



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	バレイショ (<i>Solanum tuberosum</i> L.) の交配分離集団における根量の表現型変異と選抜手法
Author(s)	柏木, 純一
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(農学)
Dissertation Number	甲第5171号
Issue Date	2000-03-24
DOI	https://doi.org/10.11501/3168736
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/51657
Type	doctoral thesis
File Information	000000353928.pdf



バレイショ (*Solanum tuberosum* L.) の交配分離集団
における根量の表現型変異と選抜手法

農学専攻 博士後期課程

柏木 純一

バレイシヨ (*Solanum tuberosum* L.) の交配分離集団における
根量の表現型変異と選抜手法

農学専攻 博士課程

柏木 純一

目次

緒論.....	1
第1章 実生世代における根長の表現型変異.....	6
材料および方法.....	6
結果.....	9
1. 交配組合わせ間における根長の表現型変異の差異.....	9
2. 根長の表現型変異の環境に対する安定性.....	12
3. 根長と地上部乾物重の関係.....	19
考察.....	28
第2章 実生世代の根長と塊茎世代の根乾物重との関係.....	33
材料および方法.....	33
結果.....	35
1. 塊茎世代で供試した系統についての実生世代での根長および階級の設定... ..	35
2. 実生世代での根長選抜が塊茎世代の根乾物重に及ぼす影響.....	37
考察.....	52
第3章 <i>in vitro</i> 条件下での実生世代の根長の選抜.....	57
材料および方法.....	57
結果.....	58
1. 根長の表現型変異.....	58
2. 根長と地上部乾物重との関係.....	60
考察.....	66
総合論議.....	69
摘要.....	77
Summary.....	80
引用文献.....	84

緒論

根は養水分の吸収を通じて、作物体の生育や収量に大きな影響を及ぼす重要な器官である。したがって、近年にみられる世界的な砂漠化の進行や、人口増加による水資源の枯渇といった新たな問題に対応するためには、養水分の吸収を担う器官である根の育種が、非常に重要であるものと考えられる。しかし、根に着目した作物の育種はこれまでにほとんど行われていないのが現状である (Gabelman 1986)。

これまでに得られている根系形質についての知見は、根系の大きさや分布様式に関することに集中している。これは、それらの形質が根の主要な役割である養水分吸収能力や土壌の乾燥抵抗性についての重要な指標と考えられているためである。これらの形質の遺伝的変異について述べると、根長については、イネ (O'Tool と Soemartono 1981)、コムギ (Derera ら 1969)、オオムギ (Hackett 1968)、トウモロコシ (Andrew と Solanki 1966)、ソルガム (Jordan ら 1979)、エンバク (Carrigan と Frey 1980)、ダイズ (Raper と Barber 1970)、エンドウマメ (Ali-Khan と Snoad 1977、Jensen 1985 O'Tool と Bland 1987 より引用)、落花生 (Ketring ら 1982 O'Tool と Bland 1987 より引用)、ワタ (Quiseberry ら 1981、Eissa ら 1983) などの多くの作物で調査され、それぞれの品種あるいは系統間に大きな変異が認められることが報告されている。また、根系の分布様式では、イネ (Reyniers と Binh 1977 O'Tool と Bland 1987 より引用、Mambani と Lal 1983)、コムギ (Katyal と Subbiah 1971)、トウモロコシ (Chakravarty と Karmakar 1980)、ソルガム (Bhan ら 1973) において、圃場での根系の垂直および水平分布の広さは、それぞれの品種間で有意に異なることが報告されており、深く根を伸長する品種ほど耐乾性が強いと結論されている (Katyal と Subbiah 1971、Bhan ら 1973)。根系の分布に影響する根の伸長角度についても、トウモロコシ (Irwin ら 1985 O'Tool と Bland 1987 より引用) およびソルガム (Bhan ら 1973、Damodar ら 1978) では

系統間に差異が認められることが報告されている。また、コムギでは倒伏抵抗性の異なる 10 品種の根の伸長角度を検討した結果、倒伏抵抗性品種は感受性品種よりも根が水平方向に広く分布することが示された (Pinthus 1967)。これらの報告は、根長や根系の分布様式は各作物種内において、幅広い変異が認められることを示している。

しかし、実際に育種を行うために不可欠である遺伝様式に関する報告は非常に少ない。比較的詳細な調査が行われているイネについてみると、Chang ら (1982) および Ekanayake ら (1985) は、根の太さ、数、乾物重等の遺伝率 (狭義) を調査し、これらは地上部の形質と同程度の比較的高い値を示すことを明らかにした。また、Armenta-Soto ら (1983 O'Tool と Bland 1987 より引用) は、根数および根端の太さが主働遺伝子で制御されていることを示した。さらに、突然変異体を用いた研究では節根の発生 (犬飼ら 1998) や短根 (Kitano と Futsuhara 1989 一井 1994 より引用、一井 1992) は、主働遺伝子により制御されていることが明らかとなっている。コムギでは、Monyo と Whittington (1970) が染色体置換系統を用いて根乾物重の遺伝様式を調査し、栄養生長の期間に作用している複数の主働遺伝子と微小遺伝子系によって、根乾物重が制御されていることを明らかにした。オオムギ (Tagliani ら 1986) およびトウモロコシ (Pilet 1983) では長根に関する突然変異体の遺伝様式が調査され、これらの形質は主働遺伝子が制御していることが明らかとなっている。マメ類では、Fawole ら (1982a, b) がインゲンマメの根乾物重の遺伝率および遺伝様式を調査し、遺伝率 (広義) はいずれの交配分離集団においても 69~90% の高い値であること、そして根乾物重は比較的小数の遺伝子により制御されていることを明らかにした。また、エンドウマメの根乾物重では 77~88%、根量では 44~77% (Saleh 1986 O'Tool と Bland 1987 より引用)、側根数では 50% 以上の高い遺伝率 (広義) が報告されている (Ali-Khan と Snoad 1977)。この他、Zobel (1972, 1974) および Hochmuth ら 1985 O'Tool と Bland 1987 より引用)

は、トマトの根の形態に関する突然変異体を用いて、その遺伝は主働遺伝子が制御していることを明らかにした。これらの根の諸形質についての遺伝的な変異性および制御体系の報告は、根に着目した育種が十分に可能であることを示している。

これに対して、本研究で対象とするバレイショの根に関する知見は非常に少ない。遺伝的変異については、Iwama ら (1981b) および Sattelmacher ら (1990) が、根乾物重に品種・系統間で大きな変異が認められることを報告している。またバレイショの根量は、地上部生長および塊茎収量との間に比較的高い正の相関関係が認められることが報告されている (岩間ら 1979, Iwama ら 1981a, Iwama 1988, Sattelmacher ら 1990)。さらに、バレイショは他の畑作物と比べて根が浅くて根量が少ないことが報告されている (Asfary ら 1983, Coleman 1986, Lesczynski と Tarner 1976)。根系が大きく、深くまで分布する作物は耐乾性が強いと考えられる (Katyal と Subbiah 1971, Bhan ら 1973, Ekanayake ら 1985) ので、乾燥条件下での生産性改善のためにバレイショの根系の育種は非常に意義があるものと考えられる。

バレイショの育種では、通常の栽培とは異なる過程が存在する。すなわち、バレイショは栄養繁殖作物であるので、塊茎を種イモとして用いる通常の栽培では遺伝的な変異が生じない。このため育種の第 1 世代では、交配により得られる真正種子 (True Potato Seed) から植物体を育成して、遺伝的な変異を創出する (実生世代)。真正種子は 100 粒重が約 70mg と極めて小さく、発芽率や初期生育が悪いため、通常は温室内の育苗箱に播種し、発芽後に実生をポットに移植して生育させる。バレイショは遺伝的にヘテロで雑種性が強いため、この実生世代 (F_1 世代) で諸形質に分離を生じる。実生世代では 1 組合わせの交配について通常数千個体が育てられるが、次年度以降の塊茎世代と強い相関関係を示す疫病などの病害抵抗性については選抜が行われ、育成個体の約半数が除去される (村上 1998)。育種の第 2 世代以降では、塊茎を種イモに用いて

栽培されるので、新たな変異は生じない。このため選抜しようとする目的形質が劣性遺伝をする場合には、実生世代において大まかな選抜を行うことが、育種の効率を高めるために非常に重要である。特に、塊茎世代の圃場での調査に多大な労力と時間を要する根については、植物体が小さく比較的多数の個体を調査できる実生世代に、根の大まかな選抜を行うことが育種を行うために必須であると考えられる。しかし、バレイショの根系形質の実生世代での遺伝様式やこれと塊茎世代との関係については、これまでにほとんど研究されておらず不明な点が多い。

そこで本研究では、バレイショの根量の遺伝様式および選抜手法の基礎的知見を得ることを目的として、第1章ではポットで栽培した複数の交配分離集団の実生世代における根長の表現型変異、および異なる栽培環境条件下での表現型変異の安定性について検討した。また第2章では、実生世代での根長と塊茎世代での根乾物重の対応関係を調査して、実生世代での根長の選抜が塊茎世代での根乾物重に及ぼす影響を検討した。さらに第3章では、実生世代での根長の表現型変異の簡便な調査方法として、*in vitro* 条件下での培養手法の利用について検討した。

本研究の遂行にあたっては、その計画から取りまとめにいたるまで、北海道大学名誉教授・中世古公男博士ならびに北海道大学大学院農学研究科教授・岩間和人博士より終始御指導と御激励を賜るとともに、岩間和人博士には御校閲の労も賜った。また、北海道大学大学院農学研究科教授・喜久田嘉郎博士ならびに佐野芳雄博士には本論文の御校閲を賜った。さらに、北海道大学大学院農学研究科助教授・長谷川利弘博士からは、有益な御助言と御激励を賜った。試験の遂行にあたっては、北海道農業試験場作物開発部バレイショ育種研究室長・梅村芳樹氏をはじめとする職員の方々、ならびに北海道大学農学部附属農場の茂木紀昭技官ならびに市川伸次技官のご協力を頂くと

ともに御指導を賜った。最後に、北海道大学農学部作物生産生物学講座の学生各位、特に林拓氏、黒河潤氏ならびに永田貴之氏には、多大な御助力を頂いた。

ここにこれらの方々に衷心より感謝の意を表する次第である。

第1章 実生世代における根長の表現型変異

実生世代では1組の交配について通常数千個体が育てられるが、塊茎世代と強い相関関係を示す疫病などの病害抵抗性についての選抜が行われ、育成個体の約半数がこの世代で除去される(村上 1998)。したがって、育種的に望ましい特性が劣性遺伝を示す形質の場合には、塊茎世代での有用系統の割合を高めるために、実生世代で大まかな選抜を行うことが重要である。さらに、根は圃場での調査に多大な労力を必要とするので、圃場で栽培される塊茎世代で多数の個体を調査することは実際の育種過程ではほとんど不可能である。このため、植物体が小さい実生世代に根の調査を行い、選抜することが極めて重要であると考えられる。

そこで本章では、複数の交配分離集団についてポットで栽培した実生の根長を調査し、実生世代における根長の表現型変異の基礎的知見を得ようとした。また、実際の育種過程では実生を異なる栽培時期や土壌水分条件下で栽培することから、根長の表現型変異がこれらの環境条件によってどの程度影響されるかを検討した。

材料および方法

実験1: 4つの交配分離集団の根長の表現型変異を比較した。試験は1995年の夏期に北海道農業試験場バレイショ育種研究室(島松、北緯43°、東経141°)のガラス温室(昼約22°C/夜約17°C)で行った。供試材料として、母親に農林1号と紅丸を用い、コナフブキを花粉親とした交配(以下それぞれ農1集団、紅丸集団とする)、および農林1号とWB66109-15の正逆交配(以下それぞれN×WB集団、WB×N集団とする)に由来する、計4つの交配分離集団を用いた。農林1号、紅丸およびコナフブキは、いずれも日本におけるバレイショの基幹品種であり、WB66109-15は*Solanum phureja* × *Solanum chacoense* の戻し交配に由来する中間母本系統である。また、圃場における根長は、

農林1号がコナフブキよりも1.7倍大きいことが報告されている (Iwama と Nishibe 1989)。

各集団について約 400 粒の真正種子を育苗箱 (47cm×33cm×深さ 5cm) に播種し、3 葉を展開した時期 (3 葉期) に実生を小型のビニールポット (直径 7cm、深さ 5.5cm) に移植した (第 1 表)。土壌には、火山灰土、川砂、ピートモスを容積比で 1:1:1 に混合したものを用い、肥料は加えなかった。また、灌水は栽培期間中ほぼ毎日行った。未発芽や生育中に何らかの異常を示した個体を除去したため、6 葉期では各集団の約 100 個体を調査した。地上部を切断後、根を流水で丁寧に洗浄して土壌を取り除いた後、根長を測定した。根長の測定には、根長自動測定装置 (Yamaguchi と Tanaka 1990) を用いた。葉、茎 (ストロンを含む) および塊茎は 80℃で 48 時間通風乾燥した後、乾物重を測定した。

実験 2: 1995 年の秋期および冬期に農 1 集団および紅丸集団の実生を栽培して、実験 1 の結果と比較することにより、栽培時期の変化に対する根長の表現型変異の安定性を検討した。各栽培時期での播種期、移植期および調査期は第 1 表に示したとおりである。実生の栽培方法および測定方法は、実験 1 と同一とした。

実験 3: 1996 年の夏期に異なる土壌水分条件下で農 1 集団および紅丸集団の実生を栽培して、土壌水分の変化に対する根長の表現型変異の安定性について検討した。各処理区の播種期、移植期および調査期は第 1 表に示したとおりである。本実験では、移植期から灌水量を変えることにより、乾燥区、標準灌水区および湿潤区の 3 水準の土壌水分処理を行った。すなわち、標準灌水区では実験 1 と同様、生育期間中ほぼ毎日灌水したのに対し、乾燥区では植物体に萎れが認められた時にのみ灌水した。また、湿潤区では、深さ約 1cm に水を張った大型バットにポットを置き、ポットの底面から常時水が供給されるようにした。土壌水分の測定は、栽培期間中に 2 回 (農 1 集団は 6

第1表 各実験における播種期、移植期および調査期と栽培期間中の平均日長時間および日射量

年	処理	集団	播種期	移植期	調査期	日長(h) ¹⁾	日射量(MJ m ⁻²) ²⁾
実験1	1995 夏期栽培	農1 集団					
		紅丸集団	5月12日 ³⁾	6月 8日 (27) ⁴⁾	6月25日 (44)	14.6	16.4
		WB×N集団					
		N×WB集団					
実験2	1995 秋期栽培	農1 集団	9月17日	10月 8日 (21)	10月23日 (36)	11.9	10.6
		紅丸集団	9月17日	10月17日 (30)	10月30日 (43)	11.9	10.6
	冬期栽培	農1 集団	11月 8日	12月 6日 (30)	12月19日 (43)	9.2	6.9
		紅丸集団	11月 9日	12月 7日 (30)	12月24日 (47)	9.2	6.9
実験3	1996 乾燥区	農1 集団					
		標準灌水区	4月30日 ⁵⁾	6月 3日 (34)	6月14日 (45)	14.2	14.2
		湿润区					
	乾燥区	紅丸集団					
		標準灌水区	5月 7日	6月 9日 (33)	6月22日 (46)	14.9	14.6
		湿润区					

1) 1998年版理科年表 (丸善) のデータを用いて算出した.

2) 北海道大学農学部附属農場気象月報のデータを用いて算出した.

3) 実験1の播種期, 移植期, 調査期は4集団とも共通である.

4) 播種後日数を示す.

5) 実験3の各集団内での播種期, 移植期, 調査期は3処理区とも共通である.

月 12 日と 6 月 14 日、紅丸集団は 6 月 20 日と 6 月 25 日)行い、各処理区の土壌の生重と乾燥重から含水比($(\text{生重} - \text{乾燥重}) / \text{乾燥重} \times 100$)を算出した。根長の測定は Tennant の修正格子法(Tennant 1975)により行った。乾物重の測定法は実験 1 と同一である。

結果の解析では、根長および根長に対する地上部乾物重の比率の表現型変異を検討するために、各集団内での最小値と最大値の間を 16 の階級に分割して頻度分布図を作成した。なお、その際に他の個体と比べて著しく根長の大きい個体は、階級の設定から除外した。

結果

1. 交配組合わせ間における根長の表現型変異の差異

夏期栽培した 4 つの交配分離集団の根長を各集団の平均値について比較すると(第 2 表)、農 1 集団が他の集団に比べ有意に小さかった。WB×N 集団と N×WB 集団は同一の平均値を示し、他の 2 集団より有意に大きかった。また、各集団内における根長の変動係数は 39~50%を示し、いずれの集団でも個体間に大きな変異が認められた。

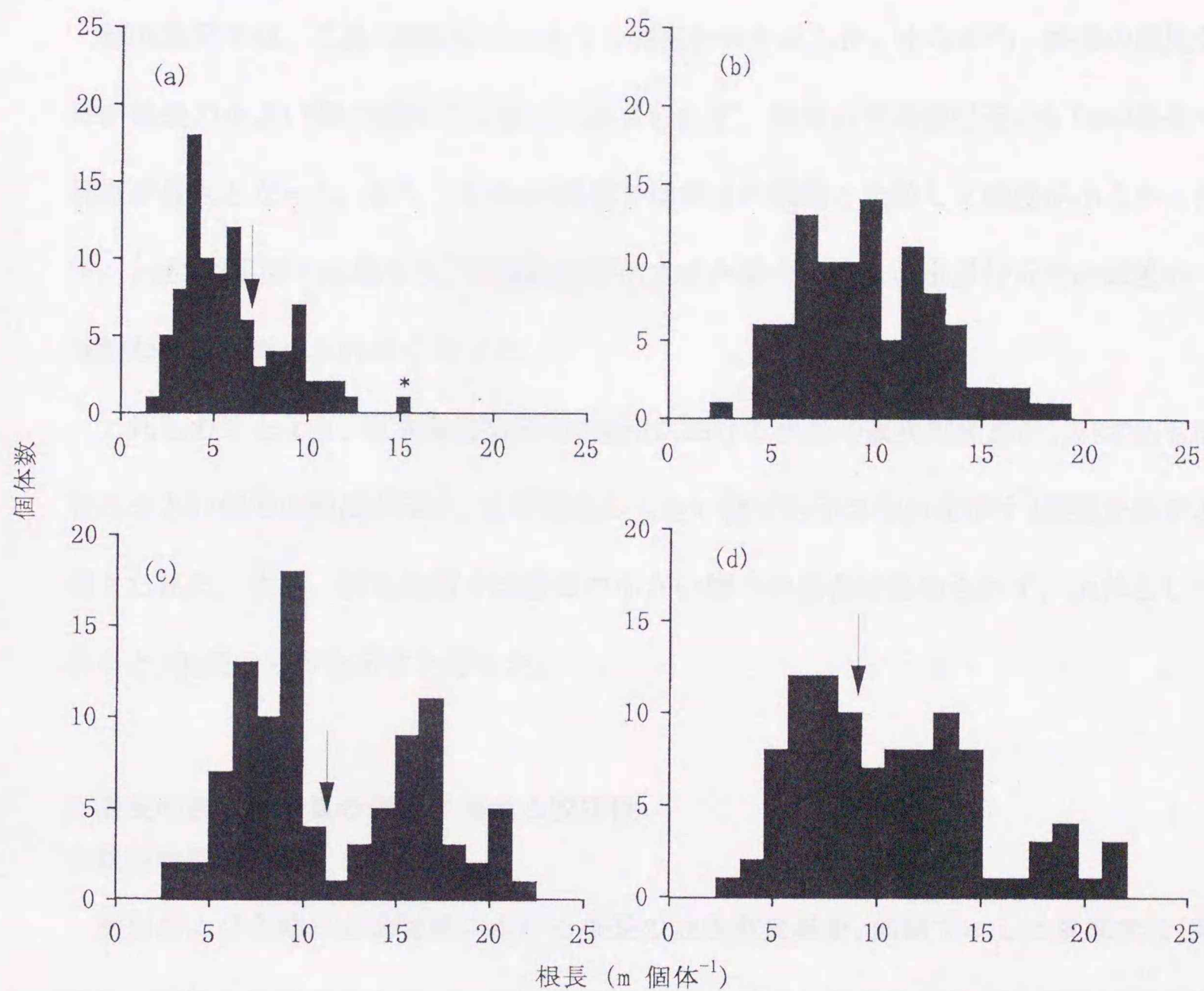
根長の頻度分布図をみると(第 1 図)、農 1 集団では 3.7m の根長で個体の頻度が最大となった。頻度が最大となった根長は、集団の平均値に比べ小さかった。また、3.7m 以上の根長では、個体の頻度は全体としてみると減少する傾向を示した。しかし、7.4m の根長を境にして個体の頻度が再び増加し、9.7m の根長を中心とした小さな山が認められた。すなわち、農 1 集団における根長の表現型変異は、根長の小さい側に偏在しており、また根長の大きい側でも頻度の山が認められる 2 頂型を示すと考えられた。

農 1 集団と同様の頻度分布は、WB×N 集団と N×WB 集団についても認められた。すなわち、WB×N 集団の 8.4m、N×WB 集団の 7.0m の根長でそれぞれ頻度が最大となり、いずれ

第2表 各集団の実生世代における個体数および
根長の平均値と変動係数(CV)

集団	個体数	根長 (m 個体 ⁻¹)	
		平均値	CV(%)
農1集団	95	5.44 ^{a)}	51
紅丸集団	98	8.48 ^b	39
WB×N集団	96	9.84 ^c	48
N×WB集団	99	9.84 ^c	47

1) 異なる文字は5%水準で有意な差があることを示す (t-検定).



第1図 農1集団(a), 紅丸集団(b), WB×N集団(c), N×WB集団(d)の交配分離集団における実生世代の根長の頻度分布。
矢印は根長の小さい側の山と大きい側の山との境界を示す(本文参照).
*は, 階級数の設定から除外した.

