個体間変異によって発育不安定性をしらべたところ，F_1 は必ずしも，親品種に比して安定的でなかった。彼は，発育不安定性は，自然淘汰によって得られた genic balance によると考えた。

PAXMAN (25) は，*Nicotiana rustica* の 5 自殖系を使って，ダイアレル交配を行ない，親および F_1 について，花器では雄ずいと雌ずいの長さ，葉では頂部の 3 枚の葉型指数について研究を行なった。個体内変異で見ると系統間差異は明らかで，相反交配の差はなかった。不安定性は，雄ずいと雌ずいで平行的であるが，花器の不安定性と葉の不安定性とは相関がなかった。個体内変異と個体間変異 (区内変異) は +0.5826 の相関を示したが，個体内変異と年次変動とは相関しない。また葉型の変化を分化と考えると，分化と不安定性との間にも +0.5223 の相関があることを見出した。

NOTANI (24) は，トウモロコシの自殖系と F_1 で放射線処理抵抗性に差があることをたしかめた。自殖系間にも差があったが，自殖系と F_1 とを比較すると，F_1 の方が抵抗性が強かった。これは，F_1 が一般的に homeostatic でかつ，ヘテロシスをもつためであろう。放射線処理区で，変異係数の F_1/P の比を見ると，この値は 1 よりも小さくなった。これは，異常な環境では F_1 の方が自殖系よりも安定的であることを示すものと理解された。

DAVIS (9) は，ココヤシの葉や花序の出方の左巻性と右巻性をしらべた。それによると，巻性は葉を構成する小葉の数の左右不対称性と関係があり，集団内の頻度を見ると，左巻の方が右巻よりやや多かった。交配実験をしたところ，巻性に関する遺伝的傾向は全く認められなかった。

ROY (31) は，インドの庭園樹である，*Nyctanthes arbor-tistis* で，葉形や花べん数の個体内変異をしらべた。変異の大きさは，個体によりちがいがあり，これは遺伝的と考えられた。花べん数自体は，開花期間の中期で減少する傾向があるが，花べん数の差異は末期に近ずくにつれて増す傾向が見られた。末期には異常花の発現率も大きくなった。ROY は，これを花の発育の canalization が，時間と共に弱まるからであると考えた。

RANA (27) は，キクにX線処理をして，花べんが筒状になる変異系統を得た。この形質は単純劣性の遺伝子によるが，この遺伝子の表現度 (expressivity) は環境によって変り，開花末期にはその低下が認められた。個体間に表現度の差が認められたが，これは遺伝的背景のちがうためと考えられた。

ここで，トマトの自殖系と F_1 の変異の比較試験を追究しておこう。

WILLIAMS (48) は，トマトの自殖系と F_1 で，個体当りの果数，1果重，植物重，開花数，開花期について区内および反復区間の変異をしらべた。それによると，自殖系と F_1 との間に明らかな差はなかった。形質によって一定ではないが，変異の大きさは，F_1 が両親品種の中間になる場合が多かった。

以上各種の研究は，主に純粋な生物学の立場から，動植物の発育不安定性を取扱ったものであったが，農学者もこの問題に全く無関心であった訳ではない。それで，これから農学的な立場から，行なわれた研究を概観してみよう。

LERNER (19) は，ニワトリで，自己調節能力 (self-regulatory capacity 又は buffering capacity) が，産卵能力に関係すると考えた。育種の進まなかった時代のニワトリは，春秋2期に産卵が集中したが，現在では，四季に関係なく，産卵を続ける能力をもつに至ったり，あるいはまた，ケージ飼育にむしろ適しているような F_1 があったりすること，更にはまた，孵卵中の温度衝撃に対して，F_1 の方が親よりも強いということ，ならびに生存率と産卵率との間に正の相関がある事実など，すべて生体の自己調節作用と生産力との間に近い関係があることを示すといえるとした。

BECKER and BERG (4) は，ニワトリの栄養試験や生長速度試験の精度を高める為に，どういう材料が適するかについて研究した。その結果によると，近交系と F_1 のいずれでも別に試験精度には影響がないことがわかった (この研究を特にここに引いたのは，一般動物試験では，純系よりも F_1 の方が homeostatic であるかないかに関して，これから述べようとする本論文の内容と関連があるためである)。

JONES (17) は，応用遺伝学におけるヘテロシスと homeostasis の意義を論じたが，その中で彼は，自殖性植物では，純系よりも純系混合群又は，交配雑種集団の後代を使った方が，安定な生産を示して有利であるといっている。

ALLARD (1) は，自殖性のライマビーンの3品種で，単一品種，品種混合群，および交配雑種集団をつくり，4個所で4年間，4回反復法で比較試験を行なった。生産力は，雑種集団が最も高く，品種がそれに次ぎ，混合群は最も劣ったが，反復間分散と場所年次相互作用の分散で見た安定性は，雑種集団と混合群がすぐれ，品種は不安定であった。

STUBER, JOHNSON and SCHMIDT (39) は，コムギの粒の蛋白質含量の個体内および個体間変異をしらべた。コムギの穂の上部につく粒は，蛋白含量が低かった。蛋白含量の穂別変異は，個体内でも個体間でも，その大きさが品種によってちがった。F_1 の変異は，両親の中間になることを見出した。

DAVIS (10) は，ココヤシの左巻性と右巻性について研究を続けたが (DAVIS, 1962 参照)，その結果，左巻の個体は右巻の個体よりも葉数が多かった。葉の全長，葉柄長，小葉数は右巻の方が左巻の個体よりも大きかったが，緑色部の総面積では，右巻と左巻は差がないようであった。左巻の個体は，右巻よりも多収であったが，これは葉数が関係すると見られた。

FLEMING, KOZELNICKY and BROWNE (11) は，トウモロコシの自殖系の間で，草丈，穂高などの各形質の個体間変異に差のあることを見出したが，FLEMING らは，この変異をヘテロ性の残存，突然変異などによる分離と考えた。著者らによれば，自殖系は，普通に考えるよりもはるかにヘテロ性が強いと考えられた。

PFATLER (26) は，エンバク6品種とそれの等量混合による合成品種を作り，粒，草収量などの比較をした。それによると，合成の方が6品種の平均よりも生産力が高かったが，変動をみると年次間では，合成の方が小さく，密度の変化による変動は合成の方が大きかった。

以上年次を追って，色々な材料を使っての世界各国の研究を述べてきたが，それらをとりまとめてみると，次のように概説される。

(1) 生物の器官の発育は，しばしば誤りを伴う。

(2) この誤りは，左右対称的に形成される器官では，一定の方向と，一定の法則性をもたない不対称性を起こし，同一個体上の相同器官の間には，ランダムな変動を起こし，さらに同じ遺伝子型をもった個体の間では，ランダムな変動の原因になる。

(3) これらの発育上の誤りを発育不安定性とよぶと，発育不安定性の多少は遺伝子の支配をうける形質であって，選抜により変化する。

(4) 一般に動物で，純系は発育不安定性が高く，F_1 雑種では低いと考えられてきた。これは，F_1 雑種では，遺伝子の多様性が大きく，そのためにいろいろな環境条件のストレスに対して，より有利であるからだと考えられた。しかしながら，上述の色々な研究の結果は，これらの考え方が誤りであることを指摘するものが多かった。

(5) 発育不安定性は，温度などの環境条件によって，その起こり方が変化する。

(6) 発育不安定性は，その器官が形成される時期と関係があるらしいが，あるときは末期に近く形成されたものに発育不安定性が高いといわれ，あるときには又，全く逆のことがいわれた。

(7) 農学的にみると，発育不安定性は生産と複雑な関係をもつらしい。しかし，詳細は判っていないし，又基礎的な追求も行なわれていない。

第 III 章　発育不安定性の概念

本研究は，その主な問題点を，タバコ，イネならびにテンサイの「発育不安定性」の研究においているので，研究結果の記述に先立って，発育不安定性の定義と一般的概念をはっきりさせておいた方がよいと思う。

発育不安定性について，いままでに，詳細に記述されたものは余り見当らないが，酒井 (38) は，1964年に高松市で行なわれた日本育種学会第27回講演会におけるシンポジウムで，代表的な解説を行なった。それを参照しながら，一応の定義ずけを行なおうと思う。

発育不安定性 Developmental instability とは，形質の発現に際して起こる誤差的変動と定義される。これには，いわゆる質的形質における不安定性と量的形質におけるそれとが含まれる。質的形質の場合には，発育不安定性とは，形質の異常的発現を意味することになるが，これは，本研究には含まれない。本研究において発育不安定性とよばれるものは，形質の形成そのものは尋常に起こり，しかもその形質の量に変異が生ずることである。これが実際の植物でどのように生ずるかは，これからあとの記述によって明らかになる筈であるが，こういう発育不安定性が，どのような機作で起こるかはまだ判っていない。

酒井 (38) は，「もし生物の器官の発育過程を，確定論的なものでなく，確率論的な法則にしたがって起こるものと考えると，量的形質は必然的に，誤差的変動を伴うだろう。そしてもしそういう変動が生物の生存や繁殖にとって，あるいは育種目的に対して不利であれば，そういう変動を少なくするような遺伝的機作が発達しようし，逆にもしある程度の変動が生物にとって有利であれば，その変動はそのまま残存されるだろう」といった。この仮説的な説明が，現在のところ量的形質の発育不安定性についてあてはまるだろうと思われる。

第 IV 章　研究の記述

著者は，タバコ，イネ，およびテンサイを使って緒論に述べたような目的の研究を行なった。それで以下，便宜的に植物別に研究の結果を記することにする。

第1部　タバコに関する研究

第1節　葉の発育の分析

タバコの葉の色々な形質相互間の遺伝的関係を追求するために，タバコの6品種，すなわち，Sumatra, Connecticut Broad Leaf, Bright Yellow, T.I. 448A., Ambalema, 達磨を用いて2回反復の実験を行なった。

個体上の葉を，第一花枝の下の葉から下方に，順番に15枚を番号をつけて収穫し，葉長，葉幅，葉脈数を測定した。葉の大きさは茎頂部に近い方が小さく，茎基部に進むに従って大きくなる傾向をもつ。葉長の着生位置による変化は第1図に示す通りである。

15枚の葉の間の遺伝相関と，環境相関を計算した結果は第2図に示す。遺伝相関係数の推定は，分散分析と共分散分析より推定した遺伝分散と遺伝共分散より行なった。

第2図の横軸上の数字は，葉間の間隔を，その間にはさまれている葉の数であらわしたものである。例えば，1枚目と5枚目の葉，あるいは2枚目と6枚目の葉の間の相関は，それぞれ3枚ずつの葉が介在するので，横軸の3に対応する縦軸の値をみるとよい。

第2図によると隣りあっている葉の間（横軸の0に対応するところ）の遺伝相関は，ほぼ1.0である。7枚から

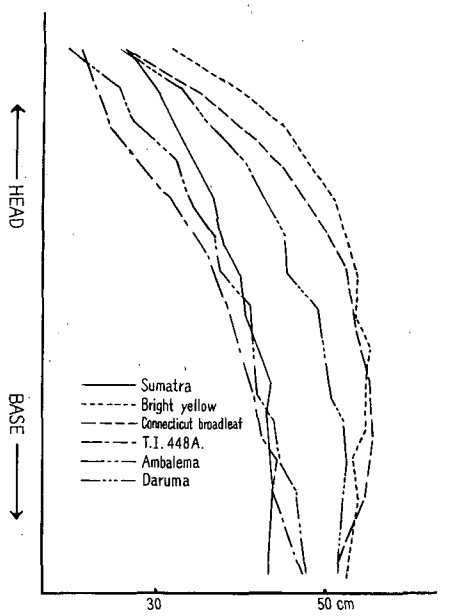

Fig. 1. Leaf length at base and head on stem

8枚位離れた葉の間の遺伝相関も0.9であって，隣りあっている葉の間の遺伝相関とあまり変らないが，9枚以上離れると，遺伝相関は，急激に減少する。1枚目と15枚目の葉の間の遺伝相関は約0.5である。いい換えると，近接する葉の間で遺伝相関は高いが，着生位置の離れた葉の間の遺伝相関は低い。すなわち，近接する葉の葉長はより多くの共通の遺伝子系によって支配されるが，着生位置の離れた葉では異なった遺伝効果を受けることがわかる。

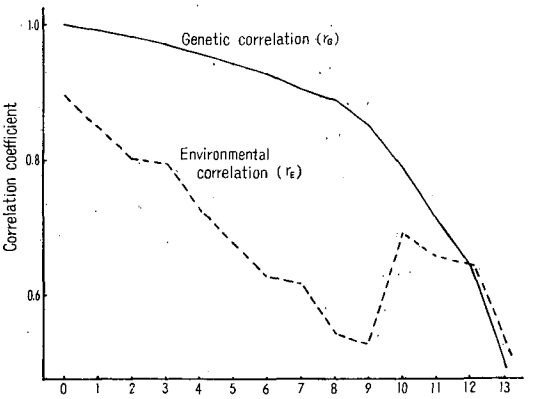

Fig. 2. Genetic (solid line) and environmental (broken line) correlations between two leaves of tobacco plants

同様にして，葉幅と葉脈数に関して遺伝相関と環境相関をしらべた結果は第3図に示す。

第3図 (A) は葉幅，(B) は葉脈数で得られた値である。葉幅に関して遺伝相関および環境相関をみると，葉長でみられたと同様の傾向がうかがえる。このことは，葉長と葉幅の函数である葉の大きさは，遺伝的にも，環境的にも，近接する葉ではより多くの共通の因子が働き，離れるに従って，共通に働く因子が少なくなることを示す。

葉脈数に関しても遺伝相関では，葉長と葉幅，あるいは，葉の大きさと同様の傾向がみられたが，環境相関は一定の傾向がみられなかった。

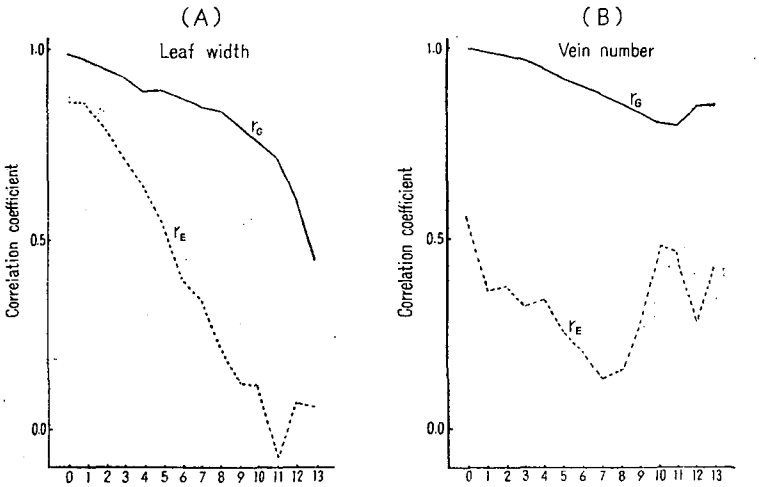

Fig. 3. Genetic and environmental correlations between two leaves of leaf width and vein number in *N. tabacum*.

第2節　葉と花における発育不安定性

本研究に使った材料は，*Nicotiana tabacum* L. の11品種である。葉巻用2品種，Sumatra, Connecticut Broad Leaf (C. B. L.)，紙巻タバコ用4品種，Virginia Gold (V. G.)，Bright Yellow (B. Y.)，Hicks，Moore Field Franagan (M. F. F.)，日本在来2品種，達磨，指宿，および非実用品種であるNicotine Free Tobacco (N.F.T.)，T.I. 448A.，Ambalemaの合計11品種である。最後の3つの非実用品種は，それぞれ特定の形質において特徴的なものである。すなわち，Nicotine Free Tobaccoは低ニコチン含量，T.I. 448Aは，立枯病抵抗性，Ambalemaはタバコモザイク病抵抗性を備えている品種である。各品種を畦に植えて，その内任意に選んだ各3個体につき個体別に調査を行なった。葉が成熟するのを待って，第一花枝の次の葉から測定しうる全葉について，葉幅ならびに左葉片幅と右葉片幅，葉脈の中骨上における着生距離，および隣りあっている葉脈の間の最広の部分と最狭の部分とを測り，さらに葉脈長を測定した（第4図参照)。

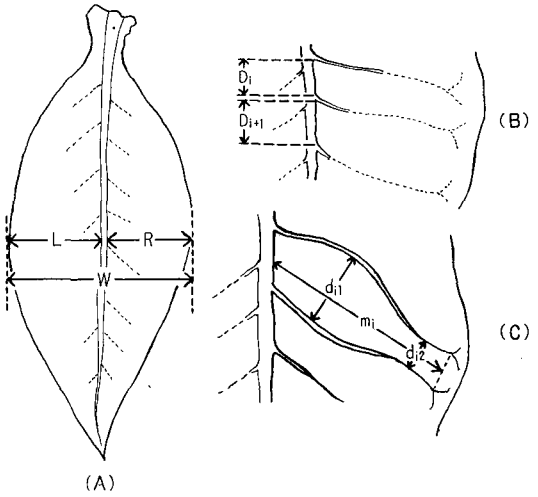

Fig. 4. Schematic illustration showing how the measurements on each leaf were taken

A: Bilateral asymmetry
B: Vein distance variability
C: Vein deviation index

そして，これらの測定値から次のような発育不安定性の指数をつくった。すなわち，

(1)　葉幅の左右不対称性 (A)

$$A=\frac{|L-R|}{W}$$

但し，L, R は葉幅での各々の葉片幅，W は葉幅とする（第4図を参照)。

(2)　葉脈間距離変異性 ($V.D.V.$)

$$V.D.V.=\frac{\sigma}{m}$$

但し，σ は中骨上における葉脈間距離の標準偏差 ($\sqrt{\sum D_i^2-(\sum D_i)^2/n}/\sqrt{n-1}$)，$m$ は葉脈間距離の平均値 ($\sum D_i/n$) とする（第4図を参照)。