も集団の平均値に比べ最大の頻度を示す根長が小さかった。そして、WB×N集団の10.8m、N×WB集団の9.6mの根長で頻度が少なくなり、それ以上の根長では再び頻度が増加し、WB×N集団では15.6m、N×WB集団では13.2mの根長を中心とした小さな山が認められた。

紅丸集団では、これら3集団とは異なる頻度分布を示した。すなわち、根長の頻度分布が根長の小さい側に偏在する傾向は認められず、根長の平均値付近の9.0mの根長で頻度が最大となった。また、10.0mの根長では前後の階級と比較して頻度が小さかったが、上述の3集団とは異なり、階級数を変化させた場合にはこの根長付近での頻度の一時的な低下が認められなくなった。

これらのことより、紅丸集団以外の3集団における根長の表現型変異は、いずれも根長の小さい側での頻度が高く、また根長の大きい側でも小さな山を示す2頂型を示すと考えられた。また、紅丸集団では根長の小さい側への偏在は認められず、全体としてみると1頂型の分布を示すと考えた。

2. 根長の表現型変異の環境に対する安定性

1) 栽培時期の影響

秋期および冬期の栽培時期における根長の表現型変異を、前節で示した夏期栽培(実験1)の結果と比較するため、3つの栽培時期での各集団の根長の平均値と変動係数を第3表に示した。農1集団についてみると、冬期栽培では全体として根長が著しく小さく、その平均値は夏期および秋期栽培に比べ有意に小さかった。しかし、夏期栽培と秋期栽培との間には平均値に有意な差異が認められなかった。また根長の変動係数は、夏期栽培に比べ秋期栽培では小さかった。しかし、その値は32%を示し、集団内の根長には大きな変異が存在したといえる。なお、冬期栽培での根長の変動係数は、夏期栽培より大きな値を示した。一方、紅丸集団についてみると、根長の平均値は3つの栽培

第3表 異なる栽培時期における農1集団および紅丸集団
の個体数および根長の平均値と変動係数(CV)

集団	処理	個体数	根長 (m 個体 ⁻¹)	
			平均値	CV (%)
農1集団	夏期栽培	95	5.44 ^{a1)}	51
	秋期栽培	78	6.22 ^a	32
	冬期栽培	94	1.11 ^b	63
紅丸集団	夏期栽培	98	8.48 ^a	41
	秋期栽培	53	4.95 ^b	47
	冬期栽培	100	0.88 ^c	59

1) 異なる文字は、同一集団内の栽培時期間に5%水準で
有意な差があることを示す(t-検定).

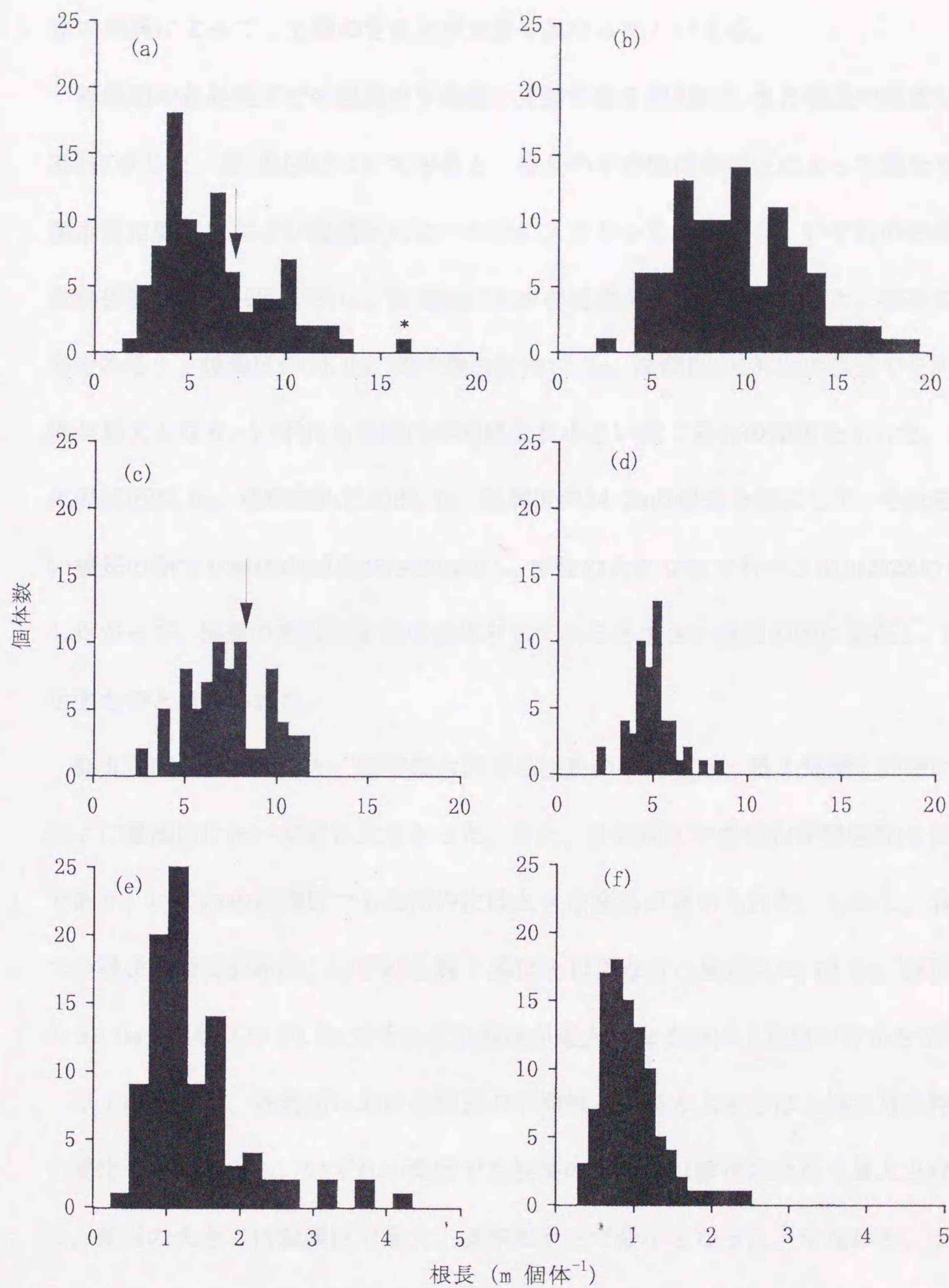
時期間でそれぞれ有意に異なり、夏期栽培に比べ秋期栽培の方が小さく、また農1集団と同じく冬期栽培で著しく小さかった。しかし、変動係数は平均値での順位とは逆に、冬期栽培で最も大きく、夏期栽培で最も小さかった。以上のように栽培時期が異なると同一集団でも根長の平均値は異なったといえる。しかし、いずれの栽培時期でも集団内の個体間には根長の大きな変異が存在した。

根長の頻度分布図をみると(第2図)、農1集団では夏期栽培で明瞭に認められた根長の小さい側に個体が偏在するとの分布パターンは、秋期栽培ではやや不明瞭であったが、冬期栽培では夏期栽培より明瞭であった。また、夏期栽培で示された2頂型の分布は、冬期栽培では認められなかったが、秋期栽培では7.7mの根長で個体の頻度が前後の階級と比較して大きく減少し、明瞭であった。一方紅丸集団では、夏期栽培で認められた根長の平均値よりもやや大きい側での一時的な頻度の低下は、秋期および冬期栽培では認められなかった。また、秋期栽培の5.4m、冬期栽培の0.75mの根長でそれぞれ頻度が最大となり、両栽培時期とも集団の平均値付近での頻度が最も高い1頂型の分布を示した。

以上のように、各集団において、根長の表現型変異は3つの栽培時期で全く同一というわけではなかった。しかし、3時期を総合してみると、根長の表現型変異は集団によって異なり、農1集団では根長の小さい側の頻度が高い2頂型の分布を示すのに対し、紅丸集団ではほぼ正規分布に近い1頂型の分布を示すものと考えられた。

2) 土壌水分条件の影響

土壌の平均含水比は、農1集団の乾燥区で 14.8 ± 1.4 (平均値の標準誤差, $n=5$) %、標準灌水区で 24.8 ± 1.6 %、湿潤区で 64.2 ± 0.7 %であり、紅丸集団の乾燥区で 8.9 ± 0.6 %、標準灌水区で 28.2 ± 2.2 %、湿潤区で 64.7 ± 0.9 %であった。したがって灌水方



第2図 夏期栽培(a, b), 秋期栽培(c, d), 冬期栽培(e, f)における農1集団(左図)と紅丸集団(右図)の根長の頻度分布。
矢印は根長の小さい側の山と大きい側の山との境界を示す(本文参照).
*は, 階級数の設定から除外した.

法の差異によって、土壌の含水比が大きく異なったといえる。

両集団の各処理区での根長の平均値と変動係数を第4表に、また根長の頻度分布を第3図に示した。農1集団についてみると、根長の平均値は処理区によって異なり、標準灌水区は乾燥区および湿潤区に比べ有意に大きかった。しかし、いずれの処理区でも変動係数は24～49%を示し、集団内に大きな変異が認められた。また、根長の頻度分布をみると、乾燥区の14.0m、標準灌水区の17.3m、湿潤区の13.2mの根長でそれぞれ頻度が最大となり、いずれも集団の平均値より小さい側で最大の頻度を示した。さらに、乾燥区の22.0m、標準灌水区の34.1m、湿潤区の24.2mの根長を境にして、それぞれ大きい根長の側でも個体の頻度が再び増加し、根長の大きな側でも小さな山が認められた。したがって、根長の表現型変異は全体としてみると小さい根長の側に偏在し、2頂型を示すものと考えられた。

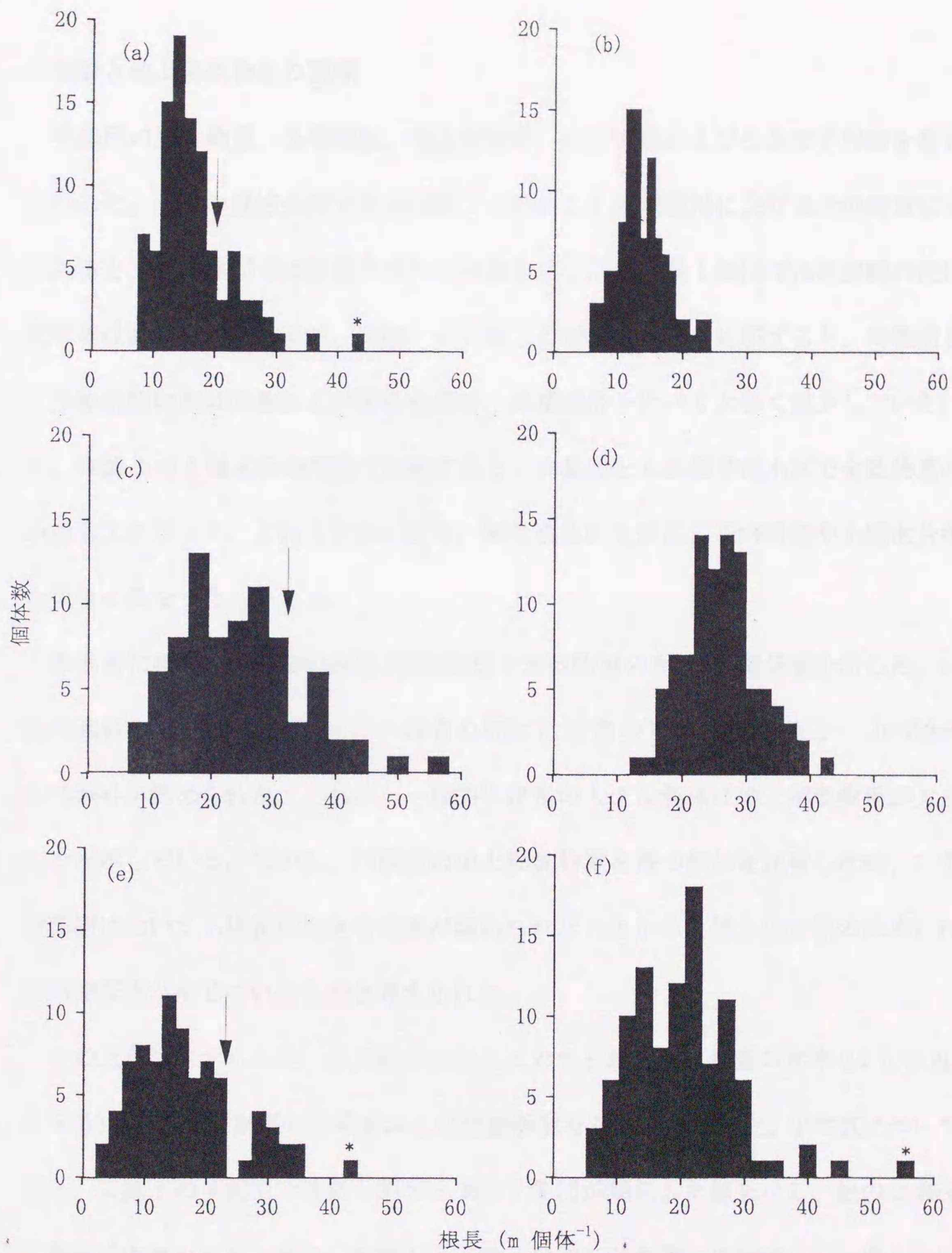
紅丸集団についてみると、標準灌水区での根長の平均値は、農1集団と同様に乾燥区および湿潤区に比べ有意に大きかった。また、各処理区で根長の変動係数は24～31%であり、いずれの処理区でも集団内には大きな変異が認められた。しかし、各処理区での根長の頻度分布は、いずれも農1集団とは異なり、乾燥区の12.6m、標準灌水区の22.0m、湿潤区の20.8mでそれぞれ頻度が最大となるほぼ1頂型の分布を示した。

以上のように、各集団における根長の平均値と変異の大きさは土壌水分条件によって変化した。しかし、いずれの集団でも根長の平均値は標準灌水区で最大となり、また、変異の大きさは湿潤区で最大、標準灌水区で最小となった。すなわち、土壌水分条件が根の生長に及ぼす影響は、両集団でほぼ共通であったといえる。また、いずれの土壌水分条件でも、農1集団は根長の小さい側での頻度が高い2頂型の分布を示したのに対し、紅丸集団はほぼ1頂型の分布を示した。したがって、表現型変異における集団間の差異は、土壌水分条件が変化しても維持されるものと考えた。

第4表 異なる土壌水分条件における農1集団および紅丸集団
個体数および根長の平均値と変動係数(CV)

集団	処理	個体数	根長 (m 個体 ⁻¹)	
			平均値	CV (%)
農1集団	乾燥区	99	15.85 ^{a1)}	39
	標準灌水区	81	22.31 ^b	24
	湿潤区	80	14.98 ^a	49
紅丸集団	乾燥区	100	13.50 ^a	31
	標準灌水区	94	24.18 ^b	24
	湿潤区	100	17.90 ^c	47

1) 異なる文字は、同一集団内の処理間に5%水準で有意な
差があることを示す (t-検定).



第3図 乾燥区(a, b), 標準灌水区(c, d), 湿潤区(e, f)における農1集団(左図)と紅丸集団(右図)の根長の頻度分布。
矢印は根長の小さい側の山と大きい側の山との境界を示す(本文参照)。
*は、階級数の設定から除外した。

3. 根長と地上部乾物重の関係

各集団の葉乾物重、茎乾物重、塊茎乾物重、全乾物重および根長の平均値を第5表に示した。同一の栽培条件である実験1と実験3の夏期栽培における全乾物重についてみると、紅丸集団では実験3が大きな値を示したが、農1集団では両実験の間に有意な差は認められなかった。実験1と実験2の栽培時期間で比較すると、両集団ともに冬期栽培の葉乾物重および茎乾物重が、夏期栽培と比べて大きく減少していた。また、実験3の土壤水分処理間で比較すると、両集団ともに標準灌水区で全乾物重の値が最も大きかった。これらのことより、実生全体の生長は、栽培時期や土壤水分条件で大きく異なるといえる。

第6表に根長と地上部乾物重(葉乾物重と茎乾物重の和)の相関係数を示した。いずれの集団および処理においても両者の間には有意な正の相関関係($r = 0.332^{**} \sim 0.864^{**}$)が認められた。これは、一般的に根長の大きな個体は地上部乾物重が大きいことを示している。しかし、同程度の地上部乾物重を持つ個体を比較した時、いずれの集団においても根長に大きな差異が認められたことから、地上部と根の比率には集団内で変異が生じているものと考えられた。

この点を検討するため、各実験での根長に対する地上部乾物重の比率(以下 S/RL 比とする)を算出し、集団の平均値および変動係数を第7表に示した。平均値についてみると、実験1の4集団では農1集団と WB×N 集団が類似した値を示し、他の2集団より有意に大きかった。また、実験1と実験2の栽培時期間で比較すると、農1集団および紅丸集団は、ともにそれぞれの夏期栽培と冬期栽培とで類似した値を示した。さらに、実験3の土壤水分処理間で比較すると、農1集団、紅丸集団ともに有意に異なり、湿润区で最も大きく乾燥区で最も小さかった。これらのことより、栽培環境が S/RL 比に及ぼす影響は、農1集団と紅丸集団とでは同じであったと考えられる。しかし、

第5表 実生世代における地上部および地下部の諸形質(乾物重)の平均値と標準誤差(SE)

年	処理	集団	葉(mg個体 ⁻¹)		茎(mg個体 ⁻¹)		塊茎(mg個体 ⁻¹)		全体(mg個体 ⁻¹) ¹⁾	
			平均値	SE	平均値	SE	平均値	SE	平均値	SE
実験1	1995 夏期栽培	農1集団	97.95	2.71	28.77	1.04	0.00	0.00	144.06	4.34
		紅丸集団	125.97	3.33	40.23	1.26	0.00	0.00	194.92	5.13
		WB×N集団	135.04	3.39	44.56	1.45	0.00	0.00	204.07	5.16
		N×WB集団	152.25	3.69	51.82	1.61	0.00	0.00	201.56	5.24
実験2	1995 秋期栽培	農1集団	— ²⁾	—	—	—	0.00	0.00	—	—
		紅丸集団	—	—	—	—	0.00	0.00	—	—
実験3	1996 冬期栽培	農1集団	13.90	0.40	7.00	0.21	7.70	0.56	29.54	0.88
		紅丸集団	11.50	0.30	5.17	0.17	14.90	0.56	31.41	0.74
		農1集団	62.67	1.75	32.06	1.13	0.00	0.00	107.18	3.26
		農1集団	97.40	3.32	41.87	1.90	0.00	0.00	156.65	5.92
	乾燥区 標準灌水区 湿润区	農1集団	82.93	3.20	33.89	1.69	0.00	0.00	128.32	5.44
		紅丸集団	53.63	1.19	26.79	0.63	0.00	0.00	96.03	2.07
		紅丸集団	142.24	2.48	81.88	1.88	0.00	0.00	252.87	4.45
		紅丸集団	114.23	3.54	56.77	2.44	0.00	0.00	187.97	6.12

1) 根乾物重, 葉乾物重, 茎乾物重, 塊茎乾物重の和.

2) 地上部を挿し木に用いるため, 測定しなかった(第2章参照).

第6表 実生世代における根長と地上部乾物重の相関係数

	年	処理	集団	相関係数
実験1	1995	夏期栽培	農1集団	0.734**
			紅丸集団	0.623**
			WB×N集団	0.643**
			N×WB集団	0.606**
実験2	1995	冬期栽培	農1集団	0.567**
			紅丸集団	0.332**
実験3	1996	乾燥区	農1集団	0.709**
		標準灌水区	農1集団	0.643**
		湿潤区	農1集団	0.864**
		乾燥区	紅丸集団	0.703**
		標準灌水区	紅丸集団	0.531**
		湿潤区	紅丸集団	0.321**

1) **は1%水準で有意な相関関係があることを示す.

第7表 各集団の実生世代における地上部乾物重／根長比 (S/RL比, mg m^{-1}) の平均値および変動係数(CV)

	年	処理	集団	平均値	CV(%)
実験1	1995	夏期栽培	農1集団	26.61 ^{a1)}	35
			紅丸集団	21.78 ^b	39
			WB×N集団	24.74 ^a	38
			N×WB集団	21.07 ^b	38
実験2	1995	冬期栽培	農1集団	24.56 ^{a2)}	53
			紅丸集団	22.57 ^b	47
実験3	1996	乾燥区	農1集団	6.35 ^{a3)}	25
		標準灌水区	農1集団	6.96 ^b	33
		湿潤区	農1集団	9.97 ^c	61
		乾燥区	紅丸集団	6.31 ^a	26
		標準灌水区	紅丸集団	9.60 ^b	21
		湿潤区	紅丸集団	11.72 ^c	67

1) 異なる文字は, 同一栽培期の集団間に5%水準で有意な差があることを示す(t-検定).

2) 異なる文字は, 1995年の同一集団の栽培時期間に5%水準で有意な差があることを示す(t-検定).

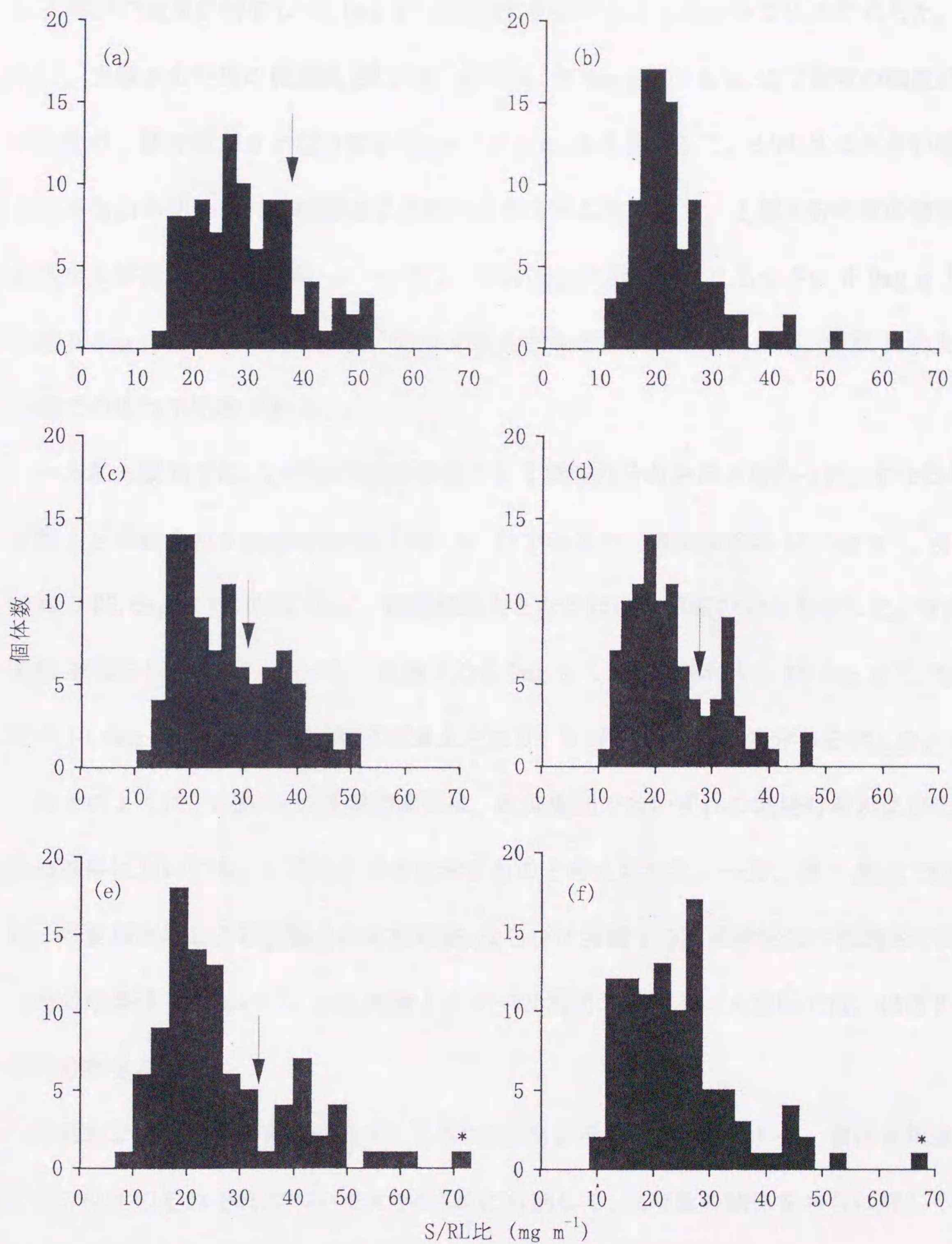
3) 異なる文字は, 同一集団の土壤水分処理間に5%水準で有意な差があることを示す(t-検定).

栽培時期は地上部と根の比率に影響を及ぼさなかったのに対して、土壤水分条件は地上部あるいは根のどちらか一方の生長により強く影響を及ぼし、地上部と根の比率を変化させると考えられた。

変動係数についてみると、実験1の4集団では各集団内で35~39%の値を示し、いずれの集団でも個体間には大きな変異が認められた。また、実験1と実験2の栽培期間で比較すると、農1集団、紅丸集団ともに冬期栽培が夏期栽培よりも大きな値を示した。さらに、実験3の土壤水分処理間で比較すると、農1集団では25~61%の値を、また紅丸集団では21~67%の値を示し、両集団ともに湿潤区での変異が最も大きかった。このように、S/RL比の変異の大きさは栽培条件によって変化した、いずれの栽培条件でも20%を超える大きな変異が存在した。また、栽培条件がS/RL比の変異に及ぼす影響は、農1集団、紅丸集団でほぼ同じであった。

S/RL比の頻度分布を集団間で比較すると、WB×N集団とN×WB集団(第4図, c, d)では、それぞれ 18.2mg m^{-1} 、 18.0mg m^{-1} のS/RL比で頻度が最大となり、集団の平均値よりも小さい側で頻度の山が認められた。さらにWB×N集団の 31.2mg m^{-1} 、N×WB集団の 28.0mg m^{-1} のS/RL比を境にして、それ以上のS/RL比で再び頻度が増加し、S/RL比の大きい側にも小さな山が認められた。したがって、両集団ともに、S/RL比の表現型変異は2頂型を示したものと考えられた。

これと同様の頻度分布が農1集団のいくつかの栽培条件で認められた。すなわち、実験1の夏期栽培では(第4図, a)、平均値よりやや小さい 25.0mg m^{-1} のS/RL比で個体の頻度が最大となった後、 37.5mg m^{-1} のS/RL比で頻度が大きく減少した。そして、それ以上のS/RL比では個体の頻度は1~4で推移し、ほぼ2頂型の分布が認められた。また、冬期栽培(第4図, e)では、平均値より小さい 17.5mg m^{-1} のS/RL比で個体の頻度が最大となる頻度の山が認められ、 35.0mg m^{-1} のS/RL比を境に、それ以上のS/RL



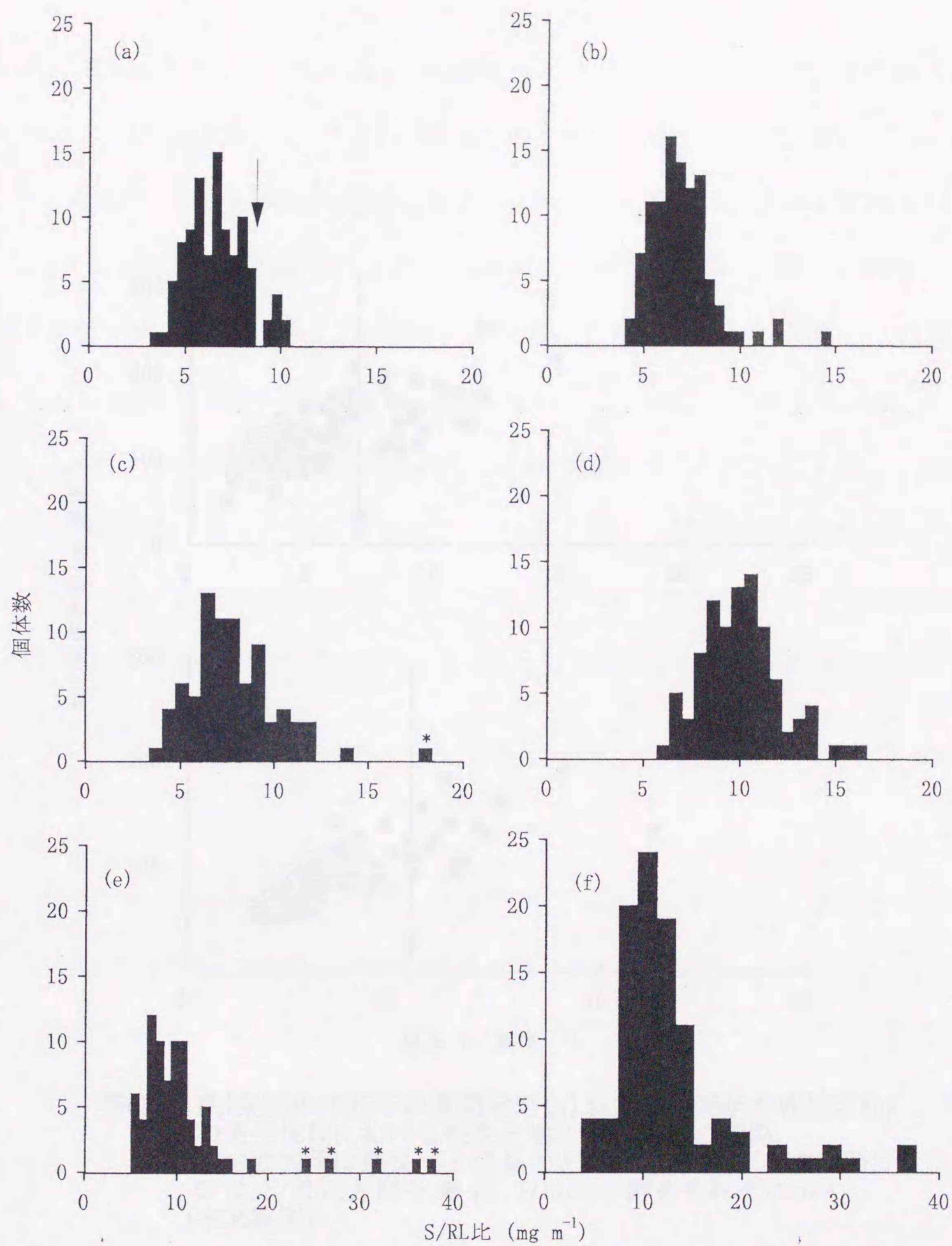
第4図 1995年の夏期栽培と冬期栽培における各集団の実生世代の地上部乾物重/根長比(S/RL比)の頻度分布.
 農1 集団の夏期栽培(a), 紅丸集団の夏期栽培(b), WB×N集団の夏期栽培(c), N×WB集団の夏期栽培(d), 農1 集団の冬期栽培(e), 紅丸集団の冬期栽培(f)をそれぞれ示す.
 矢印はS/RL比の小さい側の山と大きい側の山との境界を示す(本文参照).
 *は, 階級数の設定から除外した.

比で再び頻度が増加し 42.0mg m^{-1} の S/RL 比を中心とした小さな山が認められた。さらに、土壌水分処理の乾燥区(第5図, a)では、 6.6mg m^{-1} の S/RL 比で個体の頻度が最大となり、個体数が0となった 8.9mg m^{-1} の S/RL 比を境にして、S/RL 比の大きい側にも小さな山が認められ、明瞭な2頂型の分布を示した。なお、土壌水分処理の標準灌水区および湿潤区(第5図, c, e)では、それぞれの平均値よりも小さい 5.9mg m^{-1} および 6.8mg m^{-1} の S/RL 比で個体の頻度が最大となる山が認められたが、S/RL 比の大きい側での山は不明瞭であった。

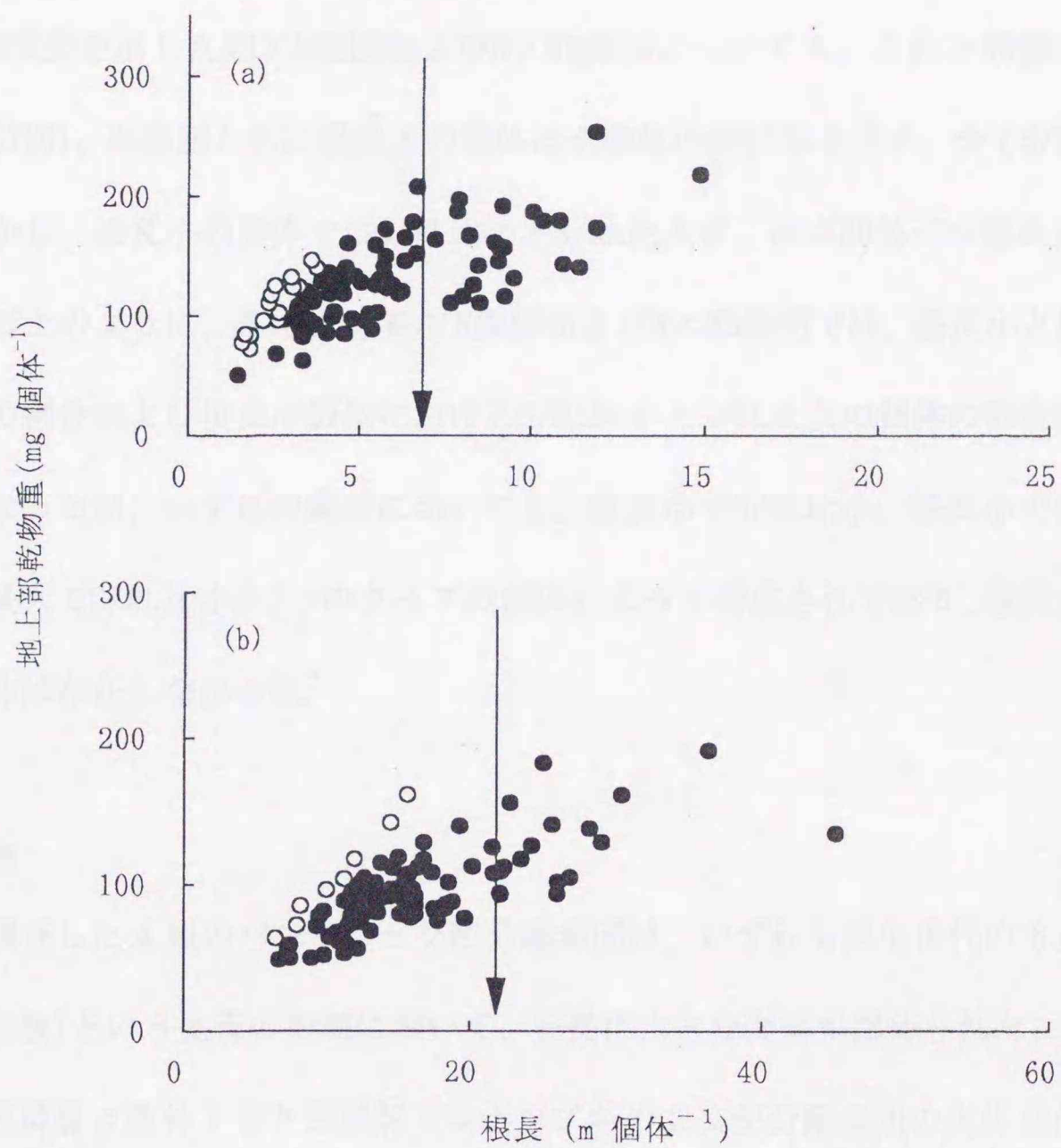
一方紅丸集団では、いずれの栽培条件でも2頂型の分布を示さなかった。すなわち、実験1と実験2の2栽培時期(第4図, b, f)でみると、夏期栽培の 18.7mg m^{-1} 、冬期栽培の 27.0mg m^{-1} の S/RL 比で、頻度が最大となるほぼ1頂型の分布を示した。また、実験3(第5図, b, d, f)でも、乾燥区の 6.0mg m^{-1} 、標準灌水区の 10.4mg m^{-1} 、湿潤区の 10.0mg m^{-1} の S/RL 比で頻度が最大となり、いずれも1頂型の分布を示した。

以上のように、S/RL 比の表現型変異は、紅丸集団ではいずれの栽培時期および土壌水分条件においても、1頂型の分布を示すものと考えられた。一方、農1集団では実験1の夏期栽培および実験2の冬期栽培、ならびに実験3の夏期栽培での乾燥区の計3つの栽培条件下において、また実験1の N×WB 集団および WB×N 集団では、ほぼ2頂型の分布を示した。

根長およびS/RL比の頻度分布が、ともに2頂型を示した集団について、個体を根長およびS/RL比のそれぞれについて大小の2群に分別して、両形質の関係をさらに詳しく検討した。すなわち、農1集団の実験1の夏期栽培および実験3の乾燥区について、それぞれの頻度分布図に基づき根長の小さい側の山(根長小)に含まれる個体と大きい側の山(根長大)に含まれる個体に、さらにS/RL比でも同様にS/RL比小の個体とS/RL比大の個体とに分別して、根長と地上部乾物重の相関図における各個体の分布を検討した(第6



第5図 乾燥区(a, b), 標準灌水区(c, d), 湿潤区(e, f)における農1集団(左図)と紅丸集団(右図)の地上部乾物重/根長(S/RL比)の頻度分布. 矢印はS/RL比の小さい側の山と大きい側の山との境界を示す(本文参照). *は, 階級数の設定から除外した.



第6図 農1集団の1995年の夏期栽培(a)および1996年の乾燥区(b)の実生世代における根長と地上部乾物重の関係.
 図中の矢印は根長小と根長大との境界を示す(本文参照).
 ○は、S/RL比大群を、●は、S/RL比小群をそれぞれ示す(本文参照).

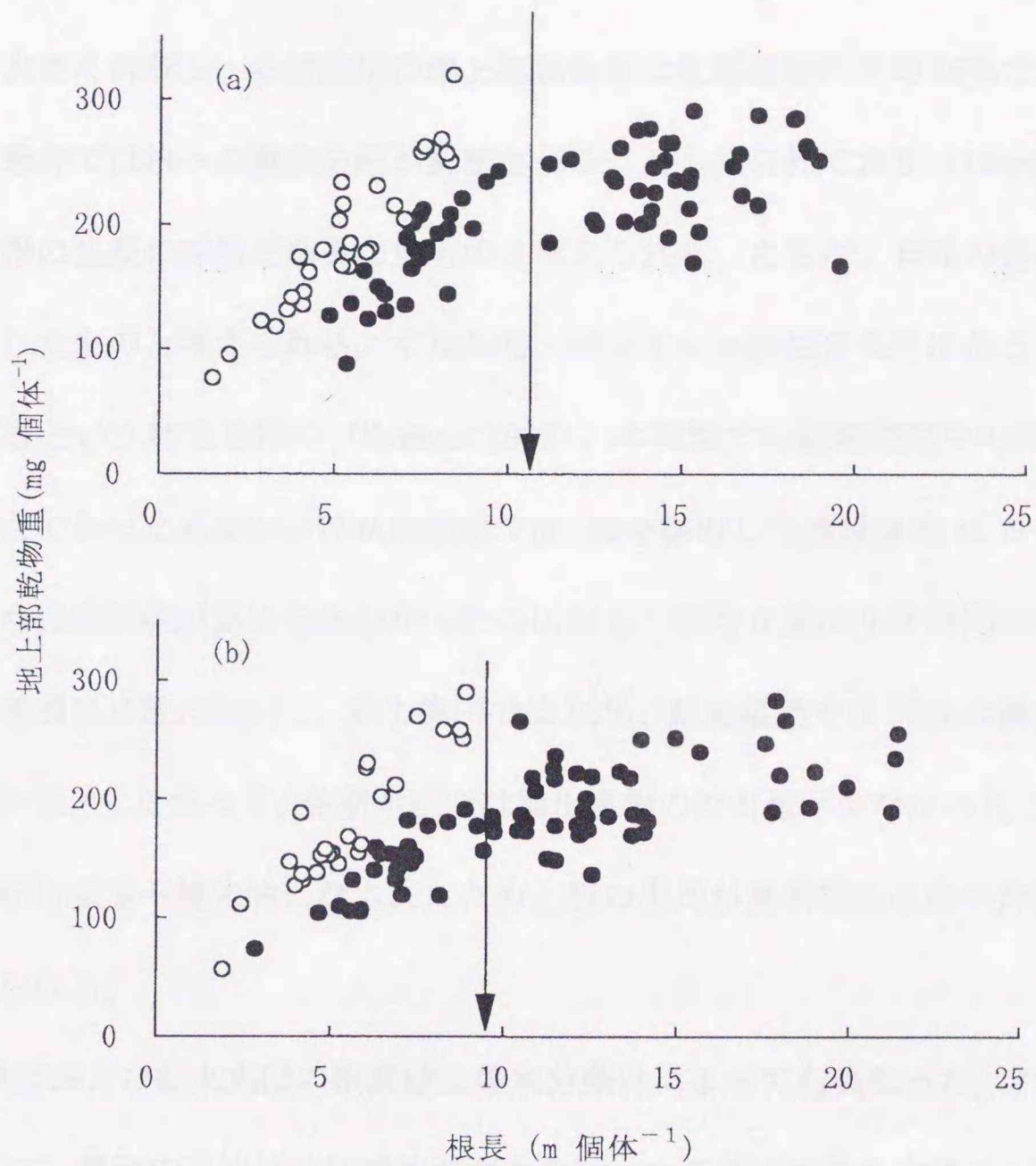
図)。両栽培条件ともに共通した傾向が認められ、全個体の約20%にあたる根長大の個体は、全てS/RL比小であった。一方、根長小の個体では80%以上がS/RL比小であったが、少数のS/RL比大の個体も認められた。また、根長およびS/RL比の頻度分布がともに2頂型を示したWB×N集団およびN×WB集団についても、これと同様の分別を行った(第7図)。両集団ともに根長大の個体は全個体の約50%を占め、全てS/RL比小であった。しかし、根長小の個体ではS/RL比小とS/RL比大が、ほぼ50%づつ認められた。

以上のように、農1集団、WB×N集団およびN×WB集団では、根長小と根長大となる個体の割合および根長小個体におけるS/RL比小とS/RL比大の個体の割合は集団によって異なったが、いずれの集団においても、根長小でS/RL比小、根長小でS/RL比大および根長大でS/RL比小の3つのタイプの個体によって構成されており、根長大でS/RL比大の個体は存在しなかった。

考察

調査した4組のバレイショ交配分離集団は、いずれも実生世代の6葉期(播種後40日前後)という生育の初期において、根長に大きな変異が認められた。Iwamaら(1998)も男爵薯×農林1号と男爵薯×コナフブキの2交配分離集団の実生世代の6葉期で、可視的に根量を分別できるほど大きな変異が生じていたと報告している。また、他の作物でも Ennos(1985)が白クローバーの交配分離集団において、発芽7日後の根長には10~110mmの大きな変異が生じていたと報告している。これらの報告は本実験の結果と同様に、交配後の遺伝的分離集団では生育初期の根長に大きな表現型変異が存在することを示している。

農1集団および紅丸集団の根長は、栽培時期によって大きく異なった。すなわち、



第7図 WB×N集団(a), N×WB集団(b)の実生世代における根長と地上部乾物重の関係.
 図中の矢印は根長小と根長大との境界を示す(本文参照).
 ○は, S/RL比大群を, ●は, S/RL比小群をそれぞれ示す(本文参照).