(3)　葉脈の不平行性 ($V.D.I.$)

$$V.D.I.=|d_{i1}-d_{i2}|/m_i$$

但し，d_{i1} と d_{i2} は相隣りあう葉脈間距離の最広値と最狭値，m_i は相隣りあう葉脈長の平均値とする（第4図を参照)。

花では，上記の11品種のうち，9品種 (Virginia Gold と Hicks は調査しなかった。) を使い，1個体当り，約20花について花糸と花柱の長さを前述の3個体について測定した。1花当りの花糸の数は，通常5本で，4本のほゞ同長の花糸と，1本の短い花糸よりなる（第5図参照)。

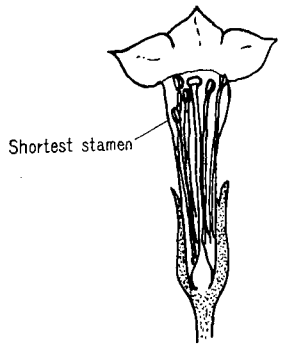

Fig. 5. Flower of *Nicotiana tabacum*

花の発育不安定性の尺度としてとられたのは次の3品種である。

(1)　花糸長の花内変異 (σ_W)

σ_W＝長い4本の花糸長の花内の標準偏差

(2)　花糸長の個体内花間変異 ($\sigma_{♂B}$)

$\sigma_{♂B}$＝長い4本の花糸長の平均長の個体内花間の標準偏差

(3)　花柱長の個体内花間変異 ($\sigma_{♀B}$)

$\sigma_{♀B}$＝花柱長の個体内花間の標準偏差

1)　葉における発育不安定性

葉の発育不安定性について対照的な2つのタバコ品種の例を第6図に示す。

Connecticut Broad Leaf の葉は，葉幅の左葉片幅と右葉片幅が同大であり，主軸上における葉脈の分布は極めて規則的で，ほぼ等間隔に配置され，葉脈は平行に走

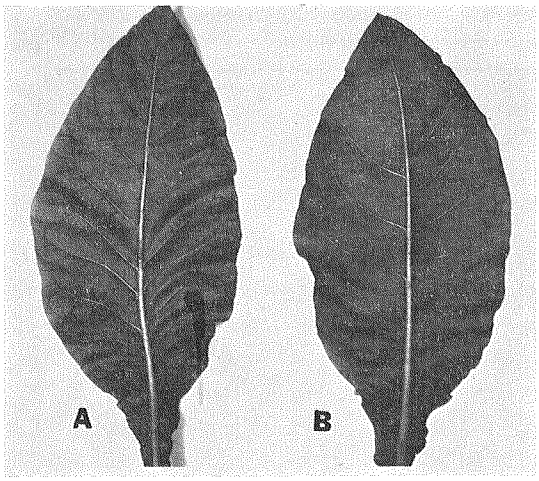

Fig. 6. Leaves of the tobacco varieties, (A) developmentally unstable, (B) stable
A : Ambalema, B : C.B.L.

っている。ところが Ambalema は上述の品種とは反対に，葉幅は不対称で葉脈の分布は極めて不規則であり，また葉脈の走向は平行でない。

葉幅の左右不対称性に方向性があるか否かを知るために次の実験を行なった。

不対称性を3つにわけることが出来る (VAN VALEN (43))。第1は常に右 (又は左) が他方より大きいといういわゆる方向性をもつ不対称性 (Directional Asymmetry) である。第2は，不対称性が起こるが，その方向が一定でない。不定向不対称性 (Antisymmetry) である。第3は左と右の大きさに誤差が含まれ，そのために左右不対称性になる誤差不対称性 (Fluctuating Asymmetry) である。実際には後2者 (不定向不対称性と誤差不対称性) は区別することが困難なので，両方を一緒に考えて，不対称性を一定方向をもったものと，彷徨性のものとにわける。さてここでタバコの葉の左右不対称性は，一体，定向的であろうか，彷徨的であろうか。定向的であるとした場合，その定向性には，次の4つの場合があるだろう。

(1) 種に属するすべての，又は大多数の個体が同じ方向性を示すような，すなわち，種に特異的な方向性がある場合

(2) 種では一定でないが，遺伝子型によって一定の方向性を示す場合

(3) 個体によって一定の方向性を示す場合 (これは遺伝子型によって方向性がきまらずに，その植物の発生の当初に機会的に得られた方向性が，その個体のその後の方向性をきめるような場合である。)

(4) 同じ個体の中で局部的に方向性を示すような場合例えば，最初の数枚の葉は左または右の側が大きいが，その次の数枚は右または左が大きいというような場合である。

上のような4種のいずれにタバコの葉の不対称性が属するかどうかをしらべるために，Hicks から任意に分離された16系統79個体を使い，各々の個体から連続して着生している8枚の葉をとって，左葉片幅が右葉片幅より大きくなる割合を調べた。いま，1枚の葉の (左—右) の値が正 (または負) になる確率を P，負 (または正) になる確率を $(1-P)$ とすると1個体当り8枚の葉が正と負の値を組み合わせてもつ頻度分布は

$$[P+(1-P)]^8$$

の展開によつて示される。もし種に特異的，または遺伝子型に特異的な定向性不対称があれば，$P \gg 0.5 \gg (1-P)$ となり，種内または各系統内の個体の分布は常に一定の方向にポアッソン分布を示すだろう。もし上述の (3) のように個体毎に一定の左右側性が生ずるときには，個体別に P または $(1-P)$ が 0.5 よりもずっと大きくなり，個体の分布は正規的でなく，二頂曲線又は少なくとも平頂曲線になるだろうから，(1), (2), (3) のいずれに相当するかを吟味するには，$P=(1-P)=0.5$ の場合の理論分布からどの位有意に偏っているかしらべるとよい。理論分布から期待される頻度と実験により観察された頻度，およびそれらのカイ自乗検定の結果は，第1表と第7図に示す。

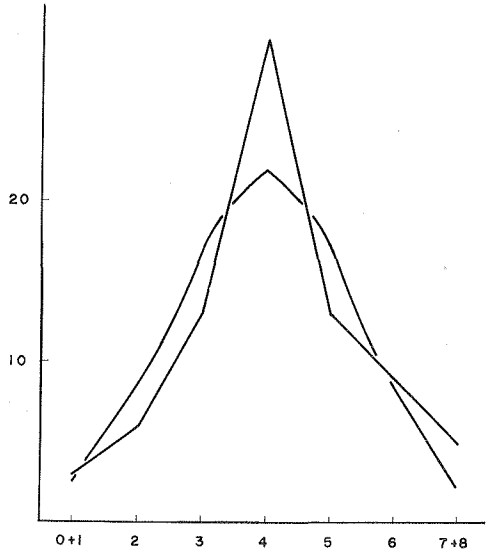

Fig. 7. Theoretical and observed frequency distribution of plants having 0 to 8 left-sided leaves.

Table 1. Theoretical and observed frequencies of plants having left-sided and right-sided leaves in given numbers among eight.

Number of left-sided leaves	0	1	2	3	4	5	6	7	8	Total
Number of plants expected	0.3	2.5	8.6	17.3	21.6	17.3	8.6	2.5	0.3	79.0
Number of plants observed	0	3	6	13	30	13	9	4	1	79

$X^2 = 8.01 \quad 0.50 > P > 0.25$

但し，0と8の階級の期待頻度は非常に少ないので，各々1と7の階級と一緒にした。第1表の結果から $P=(1-P)=0.5$ である仮設を捨てることが出来ない。すなわち，上述の (1) 種による一定方向性，(2) 遺伝子型による一定方向性，(3) 個体による一定方向性，のいずれをも示すような傾向は，全く見い出されなかったので，少なくとも個体レベルでは方向性はないと結論される。次に (4) の場合を検定するために，隣りあった2枚ずつの葉をとり，その1枚の葉の (左−右) の値が正であれば +1，負であれば −1 とし，同じ計算を次の葉にも行なうと，もし発生的にまたは位置的に近い葉が連鎖的に同じ方向をもつならば，上記の2つの値の相関は正になり，任意にきまるなら0，逆になる傾向があれば負になる筈である。それで，この相関をしらべると，$r=0.0266\pm0.0424$ となり，従って，隣りあった2枚の葉の左右側性は，それぞれ全く任意にきまると結論された。すなわちタバコの葉の左側と右側は，各葉毎に全く任意にきまるもので，すなわち，典型的な彷徨的不対称ということができる。

Table 2. Instability values of foliar characters in 11 varieties of tobacco

Variety	Vein distance variability (×10)	Vein deviation index (×100)	Bilateral asymmetry (×100)
Ambalema	4.36	19.39	4.19
T.I. 448 A	4.54	18.77	3.02
Daruma	3.28	16.27	3.29
Ibuski	3.22	15.45	2.97
Moore Field Franagan	2.91	15.05	2.67
Hicks	3.11	14.11	3.47
Bright Yellow	2.76	13.81	2.57
Nicotine Free Tobacco	2.53	13.95	2.48
Virginia Gold	2.58	11.31	3.07
Sumatra	2.46	11.71	2.40
Connecticut Broad Leaf	2.25	8.62	2.15

葉に関する発育不安定性の調査結果は，第2表に示す。但し，葉脈間距離変異性と葉幅の左右不対称性は10倍，葉脈の不平行性は，100倍した値である。タバコに関する以下の結果はすべて同様の尺度で扱う。

第2表によれば，葉脈間距離変異性，葉幅の左右不対称性，ならびに葉脈の不平行性で比較すると，Ambalema と T.I. 448A. は，極めて発育不安定性が高く，Sumatra と Connecticut Broad Leaf は非常に発育不安定性が低い品種である。この発育不安定性の低い2つの品種は，葉巻用タバコであることに興味がもたれる。また在来種の指宿と達磨は，比較的発育不安定性が高い方に属している。生産力の高い商業品種の Bright Yellow と Hicks は，発育不安定性に関して中間的な値を示した。

葉の発育不安定性に関する分散分析の結果は第3表に示す。

第3表によれば，いづれの発育不安定性においても，品種間差異が統計的に有意である。すなわち，発育不安定性は遺伝的なものである。また，葉脈の不平行度は個

Table 3. Analysis of variance for three indices of instability in tobacco leaves.

Source of variation	Degree of freedom	Mean squares		
		Vein distance variability	Vein deviation index	Asymmetry
Between varieties	10	41.0783**	610.64**	0.2378**
Between plants within varieties	22	0.4926	22.19**	0.0443
Between leaves within plants within varieties	579	0.6019	10.75	0.0530

** Exceeds the 1% level of significance

体間においても統計的に有意な差があった。

2) 花における発育不安定性

花の器官，すなわち，花柱と花糸の長さに関する発育不安定性は第4表に示す。

花柱の個体内花間変異，花糸の個体内花間変異および花糸の花内変異を比べると，Bright Yellow が発育不安定性が高く，葉の発育不安定性の低い Sumatra と Connecticut Broad Leaf は花の発育不安定性が比較的高い。指宿，達磨の在来種は，花の発育不安定性に関しては比較的低い。

Table 4. Instability values in floral characters in nine tobacco varieties.

Variety	Interflower variability in pistil length	Variability in stamen length	
		Intra-flower	Inter-flower
Ambalema	2.08	1.19	1.97
T.I. 448 A	1.31	1.07	1.47
Daruma	1.62	0.86	1.44
Ibusuki	1.35	0.73	1.35
Moore Field Franagan	2.24	1.01	1.76
Bright Yellow	3.88	1.32	1.89
Nicotine Free Tobacco	1.80	0.90	1.83
Sumatra	2.98	1.44	1.88
Connecticut Broad Leaf	2.44	0.93	1.97

分散分析した結果は第5表に示す。

第5表から花の器官の発育不安定性に関して，品種間で異なっていることが明らかとなった。但し，4本の花糸の平均長の個体内花間変異については，品種間で統計に有意とみとめられなかった。

3) 葉の発育不安定性と花の発育不安定性の間の関係

第4表の9品種について，葉の発育不安定性と花の発育不安定性の相互間の相関をしらべると第6表の通りである。

第6表でみると，葉の発育不安定性の3種の測度の間には互いに正の相関関係が存在している。また花の発育不安定性の3種の測度の間にも正の相関関係がみられる。しかし，葉の発育不安定性の3種の測度と花の発育不安定性の3種の測度の間の相関はいずれの場合も負で低い。そこで，葉の発育不安定性と花の発育不安定性の各々について，品種間の差を最大にするような判別函数を作った。判別函数の計算方法は，GOULDEN (1952) の方法によった。得られた判別函数は次のようである。

葉の発育不安定性の判別函数 (L) は

$$L = 2Y_1+6Y_2+3Y_3$$

但し，Y_1：葉脈間距離変異性

Y_2：葉脈の不平行性

Y_3：葉幅の左右不対称性

Table 5. Analysis of variance of three indices of instability in tobacco flowers.

Source of variation	Degrees of freedom	Mean squares		
		Interflower variability of pistil length	Variability in stamen length	
			Intraflower	Interflower
Between varieties	8	2.0573**	0.1264*	0.3101
Within varieties	18	0.3657	0.0456	0.4572

*, ** Exceed the 5% and 1% significance levels, respectively

Table 6. Intervarietal correlations among instabilities in floral organs of tobacco.

	Vein deviation index	Bilateral asymmetry	interflower variability in pistil length	Variability in stamen length	
				Intraflower	Interflower
Vein distance variability	0.9170**	0.8102**	−0.4961	−0.0132	−0.3139
Vein deviation index	…	0.8517**	−0.5018	−0.0747	−0.3832
Bilateral asymmetry	…	…	−0.3533	−0.0219	−0.1666
Interflower variability in pistil length	…	…	…	0.7474*	0.6466
Intraflower variability in stamen length	…	…	…	…	0.6103

* Significant at the 5% levels. ** Significant at the 1% levels.

花の発育不安定性の判別函数 (F) は

$$F = 3X_1 + 10X_2 + 9X_3$$

但し，X_1：4本の長い花糸の花内変異

X_2：4本の長い花糸の平均値の個体内花間変異

X_3：花柱の長さの個体内花間変異

上記のような函数で葉の発育不安定性と花の発育不安定性を表わすと第7表の示す通りである。

葉の発育不安定性の函数と花の発育不安定性の函数の間の関係を図示すると，第8図に示す通りである。

第8図をみると，葉の発育不安定性と花の発育不安定性の間には低い負の相関関係がみられる。そこで相関係数を計算すると，−0.3145で，統計的に有意でない。従って，おそらくは，葉の発育不安定性と花の発育不安定性とは別個の遺伝子系によって支配されているものと考えられる。

Table 7. Comparison between foliar and floral instabilities collectively expressed by discriminant functions of tobacco varieties.

Variety	Foliar instability	Floral instability
Ambalema	2.161	4.199
T.I. 448 A	2.129	2.960
Daruma	1.732	3.156
Ibusuki	1.658	2.464
Moore Field Franagan	1.567	4.079
Bright Yellow	1.444	5.778
Nicotine Free Tobacco	1.417	3.720
Sumatra	1.265	4.994
Connecticut Broad Leaf	1.030	4.485

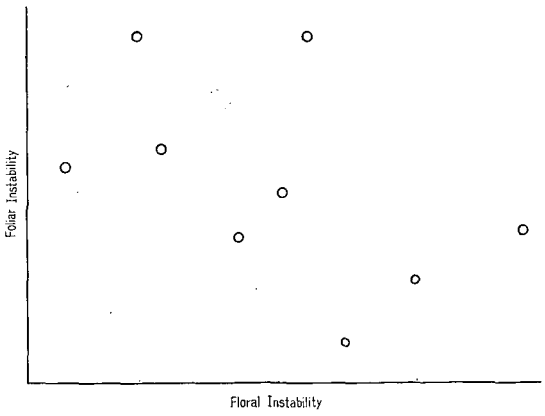

Fig. 8. Interrelationship between foliar and floral instabilities collectively expressed by discriminant functions of tobacco varieties.

4) 葉における発育不安定性の年次変異

第1表にあげた11品種のうち，8品種 (Ambalema, T.I. 448 A., 達磨, 指宿, Hicks, Bright Yellow, Sumatra, Connecticut Broad Leaf) について，年次を変えて栽培した。そして葉に関する3種の発育不安定性の調査を行なった。その分散分析の結果は第8表に示す。

Table 8. Analysis of variance of three indices of foliar instability at two years in eight varieties of tobacco.

Source of variation	Degrees of freedom	Mean squares: Vein distance variability	Vein deviation index	Bilateral asymmetry
Variety	7	3.9889**	51.0829**	2.3763**
Year	1	0.6697**	179.3747**	0.4692
Variety × Year	7	0.0566	4.0501**	0.1683**
Error	32	0.0405	0.9122	0.0377

* Significant at the 5% levels.
** Significant at the 1% levels.

分散分析の結果から品種間差異は統計的に有意である。そこで年次による効果をみると，葉脈の不平行性は，1%水準で統計的に有意であった。葉脈間距離変異性は5%水準で年次効果が統計的に有意であった。しかし，葉幅の左右不対称性は，年次効果がみとめられなかっ

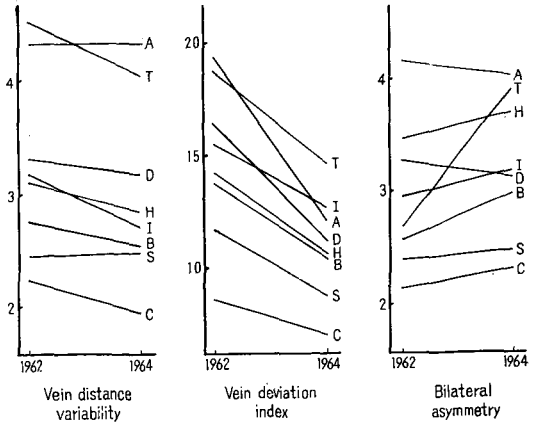

Fig. 9. Variation between years in developmental instabilities.
A: Ambalema　B: Bright Yellow
C: Connecticut Broad Leaf　D: Daruma
H: Hicks　I: Ibusuki
S: Sumatra　T: T.I. 448 A.