冬期栽培の根の生長は、両集団ともに夏期および秋期栽培に比べ全体として著しく抑制された。両栽培時期の温度条件は温室内ではほぼ一定としたため、根長の違いは日射環境を大きく反映したものと考えられる。すなわち、冬期の著しい寡照は、全体の生長量を大きく抑制し、冬期栽培の地上部乾物重は夏期栽培の平均 16% であった。また、低日射条件では根への乾物分配が抑制されることも知られており (Iwama 1988)、このことが根の生長の抑制を助長したものと考えられる。さらに、日長の違いも根の生長に影響したものと考えられる。すなわち、バレイショは短日条件になると塊茎肥大を開始するという特性を持つ (Hawkes 1992)。本実験でも栽培期間中の平均日長が 11 時間以上であった夏期および秋期栽培では、根を採取した播種後約 45 日目にいずれの個体でも塊茎形成が認められなかったのに対し、平均日長が 9.2 時間の冬期栽培では同様の播種後日数において、農 1 集団では 83%、紅丸集団では 99% の個体が塊茎を形成していた。したがって、冬期栽培では同化産物の絶対量が少なかったことに加えて、その分配も塊茎へ優先的になされたため、根の生長が夏期栽培に比べ抑制されたものと考えられる。

農 1 集団および紅丸集団の根長は土壤水分条件によっても異なった。すなわち、実験 3 において、集団の平均値は標準的な灌水を行った条件下で最も大きく、乾燥と湿潤の両条件下では 40% 程度小さかった。一般に作物が乾燥ストレスを受けると地上部に対する根量の割合が高まるが、乾燥の程度が大きくなると全体の生長量が抑制され、根量は少なくなることが知られている (Taylor 1983)。一方、水分が過剰に供給された場合には、土壤中の酸素濃度の減少 (Taylor 1983) やガス組成の変化 (Zobel 1992) により、根の生長が抑制されることが報告されている。このような結果として、乾燥と湿潤の両区で標準区に比べ根長が小さくなったものと推察する。

以上のように、栽培時期あるいは土壤水分条件によって、交配分離集団の根長の平

均値は大きく異なっていた。しかし農1集団では、根長の頻度分布が、いずれの栽培時期および土壌水分処理においても類似した結果を示した。すなわち、冬期栽培以外では小さい根長の側での大きな山とともに、大きい根長の側においても小さな山の認められる2頂型の分布を示した。また、秋期栽培以外では、根長の小さい側に個体が偏在する傾向を示した。一般に、表現型変異が異なる栽培条件下で安定して2頂型の頻度分布を示し、また値の低い側の頻度が大きい場合には、表現型変異は主として少数の主働遺伝子によって支配され、値の小さい側の特性が優性であると考えられる(松尾1978)。したがって、農1集団における実生世代の根長の表現型変異には、少数の主働遺伝子が関与しており、根長小の形質が優性であるものと推察される。これに対して、紅丸集団ではいずれの栽培条件においてもほぼ1頂型の分布を示したため、根長の表現型変異が多数の微動遺伝子のみで制御されている場合と複数の主働遺伝子で制御されている場合のいずれの可能性も考えられた。

根長と同様に S/RL 比についても、各交配分離集団の個体間には大きな変異が認められた。Iwama ら(1998)は、男爵薯×農林1号、男爵薯×コナフブキの2つの交配分離集団の実生世代で、可視的に根量を4つの階級(系統群)に分別し、地上部乾物重と根乾物重の比率が階級間で異なることを報告した。そこで、異なる栽培条件下での農1集団および紅丸集団の S/RL 比について検討したところ、栽培時期の変化は S/RL 比に影響しなかったが、土壌水分処理間に有意な差異が認められ、湿潤区での値が最も大きかった。このように、栽培条件によって S/RL 比は異なったが、農1集団の S/RL 比の表現型変異は、1995年の夏期栽培および冬期栽培、そして1996年の土壌水分処理の乾燥区において、いずれも2頂型の頻度分布を示した。このことは、根長に関与する遺伝子とは別に根への同化産物の分配に関与する遺伝子が存在することを示唆するものと思われる。

本得研究で調査したいずれの集団および栽培条件でも、根長と地上部乾物重の間には、有意な正の相関関係が認められた。これは、栄養生長期間における植物体の地上部と根の生長に関して一般的に認められることであり (Allen と Scott 1992)、根と地上部はお互いに関係性を持ちながら生長していくことを示している。しかし、根と地上部の相対的な割合を示す S/RL 比においても個体間に大きな変異が認められた。そこで、各個体の根長と地上部乾物重および S/RL 比との関係をより詳細に検討した。根長および S/RL 比の頻度分布がともに 2 頂型を示した集団について、頻度分布で認められる根長の小さい側の山 (根長小) と大きい側の山 (根長大) の個体に分別し、さらに S/RL 比でも同様に S/RL 比小と S/RL 比大の個体に分別すると、根長大の個体ではいずれも S/RL 比が小さかったのに対して、根長小の個体では、S/RL 比の小さい個体と S/RL 比の大きい個体が存在した。根の大きさは、植物体の生長量と地上部と地下部の分配率の積として示されることから、これらの集団における根長大の個体では、いずれも根に対する乾物分配割合が相対的に大きく、個体間における根長の差異は植物体全体の生長量が主として決定しているものと考えられた。一方、根長小の個体では根に対する乾物分配割合の大きい個体と小さい個体があり、個体間における根長の差異は植物体全体の生長量とともに、乾物の根へ分配特性の違いも影響しているものと考えられた。

第2章 実生世代の根長と塊茎世代の根乾物重との関係

第1章では、ポットで栽培した実生世代の根長に大きな表現型変異が認められ、また2頂型の分布を示す交配分離集団と1頂型の分布を示す交配分離集団があることを明らかにした。これらの試験では秋期栽培を除き、植物体の地上部乾物重の測定も行ったため、実生世代に根長を測定した個体を塊茎世代の試験に用いることができなかった。しかし、秋期栽培では実生世代に根長のみを測定した。地上部については挿し木して、生長を維持させ、根長を測定した各個体の塊茎を収穫した。この塊茎を種イモとして圃場栽培を行い、塊茎の増殖を計った。本章では、増殖した塊茎を種イモに用いて塊茎世代の栽培を行い、同一系統での実生世代の根長と塊茎世代での根乾物重の対応関係について調査し、実生世代での根長の選抜が塊茎世代の根乾物重に及ぼす影響を検討した。

材料および方法

供試系統の作出：試験は1995年の秋期に北海道農業試験場バレイショ育種研究室のガラス温室(昼約22/夜約17℃)で行った。農1集団と紅丸集団の計2集団を供試し、播種期、移植期および根長の調査期は前章の第1表に示したとおりである。農1集団では78個体、紅丸集団では53個体について、前章で述べた方法で根長を調査した。地上部は地際から1節目と2節目の節間で切断し、ただちに川砂を充填した育苗箱に挿し木した。育苗箱をガラス温室内の日陰に置いて発根を促した。農1集団では11月2日、紅丸集団では11月13日に小型のビニールポット(直径7cm、深さ5.5cm)に移植し、ガラス室内で栽培を継続した後、1996年2月中旬に塊茎を収穫した。

塊茎の増殖：実生世代に収穫した塊茎は、小型ポットで栽培されたため非常に小さく(直径約2cm)また少数(1系統当り2~3個)であったので、前述のバレイショ育種研究

室の圃場で栽培して増殖を計った。すなわち、1996年5月15日に畦間75cm、株間40cmの栽植密度(3.33 株 m^{-2})で、各系統を1~2個体ずつ植付けた。施肥量は10アール当りの成分量でNを8kg、 P_2O_5 を16kg、 K_2O を11kg、MgOを4kgとし、植付け直前に種イモ下部に条施した。病虫害防除等の栽培管理は、同研究室の慣行法により行い、10月上旬に塊茎を収穫した。なお、栽培中の地上部あるいは収穫後の塊茎で、何らかの病徴を示した系統は除去した。収量調査は行わなかったが、いずれの系統においても50g以上の塊茎を約10個ずつ収穫できた。

塊茎第1世代の圃場試験：試験は1997年に北海道大学農学部附属農場の精密圃場で行った。供試材料として、前年に増殖した農1集団の65系統、紅丸集団の39系統、および両集団の交配親である農林1号、紅丸、コナフブキの3品種を用いた。本研究では、本年の栽培を塊茎第1世代とした。5月1日に、畦間75cm、株間40cmの栽植密度(3.33 株 m^{-2})で各系統・品種を各6株ずつの2反復で植付けた。施肥量は10アール当りの成分量でNを7kg、 P_2O_5 を11kg、 K_2O を9kg、MgOを3kgとし、植付け直前に種イモ下部に条施した。病虫害防除等の栽培管理は、北海道大学農学部附属農場の慣行法により行った。

調査は、各系統・品種の地上部最大期および地上部が黄変後の収穫期に行った。栽培期間中に何らかの病徴を示した系統は除去したため、調査系統数は農1集団で56系統、紅丸集団で36系統であった。地上部最大期の調査は、各反復で1個体を対象に行った。まず、地際から地上部を切断し、葉と茎に分けた。次に地下部を、隣接する株との中間線までの領域内について深さ30cmまでスコップで掘り取り、根と塊茎および地下部の茎(ストロンを含む)を採取した。これを1晩水に浸した後、水道水で丁寧に洗浄し、土と夾雑物を取り除いた。その後、各器官を80℃で48時間通風乾燥させた後、乾物重を測定した。収穫期には、各反復の2株について、塊茎の生重(生収量)お

よび乾物率を測定した。

結果の解析では、塊茎乾物率から 5 を引いた値を澱粉価とし、また生収量と澱粉価の積より塊茎澱粉収量(澱粉収量)を算出した。さらに、地上部最大期および収穫期の測定形質について、各分離集団ごとに分散分析を行い、広義の遺伝率を次式(Bradshaw 1994)により算出した。

$$\text{遺伝率(\%)} = (\sigma^2_F - \sigma^2_E) / \sigma^2_F \times 100、$$

ただし、 σ^2_E は誤差分散、 σ^2_F は全分散を示す。

また、塊茎第 1 世代に調査を行った系統の維持・増殖のために、アブラムシの侵入を防ぐ網室内で各系統を栽培して、次年度の種イモとする塊茎を収穫した。

塊茎第 2 世代の圃場試験：根乾物重における塊茎第 1 世代と第 2 世代との相関関係を調査するために、1998 年に北海道大学農学部附属農場の精密圃場で塊茎第 2 世代の実験を行った。前年に調査した系統のうち、農 1 集団の 16 系統、紅丸集団の 8 系統、ならびに交配親の 3 品種を供試した。各系統・品種は 5 月 1 日に植え付けた。栽培様式、病虫害防除等の栽培管理および調査方法は塊茎第 1 世代と同一とした。

結果

1. 塊茎世代で供試した系統についての実生世代での根長および階級の設定

実生世代における各交配分離集団の根長の平均値および変動係数を第 8 表に示した。実生世代に調査した全系統について、集団間で平均値を比較すると、農 1 集団が紅丸集団よりも有意に大きな値を示した。また、変動係数は両集団ともに 20% 以上であり、特に農 1 集団は 32% の大きな値を示した。両集団ともに根長には大きな変異が認めら

第8表 実生世代における根長(m 個体⁻¹)の集団間および階級間の差異

集団	実生世代での全調査系統			塊茎第1世代での調査系統			塊茎第2世代での調査系統		
	系統数	平均値	相対値	系統数	平均値	相対値	系統数	平均値	相対値
農1集団									
階級 S	58	5.28	(100) ²⁾	50	5.24	(100)	10	4.63	(100)
階級 L	20	8.93	(168)	6	8.62	(165)	6	8.60	(183)
全体	78	6.22	[126] ³⁾	56	5.61	[111]	16	6.12	[113]
紅丸集団									
階級 S	27	4.13	(100)	18	4.30	(100)	4	4.10	(100)
階級 L	26	5.81	(142)	18	5.85	(137)	4	6.80	(166)
全体	53	4.95	[100]	36	5.07	[100]	8	5.43	[100]
有意性 ⁴⁾									
集団間		*			ns			ns	
階級間									
農1集団		*			*			*	
紅丸集団		*			*			*	

1) 変動係数(%).

2) 各集団の階級 S の平均値を100とした時の相対値を示す.

3) 紅丸集団の平均値を100とした時の相対値を示す.

4) *は5%水準で有意差があることを, nsは有意差がないことを示す(t-検定).

れたので、各集団内の根長の最小値と最大値の間を 16 の階級に分割して頻度分布図を作成した(第 8 図)。農 1 集団では 7.7m の根長で個体の頻度が大きく減少し、8.8m で再び頻度が増加する 2 頂型の分布を示した。そこで、その中間である 8.3m を境界にして、小さい根長を持つ系統群(階級 S)と大きい根長を持つ系統群(階級 L)に分別した。一方、紅丸集団は 1 頂型の分布を示した。そこで、集団の平均値(5.0m)を境界として、階級 S と階級 L を設定した。なお、両集団ともに各階級の平均値間には有意な差異が認められ、農 1 集団では階級 L は階級 S の 1.7 倍、紅丸集団では 1.4 倍であった。

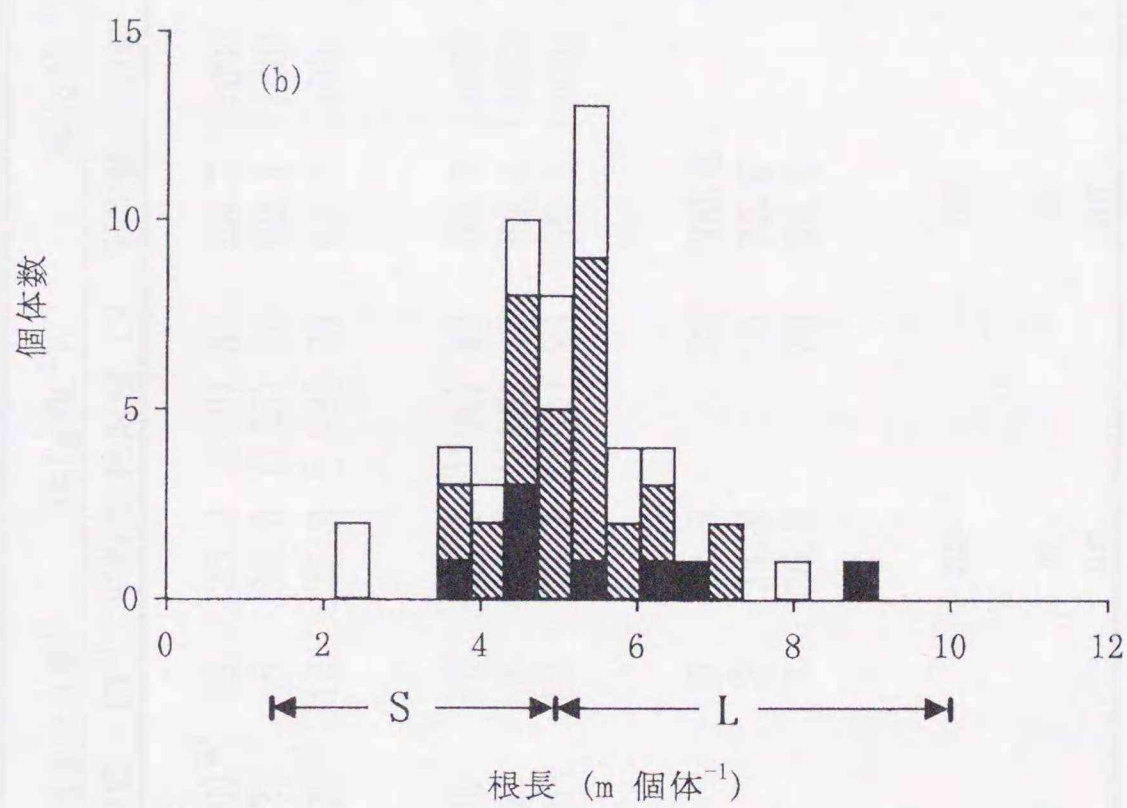
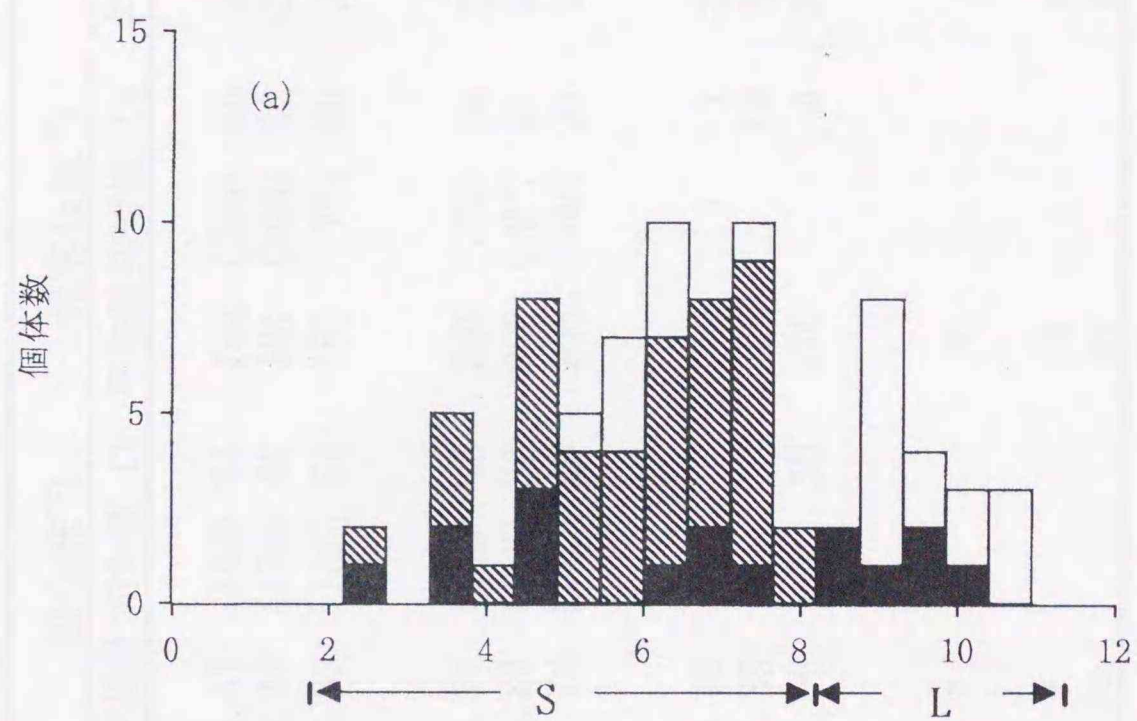
なお、病害虫による系統の除去および圃場での作業労力の限界などの理由により、塊茎第 1 世代および塊茎第 2 世代では、実生世代で根長を測定した系統の一部のみを調査の対象とした。そこで、各塊茎世代での調査系統について、それぞれ実生世代での根長の平均値を各集団および各階級について算出したところ(第 8 表)、両塊茎世代ともに集団間での有意な差異は認められなくなったが、農 1 集団の方が紅丸集団より大きい傾向には変化がなかった。また、各集団での各階級の平均値は、両集団ともに実生世代での全調査系統と類似した値が得られ、階級間にはいずれも有意な差異が認められた。これらのことより、塊茎各世代で調査に用いた系統は、実生世代で設定した階級に含まれる系統を代表した系統であると判断した。

2. 実生世代での根長選抜が塊茎世代の根乾物重に及ぼす影響

1) 塊茎第 1 世代における諸形質の集団間および階級間の差異

a) 地上部最大期

第 9 表に塊茎第 1 世代における測定形質の各集団および各階級ごとの平均値を示した。集団間で比較すると、根乾物重では農 1 集団が、塊茎乾物重では紅丸集団が有意に大きかった。特に根乾物重では集団間の差異が大きく、農 1 集団は紅丸集団との対



第8図 実生世代の6葉期における農1集団(a)および紅丸集団(b)の根長の頻度分布.
 ◻は実生世代での全調査系統を, ◻は塊茎第1世代での調査系統を, ◼は塊茎第2世代での調査系統をそれぞれ示す.

第9表 塊茎第1世代の地上部最大期まで日数および地上部最大期における測定形質(乾物重)の集団間および階級間の差異

集団	地上部最大期まで日数 ¹⁾			葉(g株 ⁻¹)			茎(g株 ⁻¹)			根(g株 ⁻¹)			塊茎(g株 ⁻¹)			全体(g株 ⁻¹)		
	平均値	相対値	CV ²⁾	平均値	相対値	CV	平均値	相対値	CV	平均値	相対値	CV	平均値	相対値	CV	平均値	相対値	CV
農1集団																		
階級S	82.5	(100) ³⁾	13	25.2	(100)	35	58.7	(100)	51	2.67	(100)	51	152	(100)	40	239	(100)	33
階級L	84.7	(102)	5	31.6	(125)	26	82.1	(140)	35	4.18	(156)	40	161	(106)	32	279	(117)	17
全体	82.7	[93] ⁴⁾	12	25.9	[92]	34	61.2	[109]	50	2.83	[156]	51	153	[75]	40	243	[84]	32
紅丸集団																		
階級S	87.6	(100)	12	26.1	(100)	42	53.7	(100)	54	1.71	(100)	45	207	(100)	34	288	(100)	31
階級L	90.1	(102)	8	30.1	(115)	27	58.4	(109)	39	1.87	(112)	36	200	(97)	21	290	(101)	18
全体	88.9	[100]	10	28.1	[100]	35	56.1	[100]	45	1.78	[100]	40	203	[100]	28	289	[100]	25
交配親(n=2)																		
農林1号	86.0		0	42.5		22	100.5		37	4.12		17	208		1	355		14
紅丸	96.0		2	34.8		6	72.6		6	2.35		10	206		10	316		9
コナフブキ	90.5		1	26.3		20	54.5		13	1.60		30	270		0	353		4
有意性 ⁵⁾																		
集団間	*			ns			ns			*			*			*		
階級間																		
農1集団	ns			*			*			*			ns			ns		
紅丸集団	ns			ns			ns			ns			ns			ns		

1) 萌芽期からの日数.

2) 変動係数(%).

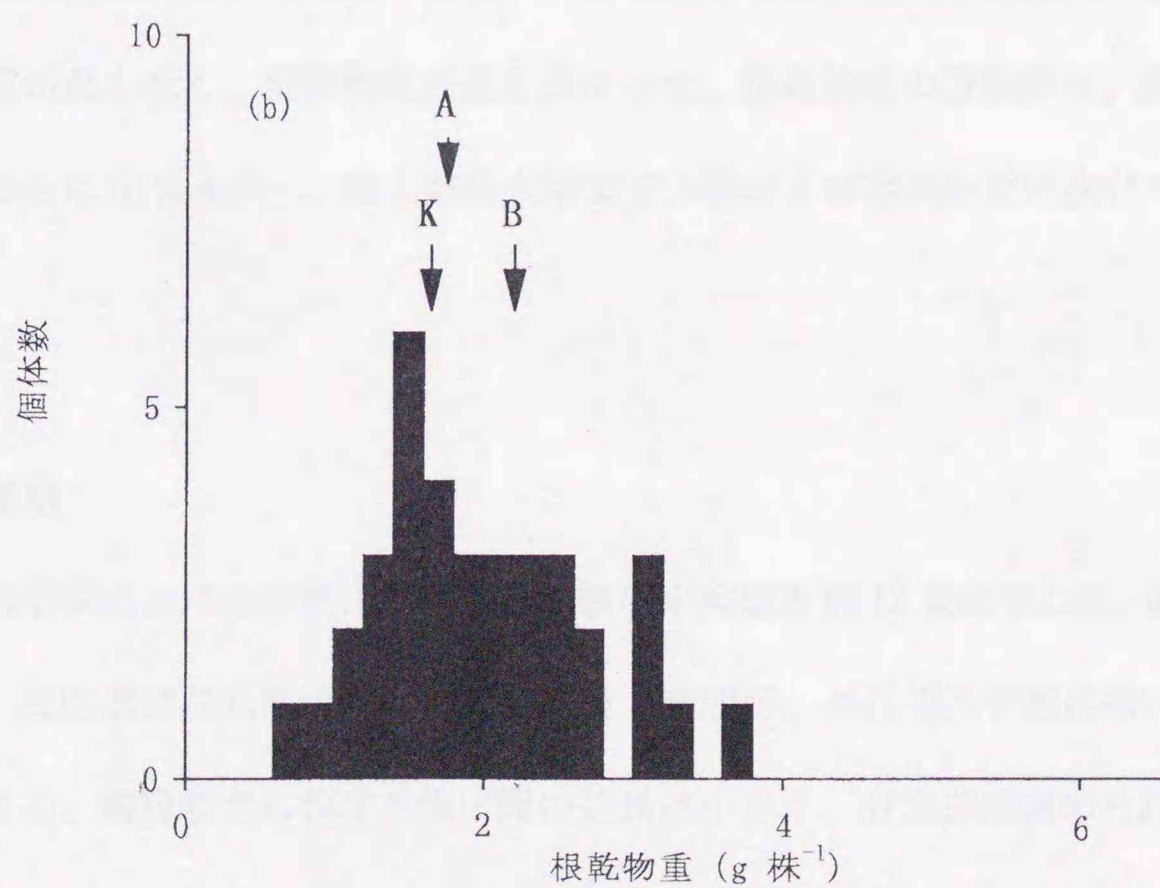
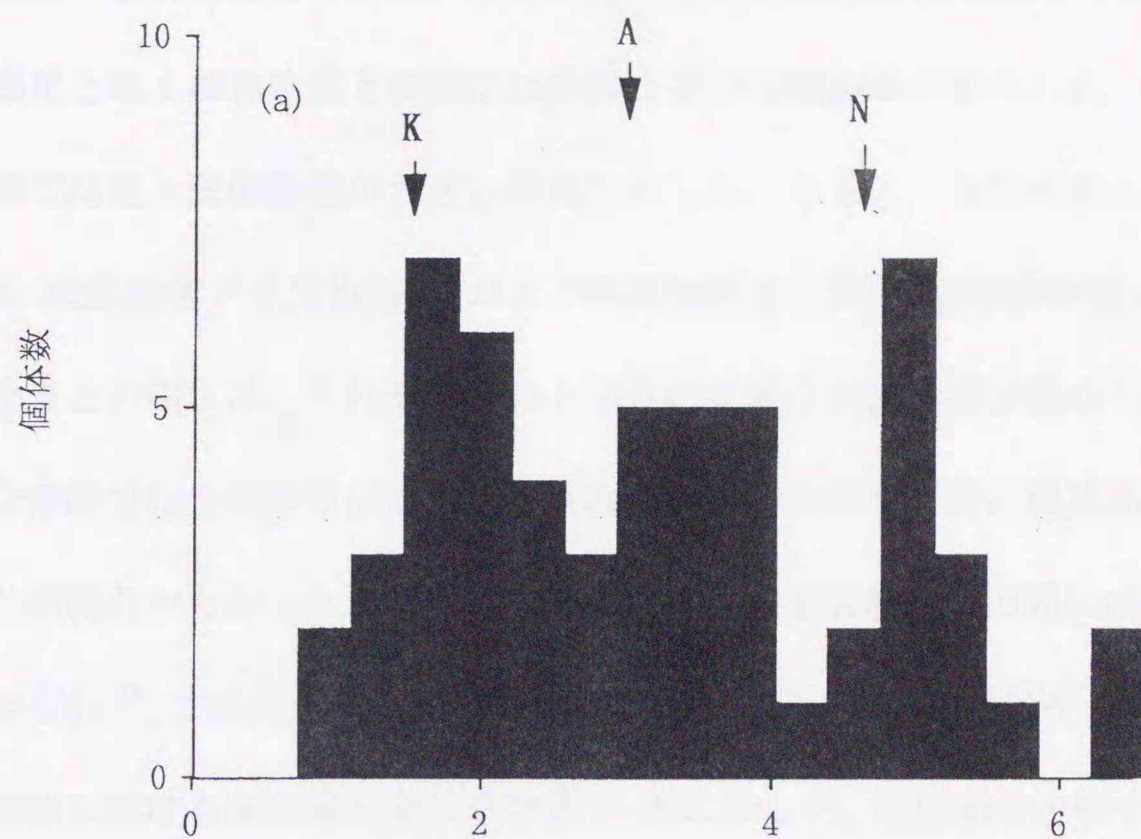
3) 各集団の階級Sの平均値を100とした時の相対値を示す.

4) 紅丸集団の平均値を100とした時の相対値を示す.

5) *は5%水準で有意差があることを, nsは有意差がないことを示す (t-検定).

比で 1.6 倍大きな値を示した。一方、葉乾物重と茎乾物重では、集団間に有意な差異が認められなかった。階級間で比較すると、農 1 集団では葉乾物重、茎乾物重および根乾物重は、いずれも階級 S に比べて階級 L の方が有意に大きかった。階級 S に対する階級 L の比率は、葉乾物重で 1.3 倍、茎乾物重で 1.4 倍、根乾物重で 1.6 倍を示し、根乾物重の差異が最も大きかった。なお、塊茎乾物重では階級間に有意な差異が認められなかった。一方紅丸集団では、いずれの形質においても階級間に有意な差異は認められなかったが、葉乾物重、茎乾物重および根乾物重はいずれも階級 L の方が階級 S に比べ 1.1~1.2 倍大きい傾向を示した。

各集団での根乾物重について、実生世代の根長と同様に根乾物重の最小値と最大値の間を 16 の階級に分割して頻度分布図を作成した(第 9 図)。農 1 集団では、4.0g の根乾物重を境界にして 2 頂型の分布を示した。境界の根乾物重より小さい系統群では 1.6g の根乾物重で系統の頻度が最大となり、この値は花粉親のコナフブキの根乾物重とほぼ等しかった。また、境界の根乾物重より大きい系統群では、母親の農林 1 号の根乾物重とほぼ等しい 4.5g で頻度が最大となった。集団の根乾物重の平均値は交配親の根乾物重の平均値と等しく、全系統の 27% は根乾物重の大きな親(農林 1 号)よりも大きな根乾物重を示した。また、実生世代に階級 L の系統の 67% が農林 1 号よりも大きな根乾物重を示したのに対し、階級 S の系統では 22% しか農林 1 号よりも大きな根乾物重を示さなかった。一方、紅丸集団では、1.4g の根乾物重で頻度が最大となり、実生世代の根長と同様にほぼ 1 頂型の分布を示した。しかし、頻度が最大となった根乾物重は、小さい根乾物重の側にやや偏り、集団の平均値は根乾物重の小さな親であるコナフブキに類似した値を示した。なお、全系統の 22% は根乾物重の大きな親(紅丸)よりも大きな根乾物重を示した。また、実生世代の階級 L および階級 S の系統のそれぞれ 22% が紅丸よりも大きな根乾物重を示した。



第9図 塊茎第1世代の地上部最大期における農1集団(a)および紅丸集団(b)の根乾物重の頻度分布。
 図中の矢印は、交配親であるコナフブキ(K), 農林1号(N), 紅丸(B)およびそれぞれの集団の平均値(A)を示す。

各集団の根乾物重とその他の諸形質との相関係数を第 10 表に示した。両集団ともに、根乾物重と地上部乾物重との間には有意な正の相関関係が認められ、根乾物重の大きな系統では地上部乾物重が大きい傾向を示した。さらに、全乾物重に対する根乾物重の割合(根乾物重/全乾物重比)および塊茎乾物重の割合(塊茎乾物重/全乾物重比)と根乾物重との間には、それぞれ正および負の有意な相関関係が認められ、根乾物重の大きな系統では全乾物重に対する根乾物重の割合が高く、逆に塊茎乾物重の割合が低いことが明らかとなった。しかし、根乾物重と塊茎乾物重との間には有意な相関関係は認められず、このため根乾物重と全乾物重との間の相関係数はやや低い値となった。

各集団における諸形質の遺伝率を第 11 表に示した。集団間で比較すると、いずれの形質でも集団間の差異は比較的小さく、類似した遺伝率を示した。形質間で比較すると、地上部最大期まで日数の遺伝率が最も高かった。また各器官別の遺伝率では、葉乾物重が最も低く、茎乾物重が最も高かった。根乾物重の遺伝率は、農 1 集団、紅丸集団ともに 61%を示し、地上部最大期まで日数および茎乾物重に次いで高い値を示した。

b) 収穫期

収量形質における各集団および各階級の平均値を第 12 表に示した。集団間で比較すると、生収量は紅丸集団が、澱粉価は農 1 集団が、それぞれ有意に高い値を示した。このため、澱粉収量における集団間の差異は小さく、有意差は認められなかった。階級間で比較すると、いずれの形質でも有意な差異は認められなかった。しかし、農 1 集団では全ての形質において、また紅丸集団では澱粉価以外の形質において、いずれも階級 L が階級 S に比べ大きい傾向を示した。

地上部最大期の根乾物重と収穫期の収量形質との関係をみると(第 13 表)、両集団と

第10表 塊茎第1世代の地上部最大期における根乾物重とその他の諸形質との相関係数

調査形質	農1集団(n=56)	紅丸集団(n=36)
葉乾物重	0.676 *** ¹⁾	0.658 ***
茎乾物重	0.787 ***	0.793 ***
地上部乾物重	0.792 ***	0.821 ***
塊茎乾物重	-0.131 ns	0.037 ns
全乾物重	0.304 *	0.404 **
根乾物重/全乾物重	0.860 ***	0.794 ***
塊茎乾物重/全乾物重	-0.832 ***	-0.745 ***
地上部最大期まで日数 ²⁾	0.422 **	0.192 ns

1) *, **, ***はそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意な相関関係があることを, nsは有意な相関関係がないことを示す.

2) 萌芽期からの日数.

第11表 塊茎第1世代の地上部最大期における諸形質の遺伝率(%)

調査形質	農1集団	紅丸集団
葉乾物重	53.6	57.4
茎乾物重	69.7	74.4
地上部乾物重	66.0	69.5
根乾物重	61.0	61.3
塊茎乾物重	62.4	57.7
全乾物重	59.0	58.6
根乾物重/全乾物重	66.6	75.8
塊茎乾物重/全乾物重	67.5	78.8
地上部最大期まで日数 ¹⁾	93.3	93.3

1) 萌芽期からの日数.

第12表 塊茎第1世代の収穫期における収量形質の集団間および階級間の差異

集団	黄変期まで日数 ¹⁾		澱粉収量 (g株 ⁻¹)		生収量 (g株 ⁻¹)		澱粉価 (%)		
	平均値	相対値	CV ²⁾	平均値	相対値	CV	平均値	相対値	CV
農1集団									
階級 S	115.9	(100) ³⁾	11	200	(100)	24	1054	(100)	20
階級 L	117.0	(101)	11	224	(112)	22	1125	(107)	27
全体	116.0	[100] ⁴⁾	11	203	[92]	24	1061	[83]	21
紅丸集団									
階級 S	114.6	(100)	10	208	(100)	35	1203	(100)	29
階級 L	116.6	(102)	11	233	(112)	32	1367	(114)	23
全体	115.6	[100]	10	221	[100]	33	1285	[100]	26
交配親 (n=2)									
農林1号	117.0		0	278		27	1483		15
紅丸	118.0		2	229		21	1456		17
コナフブキ	115.5		3	257		0	1088		2
有意性 ⁵⁾									
集団間	ns			ns			*		*
階級間									
農1集団	ns			ns			ns		ns
紅丸集団	ns			ns			ns		ns

1) 萌芽期からの日数.

2) 変動係数 (%).

3) 各集団の階級 S の平均値を100とした時の相対値を示す.

4) 紅丸集団の平均値を100とした時の相対値を示す.

5) *は5%水準で有意差があることを, nsは有意差がないことを示す (t-検定).

第13表 塊茎第1世代の地上部最大期における根乾物重と収穫期の収量形質との相関係数

収量形質	農1集団 (n=56)	紅丸集団 (n=36)
澱粉収量	0.444 *** ¹⁾	0.562 ***
生収量	0.410 **	0.541 ***
澱粉価	0.190 ns	0.196 ns
黄変期まで日数 ²⁾	0.602 ***	0.487 ***

1) **, ***はそれぞれ1%, 0.1%水準で有意な相関関係があることを, nsは有意な相関関係がないことを示す.

2) 萌芽期からの日数.

第14表 塊茎第1世代の収穫期における収量形質の遺伝率 (%)

収量形質	農1集団	紅丸集団
澱粉収量	65.1	64.1
生収量	56.1	59.5
澱粉価	52.4	74.9
黄変期まで日数 ¹⁾	68.8	67.5

1) 萌芽期からの日数.

もに澱粉収量、生収量および黄変期まで日数と根乾物重との間にはいずれも有意な正の相関関係が認められた。したがって、根乾物重の大きい系統では生収量が大きく、このため澱粉収量も大きくなったものと推察できる。

収量形質の遺伝率は(第14表)、農1集団では52%~69%、紅丸集団では60%~75%を示し、地上部最大期の諸形質(第11表)と同程度の高い値を示した。澱粉価の遺伝率は農1集団が52%であったのに対して、紅丸集団では75%であり、集団間での差異が大きかった。しかし、それ以外の形質は両集団間で類似した値を示した。また、両集団ともに生収量の遺伝率が最も低かった。

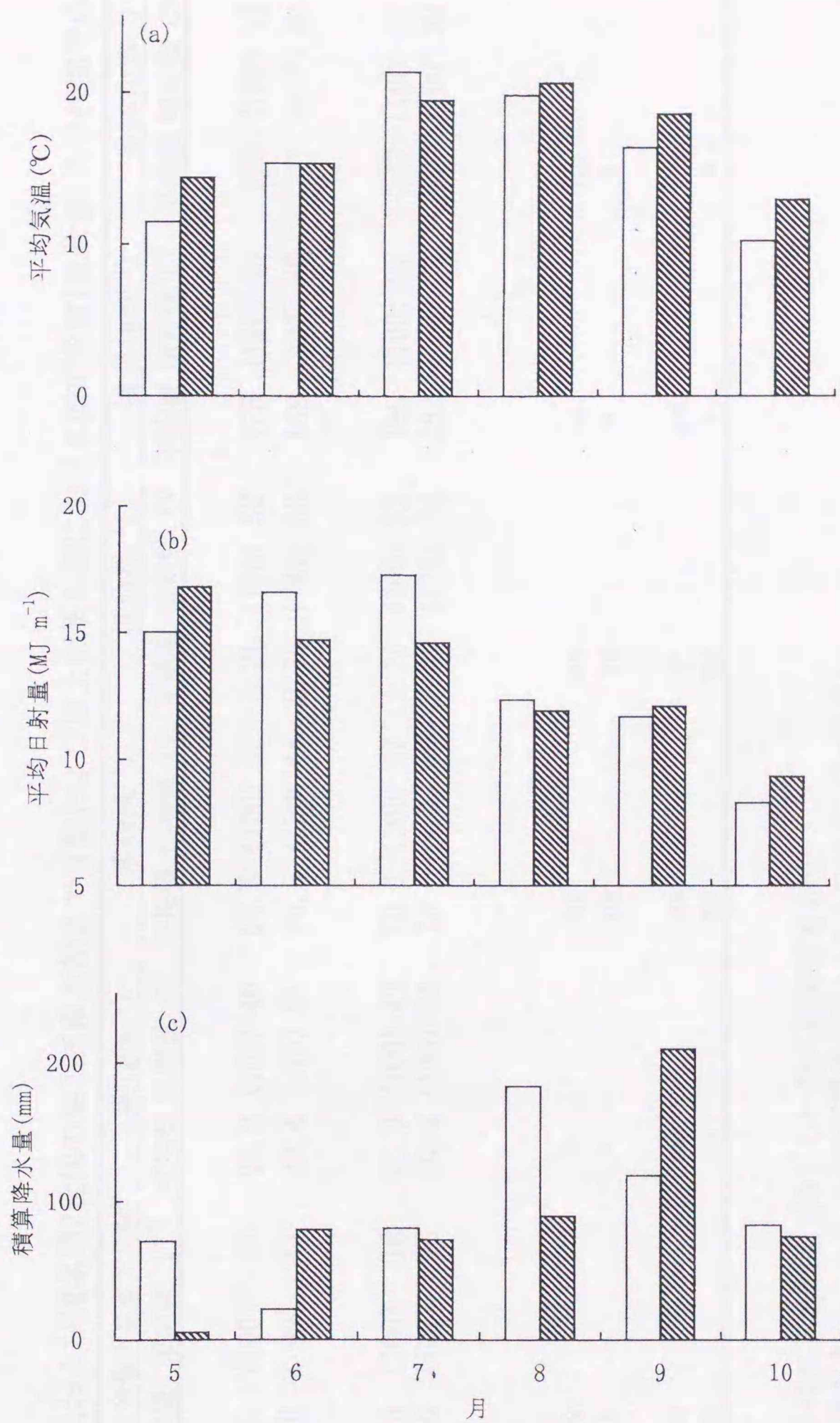
2) 塊茎世代における測定形質の年次間相関

a) 実験年における気象条件の比較

塊茎第1世代(1997年)および第2世代(1998年)の月別の平均気温、平均日射量および積算降水量の推移を第10図に示した。両世代の気象条件を比較すると、平均気温が最も高かった月は、塊茎第1世代では7月であったのに対して、塊茎第2世代では8月であった。平均日射量は、塊茎第1世代では5月に最高となり、その後はほぼ月ごとに減少したが、塊茎第2世代では7月まで増加を続けた後に減少した。積算降水量は、塊茎第1世代では8月に、塊茎第2世代では9月に最大となった。また、塊茎第2世代では塊茎第1世代に比べ、6月と9月で降水量が多く、反対に5月と8月の降水量が少なかった。

b) 地上部最大期

各集団の塊茎第1世代と塊茎第2世代における測定形質の平均値を第15表に示した。それぞれの集団について平均値を世代間で比較すると、両集団ともに塊茎第2世代の



第10図 塊茎世代における栽培期間中の月別の平均気温 (a), 平均日射量 (b) および積算降水量 (c) の推移.
□ は, 塊茎第1世代を, ▨ は塊茎第2世代をそれぞれ示す.

第15表 塊茎第1世代および塊茎第2世代の地上部最大期まで日数および地上部最大期における測定形質(乾物重)の世代間での差異

	地上部最大期まで日数 ¹⁾		葉(g株 ⁻¹)		茎(g株 ⁻¹)		根(g株 ⁻¹)		塊茎(g株 ⁻¹)		全体(g株 ⁻¹)	
	平均値	相対値	CV ²⁾	平均値	相対値	CV	平均値	相対値	CV	平均値	相対値	CV
農1集団												
塊茎第1世代	81	(100) ³⁾	11	28.3	(100)	40	63.6	(100)	52	3.21	(100)	52
塊茎第2世代	80	(99)	11	49.4	(175)	31	76.6	(120)	44	2.79	(87)	52
紅丸集団												
塊茎第1世代	88	(100)	16	25.9	(100)	47	50.4	(100)	67	1.70	(100)	52
塊茎第2世代	90	(102)	16	50.4	(195)	54	76.1	(151)	65	2.09	(123)	74
有意性 ⁴⁾												
世代間												
農1集団	ns			*			ns			ns		ns
紅丸集団	ns			*			ns			*		*
集団間												
塊茎第1世代	ns			ns			ns			ns		ns
塊茎第2世代	ns			ns			ns			*		*

1) 萌芽期からの日数.

2) 変動係数(%).

3) 各集団の塊茎第1世代の平均値を100とした時の相対値を示す.

4) *は5%水準で有意差があることを, nsは有意差がないことを示す (t-検定).

葉乾物重は、塊茎第1世代よりも有意に大きかった。一方、茎乾物重および根乾物重は、両集団ともに世代間で有意な差異が認められなかった。各塊茎世代について平均値を集団間で比較すると、地上部最大期まで日数、葉乾物重および茎乾物重は、両世代ともに有意な差異が認められなかった。しかし根乾物重は、塊茎第1世代では農1集団が紅丸集団よりも有意に大きかった。塊茎第2世代では、集団間に有意な差異は認められなかったが、農1集団が紅丸集団よりも1.3倍大きい傾向を示した。

各集団の塊茎第2世代における根乾物重とその他の形質との相関係数を第16表に示した。両集団ともに、根乾物重と地上部乾物重および根乾物重/全乾物重比との間には有意な正の相関関係が認められ、塊茎第1世代と同様に(第10表)、根乾物重の大きな系統では地上部乾物重が大きく、全乾物重に対する根乾物重の割合が高い傾向を示した。また、両集団ともに根乾物重と塊茎乾物重との間には有意な相関関係は認められず、農1集団では根乾物重と全乾物重との間にも有意な相関関係が認められなかった。

諸形質における塊茎世代間の相関係数を第17表に示した。地上部形質についてみると、両集団ともに茎乾物重では有意な相関関係が認められなかったが、葉乾物重では有意な高い相関関係を示した。その結果、葉と茎を合算した地上部乾物重では世代間に有意な相関関係が認められた。根乾物重の相関係数は、農1集団では0.823**、紅丸集団では0.880**を示し、それぞれの集団の地上部乾物重と同程度かそれ以上の高い値を示した。また、両集団ともに根乾物重/全乾物重比の相関係数は0.8以上であり、世代間には有意な高い相関関係が認められた。

c) 収穫期

各集団の塊茎第1世代および塊茎第2世代における収量形質の平均値を第18表に示

第16表 塊茎第2世代の地上部最大期における根乾物重とその他の諸形質との相関係数

調査形質	農1集団(n=16)	紅丸集団(n=8)
葉乾物重	0.554* ¹⁾	0.898**
茎乾物重	0.885**	0.848**
地上部乾物重	0.835**	0.882**
塊茎乾物重	0.143ns	0.212ns
全乾物重	0.671**	0.632ns
根乾物重/全乾物重	0.940**	0.918**
塊茎乾物重/全乾物重	-0.369ns	-0.865**
地上部最大期まで日数 ²⁾	0.424ns	0.161ns

1)*, **は, それぞれ5%, 1%水準で有意な相関関係があることを, nsは有意な相関関係がないことを示す.

2) 萌芽期からの日数.

第17表 地上部最大期の諸形質における塊茎世代間の相関係数

調査形質	農1集団(n=16)	紅丸集団(n=8)
葉乾物重	0.804** ¹⁾	0.928**
茎乾物重	0.307ns	0.774ns
地上部乾物重	0.690**	0.897**
根乾物重	0.823**	0.880**
塊茎乾物重	0.260ns	0.821*
全乾物重	0.296ns	0.806*
根乾物重/全乾物重	0.855**	0.840**
塊茎乾物重/全乾物重	0.455ns	0.976**
地上部最大期まで日数 ²⁾	0.894**	0.962**

1)*, **は, それぞれ5%, 1%水準で有意な相関関係があることを, nsは有意な相関関係がないことを示す.

2) 萌芽期からの日数.