た。また年次と品種の相互作用をみると葉脈の不平行性と葉幅の左右不対称性については統計的に有意であるが，葉脈間距離変異性は年次と品種の相互作用はみとめられなかった。年次による発育不安定性の変化を図示すると第9図のようである。

第9図から葉脈の不平行性と葉脈間距離変異性は，1964年の方が1962年より低いことがわかる。葉幅の左右不対称性は1964年の方が1962年より高い傾向がうかがわれる。葉幅の左右不対称性で，T.I. 448 A. は1962年と1964年で，非常に値が異なっている。

5) 葉の着生位置による発育不安定性の変異

前節と同様の8品種について，葉の着生位置によって発育不安定性がどのように変化するかを知るために実験を行なった。第一花枝の直下の葉を1とし，調査しうる全葉について，葉脈間距離変異性，葉脈の不平行性，葉幅の左右不対称性の3種の発育不安定性を調査した。そして着生位置を花の方の部分から基部（根部）の方へ出来るだけ等分に7区分し，その着生位置区分での発育不安定性の表われ方を調べた。

分散分析を行なった結果を第9表に示す。

第9表から3種の測度の品種間差異は統計的に有意である。着生位置による発育不安定性の差異は統計的に有意とみなされない。しかし着生位置と品種との間の相互作用は，発育不安定性の3つの測度でいずれも有意である。このことは，品種によって，異なった着生位置にある葉が高い発育不安定性を示すことを意味する。

そこで，品種と着生位置の相互作用をわかりやすく図示するために，7区分された着生位置をさらに上部（花の方），中部および基部（根の方）の3階級に分け，葉脈間距離変異性についてプロットしたのが第10図である。

Table 9. Analysis of variance of three indices of foliar instability at seven height-levels in eight varieties of tobacco.

Source of variation	Degrees of freedom	Mean squares		
		Asymmetry	Vein distance variability	Vein deviation index
Variety	7	8.8271**	13.5624**	107.8821**
Height	6	1.1173	0.2772	6.5863
Variety×height	42	2.5493*	0.3695**	5.5284**
Error	112	1.5364	0.1608	2.9025

*, ** Exceed the 5% and 1% levels of significance, espectively.

第10図をみると，発育不安定性の高い Ambalema と T.I. 448 A. は，中位葉の発育不安定性が最も高いのに対し，発育不安定性の低い Sumatra, Connecticut Broad Leaf は，中位葉の発育不安定性が，下位葉と上位葉の発育不安定性より低い。すなわち，着生位置での中位葉の発育不安定性は，発育不安定性の高い品種でより高くなり，発育不安定性の低い品種でより低くなる。すなわち，発育不安定性の品種間差異は中位葉で，最も大きくなる。葉の発育不安定性の他の2つの測度（葉幅の左右不対称性と葉脈の不平行性）においても葉脈間距離変異性と同様の傾向がみられた。さてここで，中位葉が特異的行動をとるのは，一体，葉の大きさと何か関係があるのであろうか。この疑問を解くために，葉の大きさ（葉長で測定）について上と同様に7区分して，上位葉から下位葉までの変化をみたのが第11図である。

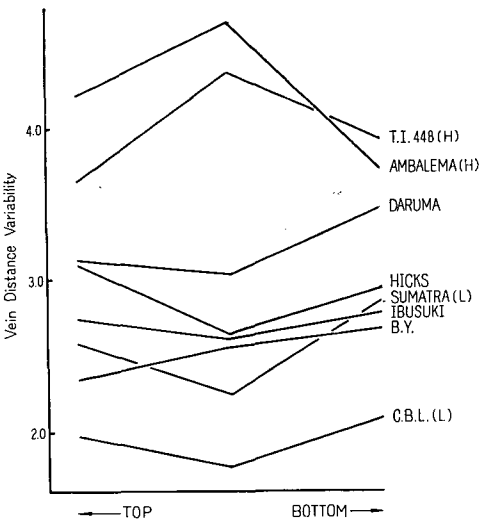

Fig. 10. Relation between vein distance variability and height-level of the leaf on the stem in eight varieties of tobacco.

第11図が示すように葉の大きさは，上位葉が小さく中位葉と下位葉が大きい。品種によっては，中位葉が下位

葉より大きいものもあるが，発育不安定性について，高低で異なる4品種に関する限り，下位葉が大きく，中位葉は決して最大ではない。したがって，発育不安定性のあらわれ方と葉の大きさとは，平行的関係にないといえよう。

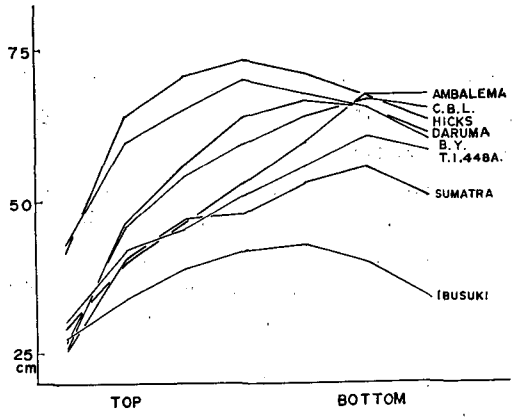

Fig. 11. Leaf size (length in cm) on seven height-levels on the stem

第3節　葉の発育不安定性のダイアレル分析

供試された品種は，Ambalema, T.I. 448A., 達磨, Bright Yellow, Sumatra Connecticut Broad Leaf の6種である。

この6品種の相反を含むダイアレル交雑を行なった。そして交雑 F_1 と親品種を2回反復で栽培した。1つの区より周縁を除いた5個体を任意に選んで調査個体とした。調査を行なったのは，開花後1週間から2週間の間である。調査方法は第1花枝につく葉を0とし基部に向って順次に1から15枚まで番号をつけて調査した。発育不安定性の測度として用いた葉脈間距離変異性と葉幅の左右不対称性は，前節と同様の方法で測定した。葉脈間距離変異性は，6番目の葉から10番目までの葉について調査した。葉幅の不対称性は15枚の葉全部を調査した。ダイアレル分析の分散分析による方法は，HAYMAN (14) の方法に従って行なった。

1) 葉の発育不安定性の間の関係

Table 10. Diallel table for genetic analysis of vein distance variability in tobacco leaf.

	Ambalema A	Bright Yellow B	Connecticut Broad Leaf C	Daruma D	Sumatra S	T.I. 448 A. T	Total
A	3.690	3.650	2.675	3.880	3.880	3.700	20.830
B	3.860	2.775	1.980	2.455	2.400	2.900	16.370
C	2.700	1.940	1.670	2.395	1.925	2.365	12.995
D	3.730	2.830	2.630	2.985	2.515	3.615	18.305
S	3.280	2.340	1.935	2.625	2.135	2.555	14.870
T	3.630	3.340	2.435	3.595	2.775	3.540	19.315
Total	20.890	16.875	13.325	17.935	14.985	18.675	102.685

Table 11. Diallel table for genetic analysis of bilateral asymmetry in tobacco leaf.

	Ambalema A	Bright Yellow B	Connecticut Broad Leaf C	Daruma D	Sumatra S	T.I. 448 A. T	Total
A	3.806	3.297	2.820	2.907	2.328	4.029	19.187
B	3.661	3.260	2.913	2.315	2.779	2.962	17.890
C	2.871	2.857	2.612	2.376	2.445	3.239	16.400
D	2.964	2.908	2.563	2.948	2.491	2.949	16.823
S	2.529	2.594	2.279	2.168	1.897	2.595	14.062
T	3.544	3.234	3.401	2.758	2.589	3.977	19.503
Total	19.375	18.150	16.588	15.472	14.529	19.751	103.865

供試された6品種のダイアレル交雑の結果は，葉脈間距離変異性については第10表に，葉幅の左右不対称性については第11表に示す。表に示された葉脈間距離変異性の値は，1個体5枚の葉で2反復10個体の平均値であり，葉幅の不対称性は1個体15枚の葉で2反復10個体の平均値である。

第10表と第11表の対角線上にある親品種の値をみるとわかるように，Ambalema と，T.I. 448A. が発育不安定性の高い品種で，達磨と Bright Yellow が中間の品種，Connecticut Broad Leaf と Sumatra は発育不安定性の低い品種である。さて，親として使った6品種における葉脈間距離変異性に葉幅の左右不対称性の間の品種相関は，+0.7767 ($d.f.=4$, 5% 水準, 0.811) と比較的高い値を示し，親品種を除いて相反交雑を一緒にした15の F_1 の間の相関をみると +0.6148 ($d.f.=13$, 5% 水準, 0.514) で，やはり非常に高く，親品種間にみられた正の相関関係は，F_1 においてもくずれることはない。

2) F_1 と親品種の発育不安定性の比較

葉脈間距離変異性と葉幅の不対称性について，親品種とその F_1 とを比較するために，$F_1-(P_1+P_2)/2$ を求めた。但し，P_1 と P_2 は F_1 の交雑親となったものの値である。得られた結果は，葉脈間距離変異性に関しては第12表，葉幅の左右不対称性に関しては，第13表に示す。

第12表と第13表をみると，個々の組み合せにおいて，$F_1-(P_1+P_2)/2$ の値は変異を示しているが一定の傾向はみられない。全体としてその平均値をとると，葉脈間距離変異性は親の平均値2.808に対して +0.064 であり，葉幅の左右不対称性では親の平均値3.083に対して −1.189 を示す。このことは，葉脈間距離変異性は中間親より高くなり，葉幅の左右不対称性は中間親より低くなることを示しているが，その値はいずれも零から有意に偏差している値とみなすことは出来なかった。すなわち，t-検定の結果，葉脈間距離変異性は $0.5<p$，葉幅の左右不対称性は $0.2<p<0.4$ であった。すなわち，葉の発育不安定性には遺伝的にヘテロになったための特別の効果はないといえる。

3) ダイアレル分析

葉脈間距離変異性と葉幅の左右不対称性について W_r

Table 12. Comparison between parent and its F_1 in vein distance variability.

	Ambalema A	Bright Yellow B	Connecticut Broad Leaf C	Daruma D	Sumatra S	T.I. 448A. T	Total
A		0.418	−0.005	0.543	0.323	0.085	1.364
B	0.628		−0.243	−0.425	−0.055	−0.258	−0.353
C	0.020	−0.283		0.068	0.023	−0.240	−0.412
D	0.393	−0.050	0.303		−0.045	0.353	0.954
S	0.368	−0.115	0.033	0.065		−0.283	0.068
T	0.015	0.183	−0.170	0.333	−0.063		0.298
Total	1.424	0.153	−0.082	0.584	0.183	−0.343	

Table 13. Comparison between parent and its F_1 in bilateral asymmetry

	Ambalema A	Bright Yellow B	Connecticut Broad Leaf C	Daruma D	Sumatra S	T.I. 448A. T	Total
A		−1.180	−1.945	−2.350	−2.618	0.688	−7.405
B	0.640		−0.115	−3.945	1.003	−3.283	−5.700
C	−1.690	−0.395		−2.020	0.953	−0.278	−3.430
D	−2.065	−0.980	−1.085		0.343	−2.568	−6.355
S	−1.613	0.078	0.123	−1.273		−1.710	−4.395
T	−1.738	−1.923	0.533	−3.523	−1.740		−8.391
Total	−6.466	−4.400	−2.489	−13.111	−2.059	−7.151	

と V_r を計算した。但し W_r は6つの親とその F_1 行との間の共分散，V_r は F_1 行の分散である。ダイアレル分析をする際に，通常6つの仮定が設けられる。

(1) 二倍体の分離様式をとる。
(2) 相反交配の間に差がない。
(3) 上位性が存在しない。
(4) 複対立遺伝子を含まない。
(5) 親品種はホモである。
(6) 遺伝子は親の間に独立に分布している。

このタバコの材料では，(1) と (5) の仮定は満足される。(2) の仮定は，相反交雑を平均して行なうのでこの仮定も満足される。さらに，これらの仮定が満足されるためには，W_r-V_r の均一性が満足されなければならない (HAYMAN (15))．W_r-V_r の均一性を検定するために分散分析をした結果は第14表である。

Table 14. Analysis of variance of W_r-V_r for bilateral asymmetry and vein distance variability.

Source	Degree of freedom	Mean squares	
		Bilateral asymmetry	Vein distance variability
Variety	5	0.01071808	0.00162576
Replication	1	0.00830288	0.00272707
Error	5	0.00538496	0.00190372

(W_r-V_r) の値は，葉脈間距離変異性と葉幅の左右不対称性の両方で，系統による差が有意とみとめられないので不均一性は認められず，したがって前記の仮定は満足されていることを示す。

W_r を縦軸に V_r を横軸にとって各々の系統を反復別にプロットしてみると，葉脈間距離変異性に関して第12図，葉幅の左右不対称性に関して第13図のようになる。

放物線は，$W_r^2=V_pV_r$ により求めた。但し V_p は親品種の分散である。また回帰直線は，$W_r=V_r+\overline{W_r-V_r}$ より求めた。但し，この回帰直線は $W_r^2=V_pV_r$ の内側でのみ成立する (HAYMAN (15))。

実際に得られた放物線と回帰直線は次の如くである。

葉脈間距離変異性について

$$W_r^2 = 0.6256\,V_r$$
$$W_r = V_r+0.1085$$

葉幅の左右不対称性について

$$W_r^2 = 0.6063\,V_r$$
$$W_r = V_r+0.0918$$

葉脈間距離変異性と葉幅の左右不対称性について得られた放物線と回帰直線はほとんど差がない。

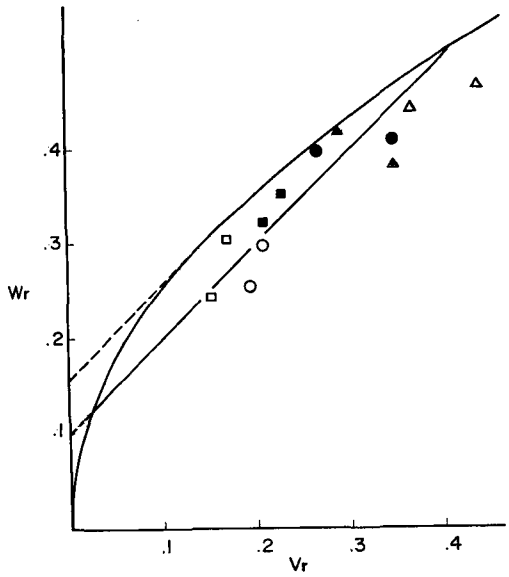

Fig. 12. Diallel cross dominance relationship in terms of W_r and V_r for vein distance variability in leaves of *Nicotiana tabacum*.

○ Ambalema　△ Bright Yellow
□ Connecticut Broad Leaf　▲ Daruma
■ Sumatra　● T.I. 448 A.

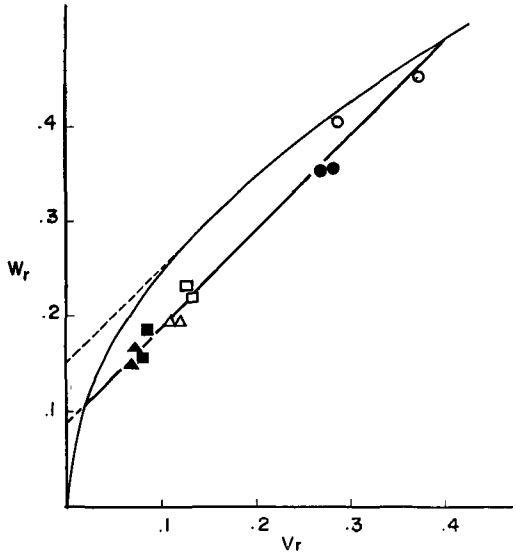

Fig. 13. Diallel cross dominance relationship in terms of W_r and V_r for bilateral asymmetry in leaves of *Nicotiana tabacum*.

○ Ambalema　△ Bright Yellow
□ Connecticut Broad Leaf　▲ Daruma
■ Sumatra　● T.I. 448 A.

ここで先ず初めに葉幅の左右不対称性を見てみよう。W_r+V_r が小さいほど優性因子を多く持っていることになる (HAYMAN, (15))。第13図より Ambalema は，持っている優性因子の数は少ないと考えられるが，第11表で見るようにこの品種は，供試品種中，最も発育不安定性が高い。同様にして，T.I. 448A. も優性因子の数が少ないといえるが，達磨と，Sumatra は優性因子を多く持っている。

葉幅の左右不対称性に関して優性因子を多く持っているものから順に品種をならべると，達磨，Sumatra, Bright Yellow, Connecticut Broad Leaf, T.I. 448A., Ambalema ということになる。しかし前4者の品種間の差異は殆んどない。他方，発育不安定性の高いものから並べると (第11表参照)，T.I. 448A., Ambalema, Bright Yellow, 達磨，Connecticut Broad Leaf, Sumatra の順になる。このことは，葉幅の左右不対称性は，低い方に優性を持っていることを示す。すなわち，不対称性の高い T.I. 448A. や Ambalema は最も優性因子が少なく，不対称性の低い品種に多くの優性因子が見い出される。

葉脈間距離変異性 (第12図参照) についてみると，Connecticut Broad Leaf や Ambalema が優性因子をより多く持っている。優性因子をより多く持っている順序 (W_r+V_r の値の小さい方からの順) は，Ambalema, Connecticut Broad Leaf, Sumatra, T.I. 448A., 達磨，Bright Yellow である。葉脈間距離変異性で測定された発育不安定性の高さ (第10表参照) は，Ambalema, T.I. 448A., 達磨，Bright Yellow, Sumatra, Connecticut Broad Leaf の順である。すなわち，葉脈間距離変異性の高い Ambalema と葉脈間距離変異性の低い Connecticut Broad Leaf の両方が優性因子を多く持っていることになる。このことは，Ambalema を親に使うと葉脈間距離変異性は高い方が優性であり，Connecticut Broad Leaf を親に使うと低い方に優性があることを示している。

第12図と第13図より，優性度 (H) を求めた (HAYMAN (15))。求める式は

$$H=\sqrt{AB}/\sqrt{OB}$$

但し，O は原点を示し，A は回帰直線と縦軸との交点，すなわち W_r-V_r の平均値である。B は回帰直線と平行な放物線の接線と縦軸との交点で，$\frac{1}{4}V_p$ (親品種の分散) の値である。

この H の値は，

$H=0$ のとき，優性がない。

$1>H>0$ のとき，部分優性

$H=1$ のとき，完全優性

$H>1$ のとき，超優性

を示す。

得られた結果は葉幅の左右不対称性では 0.6278，葉脈間距離変異性では 0.6347 であった。すなわち，上記の2つの測度はいずれも部分優性を示すと結論される。

次に，HAYMAN (14) の方法でダイアレル表 (第10表，第11表) をさらに分散分析した。結果は第15表に示す。

Table 15. Analysis of variance of bilateral asymmetry and vein distance variability in a diallel cross experiment.

Source	Degree of freedom	Mean squares: Bilateral asymmetry	Mean squares: Vein distance variability
t	35	.510064**	.829693**
a	5	2.781588**	5.231891**
b	15	.189180**	.156339**
b_1	1	.565648	.040747
b_2	5	.063000*	.133620*
b_3	9	.217408**	.181805*
c	5	.074768*	.030908*
d	10	.073272*	.038016*
B	1	.020740	.026835
B_t	35	.015244	.022355
B_a	5	.019748	.007688
B_b	15	.012145	.040312
B_{b_1}	1	.046192	.001480
B_{b_2}	5	.011916	.032635
B_{b_3}	9	.008488	.048891
B_c	5	.011460	.004398
B_d	10	.019500	.011731

* Significant at the 5% levels.
** Significant at the 1% levels.

但し，t は反復の効果を除いた主効果の合計，a は親系統の平均効果の間の変異，b は b_1, b_2, b_3 の合計で，a に起因しない相反交雑を合計した変異，b_1 は平均優性効果，b_2 は特定の親による優性度の偏差，b_3 は特定組合せの相反交雑合計での残りの相違を表わす。c は各々の親系統での平均の相反交雑の相違，d は c に起因しない相反交雑の相違における変異を表わす。B は反復の効果，B_t は反復と主効果の相反作用，B_a……B_d は，反復と上記の各々の効果とその相互作用である。

第15表によれば，a 効果は，葉脈間距離変異と，葉幅の左右不相称性両方とも統計的に有意である。さらに，

Table 16. Distribution of developmental instabilities of parent, F_1 and F_2.

	→1.6	←→2.0	←→2.4	←→2.8	←→3.2	←→3.6	←→4.0	←→4.4	←→4.8	←→5.2	←→5.6	←Mean
						Vein distance variability						
P_1	1	8	1									1.78
P_2							2	5	1	2		4.58
F_1			3	10	6	1						2.73
F_2		1	4	12	11	7	3					2.91
						Bilateral asymmetry						
P_1		3	1	3	2	1						2.47
P_2					2	1	1	2		1	3	4.60
F_1				3	5	4	3	4	1			3.40
F_2		1		1	11	5	5	4	5	5	1	3.77

P_1: Connecticut Broad Leaf　　P_2: Ambalema

主効果 (t) のほとんどの分散が，a 効果による分散であることがわかる。すなわち，発育不安定性は遺伝子の相加的効果が大きい。また b が統計的に有意であることから，優性効果がみとめられる。この優性効果は，主に特定組合せにみられる効果であり，一般的な優性効果はない。(b_1 効果は，葉脈間距離変異性と葉幅の左右不対称性の両方で，統計的に有意とならない。) 親系統での平均の相反交雑の差異 (c) は，5% 水準で統計的に有意であった。親系統での平均の相反交雑の差異によらない相反交雑の差 (d) もまた統計的に有意であった。

第4節　発育不安定性の F_2 分離

葉の発育不安定性の高い Ambalema と発育不安定性の低い Connecticut Broad Leaf を交雑し，両親，F_1, F_2 世代について発育不安定性の遺伝的行動をしらべた。発育不安定性の測度としては，前節と同様に葉脈間距離変異性と葉幅の左右不対称性を用いた。両測度について得られた頻度分布表は第16表に示す。

Table 17. Variances of parent, F_1 and F_2, number of effective factor and heritability of developmental instabilities.

Variance	Vein distance variability	Bilateral asymmetry
P	0.06902	0.3043
F_1	0.08503	0.3624
F_2	0.30832	0.6881
Number of effective factor	4.38	1.74
Heritability	0.7242	0.4733

また両親，F_1, F_2 の発育不安定性に関する個体間分散を計算した (第17表)。

但し，両親 (P) の分散は，両親の各々の分散の平均値である。葉幅の左右不対称性の親の分散は Connecticut Broad Leaf の分散である。

発育不安定性の2つの測度に関して尺度検定 (MATHER (21)) を行なった。もし尺度が適当であれば，

$$c = (4\bar{F}_2 - 2\bar{F}_1 - \bar{P}_1 - \bar{P}_2)$$

の値は誤差の範囲内で零となる。葉脈間距離変異性の c の値は -0.2892，標準偏差は 2.3431，葉幅の左右不対称性の c の値は 1.1974，標準偏差は 3.6150 であった。葉脈間距離変異性と葉幅の左右不対称性のいずれの c の値も零から偏っていないことがわかる。このことは発育不安定性の2つの測度とも相加性が保たれていることを示している。

さて，葉脈間距離変異性についての頻度分布表をみると，一見，F_2 で分離が起こっていることは明らかである。第17表から両親，F_1, F_2 の分散をみると，両親と F_1 の分散は殆んど差がないが，F_2 の分散は両親又は F_1 の分散にくらべて非常に大きい。そこで有効因子数 k を

$$k = (\bar{P}_1 - \bar{P}_2)^2/8(V_{F2} - V_{F1})$$

により求めた。結果は第17表の最後の行にのせてあるように，葉脈間距離変異性を支配している有効因子数は約4個 ($k=4.38$) である。

葉幅の左右不対称性に関しては，同じ第16表と第17表に示されている。但し，ここで一方の親の Ambalema は異常個体の発生が多く，同じ品種内での分散が異常に

大きかったので，(第16表参照) P の分散は，他方の親である Connecticut Broad Leaf より得た。第17表でみるように，P と F_1 の分散は大きい差がないが，F_2 の分散はそれらよりもはるかに大きい。それで，葉脈間距離変異性と同じようにして，有効因子数を推定したところ，それは1.74であった。

$(V_{F2}-V_{F1})/V_{F2}$ で推定した遺伝力は，葉脈間距離変異性では0.7242，葉幅の左右不対称性では0.4773であった (第17表)。

F_2 世代で葉脈間距離変異性と葉幅の左右不対称性の間の相関をしらべたところ +0.1714 であった。この値は，前節でしらべた品種間相関 (+0.7767)，F_1 の異なった遺伝子型間の相関 (+0.6148) にくらべて極めて低い。

次に Ambalema と Connecticut Broad Leaf の相反交雑の間に差がみられるか否か知るために，分散分析を行なった。結果は第18表に示す。

第18表から，この交配組合せからは，相反交雑による差は，葉脈間距離変異性と葉幅の左右不対称性の両方に見出されなかった。

Table 18. Analysis of variance for reciprocal F_1's differences of developmental instabilities.

Source	Degree of freedom	Vein distance variability	Bilateral asymmetry
Cross	1	0.012801	0.273079
Replication	1	0.009418	0.371826
Cross×Rep.	1	0.111601	0.000572
Error	16	0.092606	0.389955

第5節 発育不安定性の地域変異

環境を異にすることによって発育不安定性がどのように変異するかを調べるためにこの実験を行なった。

供試品種は Connecticut Broad Leaf，指宿，達磨，Bright Yellow, Nicotine Free Tobacco, Virginia Gold, Sumatra, Hicks, Coker 139, Coker 316, Coker 319 の合計11品種である。異なった環境として小山 (栃木県)，三島 (静岡県)，磐田 (静岡県)，水戸 (茨城県)，秦野 (神奈川県) の5カ所を選んだ。各場所に，各品種の15～20個体を栽培し，任意に選んだ4個体について調査を行なった。発育不安定性の測度として，葉脈間距離変異性と葉幅の左右不対称性を用いた。

各々の場所での品種の平均値を，葉脈間距離変異性については，第19表，葉幅の左右不対称性に関しては第20表に示した。

葉脈間距離変異性をみると，Connecticut Broad Leaf はどこの場所に栽培されても，常に最も発育不安定性が低かった。また，達磨，指宿，Hicks はどこの場所に栽培されても発育不安定性の比較的高い品種であった。葉幅の左右不対称性では場所をかえて栽培しても Sumatra が低く，Coker 319 が高い。また葉脈間距離変異性の尺度は平均して小山が一番高い値を示しているが，葉幅の左右不対称性に関しては小山が他の場所に比較して低い値を示している。すなわち，「小山」という環境は一方の発育不安定性の発現を高め，他方の発育不安定性の発現

Table 19. Variation among locations in vein distance variability.

Variety	Location					
	Oyama	Mishima	Iwata	Mito	Hatano	Total
Connecticut Broad Leaf	1.71	1.74	1.73	1.77	1.78	8.73
Ibusuki	2.78	2.59	3.01	2.48	3.65	14.51
Daruma	2.85	3.02	2.87	2.97	2.49	14.20
Bright Yellow	2.66	2.33	2.36	2.44	2.63	12.42
Nicotine Free Tobacco	2.58	2.48	2.26	2.21	2.14	11.67
Virginia Gold	2.14	2.01	2.18	2.09	2.34	10.76
Sumatra	2.64	2.16	1.80	2.49	2.31	11.40
Hicks	3.37	2.56	3.11	2.71	3.07	14.82
Coker 139	3.32	2.25	2.24	2.31	2.36	12.48
Coker 316	2.64	2.32	2.29	2.62	2.46	12.33
Coker 319	2.64	2.38	2.56	2.58	2.70	12.86
Total	29.33	25.84	26.41	26.67	27.93	

Table 20. Variation among locations in bilateral asymmetry

Variety	Location					
	Oyama	Mishima	Iwata	Mito	Hatano	Total
Connecticut Broad Leaf	2.24	2.40	2.61	2.82	2.45	12.52
Ibusuki	2.42	2.82	2.47	2.40	2.52	12.63
Daruma	2.04	2.51	2.23	2.41	2.34	11.53
Bright Yellow	3.21	2.61	3.31	3.42	3.40	15.51
Nicotine Free Tobacco	2.87	2.71	2.57	3.36	2.92	14.43
Virginia Gold	2.84	2.86	2.66	2.97	2.97	14.30
Sumatra	2.55	1.85	2.34	2.00	2.26	11.00
Hicks	3.44	2.72	2.88	2.49	3.28	14.81
Coker 139	2.40	2.88	2.51	2.52	2.43	12.74
Coker 316	2.33	2.60	3.28	2.46	2.77	13.44
Coker 319	3.09	3.34	3.31	3.06	3.68	16.48
Total	29.43	29.30	30.17	29.91	31.02	

Table 21. Analysis of variance for local variation of developmental instabilities.

Source	Degree of freedom	Mean squares	
		Vein distance variability	Bilateral asymmetry
Variety	10	2.5106**	2.4244**
Location	4	0.7031**	0.1718
Var.×Loc.	40	0.2343**	0.3010
Error	165	0.1080	0.2952

** Exceeds the 1% level of significance

を低めている。このことは，葉脈間距離変異性と葉幅の左右不対称性に働く環境要因が，別種のものである可能性を示している。

葉脈間距離変異性と葉幅の左右不対称性について分散分析した結果は第21表に示す。

第21表では，葉脈間距離変異性と葉幅の左右不対称性の両者とも，品種間変異が統計的に有意であった。葉幅の左右不対称性については，場所効果およびその品種との相互作用とも統計的に有意にならなかった。

葉脈間距離変異性と葉幅の左右不対称性について分散分析より遺伝力 (Heritability) と反復力 (Repeatability) を推定した値を第22表に示す。

遺伝力 (H) は各々の場所で次の式より求めた。

$$H = \frac{\sigma^2_{V'}}{\sigma^2_{V'} + \sigma^2_{e'}}$$

但し，$\sigma^2_{V'}$＝各々の場所での品種分散

$\sigma^2_{e'}$＝各々の場所での環境分散

反復力 (R) は次の式より求めた。

$$R = \frac{\sigma^2_V}{\sigma^2_V + \sigma^2_{VXL} + \sigma^2_L + \sigma^2_e}$$

但し，σ^2_V＝品種分散

σ^2_e＝環境分散

σ^2_L＝場所の効果による分散

σ^2_{VXL}＝品種と場所の相互作用効果による分散

第22表より，葉脈間距離変異性の5カ所を平均した遺伝力は58%，反復力は43%であった。葉幅の左右不対称性の5ケ所を平均した遺伝力は26%，反復力は26%であり，遺伝力と反復力の両方ともより低かった。葉脈間距離変異性の反復力は，遺伝力よりも低かったが，葉

Table 22. Heritability and repeatability of developmental instabilities.

Character	Heritability						Repeat-ability
	Oyama	Mishima	Iwata	Mito	Hatano	Mean	
Vein distance variability	0.6435	0.5649	0.7385	0.4388	0.5188	0.5809	0.4309
Bilateral asymmetry	0.3105	0.2106	0.2356	0.2670	0.2924	0.2632	0.2636

幅の左右不対称性は殆んど変らなかった。このことは，葉幅の左右不対称性は地域の影響をうけないが，葉脈間距離変異性は地域性があることを示すと考えられる。

第6節 花糸長の花内変異にみられる母性効果

第2節で調査したと同様に短い1本の花糸を除いて得た花内の花糸長の変異 (σ_W) について，達磨と Bright Yellow の交雑 F_1 と両親を調査した。その結果を両親とその相反交雑について示したものが第23表である。この結果は2年間の成績である。

第2節の第4表からわかるように，達磨は花糸長の花内変異が小さい品種であり，Bright Yellow は大きい品種である。いま花糸長の花内変異について4種の遺伝子型を大きい方からならべると，Bright Yellow, Bright Yellow (♀)×達磨 (♂) F_1, 達磨 (♀)×Bright Yellow (♂) F_1, 達磨の順である。Bright Yellow (♀)×達磨 (♂) F_1, と達磨 (♀)×Bright Yellow (♂) F_1 の間には大きな差があり，各々がその母親の方に似ている。言いかえると，母性効果が明らかにみとめられた。また，両親の平均と F_1 の間には差はない。

分散分析した結果は第24表に示す。第24表中誤差の自由度が2種類書かれているのは，調査した年によって供試個体数が異なるからである。

第24表より，遺伝子型，すなわち達磨 (D), Bright Yellow (B), D×B, B×D の間の差異は統計的に有意であることがわかる。細胞質の差異 (達磨と D×B 対 B×D と Bright Yellow) は統計的に有意であるが，同じ細胞質内の遺伝子型間の差異 (達磨と D×B および B×D と Bright Yellow の差異) は明白でない。このことは花糸長の花内変異で測定された発育不安定性は細胞質の効果が大きいことを示している。

Table 23. Reciprocal difference of floral developmental instability in Daruma×Bright Yellow.

	Daruma (D)	D×B	B×D	Bright Yellow (B)
Intra-flower variability in filament length				
1963	0.8623	0.9599	1.3356	1.4218
1964	0.9445	0.9938	1.3537	1.4476
Total	1.7068	1.9537	2.6893	2.8694

Table 24. Analysis of variance of developmantal instability in filament length.

Source	Degree of freedom	Mean squares 1963	Mean squares 1964
Replication	1	0.0063	0.0028
Between genotype	6	0.5575**	0.3235**
Between cytoplasm	2	1.6009**	0.9409**
Within cytoplasm	4	0.0357	0.0148
Error	52, 32	0.0261	0.0150

** Significant at the 1% level.

第7節 ルスチカタバコの花糸の発育

ルスチカタバコ (*Nicotiana rustica* L) の品種，H161, Brazilia, Rustica, 丸葉，Mahourka の5種を供試し，各品種5個体を5寸鉢で温室で栽培した。各個体について開花した正常な花を順次に約40個を取って花糸長を調査した。ルスチカタバコの花は，既述のタバコの花と同様に，通常，花糸を5本持っており，その内の1本は必らず短い。この短い1本の花糸は他の長い4本の花糸とは容易に区別される。それで，その短い花糸を基点にして上からみて左巻 (時計廻りの逆方向) に順次に花糸を測定して行なった。第14図に示す如く，短い1本の花糸

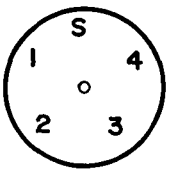

Fig. 14. A diagram illustrating disposition of five stamens.
S: The shortest one of five stamens.
○: Pistil

Table 25. Method of estimation for genetic correlation.

Source	Degree of freedom	Variance	Variance component	covariance	Covariance component
Bn. Variety	4	M_1	$\sigma_e^2+5\sigma_e^2$	S_1	$\sigma_{exe}+5\sigma_{gxg}$
Wn. Variety	20	M_2	σ_e^2	S_2	σ_{exe}

$\hat{\sigma}_g^2=(M_1-M_2)/5$ $\hat{\sigma}_{gxg}=(S_1-S_2)/5$

Genetic correlation; $r_G=\hat{\sigma}_{gxg}/\sqrt{\hat{\sigma}_g^2\times\hat{\sigma}_g^2}$

をSとして以下1, 2, 3, 4と番号づけをした。

発育不安定性の測度は花糸S, 1, 2, 3, 4の各々について個体内花間の標準偏差で表わした。

5本の花糸長および発育不安定性に関しての遺伝分散の推定，ならびに相互間の遺伝相関の推定は分散分析および共分散分析より第25表に示す如く行なった。

5本の花糸長の平均値を各品種について第26表に示す。第26表をわかりやすくするために図に表わしたのが第15図である。

第26表，第15図より明らかに花糸Sは，他の4本の花糸に比較して短い。また，長い4本の花糸のうち花糸2と花糸3が花糸1と花糸4に比較して少し短い傾向が各品種にみられる。分散分析した結果は第27表の左側の欄に示す。

Table 26. Stamen length in *N. rusutica* (mm).