第18表 塊茎第1世代および塊茎第2世代における収穫期の収量形質の世代間での差異

	黄変期まで日数 ¹⁾		澱粉収量(g株 ⁻¹)		生収量(g株 ⁻¹)		澱粉価(%)	
	平均値	相対値	CV ²⁾	平均値	相対値	CV	平均値	相対値
農1集団								
塊茎第1世代	114	(100) ³⁾	14	217	(100)	22	1123	(100)
塊茎第2世代	140	(123)	10	165	(76)	35	1000	(89)
紅丸集団								
塊茎第1世代	119	(100) ³⁾	10	245	(100)	39	1383	(100)
塊茎第2世代	135	(113)	9	255	(104)	43	1391	(101)
有意性 ⁴⁾								
世代間								
農1集団	*			*			ns	*
紅丸集団	*			ns			ns	ns
集団間								
塊茎第1世代	ns			ns			ns	ns
塊茎第2世代	ns			*			ns	ns

1) 萌芽期からの日数.

2) 変動係数(%).

3) 各集団の塊茎第1世代の平均値を100とした時の相対値を示す.

4) *は5%水準で有意差があることを, nsは有意差がないことを示す (t-検定).

した。平均値をそれぞれの集団の世代間で比較すると、両集団ともに黄変期まで日数は、塊茎第2世代が塊茎第1世代よりも有意に大きな値を示した。紅丸集団では澱粉収量、生収量および澱粉価は、いずれも世代間に有意な差異が認められなかった。農1集団では、生収量には世代間で有意な差異が認められなかったが、澱粉価では塊茎第1世代が塊茎第2世代よりも有意に高かった。その結果、澱粉収量では世代間に有意な差異が認められ、塊茎第1世代が塊茎第2世代よりも大きかった。各塊茎世代の集団間で比較すると、塊茎第1世代ではいずれの収量形質においても集団間に有意な差異は認められなかった。一方塊茎第2世代では、紅丸集団の澱粉収量が農1集団よりも有意に大きかった。これは、生収量および澱粉価には集団間で有意な差異は認められなかったが、両形質がともに紅丸集団が農1集団よりも大きい傾向を示したためと考えられる。

各集団の塊茎第2世代における根乾物重と収穫期の収量形質との相関係数を第19表に示した。両集団ともに根乾物重と澱粉価との間には、塊茎第1世代と同様に(第13表)、有意な相関関係が認められなかった。また、澱粉収量および生収量と根乾物重との間にも、塊茎第1世代とは異なり有意な相関関係が認められなかった。

収量形質における塊茎世代間の相関係数を第20表に示した。農1集団では、澱粉収量、生収量、澱粉価のいずれの収量形質においても、世代間には有意な相関関係が認められなかった。一方紅丸集団では、澱粉収量および生収量には世代間で有意な相関関係は認められなかったが、澱粉価では有意な相関関係が認められた。

考察

塊茎第1世代での根乾物重の変異は、農1集団が紅丸集団よりも大きかった。両集団は花粉親が共通であり、農1集団の母親である農林1号は紅丸集団の母親の紅丸よ

第19表 塊茎第2世代の地上部最大期における根乾物重と収穫期の
収量形質との相関係数

収量形質	農1集団(n=16)	紅丸集団(n=8)
澱粉収量	0.071ns ¹⁾	-0.320ns
生収量	0.173ns	-0.378ns
澱粉価	0.010ns	0.206ns
黄変期まで日数 ²⁾	0.644**	0.479ns

1) *, **は、それぞれ5%, 1%水準で有意な相関関係があることを、nsは有意な相関関係がないことを示す。

2) 萌芽期からの日数。

第20表 収穫期の収量形質における塊茎世代間の相関係数

収量形質	農1集団(n=16)	紅丸集団(n=8)
澱粉収量	-0.120ns ¹⁾	0.137ns
生収量	0.024ns	0.051ns
澱粉価	-0.017ns	0.754*
黄変期まで日数 ²⁾	0.783**	0.600ns

1) *, **は、それぞれ5%, 1%水準で有意な相関関係があることを、nsは有意な相関関係がないことを示す。

2) 萌芽期からの日数。

りも根乾物重が大きかった。したがって、根乾物重の大きい交配親を用いることによって、塊茎世代における集団の根乾物重の変異が拡大すると考えられる。また、両集団ともに根乾物重の大きい交配親(農林1号あるいは紅丸)よりも大きな根乾物重を持つ系統が、それぞれ約25%得られた。これは、交配親を超える根乾物重の系統を交配によって新たに作出できることを示している。これらのことより、根乾物重の大きい交配親を用いることは、根乾物重の大きい系統を作出するうえで優れていると考えられる。バレイショの近縁野生種である *Solanum phureja* や *Solanum microdontum* の根量は、我が国の栽培品種中で最も根量が多い農林1号よりさらに2倍以上も大きいことが報告されている(Iwama と Nishibe 1989)。また Iwama ら(1999)は、男爵薯×コナフブキの交配分離集団を用いて、コナフブキよりも根量が2倍程度大きい IWA 系統を育成した。これらの近縁野生種や IWA 系統を交配親に用いることにより、本研究で用いた2集団よりも集団内の根量の変異を拡大できるだけでなく、これらの系統よりも根量の大きな品種を作出することが可能であると考えられる。

根形質の遺伝的差異の環境に対する安定性を判定するために、本研究では塊茎第1世代での遺伝率および塊茎第1世代と第2世代との世代間の相関係数の2つの指標を算出した。塊茎第1世代の根乾物重の遺伝率は両集団とも61%を示した。これまでバレイショの根形質に関しては遺伝率が全く報告されていないが、Ekanayake ら(1985)は圃場で栽培したイネについて、根長密度で44~77%、根乾物重で56~92%の遺伝率を報告している。また、インゲンマメの根乾物重では69~90%(Fawole 1982a, b)、エンドウマメの根乾物重では77~88%(Saleh 1986 O'Tool と Bland 1987 より引用)の遺伝率が報告されている。本研究で得られた遺伝率は、他の作物で報告されたものと類似した値といえる。また本研究での根乾物重の遺伝率は、地上部最大期の葉乾物重、茎乾物重および塊茎乾物重、ならびに収穫期の塊茎の生収量、澱粉価および澱粉収量

の遺伝率と同程度の高い値であった。もう一つの指標である世代間の相関関係についてみると、塊茎第1世代と塊茎第2世代での気象条件、特に降水量は著しく異なったが、根乾物重の塊茎世代間での相関係数は、両集団ともに0.8以上であり、地上部乾物重と同程度の高い値を示した。これに対して、ほとんどの収量形質は両集団ともに、世代間に有意な相関関係が認められなかった。以上の2つの指標を総合して判断すると、地上部乾物重と同様に根乾物重の遺伝的差異は、収量形質の遺伝的差異に比べ、栽培期間中の環境の変動による影響が相対的に小さく、初期世代に選抜することが可能であると考えられた。

農1集団、紅丸集団のいずれにおいても、各塊茎世代で根乾物重と地上部乾物重の間には有意な高い正の相関関係が認められた。したがって、根乾物重の大きな系統は地上部乾物重が大きいと考えられる。しかし、塊茎乾物重を含めた全乾物重と根乾物重との間では、いずれの世代および集団でも相関係数がやや低くなり、農1集団の塊茎第2世代では有意な相関関係が認められなかった。これに対して、器官別割合を示す根乾物重/全乾物重比と根乾物重との間には、いずれの世代および集団においても有意な高い正の相関関係が認められた。すなわち、根乾物重の大きな系統では全乾物重に対する根乾物重の割合が高かったといえる。Iwamaら(1981b)がバレイショの交配分離集団268系統を用いて行った試験でも、根乾物重と全乾物重および根乾物重/全乾物重比との間に本研究と同様の相関関係が得られており、根乾物重とこれらの形質との間に認められる関係性はバレイショでは一般的なものであると考えられる。したがって、バレイショの塊茎世代における根乾物重は、植物体全体の生長よりはむしろ、地上部と地下部の同化産物の分配率によって主として決定されているものと考えられる。

実生世代の根長と塊茎第1世代での根乾物重との関係について検討すると、本研究

で用いた 2 集団では異なる結果を示した。すなわち、実生世代の根長の表現型変異が 2 頂型を示した農 1 集団では実生世代での根長が大きかった階級 L の系統は根長の小さかった階級 S の系統に比べ、塊茎世代での根乾物重の平均値が有意に大きかった。また、階級 L の 67% が塊茎世代において交配親よりも大きな根乾物重を示したが、階級 S の系統では 22% しかなかった。したがって、農 1 集団では塊茎世代で根乾物重の大きな系統を得るために、実生世代で根長の選抜を行うことが有効であると推察できる。一方、実生世代の根長の表現型変異が 1 頂型であった紅丸集団では、階級 L と階級 S の間で塊茎世代の根乾物重に有意な差異が認められなかった。また、階級 L と階級 S に含まれた系統の中で、それぞれ 22% が塊茎世代において交配親よりも大きな根乾物重を示した。したがって、紅丸集団では実生世代に根長を指標とした選抜を行っても、塊茎世代に根乾物重の大きな系統を得る確立が必ずしも高くない、すなわち実生世代での根長の選抜が有効ではないと考えられる。以上のことから、実生世代での根長の選抜が塊茎世代の根乾物重に及ぼす影響は、バレイショの交配分離集団の全てで認められるわけではなく、実生世代での根長の表現型変異が 2 頂型を示す集団のみで認められるものと推察された。

なお、農 1 集団、紅丸集団ともに、塊茎第 1 世代の根乾物重と澱粉収量および生収量との間には、有意な正の相関関係が認められたのに対して、塊茎第 2 世代では両集団ともにこれらの間にはいずれも有意な相関関係が認められなかった。これは塊茎第 1 世代と比べて塊茎第 2 世代での調査系統数が、著しく少なかったことが一因であると考えられる。Iwama ら (1981b) がバレイショの交配分離集団 268 系統を用いて行った試験では、本研究の塊茎第 1 世代と同様に根乾物重と塊茎乾物収量との間には有意な正の相関関係が得られており、一般的にバレイショは根乾物重の大きな系統ほど収量が大きいものと推察される。

第3章 *in vitro* 条件下での実生世代の根長の選抜

前章までに、農林1号とコナフブキを交配親として用いた交配分離集団では、栽培時期あるいは土壤水分条件の変化にもかかわらず、実生世代の根長の表現型変異は2頂型の分布を示すこと、またこの集団では実生世代の根長を選抜指標として、塊茎世代に根乾物重の大きな系統を選抜できることを明らかにした。これらの試験において、供試個体をポットで栽培した実生世代では圃場で栽培した塊茎世代に比べて、多数の個体を比較的短時間で調査できた。しかし、実際の育種過程では、1交配組み合わせについて通常数千個体を実生世代での選抜の対象にすることから(村上 1998)、実生世代で根長についての選抜を行うためには、根長の調査をより簡便に行う方法を開発する必要がある。

そこで本章では、多数の植物体を均一な環境条件下で育成できる *in vitro* での栽培を実生世代で行い、この植物体について根長の表現型変異および根と地上部生長との関係を調査した。これをポット試験の結果と比較することによって、*in vitro* での栽培方法を育種過程の実生世代での根長の選抜に利用できるかどうかを検討した。

材料および方法

試験は、1997年に北海道大学農学部の培養室(25°C、16時間日長、光合成有効放射量約 $100 \mu \text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$)で行った。供試材料として、ポット栽培で根長の表現型変異が2頂型を示した農1集団および1頂型を示した紅丸集団の計2集団を用いた。各集団の真正種子を、MS基本組成(Murashige と Skoog 1962)のジェランガム固形培地を50ml充填した4つの発芽用バイオポット(直径8 cm、深さ10 cm)に、それぞれおよそ50粒ずつ、計約200粒播種した。約1週間後に、発根した実生を10mlのMS固形培地を充填した培養用試験管(直径2.5 cm、深さ12 cm)に1個体ずつ移植した。この状態

で35日間培養した後、植物体の根長と地上部乾物重を調査した。各調査では、まず沸騰水中で試験管を湯煎して、柔らかくなった培地から植物体を抜き取り、地上部と根部に切り分けた。地上部は直ちに80℃で48時間通風乾燥して、乾物重を測定した。根については、付着している培地をティッシュペーパーで丁寧に拭き取った後、FAA固定液(ホルマリン;酢酸;70%エタノールの5:5:90の混合液)中に保存した。その後、適宜根長を定規で測定した。なお、実験は両交配集団ともに3反復で行った(第21表)。

結果の解析では、根長およびS/RL比の表現型変異を検討するために、頻度分布図を作成したが、第1章と同様に最小値と最大値の間を16に分割して階級を設定した。その際に他の個体に比べて著しく値の大きい個体は、階級数の設定から除外した。

結果

1. 根長の表現型変異

in vitro で栽培した植物体は、培地からの根の採取が非常に容易であった。すなわち、ポット栽培した植物体では1個体あたり約30~40分を要していた根の洗浄作業を、*in vitro* の植物体では約5分で行うことができた。

各集団における根長の平均値、中央値および変動係数を反復ごとに第21表に示した。農1集団の根長を反復間で比較すると、反復1は反復2および3に比べて有意に平均値が大きかった。しかし、3つの反復のいずれでも根長の中央値は平均値よりもやや小さく、3つの反復を合計した農1集団の全調査個体についても、同様に中央値は平均値よりも小さかった。また、各反復の変動係数は41~46%であり、反復間で非常に類似した値を示した。一方紅丸集団では、平均値には反復間で有意な差異が認められなかった。また、各反復の変動係数は、45~52%のほぼ類似した値を示した。なお、農1集団と同様にいずれの反復でも、中央値は平均値よりも小さかった。3つの反復を合計した全調

第21表 *in vitro* 試験における各集団の個体数, および根長と地上部乾物重の平均値, 中央値
および変動係数(CV)

集団	反復	個体数	根長(m 個体 ⁻¹)			地上部乾物重(mg 個体 ⁻¹)		
			平均値	中央値	CV(%)	平均値	中央値	CV(%)
農1集団	1	87	1.03 ^{a1)}	0.99	43	10.63 ^a	9.06	47
	2	66	0.85 ^b	0.84	41	8.36 ^b	8.09	42
	3	87	0.76 ^b	0.73	46	8.63 ^b	8.39	38
	合計	240	0.87 ^{a2)}	0.81	44	9.21 ^a	8.56	44
紅丸集団	1	70	0.86 ^a	0.79	45	7.46 ^a	6.94	43
	2	74	0.80 ^a	0.67	52	7.01 ^a	6.15	68
	3	108	0.76 ^a	0.72	45	7.76 ^a	7.55	35
	合計	252	0.80 ^b	0.74	47	7.41 ^b	7.25	48

1) 異なる文字は, 各集団の反復間に5%水準で有意な差があることを示す.

2) 異なる文字は, 集団間に5%水準で有意な差があることを示す.

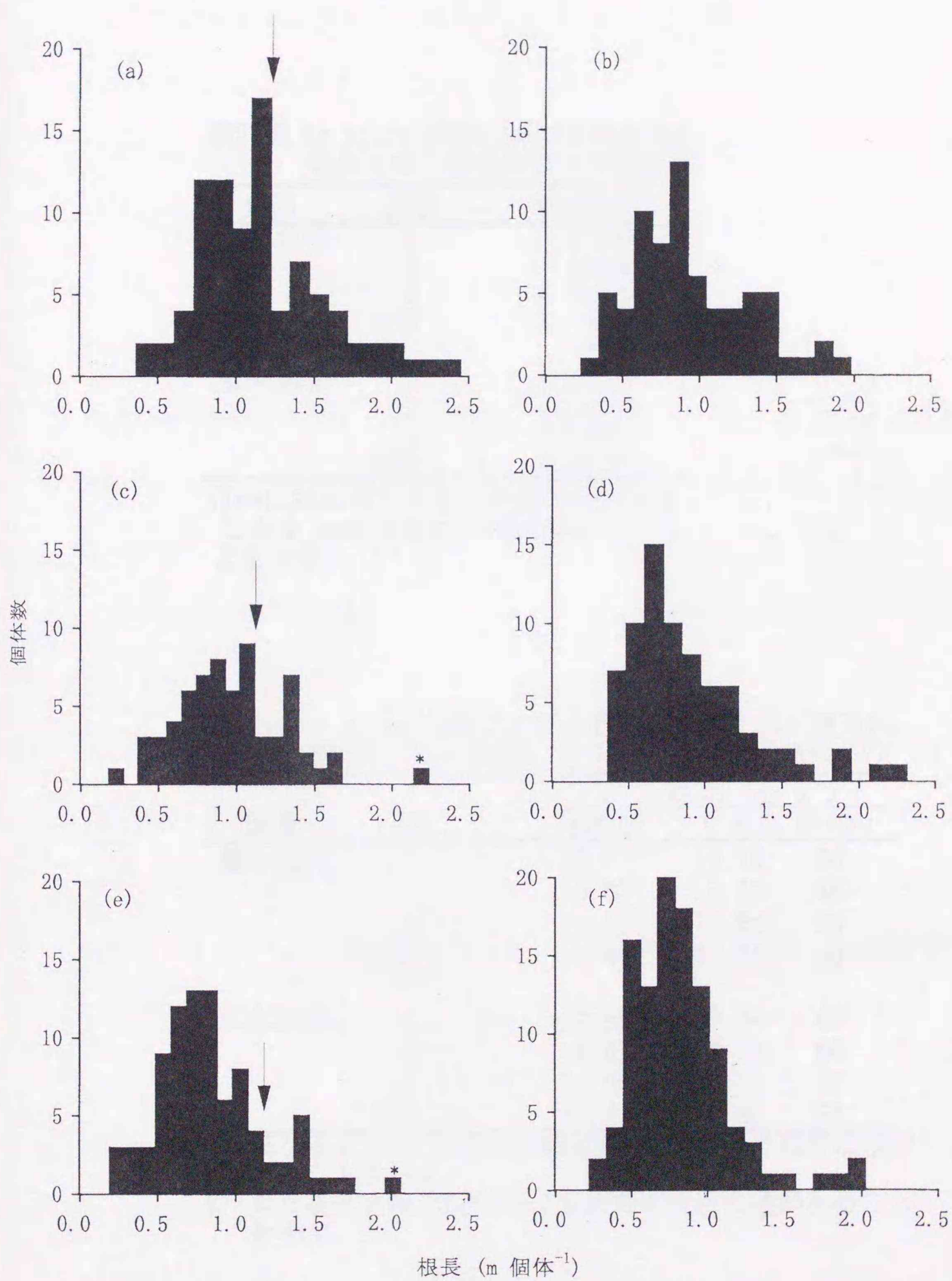
査個体の平均値を集団間で比較すると、農1集団は紅丸集団よりも有意に大きい値を示した。

根長の頻度分布図をみると(第11図)、農1集団では反復1の1.1m、反復2の1.0m、反復3の0.8mの根長で、それぞれ個体の頻度が最大となる大きな山が認められた。また、それ以上の根長では個体の頻度は全体としてみると減少する傾向を示したが、反復1の1.2m、反復2の1.1m、反復3の1.2mの根長を境に頻度が再び増加し、根長の大きい側にも小さな山が認められた。すなわち、農1集団の根長の表現型変異は、3つの反復のいずれにおいても、根長の小さい側と根長の大きい側に頻度の山が認められる2頂型の分布を示したといえる。一方、紅丸集団では、反復1の0.8m、反復2の0.6m、反復3の0.7mの根長で個体の頻度が最大となった。それ以上の根長では頻度は順次減少する傾向を示し、農1集団とは異なり根長の大きい側での明瞭な山は認められなかった。すなわち、紅丸集団の根長の表現型変異は、いずれの反復においても1頂型の分布を示したといえる。

2. 根長と地上部乾物重との関係

各集団における地上部乾物重の反復ごとの平均値をみると(第21表)、農1集団では反復1は反復2および反復3よりも有意に大きかった。一方、紅丸集団ではいずれの反復間にも有意な差異は認められなかった。全調査個体の平均値を集団間で比較すると、根長と同じく農1集団の地上部乾物重は、紅丸集団よりも有意に大きな値を示した。

各集団における根長と地上部乾物重との相関係数を第22表に示した。農1集団では、いずれの反復においても根長と地上部乾物重との間に有意な正の相関関係が認められた。紅丸集団では、反復1には有意な相関関係が認められなかったが、反復2および



第11図 *in vitro* 試験における農1集団(左図)と紅丸集団(右図)の根長の頻度分布.
 反復1(a, b), 反復2(c, d), 反復3(e, f)をそれぞれ示す.
 矢印は根長の小さい側の山と大きい側の山との境界を示す(本文参照).
 *は, 階級数の設定から除外した.

第22表 *in vitro* 試験における各集団の
根長と地上部乾物重の相関係数

集団	反復	相関係数
農1集団	1	0.675**
	2	0.468**
	3	0.660**
	合計	0.642**
紅丸集団	1	0.110ns
	2	0.740**
	3	0.760**
	合計	0.541**

1)**は1%水準で有意な相関関係があることを, nsは有意な相関関係がないことを示す.

第23表 *in vitro* 試験における各集団の地上部/根長比
(S/RL比)の平均値、中央値および変動係数(CV)

集団	反復	S/RL比 (mg m ⁻¹)		
		平均値	中央値	CV(%)
農1集団	1	10.67 ^{a1)}	10.46	36
	2	10.60 ^a	9.23	46
	3	12.77 ^b	11.62	38
	合計	11.41 ^{a2)}	10.66	40
紅丸集団	1	10.98 ^a	9.24	69
	2	9.03 ^a	8.22	56
	3	10.98 ^a	10.71	33
	合計	10.41 ^b	9.81	52

1) 異なる文字は, 各集団の反復間に5%水準で有意な差があることを示す.