Variety	Stamen					Mean
	S	1	2	3	4	
H-161	8.1	9.9	9.6	9.6	9.9	9.4
Brazilia	7.4	9.1	8.8	8.8	9.1	8.6
Rustica	8.2	10.1	9.9	9.9	10.1	9.7
Maruha	8.6	10.6	10.4	10.5	10.7	10.2
Mahourka	8.2	9.9	9.8	9.8	10.1	9.5
Mean	8.1	9.9	9.7	9.7	10.0	9.5

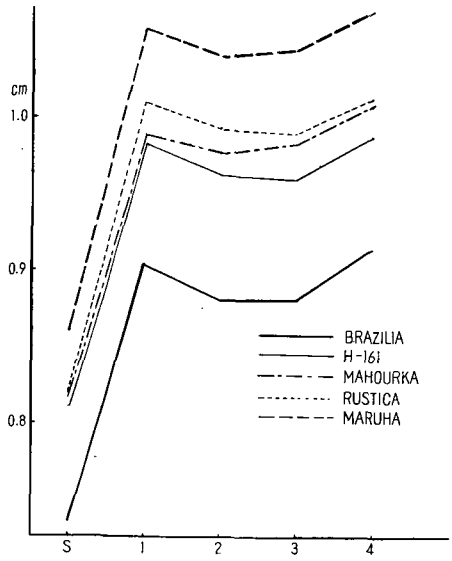

Fig. 15. Graph showing length of five stamens in five varieties of *Nicotiana rustica*.

Table 27. Analysis of variance of stamen length and its developmental instability in *N. rustica*.

Source	Degree of freedom	Mean squares	
		Stamen length	Developmental instability
Variety	4	7.8034**	8.6696**
Stamen	4	15.6774**	0.5148
Bn. S and other 4	1	61.2500**	1.3562
Bn. longer four	3	0.4599**	0.2347
Bn. 1, 4 and 2, 3	1	1.2996*	0.4900
Wn. 1, 4 and 2, 3	2	0.0800	0.1066
Variety×Stamen	16	0.0286	0.8631
Error	100	0.0547	0.7200

*, ** Exceed the 5% and 1% significance levels, respectively.

第27表から花糸長の品種間差異は統計的に有意である。花糸S, 1, 2, 3, 4の長さの差異も統計的に有意である。また，花糸Sと他の花糸 (1, 2, 3, 4) の間の差異も統計的に有意であり，花糸1, 4と花糸2, 3の間の差異も統計的に有意である。すなわち，花糸長に関して花糸Sは，花糸1, 2, 3, 4と明白に区別され，さらに花糸1, 4と花糸2, 3の間も区別される。花糸1と4の間の差異および，花糸2と3の間の差異は明白でない。また品種と花糸位置の間の相互作用は統計的にも有意とならない。このことは花糸長が遺伝的に決まること，1本の花糸が短いこと，長い4本の花糸の中で花糸1, 4が花糸2, 3より長いこと，ならびにこれらの様式は品種によって異ならぬことを物語っている。

次に，花糸長の発育不安定性に関して，各品種5個体の平均値を第28表に示す。

第28表より次のようなことがわかる。すなわちBrazilia は発育不安定性が低いが，花糸Sの長さの発育不安

Table 28. Developmental instability in stamen length.

Variety	S	1	2	3	4	Mean
H-161	0.372	0.343	0.363	0.359	0.337	0.355
Brazilia	0.432	0.282	0.307	0.316	0.310	0.328
Rustica	0.355	0.364	0.394	0.417	0.382	0.382
Maruha	0.454	0.349	0.393	0.420	0.370	0.398
Mahourka	0.439	0.558	0.468	0.476	0.477	0.484
Mean	0.410	0.378	0.385	0.397	0.376	0.387

定性は，他の花糸長の発育不安定性より高い。また，比較的発育不安定性の低いH161においても，花糸Sの長さの発育不安定性が他の花糸長の発育不安定性より高い。しかし，総体的に発育不安定性の高いMahourkaは，逆に花糸Sの長さの発育不安定性が他の花糸長の発育不安定性より低い。全体的にみて短い花糸Sが発育不安定性が高く，長い4本の花糸の内短い花糸2，3の発育不安定性が次に高く，一番長い花糸である花糸1，4の長さの発育不安定性が一番低い。5本の花糸長の発育不安定性を分散分析した結果は，第27表の右側の欄にあげてある。

第27表から花糸長の発育不安定性は品種間差異のみが，統計的に有意とみなされ，他の要因はいずれも統計的に有意とはならなかった。

花糸S，1，2，3，4のそれぞれの長さとその発育不安定性に関して，遺伝分散を推定した。結果は第29表に示す。

Table 29. Genetic variances of stamen length and developmental instability in *N. rustica*.

Character	Genetic variance				
	S	1	2	3	4
Stamen length	0.1884	0.3123	0.3460	0.3422	0.3300
Developmental instability	0.1032	0.9977	0.1805	0.1533	0.2677

花糸長の遺伝分散は花糸Sにおいて非常に小さく，花糸1，4と，花糸2，3の順に大きくなる。しかし，花糸1，4と花糸2，3の遺伝分散の差異は少ない。このことは，花糸Sより他の長い4本の花糸がより強い遺伝的支配をうけていることを示している。発育不安定性をみるとやはり，花糸Sの遺伝分散が非常に小さい。しかし，花糸1，4の発育不安定性の遺伝分散は，花糸2，3の発育不安定性の遺伝分散より大きいように見うけられた。

Table 30. Genetic correlations between stamen lengths *inter se* and between their instabilities.

	S	1	2	3	4	
S		1.001	1.002	0.997	0.997	Length
1	0.185		0.999	0.996	0.998	
2	−0.068	1.171		0.999	0.998	
3	−0.249	1.149	1.235		1.000	
4	0.093	1.075	1.183	1.147		
	Developmental instability					

5本の花糸長の間の遺伝的関係をみるために相互間の遺伝相関を求めた（第30表）。

得られた結果は第30表の上側に示した。花糸S，1，2，3，4の花糸長の遺伝的関係は全く完全な正の相関関係を示す。このことは，5本の花糸長を支配している遺伝子系は全く同じものであることを示唆する。この遺伝的効果が同じ遺伝子の多面発現の効果であるか，連鎖の効果であるかについては，まだわからないが，多面発現の効果と考えた方が妥当であろうと思われる。

発育不安定性に関して花糸S，1，2，3，4の相互の間の遺伝相関を求めた。その結果は第30表の下側の欄に示した。

花糸1，2，3，4の間の発育不安定性の間の相関は花糸長の場合と同様に完全な正の遺伝相関を示している。しかし，花糸Sと他の花糸1，2，3，4の間の遺伝相関は非常に低く，零とみなすことが出来る。遺伝子の多面発現によってきめられているある2つの形質の発育不安定性の間の相関は，その2つの形質の発育的関係を表わすと考えられる（後述の第2部，第1節の穂の発育関係を参照）。いまこの仮説をあてはめると，5本の花糸の発育関係は次の如くになるだろう。すなわち，5本の花糸長の発育関係は花糸1，2，3，4の間で近いが，花糸Sと他4本の花糸は，発育過程を異にしている。

第2部　イネとテンサイに関する研究

第1節　イネの穂の発育関係

この節では，イネを使って量的形質間の遺伝的関係から遺伝子の多面発現効果を推定し，更にそれらの間の発育関係を推定する研究を述べる。

本研究に用いた材料は次のようなものである。1959年に水稲品種農林8号の相当量の種子を任意に2000粒づつの群に分け，一方に20,000 r X-ray を照射し，他方は対照として毎代1個体から1個体を繁殖する様式で両集団を育成した。この繁殖方法は自然淘汰を防ぐためにとられたものである。そして，1961年に X_3 と C_3 両集団から46個体ずつを任意に選び，X_4 と C_4 代の母本別系統をつくった。16個体を1畦に植え，そのうち中央の12個体を調査個体とし，すべての穂について調査した。調査形質は第16図に示すように穂長（*P*），基部節間長（*I*），第2枝梗長（*A*），第3枝梗長（*B*），第4枝梗長（*C*）である。第一枝梗長は個体によって欠けるものがあるので調査からは除いた。

1）多面発現効果の推定

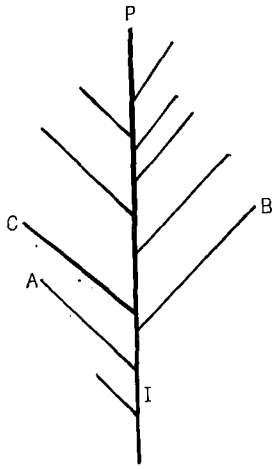

Fig. 16. Schematic diagram of a panicle of rice.
I: Basal internode *A*: Second rachilla
B: Third rachilla *C*: Fourth rachilla
P: Main rachis

C_4系統とX_4系統の5種の調査形質の頻度分布は第31表に示した。*C*系統と*X*系統の平均値は殆んど変りはないが*X*の方の系統間変異は，*C*の系統間変異より大きい。系統間変異を分散分析した結果は第32表に示す。第32表から全ての形質について対照（*C*）集団と処理（*X*）集団で系統間に統計的に有意な差がみとめられた。系統内分散は対照集団と処理集団で殆んど変りないが，系統間分散が処理集団で大きくなっている。

2つの形質の間の遺伝相関は一般に

① 遺伝子の連鎖の効果
② 多面発現の効果
③ 選抜の効果

とを含むと考えられている。同じと見られる集団にX-rayを照射した場合にそこに得られる遺伝相関は，対照集団に含まれる上記3種の遺伝相関の他に新しく突然変異を起こした量的遺伝子の多面発現効果を含むであろう。この考え方を基にして SAKAI and SUZUKI (32) は量的遺伝子の多面発現効果を推定する方法を考案し，次のよう

Table 31. Distribution of 46 control and 46 X_4 lines for some panicle characters of rice.

		Class interval (cm)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	Mean (cm)
Main rachis *X*	*C*	0.25					3	5	7	11	9	6	3	1	1		18.20±0.068
(*P*)	*X*	0.25	1		1	1		4	6	9	13	7	2	1		1	18.20±0.081
Basal internode	*C*	0.10			1	3	7	17	11	4	2	1					2.38±0.020
(*I*)	*X*	0.10	1			3	8	13	16	2	2	1					2.38±0.021
Second rachilla	*C*	0.20				1	1	10	16	13	3	2					6.94±0.035
(*A*)	*X*	0.20	1	1			3	4	15	14	5	2	2				7.00±0.047
Third rachilla	*C*	0.20							1	4	13	16	9	2	1		7.47±0.035
(*B*)	*X*	0.20					1			5	12	18	6	4			7.44±0.038
Fourth rachilla	*C*	0.20									5	17	13	7	4		7.65±0.033
(*C*)	*X*	0.20							1	1	5	9	20	7	2	1	7.65±0.038

Table 32. Analysis of variance of some characters of panicles in control and X_4 lines of rice:

Source of variation	d.f.	Mean squares				
		Length of main rachis (*P*)	Length of basal internode (*I*)	Length of second rachilla (*A*)	Length of third rachilla (*B*)	Length of fourth rachilla (*C*)
Control						
Between lines	45	2.3265**	0.2119**	0.6908**	0.6596**	0.5648**
Within lines	500	0.5096	0.0345	0.1546	0.1318	0.1026
X_4						
Between lines	45	3.6535**	0.2314**	1.2370**	0.7947**	0.8248**
Within lines	502	0.5098	0.0348	0.1693	0.1574	0.1534

** Significant at the 1% level.

な公式を与えた。すなわち，遺伝子の多面発現の効果 P^G_{AB} は，

$$P^G_{AB}=\frac{W^{G(X)}_{AB}-W^{G(C)}_{AB}}{\sqrt{[V^{G(X)}_{A}-V^{(C)}_{A}][V^{G(X)}_{B}-V^{G(C)}_{B}]}}$$

但し，A, B は2つの形質，V^G は遺伝分散，W^G は遺伝共分散で，(X) は X 線処理集団，(C) は対照集団を示す。

そこで上記の式より P^G を推定するために，遺伝分散および遺伝共分散を分散分析および共分散分析より推定し，遺伝分散および遺伝共分散の X_4 集団と C_4 集団との差を求め，P^G を求めた。その結果は第33表に示す。

第33表によれば，P^G の値は穂長と他の4形質の間に高いことがわかる。すなわち，穂長を支配している遺伝子は他の4形質をも多面発現的に支配していることを示す。

穂長と第4枝梗長の間は0.94で一番高く，穂長と第2枝梗長の間は0.63で一番低い。穂長と基部節間長の間は0.77で，穂長に対する第2枝梗長の値と第3枝梗長の値の中間であった。これらの関係を図示したのが第17図である。

第17図は，同一遺伝子がこれらの5つの形質に関係していると仮定し，その遺伝子の多面発現的効果の大きさを表現している。穂長を支配している遺伝子系である G に結びついている線の数は，各々の形質に対する G の多面発現効果の強さを大ざっぱに示す。例えば G と A を結んでいる線の数は2本あるので，G と他の形質と比較して多面発現効果が弱いことを示す。

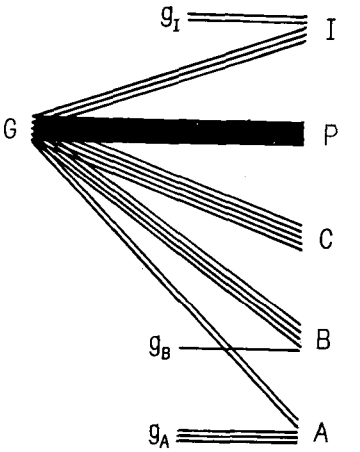

Fig. 17. A diagrammatic illustration of pleiotropic relations among different characters G: set of genes concerned g_i: Different genes for ith character I: Basal internode P: Main rachis C: Fourth rachilla B: Third rachilla A: Second rachilla.

2) 発育関係の推定

穂長，基部節間長，第2, 3, 4枝梗長の個体内の標準偏

Table 33. Genetic variances and covariances between length of main rachis and lengths of other panicle parts, and the degree of pleiotropy controlling them in rice.

	Genetic variance			Genetic covariance			P_G
	X	C	Diff.	X	C	Diff.	
Main rachis (P) and	0.2639	0.1531	0.1108				
Basal internode (I)	0.0165	0.0149	0.0016	0.0465	0.0362	0.0103	0.7721
Second rachilla (A)	0.0897	0.0452	0.0445	0.1209	0.0763	0.0446	0.6348
Third rachilla (B)	0.0535	0.0336	0.0199	0.0969	0.0569	0.0400	0.8527
Fourth rachilla (C)	0.0564	0.0389	0.0174	0.1074	0.0662	0.0412	0.9368

Table 34. Analysis of variance of intra-plant variability measured in terms of σ in length of main rachis, basal internode, second, third and fourth rachillas in the control population of rice.

Source of variation	d. f.	Mean squares for lengths of				
		Main rachis (P)	Basal internode (I)	Second rachilla (A)	Third rachilla (B)	Fourth rachilla (C)
Between lines	45	0.3892**	0.0355*	0.1645**	0.1036**	0.0846**
Within lines	500	0.1944	0.0228	0.0600	0.0532	0.0423

* Significant at the 5% level. ** Significant at the 1% level.

差を発育不安定性とした。

対照集団において発育不安定性の分散分析をした結果は第34表に示した。

調査した5形質に関して発育不安定性は全て品種間で統計的に有意であった。このことは穂形質の発育不安定性が系統間で異なることを示す。5種の穂形質の発育不安定性間の相関は第35表に示す。

Table 35. Genetic correlation coefficients among developmental instabilities of various parts of a panicle of rice

	Basal internode (*I*)	Second rachilla (*A*)	Third rachilla (*B*)	Fourth rachilla (*C*)
Main rachis (*P*)	0.7896	0.6630	0.6736	0.8848
Basal internode (*I*)		0.3301	0.6176	0.8373

第35表から穂長の発育不安定性と第4枝梗長の発育不安定性間の遺伝相関は極めて高くて $r^G=0.88$, 穂長の発育不安定性との関係は0.66, 穂長の発育不安定性と第3枝梗長の発育不安定性との遺伝相関は0.67と一番低い。発育不安定性に関する穂長と基部節間長との間の遺伝相関は0.79であった。

同一遺伝子によって多面発現的に支配されている2つの量的形質は，それらの形質が分化するある発育段階まで同一の過程を通ってくるか，または発育の初期段階から異なった発育過程を通ってくると考えられよう。もしそれらの形質における発育不安定性がその発育の過程で生じた発育誤差の蓄積された効果の反映であるとするならば，発育の後期段階で分化した形質の発育不安定性は互いに共通部分を多く持っており，発育の初期段階で分化した形質の発育不安定性は互いに独立の部分が多いと考えられる。この仮説的考え方を図示したのが第18図である。

第18図は同一遺伝子系によって支配されている5種の形質の図である。この図は各形質が4つの発育段階を経て形成されると仮定している。そして，各々の段階は2つの過程より成り，その1つは斜線の部分で形質の分化過程を表わし，水平線は分化したものの量的発育を示すと考える。第18図では，AとBは発育段階の後期で分化したものであり，またCとDは中間の発育段階で分化したものとしている。

上記の仮説が受け入れられるならば，穂に関する5種の形質の発育関係は第19図に示すように描かれる。

第19図から，穂と第4枝梗 (*C*) は発育的に密接に関係している。ところが第3枝梗 (*B*) と第2枝梗 (*A*) は穂長との発育的関係がより少ないと結論される。

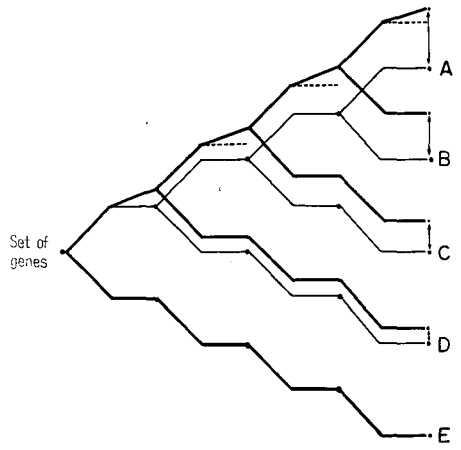

Fig. 18. A diagram demonstrating the hypothesis that genetic correlations between instabilities of characters may reveal their developmental relations in so far as the characters concerned are pleiotropically controlled by the same set of genes. Detailed explanation is given in the text.