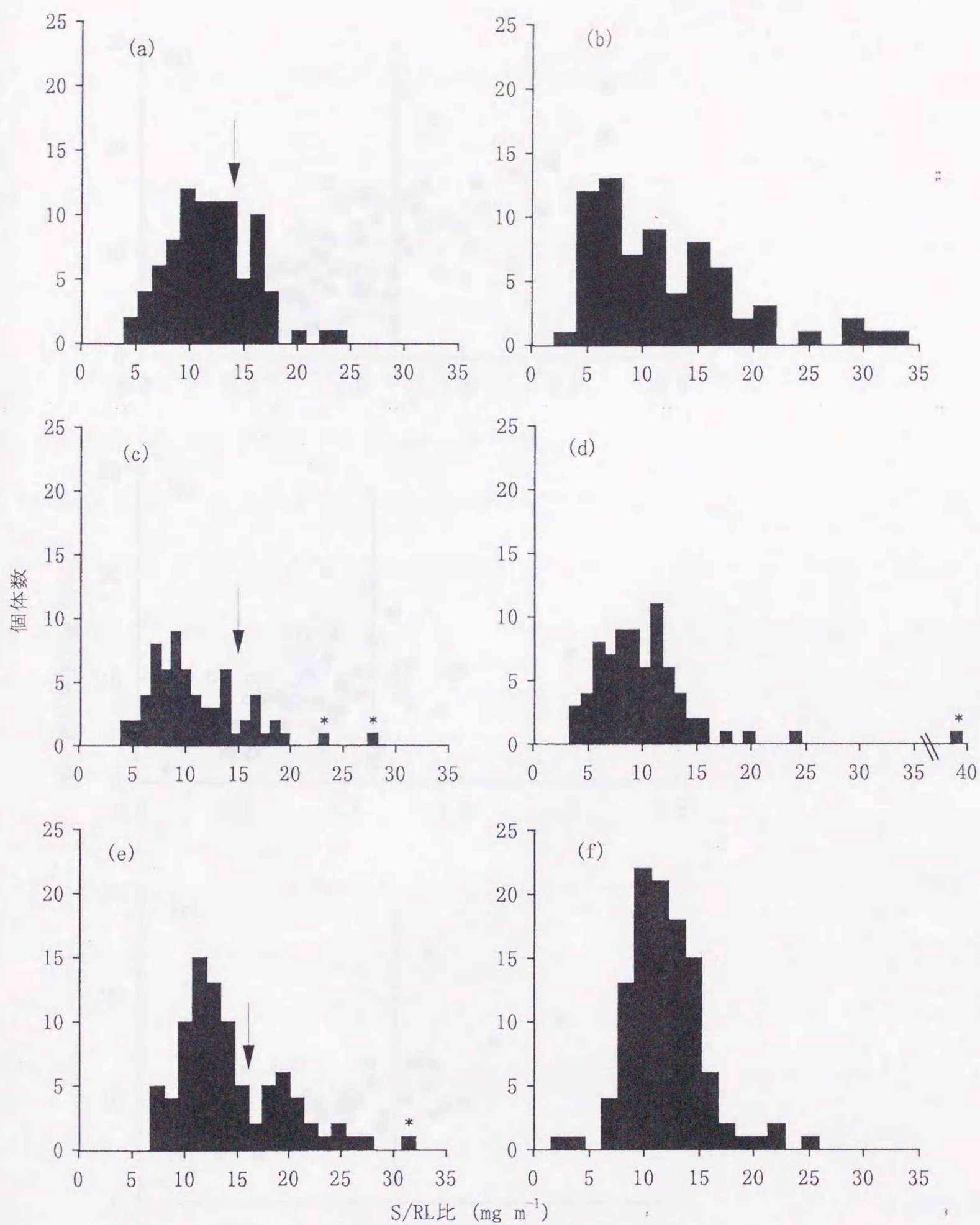
2) 異なる文字は, 集団間に5%水準で有意な差があることを示す.

反復3では有意な相関関係が認められた。また両集団とも、全調査個体の根長と地上部乾物重との間には有意な正の相関関係が認められた。

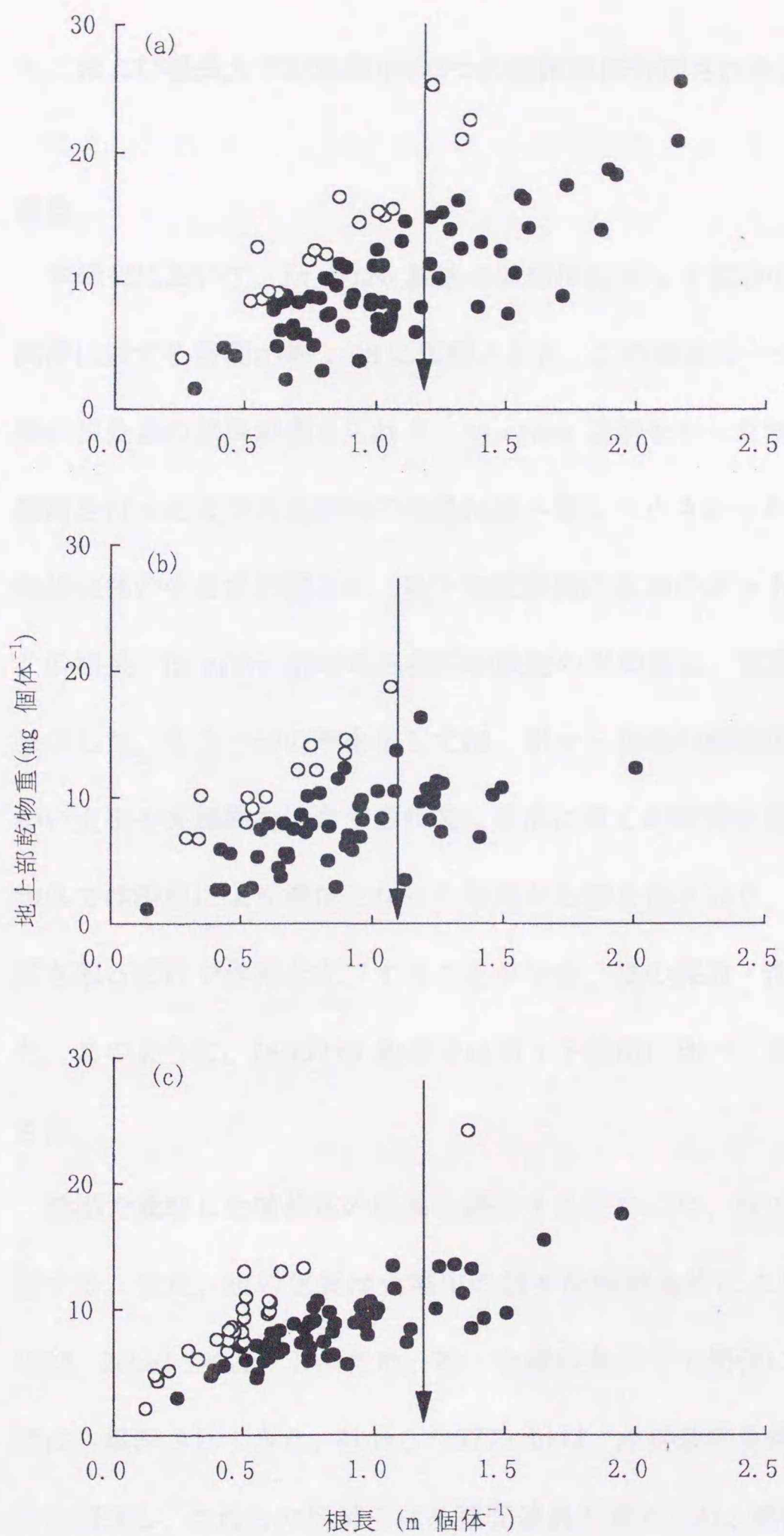
各集団におけるS/RL比の平均値、中央値および変動係数を反復ごとに第23表に示した。変動係数は全ての反復において30%以上の高い値を示し、各集団のS/RL比には大きな変異が認められた。また、両集団のいずれの反復においても中央値は平均値よりも小さく、S/RL比の表現型変異は、小さい側に偏在していた。

S/RL比の頻度分布をみると(第12図)、農1集団では反復1の 9.1mg m^{-1} 、反復2の 9.0mg m^{-1} 、反復3の 10.4mg m^{-1} のS/RL比で、それぞれ個体の頻度が最大となる山が認められた。また、反復1の 14.3mg m^{-1} 、反復2の 14.0mg m^{-1} 、反復3の 15.6mg m^{-1} のS/RL比で、それぞれ頻度が大きく減少した。しかし、これ以上のS/RL比では頻度は再び増加し、反復1の 15.6mg m^{-1} 、反復2の 17.0mg m^{-1} で、反復3の 18.2mg m^{-1} のS/RL比ではそれぞれ小さな山が認められた。すなわち、農1集団のS/RL比の表現型変異は、いずれの反復においてもS/RL比の小さい側と大きい側にそれぞれ山が認められる2頂型の分布を示すと考えられた。一方、紅丸集団では、反復1の 6.6mg m^{-1} 、反復2の 11.0mg m^{-1} 、反復3の 9.6mg m^{-1} のS/RL比で、それぞれ個体の頻度が最大となったが、いずれの反復においてもS/RL比の大きい側での山が不明瞭であり、全体として1頂型の分布を示すものと考えられた。

根長およびS/RL比の表現型変異がともに2頂型の分布を示した農1集団の個体について、頻度分布で認められた根長の小さい側の山(根長小)の個体と大きい側の山(根長大)の個体とに、さらにS/RL比でも同様に小さい側の山(S/RL比小)の個体と大きい側の山(S/RL比大)の個体の2群に、それぞれ分別した。根長と地上部乾物重との相関図において、これら根長とS/RL比で分別した個体の分布をみると(第13図)、根長大でS/RL比大の個体が一部存在したが、全体としてみると、根長小でS/RL比小、根長小でS/RL比



第12図 *in vitro* 試験における農1集団(左図)と紅丸集団(右図)の地上部乾物重/根長比 (S/RL比)の頻度分布。
 反復1(a, b), 反復2(c, d), 反復3(e, f)をそれぞれ示す。
 矢印は根長の小さい側の山と大きい側の山との境界を示す(本文参照)。
 *は、階級数の設定から除外した。



第13図 *in vitro* 栽培における農1集団の根長と地上部乾物重との関係。
 反復1(a), 反復2(b), 反復3(c)をそれぞれ示す。
 図中の矢印は根長小と根長大との境界を示す(本文参照)。
 を示す(本文参照)。
 ○は, S/RL比大群を, ●は, S/RL比小群をそれぞれ示す(本文参照)。

大、および根長大でS/RL比小の3つの個体群に分類された。

考察

本研究において、*in vitro* 栽培の植物体はポット栽培の植物体に比べ、根の採取・洗浄に要する時間が約1/8に短縮された。この理由の一つとして、両栽培方法間での根の生長量の差異が考えられる。*in vitro* 栽培を行った制御環境室内の光量はポット栽培を行ったガラス温室内の光量に比べ著しく小さかったため、*in vitro* 栽培では植物体全体の生長が抑制され、地上部乾物重は夏期のポット栽培の約1/20であった。この結果、*in vitro* 栽培の各集団の根長の平均値は、夏期のポット栽培の約1/10に減少した。もう一つの理由としては、ポット栽培の植物体では根に付着した多数の細かい土壌や夾雑物を洗浄する作業に非常に多くの時間を要したが、*in vitro* 栽培の植物体では湯煎により液体となった培地から根を抜き取り、根に付着した少量の培地を拭き取るだけで作業を完了することができ、根の採取・洗浄作業が非常に容易であった。このように、*in vitro* 栽培ではポット栽培に比べ、多くの個体を短時間で調査できた。

圃場で栽培した植物体の根系を調査するためには、根の採取に多大な労力と時間を要する。また、根の生長は土壌中の様々な環境条件により大きく影響される (Taylor 1983, Zobel 1992)。このため、均一な栽培条件下で簡便に根を採取する手法がこれまでも検討されてきた。Blumら (1977a, b) は、水耕栽培条件下でソルガムの冠根数や根長を調査し、これらの形質には品種間差異が認められ、雑種第1代には雑種強勢が認められることを報告するとともに、根を容易に採取できる水耕栽培は根系の調査のための優れた手法であると結論した。同様の水耕栽培の手法を用いて、Jordanら (1979) は30系統のソルガムの根長を調査し、系統間に約5倍の変異が認められることを報告した。

また、インゲンマメの根乾物重 (Fawoleら 1982a, b) やイネの最大根長、根の太さおよび根系の体積 (Priceら1997) の品種・系統間差異についても、水耕栽培の手法を用いた報告がある。これらの報告は、土壌栽培でなくとも根の遺伝的変異を調査できることを示している。本研究で用いた *in vitro* の栽培手法は、水耕栽培の手法と比べても、さらに多数の植物体を簡便に調査することが可能である。

in vitro 栽培での根長の変動係数は、培養 35 日後という生育の初期において、農 1 両集団および紅丸集団のいずれの反復でも 40% 以上の値を示した。したがって、環境が均一な条件下でも根長は集団内で大きな変異を示したといえる。また根長の頻度分布は、各集団の反復間では類似していたのに対し、集団間では差異が認められた。すなわち、農 1 集団では、根長の小さい側と大きな側にそれぞれ山を持つ 2 頂型の頻度分布を示したのに対して、紅丸集団では根長の大きい側での山が不明確であり、集団全体としては 1 頂型の分布を示した。S/RL 比の頻度分布についても、農 1 集団では S/RL 比の小さい側と大きい側のそれぞれに山が認められる 2 頂型の分布を示したのに対して、紅丸集団では 1 頂型の分布を示した。これらの *in vitro* 栽培での根長および S/RL 比の頻度分布における集団間の差異は、第 1 章で述べたポット栽培での結果と一致した。

in vitro 栽培での根長と地上部乾物重との関係を検討したところ、ポット栽培と同様に、いずれの集団でも根長と地上部乾物重との間に有意な正の相関関係が認められた。また、根長と S/RL 比の頻度分布が 2 頂型を示した農 1 集団の個体を、根長および S/RL 比についてそれぞれ大小の 2 群に分別したところ、根長小群には S/RL 比大の個体と S/RL 比小の個体が存在していたのに対して、根長大群では極く一部の個体を除くと S/RL 比小の個体のみで構成されていた。これらの根と地上部の関係についても、第 1 章で述べたポット栽培の結果と一致していた。以上のことから、*in vitro* 栽培でも

実生世代の根長の表現型変異を調査できるものと結論する。

総合論議

本研究では、バレイショの根量に関する育種的な選抜の可能性を検討するために、真正種子に由来する実生世代の根長、および塊茎世代における根乾物重の表現型変異を調査した。第1章では、農1集団、紅丸集団、N×WB集団およびWB×N集団の4つの交配分離集団の実生世代について検討した。さらに、農1集団および紅丸集団については、栽培条件の変化が実生世代の根長の表現型変異に与える影響を検討した。また第2章では、農1集団および紅丸集団の同一系統を用いて、実生世代の根長と塊茎世代の根乾物重との対応関係について検討した。さらに第3章では、多数の植物体を均一な環境条件下で育成できる *in vitro* の栽培手法が、実生世代での根長の選抜に利用できるかどうかを検討した。これらの各章で得られた結果を総合して、まず実生世代の根長の表現型変異における集団間の差異について考察する。

ポットで栽培した4つの交配分離集団の実生世代の根長の表現型変異は、農1集団、N×WB集団およびWB×N集団では、根長の小さい側に個体が偏在し、根長の小さい側と大きい側にそれぞれ山を持つ2頂型の分布を示した。これに対して、紅丸集団では、根長の大きい側での山が不明瞭な1頂型の傾向を示す分布であった。また、農1集団および紅丸集団における根長の平均値は、栽培時期あるいは土壌水分条件栽培条件によって大きく異なったが、根長の頻度分布は、農1集団ではほぼいずれの栽培条件においても、根長の小さい側に個体が偏在する2頂型の分布を示し、紅丸集団では1頂型の分布を示した。さらに、環境条件が均一である *in vitro* 栽培でも、農1集団では2頂型の、紅丸集団では1頂型の頻度分布を示した。したがって、実生世代の根長の表現型変異は、農1集団では根長の小さい側に個体が偏在する2頂型を、紅丸集団では1頂型を示すものと考えられた。

根長の表現型変異が2頂型を示した農1集団、N×WB集団およびWB×N集団では、根と

地上部の相対的割合を示すS/RL比についても同様に2頂型の表現型変異を示した。栽培条件を変化させた場合、やや不明瞭な場合も認められたが、農1集団では2頂型の分布を示すことが多く、紅丸集団では1頂型を示した。さらに*in vitro*栽培でも、同様の集団間の差異が認められた。したがって、実生世代のS/RL比の表現型変異も根長と同様にそれぞれの集団で異なり、農1集団では2頂型の、紅丸集団では1頂型の分布を示すと考えられた。

これまでに、イネ(Kitano と Futsuhara 1989 一井 1994 より引用, 一井 1992)、オムギ(Tagliani ら 1986)およびトウモロコシ(Pliet 1983)の突然変異体を用いた実験で、根長に関与する主働遺伝子の存在が報告されている。本研究の農1集団において、根長の頻度分布が異なる栽培条件下でもほぼ安定して2頂型の表現型変異を示したことより、根長は主として少数の主働遺伝子によって制御されていると考えられる。また、地上部と根の割合に関してはこれまでに主働遺伝子が関与しているとの報告はないが、本研究のS/RL比の結果は、根長と同様に根への同化産物の分配に関与する遺伝子が存在することを示唆するものと思われる。

根の大きさは、植物体の生長量と地上部と地下部の分配率の積として示すことができる。本研究で調査したいずれの集団および栽培条件でも、根長と地上部乾物重の間には、有意な正の相関関係が認められた。これは、栄養生長期間における植物体の地上部と根の生長に関して一般的に認められることであり(Allen と Scott 1992)、バレイショの実生世代においても、根と地上部は互いに関係性を持ちながら生長していくことを示している。しかし、前述したようにS/RL比でも、個体間に大きな変異が認められた。そこで、根長およびS/RL比の表現型変異がともに2頂型を示した集団について、表現型変異で認められる根長の小さい側の山(根長小)と大きい側の山(根長大)の個体に分別し、さらにS/RL比でも同様にS/RL比小とS/RL比大の個体に分別して、根長と

地上部乾物重および S/RL 比との関係をより詳細に検討した。根長大の個体ではいずれも S/RL 比が小さかったのに対して、根長小の個体では、S/RL 比の小さい個体と S/RL 比の大きい個体が存在した。したがって、これらの集団における根長大の個体では、いずれも根に対する乾物分配割合が相対的に大きく、個体間における根長の差異は植物体全体の生長量が主として決定しているものと考えられた。一方、根長小の個体では根に対する乾物分配割合の大きい個体と小さい個体があり、個体間における根長の差異は植物体全体の生長量とともに、乾物の根へ分配特性の違いも影響しているものと考えられた。

実生世代でのこれらの結果をもとに、根長の遺伝様式の推定を試みた。すなわち、根長の特性は2対の主働遺伝子(A、B)により制御されると仮定した。ここでAは根への分配率を大きくする特性(S/RL比小)を持つものとする。また、Bは植物体全体の生長を旺盛にする特性を持ち、この2つの遺伝子を優性で持つ場合に根長大の特性が現れるとした。これらの仮定に基づくと、本実験で供試した交配親の遺伝子型は、3品種中で最も根量が大きい農林1号ではAaBb、根量が農林1号の1/2程度のコナフブキではaabb、両者の中間程度の根量である紅丸ではaaBbと考えられる。これらの交配親を用いた実生集団における根長の表現型変異を推定すると、農1集団ではAB(根への分配率大、生長大) : Ab(根への分配率大、生長小) : aB(根への分配率小、生長大) : ab(根への分配率小、生長小)の比率は1 : 1 : 1 : 1となる(第24表)。したがって、根長大 : 根長小の比率では1 : 3となり、表現型変異は根長小の側の大きな山と根長大の側にも小さな山を持つ2頂型を示すと考えられる。また、根長小の群には分配率の異なる2群が含まれる。一方、紅丸集団ではaB(根への分配率小、生長大) : ab(根への分配率小、生長小)が1 : 1の比率で生じ、表現型としては根長小のみが得られる(第24表)。したがって、根長の表現型変異は1頂型を示すと考えられる。このように、比較的単純な遺伝モデルにより、

第24表 農1集団と紅丸集団について推定した遺伝モデル

農1集団	花粉親の配偶子		母親の配偶子		表現型の分離比			
					S/RL比小		S/RL比大	
	コナフブギ	AB	Ab	aB	根長大	根長小	根長大	根長小
	ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb		1	1
紅丸集団	コナフブギ	-	-	aB	ab			
	ab	-	-	aaBb	aabb		0	1

本研究で用いた農1集団と紅丸集団における根長の表現型変異および根と地上部の生長との間の相互関係をほぼ説明できることが示された。しかし、この仮説は本研究で用いた2集団の結果をもとに推定したものであり、今後さらに多くの異なる交配分離集団について調査を行う必要があると考えられる。例えば、根長とS/RL比との間での遺伝的独立性の有無については、戻し交配などの検定を行う必要がある。また、各交配親の根長とS/RL比の分離についても調査が必要であるが、バレイショの自殖集団では弱勢個体が多数出現するため、これについては検討することが困難であると考えられる。

つぎに、実生世代での根長の選抜が塊茎世代の根量に及ぼす影響について考察する。

Tai と Young (1984) は、バレイショの熟性や収量形質などの量的形質について、実生世代と塊茎世代との対応関係について調査した結果、これらの形質の世代間の関係性は低く、実生世代での選抜は有効性に乏しいと結論した。本研究においても、実生世代の根長の表現型変異が1頂型であった紅丸集団では、実生世代と塊茎世代間での根量の関係性が明瞭ではなく、実生世代に根量を指標とした選抜を行っても、塊茎世代に根量の大きな系統を得る確立が必ずしも高くなり、実生世代での根量の選抜が有効ではないことが示された。しかし、実生世代の根長の表現型変異が2頂型を示した農1集団では、実生世代での根長と塊茎世代の根乾物重の対応関係が密接であり、塊茎世代で根量の大きな系統を得るために、実生世代で根量の選抜を行うことが有効であると考えられた。これらのことより、実生世代での根量の選抜が塊茎世代の根量に及ぼす影響は、バレイショの交配分離集団の全てで認められるわけではなく、実生世代での根長の表現型変異が2頂型を示す集団のみで認められるものと推察する。

交配親の根量との関係についてみると、塊茎第1世代での根乾物重の変異は、農1集団が紅丸集団よりも大きかった。両集団は花粉親が共通であり、農1集団の母親で

ある農林1号は紅丸集団の母親の紅丸よりも根乾物重が大きかった。したがって、根乾物重の大きい交配親を用いることによって、塊茎世代における集団の根乾物重の変異が拡大すると考えられる。また、両集団ともに根乾物重の大きい交配親(農林1号あるいは紅丸)よりも大きな根乾物重を持つ系統が得られたことより、交配分離集団では交配親を超える根乾物重の系統を新たに作出できるものと推察する。

これまでバレイショの根形質に関しては遺伝率が全く報告されていないが、本研究では塊茎第1世代の根乾物重の遺伝率は両集団ともに、地上部最大期の葉乾物重、茎乾物重および塊茎乾物重、ならびに収穫期の塊茎の生収量、澱粉価および澱粉収量の遺伝率と同程度の高い値を示すことが明らかとなった。さらに、根乾物重の世代間の相関係数は、塊茎世代間での気象条件が著しく異なったにもかかわらず、両集団ともに地上部乾物重と同程度の高い値を示した。これに対して、ほとんどの収量形質は両集団ともに、世代間に有意な相関関係が認められなかった。遺伝率と相関係数の2つの指標を総合して判断すると、地上部乾物重と同様に根乾物重の遺伝的差異は、収量形質の遺伝的差異に比べ、栽培期間中の環境の変動による影響が相対的に小さく、塊茎世代で比較的安定して発現する形質であると考えられた。