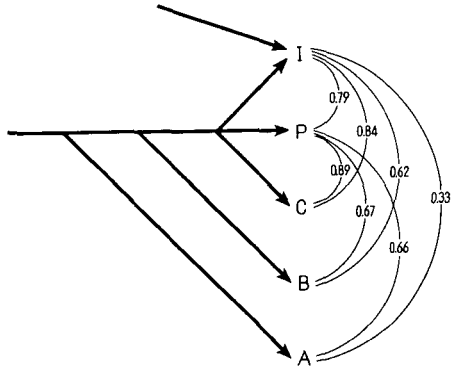

Fig. 19. Developmental relations among panicle-forming organs based on the diagram given in Fig. 17.
I: Basal internode　*P*: Main rachis
C: Fourth rachilla　*B*: Third rachihla
A: Second rachilla
The figures on the right side represent genetic correlation coefficients between developmental instabilities of corresponding organs.

第2節 テンサイの発育不安定性

前述した種々の材料は自殖性作物であるが，他殖性作物であるテンサイにおいて発育不安定性がどのようなものであるかを知るために以下の実験を行なった。

供試品種は導入2号，本育401号，K.W.E., Hilleshög, E5, Camkilt, P 15007, Monokuhn の砂糖用ビート8品種，Half Sugar Red, Marrienrist, Sugar Mangold の飼料用ビート3品種，および Detroit Dark Red の園芸用ビートの合計12品種である。

テンサイ (*Beta vulgaris*) 12品種を標準耕種法で栽培し，秋の収穫時に各品種から10個体を任意に選んで，葉部と根部について調査を行なった。葉部の発育不安定性は心葉（葉長が5 cm 以下の葉）を除いた成熟葉10枚で測定した。

葉長，最大葉幅，その位置での左葉片幅と右葉片幅および中骨に着生している葉幅間距離（詳しくは，第IV章，第1部，第2節のタバコの実験を参照）を測定した。

葉長で測られた葉成速度[1]の尺度として $b_{(L)}$ を用いた。$b_{(L)}$ は心葉側から外葉側へと順次に10枚の葉をならべた場合の回帰係数である。回帰係数からの偏差を葉長の変異性 $V_{(L)}$ として，発育不安定性の1つの尺度とした。

$$V_{(L)}=\sqrt{\frac{S_y-b^2S_x}{n-2}}$$

S_y は葉長の平方和，b は葉長の回帰係数（葉成速度），S_x は1から10（または9）までの順序数の平方和，n は10（または9）である。葉部の発育不安定性の測度として葉長の変異性の他に，前述のタバコの実験と同様に葉脈間距離変異性と葉幅の左右不対称性の2つの測度が用いられた（タバコの実験を参照）。但し，葉幅の左右不対称性の尺度の分布は若干小さい方に歪度をもっているようなので平方根変換を行なった。

根部の調査はタッピングした面での長径と短径を測定した。短径はヒゲ根の出る方向の直径を示し，長径は短径と直交する直径である。短径と長径について中心点 (center core) を基点として4方向に半径を測定した。半径を測定した4方向に中心点から5番目までのリング幅を測定した。通常，テンサイの根部のリングは外側にゆくに従って狭くなるが，その狭くなる割合は殆んど直線的である。サトウダイコンの8品種についてリング幅を根の内側から外側にむかって，プロットすると第20図の様である。

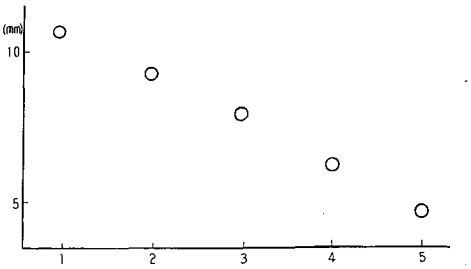

Fig. 20. Distance between rings at the inner five parts in sugar beet group.

さて，ここで各々の個体で得られた回帰係数の値をリング幅変化率 ($b_{(R)}$) とした。但し，回帰係数の値はその値が大きい程内側のリング幅と外側のリング幅の間の差が大きいことを示している。この回帰直線からの偏差をリング幅の変異性 ($V_{(R)}$) として発育不安定性の測度とした。

$$V_{(R)}=\sqrt{S_y-b^2S_x}$$

但し，S_y はリング幅の平方和，S_x は1から5までの順序数の平方和，b はリング幅の回帰係数（リング幅変化率）である。

Table 36. Leaf growth rate and ring width variation in *Beta vulgaris*.

	Leaf growth rate	Ring width variation
D-2	2.15	1.57
P 15007	2.08	1.43
Monokuhn	2.31	1.26
H 401	1.93	1.76
Camkilt	2.19	1.75
Hilleshög	1.61	1.38
E 5	2.11	1.58
K. W. E.	1.79	1.37
Mean	2.02	1.51
Half Sugar Red	1.71	2.40
Marrienrist	1.59	1.49
Sugar Mangold	1.97	2.84
Mean	1.76	2.24
Detroit Dark Red	1.39	2.56

1) 幼葉から成葉までの1枚当りの成長の速さを葉成速度と定義し，本文に記するように葉の順位に対する葉長の回帰係数であらわす。

この場合 $n-2$ で割らなかったのは，全て n は5であるので手数を省くためである。根径の発育不安定性として根径の左右不対称性 ($A_{(R)}$) を次のように測定した。

$$A_{(R)} = \frac{\text{短径の差}}{\text{短 径}} + \frac{\text{長径の差}}{\text{長 径}}$$

但し，短径の差と長径の差は各々の半径の差である。

葉成速度 ($b_{(L)}$) とリング幅変化率 ($b_{(R)}$) の品種の平均値は第36表に示す。$b_{(L)}$ の値は10個体の平均値である。$b_{(R)}$ は長径と短径の4方向について各々の b の値を求めたので，40個の平均値である。

葉成速度は砂糖用ビート群が飼料用ビート群および園芸用ビートより大である。同じ砂糖用ビートの品種をみると Hilleshög と K. W. E. は葉成速度が小さく Monokuhn は比較的大きい。広く栽培されている導入2号，本育401号は，中間の葉成速度を示す。リング幅変化率 ($b_{(R)}$) は砂糖用ビート群が一番低く Marrienrist を除いた飼料用ビート (Half Sugar Red と Sugar Mangold) が比較的高く，園芸用ビートが一番高い。葉成速度の大きさは砂糖用ビート，飼料用ビート，園芸用ビートの順になるが，リング幅変化率の大きさは逆に園芸用ビート，飼料用ビート，砂糖用ビートの順になる。飼料用ビートの Marrienrist のリング幅変化率は個体によって負の値が得られた。すなわち外側のリング幅が必ずしも内側のリング幅より狭くならない。その他の品種にはこのような個体はみられなかった。リング幅変化率を砂糖用ビート品種でみると，葉成速度の高い品種である Monokuhn が一番低い。本育401号，及び Camkilt はリング幅変化率の高い品種である。導入2号は葉成速度と同様，リング幅変化率に関しても中間の値を示している。

根部のリング幅変化率と葉成速度について分散分析した結果は第37表に示す。

葉成速度とリング幅変化率の品種間差異はいずれも，統計的に有意である。リング幅変化率は3つの品種群間(品種群とは砂糖用，飼料用，園芸用の類別をいう) の差異は5%水準で統計的に有意であった。葉成速度についてもほぼ5%水準で有意な品種群間差異が得られた。

葉部に関する発育不安定性の測度である葉脈間距離変

Table 37. Analysis of variance for leaf growth rate and ring width variation.

Source	Degree of freedom	Leaf growth rate	Ring width variation
Bn. Variety	11	0.815**	3.656**
Bn. Group	2	2.175	15.938**
Wn. Group	9	0.513	1.343
Bn. Plants	108	0.200	0.343

** Significant at the 1% level.

Table 38. Developmental instabilities in leaf part.

Variety	Vein distance variability	Bilateral aysmmetry	Variation of leaf length
D-2	38.8	3.71	1.56
P 15007	39.0	4.21	1.76
Monokuhn	42.6	3.84	1.53
H 401	37.8	5.30	1.32
Camkilt	39.0	4.66	1.52
Hilleshög	37.6	4.50	1.55
E 5	39.0	4.46	1.60
K. W. E.	34.8	4.74	1.05
Mean	38.6	4.43	1.49
Half Sugar Red	35.3	4.47	1.45
Marrienrist	38.6	4.82	1.33
Sugar Mangold	39.3	4.04	1.73
Mean	37.7	4.44	1.50
Detroit Dark Red	30.3	6.09	1.40

Table 39. Analysis of variance for developmental instabilities in leaf part.

Source	Degree of freedom	Mean squares		
		Vein distance variability	Bilateral asymmetry	Variation of leaf length
Bn. Variety	11	93.41**	0.2300**	0.3803
Bn. Group	2	304.73**	0.6442*	0.0464
Wn. Group	9	46.44	0.1380	0.4546
Bn. Plants	108	14.70	0.1079	0.3749

* Significant at the 5% level,　** Significant at the 1% level.

異性，葉幅の左右不対称性および葉長の変異性の品種平均値は第38表に示す。

葉脈間距離変異性は10個体100葉の平均値である。葉幅の左右不対称性と，葉長の変異性は10個体の平均値である。

葉脈間距離変異性は園芸用ビートが特に低く，次に飼料用ビートが低く，砂糖用ビートが一番高い値を示している。しかし，飼料用ビートと砂糖用ビートの間には大きな差はない。砂糖用ビートで広く栽培されている導入2号と，本育401号は葉脈間距離変異性に関して中間の値を示している。葉脈間距離変異性で測られる発育不安定性は Monokuhn が一番高く，K. W. E. が一番低い。葉幅の左右不対称性は本育401号が高く，導入2号，Monokuhn が低い。葉長の変異性は P 15007 が高く，K. W. E. が低い。本育401号は比較的低く，導入2号は中間の値である。

3種の葉部の発育不安定性の測度の分散分析の結果は第39表に示す。

葉脈間距離変異性 ($V.D.V.$) と，葉幅の左右不対称性 ($A_{(L)}$) は品種間差異，品種群間差異共に統計的に有意であった。

葉脈間距離変異性に関して葉の大きさによって10枚の葉を5群に分け，各々の段階での葉脈間距離変異性の変化をみた。各10個体の平均値をプロットしてみると第21図に示すようになる。1が大きい葉すなわち発育の進んだ段階で，5が一番未熟な葉である。各々の発育段階によって大きく変化する品種もあれば比較的変化の少ない品種もみられる。Monokuhn は2に頂点（最高の発育不安定性）があり，導入2号，Camkilt, P 15007 は4

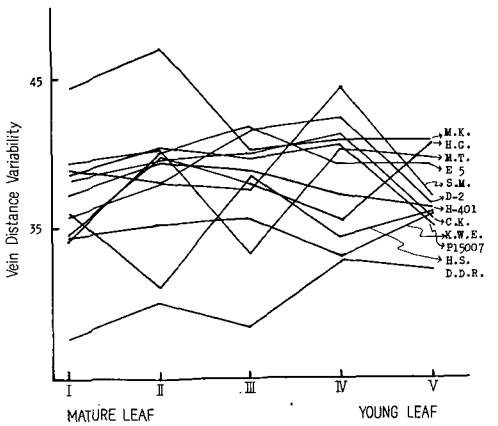

Fig. 21. Variation of vein distance variability at each leaf size

Table 40. Analysis of variance for vein distance variability

Source	Degree of freedom	Mean squares	F value
Variety	11	93.310	7.723**
Position	4	16.045	1.328
Var.×Posi.	44	12.082	2.312**
Error	60	5.225	

** Significant at the 1% level.

まで発育不安定性が徐々に増加し，5で急激に減少している。Hilleshög と K. W. E. は比較的変化が少なく，1と4に最低部があり3または2と5の2カ所に頂点がある。E5は3に頂点がある。また Marrienrist は3で非常に低くなっている。葉脈間距離変異性で品種と発育段階との関係を考慮して行なった分散分析は，第40表に示す。

品種間差異は第39表同様統計的に有意である。発育段階による差異は有意とみとめることができなかったが，品種と発育段階との相互作用は統計的に有意である。このことは品種によって発育段階（葉長の大きさ）による葉脈間距離変異性の高低の様式が異なっていることを示している。

Table 41. Developmental instabilities in root part.

Variety	Bilateral asymmetry	Variability of ring width
D-2	10.2	8.34
P 15007	8.9	8.30
Monokuhn	7.3	6.84
H 401	10.2	9.58
Camkilt	11.6	9.03
Hilleshog	8.5	6.40
E 5	13.2	6.75
K. W. E.	10.7	9.27
Mean	10.1	8.06
Half Sugar Red	1.1	13.12
Marrienrist	8.9	13.95
Sugar Mangold	8.5	13.65
Mean	7.8	13.58
Detroit Dark Red	10.4	12.97

根部の発育不安定性は第41表に示す。リング幅の変異性は飼料用ビート群が一番高い値を示し，次に園芸用ビートが中間の値を示し砂糖用ビートが低い値を示している。

砂糖用ビート内でリング幅の変異率は，本育401号が一番高い値を示し，導入2号は中間の値を示している。Monokuhn, Hilleshög, E5は低い値を示している。

リング幅の変異性 ($V_{(R)}$) の分散分析の結果は第42表に示す。

品種間で統計的に有意であるとともに，品種群間にも統計的に有意な差がみとめられた。根径の左右不対称性は分散分析することが出来なかった。

本実験で扱った種々の個体的変異を表わす尺度の間の関係を知るために品種間相関を求めた。結果は第43表に示す。

第43表の下側の値は砂糖用ビートの品種だけで得られた値である。上側の値は砂糖用ビートも含めた全品種群で得られた値である。

葉成速度 ($b_{(L)}$) とリング幅変化率 ($b_{(R)}$) の間には砂糖用ビート群でみても，全品種群でみてもはっきりした関係はない。葉成速度と葉脈間距離変異性の間には正の高い相関（統計的に有意）が砂糖用ビート，全品種群の両方で得られた。すなわち葉成速度が大きい品種ほど葉脈間距離変異性で測られた発育不安定性は高いことを示している。またリング幅変化率 ($b_{(R)}$) とリング幅変異性 ($V_{(R)}$) とは砂糖用ビート，全品種群の両方で正の高い相関関係が得られた。このことは，リング幅変化率が高い程リング幅の変異性が高いことを示す。また葉脈間距離変異性と葉幅の左右不対称性の間には負の相関関係が得られた。

葉部の3種の発育不安定性の測度の間に一定の関係はみられなかった。また根部の2種の発育不安定性の測度の間にも相関関係はみられない。また葉部の発育不安定性と根部の発育不安定性の間にも一定の関係はない。

Table 42. Analysis of variance for variability of ring width.

Source	Degree of freedom	Mean squares	F value
Bn. variety	11	79.722	7.149
Bn. Group	2	380.196	21.318
Wn. Group	9	12.949	
Bn. Plants	108	11.151	

Significant at the 1% level.

第V章　考　　察

いままで行なわれてきた農業植物に関する応用遺伝学的研究は，それを大きく2種に分けることができる。第1のものは，主働遺伝子によって支配されるいわゆる質的形質の遺伝学的研究であり，第2のものは，微働遺伝子によって支配されるいわゆる量的形質の遺伝学的研究である。この後者には統計学的手法が専らつかわれ，そのために前者をメンデル遺伝学，後者を統計遺伝学とよぶこともある。しかしこれは，統計遺伝学がメンデル遺伝学の原理を無視するという意味にとられてはならない。正しくはメンデルの原理を基にして，ただ，遺伝子の効果が環境効果との対比において非常に弱いという前提に立って，表現型変異を遺伝変異と環境変異に分けよ

Table 43. Correlation between developmental instabilities.

	Leaf growth rate $b_{(L)}$	Ring width variation $b_{(L)}$	Vein distance variability $V.D.V.$	Bilateral asymmetry in leaf $A_{(L)}$	Variation of leaf length $V_{(L)}$	Bilateral asymmetry in root $A_{(R)}$	Variability of ring width $V_{(R)}$
				All varieties group			
$b_{(L)}$		−0.331	0.796**	−0.706*	0.430	0.172	−0.566
$b_{(R)}$	0.237		−0.457	0.305	0.193	−0.171	0.742**
$V.D.V.$	0.768*	−0.122		−0.783**	0.149	−0.112	−0.454
$A_{(L)}$	−0.509	0.486	−0.577		−0.510	0.269	0.395
$V_{(L)}$	0.419	−0.022	0.647	−0.536		−0.130	−0.177
$A_{(R)}$	0.043	0.661	−0.378	0.345	−0.176		−0.308
$V_{(R)}$	−0.008	0.600	−0.495	0.533	−0.531	−0.268	
				Sugar beet group			

* Significant at the 5% level.　　** Significant at the 1% level.

うという考え方である。したがって，メンデル遺伝学が遺伝子の存在を確認し，その染色体上における位置および各個の遺伝子の働き方を明らかにしようとするのに対して，統計遺伝学は，形質を中心としてそれに関与する遺伝子を総括的に理解し，それによって形質の遺伝的行動ならびに進化における特異性を見出そうというのである。

統計遺伝学の導入は，動植物の育種学に大きい変化をもたらした。それは，遺伝力および遺伝相関の両概念が育種技術に明確な遺伝学的根拠を与えたからである。その詳細については，動物に関し LERNER (18) の著書 "Population Genetics and Animal Improvement" が，また自殖性植物では，酒井・高橋・明峰 (35) の「植物の集団育種法研究」がそれぞれ代表的記述を行なっている。

さて，統計遺伝学は上記のように育種学に大きい影響を与え，それによって育種技術の理論的研究も進み，新しい育種理論もいくつか提唱された。たとえば，COMSTOCK, ROBINSON and HARVEY (8) による循環相反選抜法 Recurrent reciprocal selection などもその1つであり，SAKAI and HATAKEYAMA (36) の林木における研究もその1つである。ところが，そういう理論的研究がすべて実際の育種に常に有効にとり入れられたとは限らない。この失敗の原因はもとより単純ではないであろう。時には，理論の理解が充分でないために誤って判断されたこともあろうし，時には理論の正否を実験証明する目的のために使われた材料が適切でなかったこともあるであろう。しかしながら，統計遺伝学それ自体の中にも，失敗の責を負うべきものがなかったとはいい切れない。それは統計遺伝学的手法が無反省に使われすぎたためであると考えられる。

たとえば，テンサイの生産力を考えてみよう。反当可製糖量又は1個体当りの砂糖生産量は，根重と含糖率によってきまる。しかしながら，根重も含糖率も決してそれ独自できまるものではない。両者は互に相関しあう形質であるばかりでなく，さらにそれらは，テンサイの各種の植物学的特性と遺伝学的に，生理形態学的に，また発育的にも，たがいに多少の差こそあれ関連しあっていると考えられる。単位面積あたり，一定量の砂糖を生産するための方法はいろいろにある筈である。このように，色々な方法で到達し得べき終局産物が一つの同義的な変量で取扱われ得るところに統計遺伝学の長所があると同時に，また短所があるのであろう。

統計遺伝学の上述のような短所は，それをどのようにして補正することができようか。それは専ら，生産形質，あるいは一般に量的形質というものが如何なるものであるかを明らかにすることによって解決できるのではないだろうか。

著者は，第IV章において研究の結果を詳述した。研究材料はタバコ，イネ，テンサイにわたっているが，本研究の全体を貫くところのものは，植物の量的形質の特性ならびに，それらの遺伝学的に規制された発育関係を明らかにすることにあった。

同じ植物体上につく相同器官は，いうまでもなくそれらの器官を作るべき遺伝子系によって作られる。もし，この遺伝子系が相同器官のすべてに均等に働き，それ以外の遺伝子系の関与を許さぬならば，植物体上の異なる位置につく相同器官の相互間の遺伝相関は一定である筈である。第IV章第1部第1節にのべたように，著者はタバコの葉の間の遺伝相関をしらべた。その結果によると，近くに生ずる葉の間の遺伝相関は極めて高かったが，遠く位置が離れるにつれて，葉の間の遺伝相関は低くなる。このことは近接してできる葉は，同じ遺伝子系の支配を強くうけるが遠くに位置する葉では，別の遺伝子系の支配の部分が多くなることを意味すると考えられる。植物の中には，葉の形質，特にその形が着生位置によって変化してゆくものがあることも知られている。このような植物で，遺伝子支配がどのように変化してゆくかを研究することは極めて興味深いと思われる。

発育不安定性すなわち発育の過程における量的誤差は，第II章の研究史に述べたようにショウジョウバエの胸側部剛毛数の左右不対称性を中心として色々な研究が行なわれてきた。しかし，植物における研究は余り多くない。タバコ属植物では，*Nicotiana rustica* について JINKS and MATHER (16) が，相対応する器官の区内変異性により，PAXMAN (25) は，相同器官の個体内変異性によって発育不安定性が遺伝的形質であること，茎葉部の不安定性と花部の不安定性とは相関がないこと，個体内変異と個体間変異は平行的であること，葉型の一定方向の変化の強さと不安定性との間に正の相関があることなどを確かめた。

著者は，栽培タバコ *Nicotiana tabacum* で葉幅の左右不対称性と葉脈の分布状態に着目し，既述のように葉の形成における発育不安定性の3種の観察を行ない，また花では，雄ずい花糸の長さおよび雌ずい花柱の長さについて，不安定性に関する3種の観察を行なった。その結果は，葉幅の左右不対称性は全く方向をもたず，1枚1枚の葉でランダムに左右両側のいずれかがより大きく

なるということがわかった。すなわち VAN VALEN (43) のいう fluctuating asymmetry である。

さて，*Nicotiana tabacum* 11品種について葉脈の変異，葉脈の不平行度および葉幅の左右不対称性をしらべたところ，これらの発育不安定性は品種によって明らかに差があり，3種の葉の発育不安定性は全く平行的行動をとることがわかった。品種間差異について極めて面白いことは，発育不安定性の最も低い2品種は，葉巻用品種であり，実際に生産力も高く広域にわたって栽培されている紙巻用品種は，発育不安定性に関してはむしろ中度に属していたことである。

葉巻用品種は，葉の発育不安定性が低い。すなわち，形態的に均斉であることは葉巻用という目的のために選抜されたためであろう。広く栽培される巻タバコ用品種が中度の発育不安定性をもっているのは予期しないことであったが，これはあるいは，発育不安定性が生育や生産上ある利益を与え得るのかもしれない。

花器に関する発育不安定性を雄蕊と雌蕊の長さでしらべた結果によると，これら花器の発育不安定性は，それぞれが極めて平行的であったが，葉の不安定性と花の不安定性との関係をしらべたところ，両者の間には正の相関が見出されなかった。このことは判別函数によって葉と花の不安定性の間の相関をしらべて，−0.3145であったことからも再び示された。PAXMAN (25) は，*Nicotiana rustica* で発育不安定性について同じ結論を出している。この点で興味ある報告が思い起こされる。すなわち，BERG (6) は，タバコ属植物では栄養器官と繁殖器官との間に相関がなく，いわゆる correlation pleiades をもつ植物であるといっている。これらの3つの研究は，いずれも，タバコ属植物では栄養器官と繁殖器官が相互に独立的に形成されることを示している。最近，酒井・成瀬 (澄)，(未発表) は，タバコの葉と花が生化学的に異なる蛋白質成分を含むことを見出した。この研究は未だ緒についたばかりで詳しいことは判らないが，しかし，上述の相関による研究と対比して，植物の器官形成について極めて示唆するところが多いと考えられる。

タバコの葉の発育不安定性の年次間変異を見ると，葉脈間距離の変異性，葉脈の不平行性ならびに葉幅の左右不対称性共に年次の影響をうけることがわかる。この年次の効果は品種の効果を攪乱するほど強くはないが，品種のもつ不安定性遺伝子の効果は環境によって変化することがわかる。

Drosophila では，TEBB and THODAY (42), THODAY (40) および BEARDMORE (3) らが胸側部剛毛数の左右不対称性に対する温度の影響を実験し，環境と遺伝子型との関係が特異的であることを明らかにした。

葉の発育不安定性はまた，葉の着生位置によってちがうことが見出された。ただし，これは着生位置が一定の効果を与えるのではなく，むしろ着生位置によって品種の特性が顕著になるということである。具体的にいえば，茎の基部と頂端部に近い葉よりも，中央部において不安定性に関する品種間差異が著しく表われる。これがどのように解釈されるかはまだ判らない。葉の大きさについて見れば，最大葉はむしろ基部に近い所にできるから葉の発育の最も盛んなときに不安定性の差がでるとはいい難い。既述のように不安定性に年次効果が強いことから考えて，あるいはタバコの生育中期の外界の影響が不安定性の品種間差異を助長しているのかも知れないし，あるいはまた，生育中期で最も旺盛になる植物の生育力が不安定性に関する遺伝子の発現に影響しているのかも知れない。いずれにせよ興味あることは，生育中期に本来不安定性の低いものは益々低く，高いものは益々高くなる傾向があることである。

ROY (31) は，*Nyctanthes* で花べん形成に関する発育不安定性が開花期の末期に高くなることから，canalization が時間と共に弱まると考えた。しかし，この考え方はタバコの本研究からみると，一般化することはできない。

発育不安定性に関するダイアレル交配の結果は，葉脈間距離の変異も葉幅の左右不対称性も特殊のヘテロ性効果がないことを示した。従来，動物で遺伝的にホモになると発育不安定性が高まり，ヘテロになると安定になるという一般的考え方が行なわれてきた。しかし，この考え方は，ショウジョウバエの研究でしばしば反論されてきた (たとえば THODAY, (40))。本研究の結果も発育不安定性とヘテロ性とは関係がないことを明らかにした。

ダイアレル分析は，その方法を大きく2つにわけることができる。1つは分散分析による方法で，YATES (49) を始めとして多くの人々によって，種々のモデルが作られている。他の1つは HAYMAN (15) の方法で W_r と V_r の関係 (W_r, V_r については第IV章の結果を参照) から親品種の遺伝構成を知ろうとするものである。本実験は，HAYMAN にならって行なわれたが，得られた結果によると葉脈間距離変異性においては，Connecticut Broad Leaf の持っている遺伝因子と Ambalema の持っている遺伝因子とは異なるものであることを類推せしめる。Connecticut Broad Leaf と Ambalema の交雑から得られた葉脈間距離変異性を支配している有効因子数は

少なくとも4個はあるとの結果を得た。このことはConnecticut Broad Leaf の発育不安定性を支配している遺伝因子系と Ambalema の発育不安定性を支配している遺伝因子系とは，異なる対立遺伝子群に属することを意味するかもしれない。葉幅の左右不対称性に関しては，第13図に示すように，交雑親に使われた6品種が Ambalema と T.I. 448A. の1つのグループと Connecticut Broad Leaf, Sumatra, 達磨, Bright Yellow の他のグループの2つに分けられる。前者のグループは劣性因子を多く持っており，後者のグループは優性因子を持っている。もしこの2つのグループにわけることが正しいならば，葉幅の左右不対称性を支配している因子数は少ないものと思われる。Connecticut Broad Leaf と Ambalema の交雑から推定した有効因子数が 1.73 と推定されたことからも上記の推定は支持されているように思われる。

分散分析法より得られた結果によると，葉幅の左右不対称性も葉脈間距離変異性も殆んど遺伝子の相加的効果によることが示された。しかし，個々の要因を細かく検討してゆくと，相反効果あるいは優性効果にも統計的に有意な変異がみられている。これは，特定の親が持っている特異な遺伝子の効果，あるいは特定の組合せに限られた形質の特異な行動の影響が大きいためであろうと思われる。すなわち，特定組合せにみられる優性度も相反交雑の差も一般的なものではなく，特定の組合せによって起こったものと考えられる。Bright Yellow と達磨の交配における母性効果については更に詳細にしらべたが(第23, 24表)，それによると，この組合せにおける細胞質効果は全く明らかである。このような発育不安定性の細胞質効果は，MATHER (22) の剛毛数の不対称性の結果と対比させられる。しかし，この細胞質効果が後代においてどの位残るかは，今後の研究に待たねばならない。

葉脈間距離変異性と葉幅の左右不対称性の関係を見ると，親，F_1 世代は，高い正の相関を示しているが，F_2 世代では殆んど相関関係がみられない。このことは，この両形質の間にみられる相関は選抜の効果によるものと思われるが，詳細は後の研究に待たなければならない。また遺伝力は，葉脈間距離変異性において比較的高く，葉幅の左右不対称性では低い。この葉脈間距離変異性が葉幅の左右不対称性より遺伝力が大きい (第22表でもこのことを証拠ずけている) のは，前者の方が葉脈という基本的な形質に表われる不安定性であるのに対して，後者は，葉身という極めて環境支配の大きい形質に表われる不安定性であることによるのであろう。

タバコについて葉の発育不安定性に対する環境要因の効果を葉幅の左右不対称性と葉脈間距離変異性でしらべてみた。年次効果は，第8表に示したし，地域効果は第21表に示したが，両者からわかることは，葉脈間距離変異性は年次によっても地域によっても着るしく影響されるのに反し，葉幅の左右不対称性は直接的影響をうけないことである。

この関係は，さらに地域試験で反復力と地域内遺伝力を比較することによって明らかにされる。すなわち，葉脈間距離変異性の反復力は相当高いが，左右不対称性のそれは低い。地域内での遺伝力は，葉脈間距離変異性では常に反復力よりも高かったことは葉脈間距離変異性が地域の影響を強くうけることを示す。左右不対称性はそれに対し，地域内遺伝力も反復力もほとんど変らなかった。

タバコの花器，特に雄ずいについて詳細な研究を *Nicotiana rustica* で行なった。この植物の5本の雄ずいの中1本は短く，他の4本は長いが，この4本の中でも対称的に2本ずつの長さに関する2群に区別される。1本の短い雄ずいと他の4本とは長さのみならず，発育不安定性においても長さの遺伝分散においてもさらにまた発育不安定性の遺伝分散においても明らかに異なった行動をとる。この特異的な行動が何を意味するかについては，更に今後の研究が必要であるが，長さに関する5本の雄ずいの間の遺伝相関が極めて高く，ほぼ1であること，発育不安定性に関しては4本の長い雄ずいの間の遺伝相関は高いが，短い1本だけは，他の4本のいずれとも全く関係なかったことから，5本の雄ずいはおそらく同じ遺伝子系によって作られるが，短い1本は他の4本とは発育経過を全く別にしているらしく考えられた。

イネの研究では，X線によって穂の量的形質に突然変異を起こさせる実験を行なった。無処理区と処理区の量的形質の比較によると，X線処理は平均値に見るべき影響を与えなかったが，変異を増大させることが認められた。第32表にも示したように系統内分散は，無処理区と処理区で大きい差がなかったが，系統間分散は処理区でははるかに大きい。SAKAI and SUZUKI (32) の方法で多面発現の程度をしらべたところ，穂長遺伝子は基部節間長，第2，第3，第4枝梗長のすべてに多面発現的に作用することがわかった。第16図は多面発現の程度の大きさに応じて，上記各種形質の穂長遺伝子に対するつながりの強さを模式的に示したものである。

さてここで，次のような仮設を設ける。それは，多面

発現的に同じ遺伝子によって支配されているいくつかの形質がある場合，それらの発育的関係の遠近は発育経過における誤差の相関から推定し得るというのである。第18図はその模式図であるが，この図でA, B, C, D, Eの5形質は4つの発育段階を経て遺伝子から形成されると考える。各段階は，分化と生長より成るとし，それを斜線と水平線であらわすとすると，形質の量的誤差は水平線の部分における変動であろう。もしこの変動が段階を追って累加されてゆくと考えると，後期に分化した両形質は誤差，すなわち発育不安定性について高い相関を示すであろう。もしこの考え方が成り立つとすれば，同じ遺伝子の多面発現によって作られる各種形質間の発育関係の近さは，発育不安定性の相関によって推定し得よう。

イネの上記の穂形質について発育不安定性の相関を出し，それから発育関係を推定したのが第19図である。本図と第17図を比べると，両者がよく一致するのは興味深い。

既述のタバコやイネは，完全自殖ないし弱度の部分他殖性植物であるが，ここで完全他殖性の植物について考えてみることは興味のあることである。テンサイはいうまでもなく，完全他殖性といってよい植物である。しかもテンサイの種，*Beta vulgaris* には砂糖をとることを専らの目的として育成された砂糖用ビート，家畜飼料として根部の肥大に主眼をおいて育成された家畜用ビート，ならびに食卓用として風味に主眼をおいて育成された園芸用ビートとがある。これらがそれぞれ異なる目的のために選抜され，作物学的特性においても着しい差異を示すことは周知であるが，それらの発育的特性および発育不安定性はどのようになっているであろうか。

著者の研究結果から，上記3品種群は葉成速度とリング幅変化率の両者で共に相異なり，葉成速度は砂糖用が一番大きく，飼料用，園芸用の順に劣るが，リング幅変化率は園芸用が最大で，飼料用，砂糖用の順に小さくなる。これらの結果について仮設的に考えられることを記すと次のようになろう。

いまもし，葉が作られる速度を一定とすれば，葉成速度の大きさは葉の生長の速さを示すことになる。この前提に立てば，砂糖用ビートは葉の生育が速いが，園芸用はおそいということになる。葉の生育の速さがあるいは植物体内における糖分蓄積にとって重要なのではないだろうか。

リング幅変化率は，その語るところのものが必ずしも単純ではないだろうが，しかし，1ついえることは，糖分の蓄積が最も有利に行なわれるためにはリング幅の変化が小さいほどよいということであろう。いままでの僅かの観察結果によると，砂糖用ビートで砂糖生産量とリング幅変化率 ($b_{(R)}$) は負の相関を示している。

$b_{(L)}$ と $b_{(R)}$ の相関の分析によると，この両者は全品種でみても，砂糖用ビート内でみても，ほとんど相関していない。もし上述のように $b_{(L)}$ が大きく，$b_{(R)}$ の小さいことがサトウダイコンの砂糖生産に有利な条件であるとすれば，この両者が正に相関していないことが極めて重要であろう。今後の砂糖用ビートの研究において，新しく，$b_{(L)}$ と $b_{(R)}$ に注目することは大変興味深いことと思われる。

葉と根における発育不安定性が品種ならびに品種群で異なることは新しい発見であるが，その中，注目すべきことは葉脈間変異と葉成速度との間の正の高い相関である。葉成速度が大きいことが葉脈形成の不安定性を起こすか，不安定性が葉成速度を大きくするのかは目下のところ判らないが，いずれにせよ，発育不安定性がテンサイの発育と何らかの関係をもつことが考えられる。詳しいことは将来の研究にまたねばならない。

量的形質の発育遺伝学を従来の統計遺伝学の中にとり入れてゆくことの重要性は，酒井 (37) によって述べられている。タバコ，イネ，テンサイでなされた本研究の結果は，農業植物における量的形質の統計遺伝学に加えて，さらに発育遺伝学的な新しい方向の重要性を指し示すことができよう。

第VI章　結　　論

(1)　相同な器官である葉の遺伝的関係は，近接するほど同じ遺伝子系に支配されており，遠く離れるに従って共通遺伝子の支配が薄れる。

(2)　葉脈間距離変異性，葉幅の左右不対称性，葉脈の不平行性で測られたタバコの葉の発育不安定性は品種間で変異がみられる。葉巻用タバコは非常に安定で，紙巻用タバコは発育不安定性に関しては中間である。

(3)　花糸長の花内変異，花糸長の個体内花間変異，花柱長の個体内花間変異で測られた花の発育不安定性は品種間で変異がある。

(4)　葉の器官の発育不安定性と花の器官の発育不安定性は，各々別の遺伝子系に支配されている。

(5)　葉幅の左右不対称性は方向性はなく，誤差的である。すなわち葉幅の左右の不等性は各々の葉で全く機会的にきまる。

(6)　1個体上の葉の位置によって発育不安定性は変化

する。発育不安定性の高い遺伝子型の葉の茎の中央部で，より発育不安定性が高く，発育不安定性の低い遺伝子型をもった葉は中間の位置でより発育安定性が高い。

(7) 発育不安定性の遺伝的支配は，主に遺伝子の相加的効果による。葉脈間距離変異性の有効因子数は約4個，葉幅の左右不対称性の有効因子数は2個である。

(8) 発育不安定性に関する遺伝子効果は概して相加的であるが，組合せによって優性関係がみられることもある。この場合，葉幅の左右不対称性は安定な方に部分優性を示し，葉脈間距離変異性は安定な方に部分優性を持っている因子と，不安定な方に部分優性を持っている因子とがある。

(9) 発育不安定性はF_2で分離を示す。葉脈間距離変異性と葉幅の左右不対称性の間の相関は，品種間で比較していた限り正で極めて高かったが，雑種のF_2世代では極めて低くなる。

(10) 発育不安定性は年次ならびに地域によって変化する。特に，葉脈間距離変異性は直接の年次効果と地域効果がみられるが，葉幅の左右不対称性は間接的（品種との相互作用）年次効果が見られた。

(11) 花糸長の花内変異は相反交配で明らかに母性効果をあらわし，細胞質効果の影響が考えられた。

(12) ルスチカタバコの短い1本の花糸(S)と，他の長い4本の花糸とは，その形成は同じ遺伝子によって起こされるが，発育的には異なる経過をとり，短い1本は他の4本と無関係に発育すると考えられる。

(13) イネの穂長，基部節間長，枝梗長は同一遺伝子系によって多面発現的に起こされる。いま，穂長の発育を支配している遺伝子を仮定すれば，第4枝梗長(*C*)は同じ遺伝子に強く支配されているのに対し，第2枝梗長(*A*)は部分的にしか支配されていない。基部節間長は主穂形成遺伝子に部分的に支配されている。これらの形質の間の発育関係は穂長と第4枝梗長(*C*)とが発育的に最も密接に関係しており，第2枝梗長(*A*)と第3枝梗長(*B*)の穂長との発育的関係はあまり密接でない。

(14) テンサイにおける発育不安定性は遺伝的支配を受けている。葉成速度とリング幅変化率もまた遺伝的支配をうけている形質である。

摘　要

高等植物における量的形質の発育遺伝学的研究をタバコ，イネおよびテンサイを材料にして行なった。

量的形質の発育遺伝学的研究をする上の2つの方法がある。その1つは，相同な形質間の遺伝相関を調べることによって2形質間の関係を追求することである。本研究では，タバコの葉の着生位置を異にするものの間の遺伝相関から着生位置の近い葉の間程遺伝相関が高いことがわかった。すなわち，近接する葉ほど共通の遺伝的支配をうけている。他の1つの研究方法は，量的形質の発育不安定性の研究である。

量的形質の1つの重要な特性は，それが発育の経過の間に量的誤差を起こすことである。この誤差は，左右対称器官では不対称性を起こし，個体内の相同器官の間には一定の傾向をもたない変動を起こし，また同じ遺伝子型をもつ個体の間では個体間変動を起こす。これらの変動を本論文では発育不安定性と名ずけた。種々の測度で示されたタバコの葉及び花，イネの穂長及び枝梗長，テンサイの葉部及び根部における発育不安定性は，いずれも遺伝子型によって異なることが示された。本論文ではタバコを中心にして発育不安定性の研究を行なったが，それから判ったことは，(1)葉の発育不安定性と花の発育不安定性とは独立に起こり，(2)葉の発育不安定性の1種である葉幅の左右不対称性は各葉に全くランダムに起こり，(3)ダイアレル分析及び，F_2分析により発育不安定性は相加的効果を主とする遺伝子によって支配されているが，特定の発育不安定性によっては，時には優性効果又は細胞質効果を伴うこともあり，(4)地域や年次，その他の環境条件および発育段階によって影響される。特に，発育不安定性の品種間差異は，着生位置で中間の葉で一番大きくあらわれることである。

量的形質の遺伝子の多面発現効果の研究を行なった結果，ルスチカタバコの5本の雄ずいの長さならびにイネの数種の穂形質は，それぞれ同じ遺伝子系の多面発現形質であることが明らかにされたが，それらの形質の発育不安定性に関する相関から各形質相互間の発育的関係を推定した。すなわち，イネにおいて，穂長と第4枝梗長は発育的に近縁なものである。またルスチカタバコの花糸長の研究において，短い1本の花糸が他の4本の花糸とが別個の発育過程をたどってくることが結論された。

テンサイにおける発育不安定性は，葉部と根部において種々の量的形質について行なった。その結果，発育不安定性は品種間で有意な差がみとめられた。ある2，3の発育不安定性は根重と正の相関関係，Brixは負の相関関係をもつ傾向がみられたが，明白な関係はみとめられなかった。

引用文献

1. ALLARD, R. W. 1961. Relationship between

genetic diversity and consistency of performance in different environments. Crop. Sci. 1 : 127–133.

2. BADER, R. S. 1965. Fluctuating asymmetry in the dentition of the house mouse. Growth 29 : 291–300.
3. BEARDMORE, J. A. 1960. Developmental stability in constant and fluctuating temperatures. Heredity 14 : 411–422.
4. BECKER, W. A. and L. R. BERG 1959. Effect of growth rate, homozygosity and heterozygosity of chickens on the sensitivity of experiments. Poutry Sci. 38 : 1409–1422.
5. BENTVELZEN, P. 1963. Some interrelations between density and genetic structure of a *Drosophila* population. Genetica 34 : 229–241.
6. BERG, R. L. 1960. The ecological significance of correlation pleiades. Evolution 14 : 171–180.
7. CHAI, C. K. 1957. Developmental homeostasis of body growth in mice. Amer. Nat. 91 : 49–55.
8. COMSTOCK, R. E., ROBINSON, H. F. and P. H. HARVEY 1949. A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. Agron. J. 41 : 360–369.
9. DAVIS, T. A. 1962. The non-inheritance of aymmetry in *Cocos nucifera*. Jour. Genet., 58 : 42–50.
10. DAVIS, T. A. 1963. The dependence of yield on asymmetry in coconut palms. Jour. Genet., 58 : 186–215.
11. FLEMING, A. A., KOZELNICKY, G. M. and E. B. BROWNE 1964. Variations between stocks within long-time inbred lines of maize (*Zea mays* L.). Crop. Sci. 4 : 291–295.
12. GOULDEN, C. H. 1952. Methods of statistical analysis. John Wiley & Sons. INC.
13. GRÜNEBERG, H. 1957. The developmental mechanisms of genes affecting the axial skeleton of the mouse. Amer. Nat. 91 : 95–102.
14. HAYMAN, B. I. 1954a. Analysis of variance of diallel tables. Biometrics 10 : 235–244.
15. HAYMAN, B. I. 1954b. Theory and analysis of diallel crosses. Genetics 39 : 789–809.
16. JINKS, J. L. and K. MATHER 1955. Stability in development of heterozygotes and homozygotes. Proc. ROY. Soc. B. 143 : 561–578.
17. JONES, D. F. 1958. Heterosis and homeostasis in evolution and in applied genetics. Amer. Nat. 92 : 321–328.
18. LERNER, I. M. 1950. Population genetics and animal improvement. Cambridge Univ. Press.
19. LERNER, I. M. 1955. Buffered genotypes and improvement in egg production. Amer. Nat. 89 : 29–34.
20. LEWIS, D. 1953. The rogue tomato : a problem in nuclear, cytoplasmic and environmental control. Heredity 57 : 337–359.
21. MATHER, K. 1949. Biometrical Genetics. Methuen & Co. Ltd., London
22. MATHER, K. 1953. Genetic control of stability in development. Heredity 7 : 297–336.
23. MILKMAN, R. D. 1961. The genetic basis of natural variation. III. Developmental lability and evolutionary potential. Genetics, 46 : 25–38.
24. NOTANI, N. K. 1961. A study of differences in the radiosensitivity of some inbreds and hybrids in maize. Effects of Ionizing Radiation on Seeds (Symp. Karlsruhe), 475–484.
25. PAXMAN, G. J. 1956. Differentiation and stability in the development of *Nicotiana rustica*. Ann. Bot. New Series 20 : 331–347.
26. PFAHLER, P. L. 1965. Genetic diversity for environmental variability within the cultivated species of *Avena*. Crop. Sci. 5 : 47–50.
27. RANA, R. S. 1964. Phenotypic variability of an inbred mutant of annual chrysanthemum. Genetica 35 : 236–240.
28. RASMUSON, M. 1960. Frequency of morphological deviants as a criterion of developmental stability. Hereditas, 46 : 511–535.
29. REEVE, E. C. R. 1960. Some genetic tests on asymmetry of sternopleural cheata number in *Drosophila*. Genet. Res. Camb. 1 : 151–172.
30. REEVE, E. C. R. and F. W. ROBERTSON 1953. Analysis of environmental variability in quantitative inheritance. Nature 171 : 874–875.
31. ROY, S. K. 1963. The variation of organs of individual plants. Jour. Genet. 58 : 147–176.
32. SAKAI, K. I. and A. SUZUKI 1964. Induced mutation and pleiotropy of genes responsible for quantitative characters in rice. Radiation Botany 4 : 141–151.
33. SAKAI, K. I. and Y. SHIMAMOTO 1965a. A developmental-genetic study on panicle characters in rice, *Oryza sativa* L. Genet. Res., Camb. 6 : 93–103.
34. SAKAI, K. I. and Y. SHIMAMOTO 1965b. Developmental instability in leaves and flowers of

Nicotiana tabacum. Genetics 51: 801–813.

35. 酒井寛一・高橋隆平・明峯英夫 1958. 植物の集団育種法研究. 東京養賢堂.
36. SAKAI, K. I. and S. HATAKEYAMA 1963. Estimation of genetic parameters in forest trees without raising progeny. Silvae Genetica 12: 152–157.
37. 酒井寛一 1964. 統計遺伝学の貢献と今後の問題. 育種学最近の進歩, 第5集 50–51, 日本育種学会.
38. 酒井寛一 1965. 量的形質における発育遺伝学の開発. 育種学最近の進歩, 第6集 62–69, 日本育種学会.
39. STUBER, C. W., JOHNSON, V. A. and J. W. SCHMIDT 1962. Intra-plant and inter-plant variation of grain protein content in the parent and the F_1 of a cross of *Triticum aestivum* L. Crop Sci. 2: 286–289.
40. THODAY, J. M. 1955. Balance, heterozygosity and developmental stability. Cold Spring Harbor Symp. 20: 318–326.
41. THODAY, J. M. 1958. Homeostasis in a selection experiment. Heredity 12: 401–415.
42. TEBB, G. and J. M. TODAY 1954. Stability in development and relational balance of X-chromosomes in *Drosophila melanogaster*. Nature 174: 1109–1110.
43. VAN VALEN, L. 1962. A study of fluctuating asymmetry. Evolution, 16: 125–142.
44. WADDINGTON, C. H. 1957. The strategy of the genes. George Allen & Unwin Ltd.
45. WADDINGTON, C. H. 1960. Evolutionary adaptation. "Evolution after Darwin" Vol. I. The evolution of life. edited by S. Tax, Univ., Chicago press, 381–402.
46. WADDINGTON, C. H. 1960. Experiments on canalizing selection. Genet. Res., Camb. 1: 140–150.
47. WARBURTON, F. E. 1955. Feedback in development and its evolutionary significance. Amer. Nat. 89: 129–140.
48. WILLIAMS, W. 1960. Relative variability of inbred lines and F_1 hybrids in *Lycopersicum esculentum*. Genetics 45: 1457–1465.
49. YATES, F. 1947. Analysis of data from all possible reciprocal crosses between a set of parental lines. Heredity 1: 287–301.

Summary

A developmental-genetic study on quantitative characters was conducted with four kinds of crop plants, that is *Nicotiana tabacum*, *Nicotiana rustica*, *Oryza sativa* and *Beta vulgaris*. The study includes an inquiry into developmental-genetic relationships among homologous, semi-homologous and non-homologous organs on the one hand, and genetic investigations on developmental instability on the other.

I. Studies on tobaccos, *Nicotiana tabacum* and *Nicotiana rustica*.

1) Developmental-genetic relationships among leaves on the stem.

Six cultivars were investigated for length of fifteen leaves from each plant. It was found that genetic correlation between two adjoining leaves was very high while that between remote leaves low. This means that growth of leaves developing near-by is subject to stronger control of the same genes than that of remote leaves. The same has been found to hold for either leaf width or vein number per leaf.

2) Developmental instability in leaf and flowers.

Eleven cultivars of *Nicotiana tabacum* were examined for developmental instabilities in leaves and flowers. Developmental instability in a leaf was measured in three ways: (1) bilateral asymmetry of leaf blades, (2) variability within leaf of vein distance and (3) degree of deviation of two adjacent veins from running parallel with each other. Developmental instability in a flower was measured again in three ways: (4) intraflower variability in length of four long stamens, (5) intraplant-interflower variability of mean length of four long stamens and (6) intraplant-interflower variability of style length. Findings from this study were as follows:

(a) Developmental instabilities in leaves as well as in flowers were variable among cultivars, which indicated that they were genetic traits controlled by genetic factors.

(b) The bilateral asymmetry of leaf blades is purely "the fluctuating asymmetry" of VAN VALEN, showing no sign of directional asymmetry.

(c) Instabilities in leaf parts were found to be positively and highly correlated with each other, and the same also held for instabilities in floral parts. None of the foliar instabilities investigated, however, proved to be significantly correlated with any of floral instabilities. It was thus concluded that different genes might be responsible for the develop-

mental instability of leaves and flowers.

(d) Expressivity of developmental instability in leaves was found to vary according to the periods of growth. Cultivars which were less unstable showed the maximum stability at the middle stage of growth, while highly unstable cultivars yielded the highest instability at the same stage.

(e) Developmental instabilities in leaves were generally variable between years and between positions on the stem.

(f) Diallel analysis with six cultivars of developmental instabilities of a leaf showed that those instabilities were governed mainly by additive effects of genes, though in some parental strains partial dominance effect seemed also to be operative. Reciprocal difference was also observed in some hybrids.

(g) Inheritance of developmental instability of leaves was investigated in some hybrid populations. The segregation in F_2 populations was more or less continuous and the number of effective factors estimated biometrically was 2 to 4. The heritability of vein distance variability was 0.72, while that of bilateral asymmetry of leaf blades was 0.48. The two instabilities were not correlated in the F_2 population.

(h) Eleven cultivars were comparatively grown in five localities. Vein distance variability was found to be influenced by localities.

(i) Five varieties of *Nicotiana rustica* were measured for length of filaments and those developmental instabilities and developmental relationships among five stamens were investigated. The length of filaments and those developmental intabilities were variable among varieties. It was found that developmental instabilities concerning the four long stamens were mutually highly correlated positively, suggesting that their growth was governed by the same rather than different genes. The short stamen, however, showed no correlation with the other four. A diagram on the developmental pattern of the five stamens has been suggested.

II. Studies on rice, *Oryza sativa.*

Strength of pleiotropic effects of genes responsible for quantitative characters was investigated by comparing genetic correlations between an X-rayed and a control population of rice which were initially derived from a single cultivar. It was found that the set of genes which was responsible for main rachis formation and was therefore of primary importance for panicle formation, was pleiotropically controlling the development of rachillas and basal internode, intensity of the pleiotropy being strong for higher rachillas but low for the lower.

Developmental relationship among main rachis, rachillas and basal internode of a panicle was investigated by the genetic correlations among their developmental instabilities. For details of this study, the reader is referred to SAKAI and SHIMAMOTO (33).

III. Studies on beets, *Beta vulgaris.*

Intraplant variation of some quantitative characters was investigated in *Beta vulgaris* including sugar, fodder and table beets. Characters measured on leaves were length, width and number and distance between veins, from which intraplant variability of leaf length, bilateral asymmetry and vein distance variability were calculated. In roots, diameters in the long and the short axes together with the distance between rings in the cross-section at topping were measured. The measures for the developmental instability in roots were the bilateral asymmetry in root shape measured from diameters and the variability in the width between rings. It was found that those instability measures were variable among cultivars, but the instabilities in leaf organs were not correlated with the instabilities in roots. No appreciable relationships were found between the developmental instabilities and quantitative characters such as root weight, brix percentage or sugar yield.

Discussions have been given on developmental-genetic aspects of quantitative characters in agricultural crop plants.