以上の本研究の結果を総合すると、実生世代に根長の表現型変異が2頂型を示す集団を用いることにより、塊茎世代に根乾物重が大きな系統を、実生世代に選抜できるものと推察する。さらに、交配親に根乾物重が大きい品種・系統を用いることで、塊茎世代の根乾物重が大きい系統の出現頻度が高まるものと考えられる。したがって、根乾物重の大きな系統を用いた交配分離集団を作出し、それらの集団の中から2頂型を示す集団を選抜して用いることにより、根乾物重の大きい系統を効率的に育種できると考える。

最後に、実際の育種過程において根の選抜を行うための選抜手法について考察する。

他の畑作物と比較して根系の小さいバレイショにおいて、根量の大きな改良系統の育種は、耐乾性の向上という点で非常に重要な意義があると考えられる(Iwama ら 1998)。

しかし根量に関する育種、選抜を行う場合、同一年次に多数の系統の根を圃場で調査することは、多大な労力と時間を要するため実質的に不可能である。そのため、簡便に根を採取する手法がこれまでも検討されてきた。Blum ら(1977a, b)は、根を容易に採取できる水耕栽培は根系の調査のための優れた手法であると述べており、水耕栽培によってソルガムの根長(Jordan ら 1979)、インゲンマメの根乾物重(Fawole ら 1982a, b)およびイネの最大根長、根の太さおよび根系の体積の品種・系統間差異(Price ら 1997)について調査が行われている。これらの報告は、土壌栽培でなくとも根の遺伝的変異を調査できることを示している。しかし、育種過程では極めて多数の植物体を育成しなければならないので、これらの植物体を水耕栽培で管理するのはかなり困難である。これに対して、*in vitro* の栽培手法は、水耕栽培の手法と比べても、さらに多数の植物体を簡便に育成し、調査することが可能である。そこで、本研究では*in vitro* 栽培の植物体について、根長の表現型変異の調査手法の可能性を検討した。

in vitro 栽培の植物体はポット栽培の植物体に比べ、根長が著しく小さかった。これは、*in vitro* 栽培を行った制御環境室内の光量がポット栽培を行ったガラス温室内の光量に比べ著しく小さかったため、*in vitro* 栽培では植物体全体の生長が抑制されたと考えられる。しかし、*in vitro* 栽培の実生の根長および S/RL 比における表現型変異の農 1 集団と紅丸集団との差異は、ポット栽培での結果とほぼ一致していた。また、根長と S/RL 比の表現型変異が 2 頂型を示した農 1 集団の個体を、根長および S/RL 比についてそれぞれ大小の 2 群に分別したところ、根長小群には S/RL 比大の個体と S/RL 比小の個体が存在していたのに対して、根長大群では極く一部の個体を除くと S/RL 比小の個体のみで構成されていた。このように根と地上部の関係についても、*in*

vitro 栽培はポット栽培の結果と一致していた。以上のことから、*in vitro* 栽培ではポット栽培と同様に根長の表現型変異を調査できるものと推察する。*in vitro* 栽培では根の採取・洗浄に要する時間を大幅に短縮でき、ポット栽培と比べて、より多くの個体について調査できる。また、*in vitro* 栽培は制御環境条件下で行われ、一年を通じて同一の環境条件下で繰り返し実験を行うことができるという利点もある。したがって、この手法を利用して様々な交配分離集団における実生世代での根長の表現型変異を同一環境条件下で調査することによって、根長の表現型変異が 2 頂型を示す集団と 1 頂型を示す集団を同定し、実生世代での根長の選抜が可能な交配分離集団と不可能な交配分離集団とを判別できるものと考えられる。さらに、これらの結果を集積することによって、本研究の 2 交配分離集団で推定した根量の遺伝モデルをより詳細に解析できるものとする。

摘要

バレイショの根量の遺伝様式および選抜手法の基礎的知見を得ることを目的として、第1章では、母親に農林1号と紅丸を用い、コナフブキを花粉親とした交配分離集団(農1集団、紅丸集団)、および農林1号とWB66109-15の正逆交配分離集団(N×WB集団、WB×N集団)の実生世代をポット栽培して、根長の表現型変異を調査した。さらに、農1集団および紅丸集団については、異なる栽培環境条件下での表現型変異の安定性について検討した。また第2章では、農1集団および紅丸集団の同一系統を用いて、実生世代の根長と塊茎世代での根乾物重の対応関係を調査して、実生世代での根長の選抜が塊茎世代での根乾物重に及ぼす影響を検討した。さらに第3章では、実生世代での根長の表現型変異の簡便な調査方法として、*in vitro* 条件下の培養手法の利用について検討した。各章での結果の概要は以下の通りである。

第1章 実生世代における根長の表現型変異

1. 根長の表現型変異は、農1集団、N×WB集団およびWB×N集団では、根長の小さい側に個体が偏在し、根長の小さい側と大きい側にそれぞれ山を持つ2頂型の分布を示した。これに対して、紅丸集団では、根長の大きい側での山が不明瞭なほぼ1頂型の分布を示した。

2. 農1集団および紅丸集団における根長の平均値は、栽培時期あるいは土壤水分条件によって大きく異なった。しかし、根長の頻度分布は、ほぼいずれの栽培条件においても、農1集団では根長の小さい側に個体が偏在する2頂型の分布を示し、紅丸集団では1頂型の分布を示した。

3. 根長の表現型変異が2頂型を示した農1集団、N×WB集団およびWB×N集団では、根と地上部の相対的割合を示す地上部乾物重/根長比(S/RL比)についても、根長と同様

に2頂型の表現型変異を示した。また、栽培条件を変化させた場合、やや不明瞭な場合も認められたが、農1集団では2頂型の分布を示すことが多く、紅丸集団では1頂型を示した。

4. 根長およびS/RL比の表現型変異がともに2頂型を示した集団について、表現型変異で認められる根長の小さい側の山(根長小)と大きい側の山(根長大)の個体に分別し、さらにS/RL比でも同様にS/RL比小とS/RL比大の個体に分別すると、根長大の個体ではいずれもS/RL比が小さかったのに対して、根長小の個体では、S/RL比の小さい個体とS/RL比の大きい個体が存在した。

第2章 実生世代の根長と塊茎世代の根乾物重との関係

1. 実生世代の根長の表現型変異が1頂型であった紅丸集団では、実生世代と塊茎世代間での根量の関係性が明瞭ではなく、実生世代に根長を指標とした選抜を行っても、塊茎世代に根乾物重の大きな系統を得る確立が必ずしも高くならなかった。しかし、実生世代の根長の表現型変異が2頂型を示した農1集団では、実生世代での根長と塊茎世代の根乾物重の対応関係が密接であり、塊茎世代で根量の大きな系統を得るために、実生世代で根長の選抜を行うことが有効であった。

2. 塊茎第1世代の根乾物重の遺伝率は両集団ともに61%であり、地上部最大期の葉乾物重、茎乾物重および塊茎乾物重、ならびに収穫期の塊茎の生収量、澱粉価および澱粉収量の遺伝率と同程度の高い値であった。また、気象条件が著しく異なった塊茎第1世代と第2世代において、根乾物重の世代間の相関係数は、両集団ともに地上部乾物重と同程度の高い値を示した。

第3章 *in vitro* 条件下での実生世代の根長の選抜

1. *in vitro* 栽培の植物体はポット栽培の植物体に比べ、根の採取・洗浄作業が非常に容易であり、作業に要する時間を大幅に短縮することができた。

2. *in vitro* 栽培の植物体は、ポット栽培の植物体に比べ、根長が著しく小さかった。しかし、根長および S/RL 比における表現型変異は、農1集団では2頂型の、紅丸集団では1頂型の頻度分布を示し、ポット栽培での結果と一致していた。

3. 根長と S/RL 比の表現型変異が2頂型を示した農1集団の個体を、根長および S/RL 比についてそれぞれ大小の2群に分別したところ、根長小の個体群には S/RL 比大の個体と S/RL 比小の個体が存在していたのに対して、根長大の個体群では極く一部の個体を除くと S/RL 比小の個体のみで構成されており、ポット栽培の結果とほぼ一致していた。

以上の本研究の結果を総合すると、実生世代に根長の表現型変異が2頂型を示す集団を用いることにより、塊茎世代に根乾物重が大きな系統を、実生世代に選抜できると考えられる。そして、*in vitro* 栽培の手法を利用して様々な交配分離集団の実生世代における根長の表現型変異を同一環境条件下で調査することによって、根長の表現型変異が2頂型を示す集団と1頂型を示す集団を同定し、実生世代での根長の選抜が可能な交配分離集団と不可能な交配分離集団とを判別できるものと考えられる。さらに、これらの結果を集積することによって、本研究の2交配分離集団で推定した根量に関する主働遺伝子による遺伝モデルをより詳細に解析できるものとする。

Summary

Phenotypic variation and selection method of root mass in the hybrid populations of potato (*Solanum tuberosum* L.)

Junichi Kashiwagi

(Graduate School of Agriculture, Hokkaido University, 060-8589, Sapporo, Japan)

To make clear a possibility of breeding for root mass in potato, phenotypic variation of root length (RL) was investigated in the seedlings grown in pots from true seeds (seedling generation) and root dry weight (RDW) in the plants grown in fields from seed tubers (tuber generation). The main results obtained are summarized as follows.

Chapter 1. Phenotypic variation of RL in the seedling generation

Four populations derived from the crosses between Norin 1 or Benimaru as female parent and Konafubuki as male parent (NxK population, BxK population, respectively), and the reciprocal crosses between Norin 1 and WB66109-15 (NxWB population, WBxN population) were used.

1. The phenotypic variation of RL in NxK, NxWB and WBxN populations skewed to short RL side and showed bi-modal pattern. On the other hand, the phenotypic variation in BxK population showed uni-modal pattern.

2. When the seedlings were grown under the different growth seasons (summer,

autumn, winter) and soil water conditions (dry, moderate, wet), the phenotypic variation of RL skewed short RL side and showed bi-modal pattern in NxK population, while it showed uni-modal pattern in BxK population, in most of the growth conditions.

3. The phenotypic variation of the ratio of the shoot dry weight to RL (S/RL ratio) also showed bi-modal pattern in NxK, NxWB and WBxN populations. In addition, when the seedlings were grown under the different growth conditions, the phenotypic variation of S/RL ratio in NxK population skewed short RL side and showed bi-modal pattern in many growth conditions. On the other hand, in BxK population, the phenotypic variation of S/RL ratio showed uni-modal pattern in almost every growth conditions.

4. In NxK, NxWB and WBxN populations with bi-modal pattern in the phenotypic variation of both RL and S/RL ratio, the seedlings were classified into two groups, long RL or short RL, and low S/RL ratio or high S/RL ratio, based on each phenotypic variation pattern. All seedlings of the long RL group belonged to the low S/RL ratio group, having high distribution ratio of dry matter to roots. On the other hand, the seedlings of short RL group belonged to both low and high S/RL ratio groups.

Chapter 2. Effect of RL selection in the seedling generation on RDW in the tuber generation

The relationship in the root mass between the seedling generation and the tuber generation was investigated using the same genotypes in both generations of NxK

and BxK populations.

1. In the NxK population, genotypes with longer RL in the seedling generation tended to have larger RDW in the tuber generation, suggesting that a selection for long RL in the seedling generation will contribute to obtain the genotypes with large RDW in the tuber generation. In contrast, in the BxK population, there was no significant relationship in the root mass between the two generations.
2. The heritability of RDW in first tuber generation was approximately 61% in both NxK and BxK populations, being as high as the heritabilities of the shoot plant and tuber characters. In addition, in both NxK and BxK populations between first and second tuber generations, the correlation coefficient in RDW between the first and second tuber generations was as high as those of the above plant characters, in spite of different environmental condition.

Chapter 3. Reliability of investigation of RL in the seedling generation under *in vitro* condition

Consistency of the phenotypic variation of RL in the plants grown under *in vitro* condition was tested using the NxK and BxK populations in the seedling generation, to establish a quick and labor saving screening method.

1. The time necessary to obtain root samples (including sampling and washing) was much shorter in the *in vitro* culture than in the pot cultivation.
2. Although the mean RL in the *in vitro* culture was about one fifth of that in the pot cultivation, the phenotypic variations of RL and S/RL ratio showed

bi-modal pattern in the NxK populations, while uni-modal pattern in BxK population, being the same as the previous results in the pot cultivation.

3. The seedlings in the NxK population were classified into two groups, long RL or short RL, and low S/RL ratio or high S/RL ratio, based on each bi-modal pattern in the phenotypic variation of RL and S/RL ratio. Almost all seedlings of the long RL group belonged to the low S/RL ratio, while the seedlings of short RL group belonged to both high and low S/RL ratio groups, being the same as the results obtained in the pot cultivation.

In conclusion, a selection for RL in the seedling generation will be effective to breed a genotype with larger root mass in the tuber generation, in case of the population in which phenotypic variation of RL in the seedling generation shows bi-modal pattern. The *in vitro* culture method in the seedling generation will be an effective tool to identify whether a population shows bi-modal pattern on phenotypic variation of RL or not, and also to make clear the genetic model, some of which were suggested in this thesis.

引用文献

Ali-Khan, S.T. and B. Snoad 1977. Root and shoot development in peas.
1. Variability in several root and shoot characters of seedlings. Ann. Appl.
Biol. 85:131-136.

Allen, E.J. and R.K. Scott 1992. Principles of agronomy and their application
in potato industry. In Harris, P.M. ed., The Potato Crop, 2nd ed. Chapman & Hall,
London. 816-822.

Andrew, R.H. and S.S. Solanki 1966. Comparative root morphology for inbred line
of corn as related to performance. Agron. J. 58:415-418.

Asfary, A.F., A. Wild and P.M. Harris 1983. Growth, mineral nutrition and water
use by potato crops. J. Agric. Sci. 100:87-101.

Bhan, S., H.G. Singh and A. Singh 1973. Note on root development as index of drought
resistance in sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) Indian J. Agric. Sci. 43:
828-830.

Blum, A., G.F. Arkin and W.R. Jordan 1977a. Sorghum root morphogenesis and growth.
I. Effect of maturity genes. Crop Sci. 17:149-153.

Blum, A., G.F. Arkin and W.R. Jordan 1977b. Sorghum root morphogenesis and growth.

II. Manifestation of heterosis. Crop Sci. 17:153-157.

Bradshaw, J.E. 1994. Quantitative genetics theory for tetrasomic inheritance. In Bradshaw, J.E. and G.R. Mackay eds., Potato Genetics. CAB International, Oxon. 101-107.

Carrigan, L. and K.J. Frey 1980. Root volumes of *Avena* Species. Crop Sci. 20:407-408.

Chakravarty, D.N. and R.M. Karmakar 1980. Root development maize varieties in Diphu area of Assam. Indian J. Agric. Sci. 50:527-531.

Chang, T.T., G.C. Loresto, J.C. O'Tool and Armenta-Soto 1982. Drought resistance in crop with emphasis on rice. Int. Rice Res. Inst., Los Banos, Philippines. 217-244.

Coleman, W.K. 1986. Water relations of the potato (*Solanum tuberosum* L.) cultivars Raritan and Shepody. Am. Potato J. 63:263-276.

Damodar, R., I.V.S. Rao and N.G.P. Rao 1978. Genetic analysis of some exotic x Indian crosses in sorghum. XX. Genotypic differences for root activity. Indian J. Gen. Plant Breed. 38:421-430.

Derera, N.F., D.R. Marshall and L.N. Balaam 1969. Genetic variability in root development in relation to drought tolerance in spring wheats. Exp. Agric. 5:327-337.

Eissa, A.M., J.M. Jenekins and C.E. Vaughan 1983. Inheritance of seedling root length relative root weight in cotton. Crop Sci. 23:1107-1111.

Ekanayake, I.J., J.C. O'Tool, D.P. Garrity and T.M. Masajo 1985. Inheritance of root characters and their relations to drought resistance in rice. Crop Sci. 25:927-933.

Ennos, R.A. 1985. The significance of genetic variation for root growth within a natural population of white clover (*Trifolium repens* L.). J. of ecology. 73:615-624.

Fawole, I., W.H. Gabelman, G.C. Gerloff and E.V. Nordhein 1982a. Heritability of efficiency in phosphorus utilization in beans (*Phaseolus vulgaris* L.) grown under phosphorus stress. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 107:94-97.

Fawole, I., W.H. Gabelman and G.C. Gerloff 1982b. Genetic control of root development in beans (*Phaseolus vulgaris* L.) grown under phosphorus stress. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 107:98-100.

Gabelman, W.H., G.C. Gerloff, T. Schettini and R. Coltman 1986. Genetic variability in root systems associated with nutrient acquisition and use. Hort. Sci. 21:971-973.

Hackett, C. 1968. A study of root system of barley. 1. Effects of nutrition on two varieties. New phytol. 67:287-299.

Hawkes, J.G. 1992. History of the potato. In Harris, P.M. ed., The Potato Crop, 2nd ed. Chapman & Hall, London. 1-11.

犬飼義明・山内章・佐藤光・長戸康郎・北野英巳 1999. 節根形成に関わるイネ突然変異体の形態的特徴および系統間の遺伝関係. 日作紀 68(別 1):174-175.

一井眞比古・石川道夫 1992. イネ短根突然変異体の形態及び生育特性. 育雑 42(別 2):284-285.

一井眞比古 1994. 植物の根に関する諸問題(16)突然変異体による遺伝解析. 農業および園芸 69:1233-1237.

岩間和人・中世古公男・後藤寛治・西部幸男・梅村芳樹 1979. バレイショ根系の品種間差異と地上部の生育および塊茎収量との関係. 日作紀 48:403-408.

Iwama, K., K. Nakaseko, A. Isoda, K. Gotoh and Y. Nishibe 1981a. Relations between

root system and tuber yield in the hybrid population of the potato plants. Jpn.

J. Crop Sci. 50:233-238.

Iwama, K., K. Nakaseko, A. Isoda, K. Gotoh and S. Nishibe 1981b. Comparison of root systems among hybrid populations derived from different crosses in potato (*Solanum tuberosum*). Jpn. J. Crop Sci. 50:365-372.

Iwama, K. 1988. Difference in root growth of potato plants among years and cropping seasons. Jpn. J. Crop Sci. 57:346-354.

Iwama, K. and S. Nishibe 1989. Comparison of root characters among cultivated potatoes (*Solanum tuberosum*) and their wild relatives. Jpn. J. Crop Sci. 58:126-132.

Iwama, K., T. Uemura and Y. Umemura 1998. A simple method for selection of potato lines with a higher root/total ratio at an early stage in the seedling generation. Plant Prod. Sci. 1:286-287.

Iwama, K., T. Hasegawa and K. Nakaseko 1999. New potato lines with high productivity and drought tolerance. In Horie, H., S. Geng, T. Amano, T. Inamura and T. Shiraiwa eds., World Food Security and Crop Production Technologies for Tomorrow. The Crop Science Society of Japan, Kyoto. 189-193.

Jordan, W.K., F.R. Miller and D.E. Morris 1979. Genetic variation in root and shoot growth of sorghum in hydroponics. *Crop Sci.* 19:468-472.

Katyal, J.C. and B.V. Subbiah 1971. Root distribution pattern of some wheat varieties. *Indian J. Agric. Sci.* 41:786-790.

Lesczynski, D.B. and C.B. Tanner 1976. Seasonal variation of root distribution of irrigated, field grown Burbank potato. *Am. Potato J.* 53:69-80.

Mambani, B. and R. Lal 1983. Response of upland rice varieties to drought stress.

I Relation between root system development and leaf water potential. *Plant and Soil.* 73:59-72.

松尾孝嶺 1978. 遺伝学. 養賢堂, 東京. 97-108.

Monyo, J.H. and W.J. Whittington 1970. Genetic analysis of root growth in wheat. *J. Agric. Sci.* 74:329-338.

村上紀夫 1998. バレイショ. 三分一敬監修, 北海道における作物育種. 北海道協同組合通信社, 札幌. 176-196.

Murashige, T. and F. Skoog 1962. A revised medium for rapid growth and bio assays with tobacco tissue culture. *Physiol. Plant* 15:473-497.

O'Toole, J.C. and Soemartono 1981. Evaluation of a simple technique for characterizing rice root systems in relation to drought resistance. *Euphytica* 30:283-290.

O'Toole, J.C. and W.L. Bland 1987. Genotypic variation in crop plant root systems. *Adv. Agron.* 41:91-145.

Pilet, P.E. 1983. Elongation and gravireactivity of roots from an agravitropic maize mutant : implications of growth inhibitors. *Plant Cell Physiol.* 24:333-336.

Pinthus, M.J. 1967. Spread of the root system as indicator for evaluating lodging resistance of wheat. *Crop Sci.* 7:107-110.

Price, C.D., A.D. Tomas and D.S. Virk 1997. Genetic dissection of root growth in rice (*Oryza sativa* L.) : hydroponic screen. *Theor. Appl. Gent.* 95:132-142.

Quiseberry, J.E., W.R. Jordan, B.A. Roark and D.W. Fryrear 1981. Exotic cottons as genetic sources for drought resistance. *Crop Sci.* 21:889-895.

Rapper, C.D. and S.A. Barber 1970. Rooting systems of soybeans I. Difference in root morphology among varieties. *Agron. J.* 62:581-584.

Sattelmacher, B., R. Kuene, P. Malagamba and U. Moreo 1990. Evaluation tuber

bearing *Solanum* species belonging to different ploidy levels for its yielding potential at low soil fertility. *Plant and Soil*. 129:227-233.

Tagliani, L., S. Nissen and T.K. Blake 1986. Comparison of growth, exogenous auxin sensitivity, and endogenous indole-3-acetic acid content in roots of *Hordeum vulgare* L. and an agravitropic mutant. *Biochem. Gent.* 24:839-848.

Tai, C.C.C. and D.A. Young 1984. Early generation selection for important agronomic characteristics in a potato breeding population. *Am. Potato J.* 61:419-434.

Taylor, H.M. 1983. Managing root systems for efficient water use. In Taylor, H.M., W.R. Jordanet and T.R. Sinclair eds., *Limitations to Effect Water Use in Crop Production*. Am. Soc. Agron., Madison. 87-113.

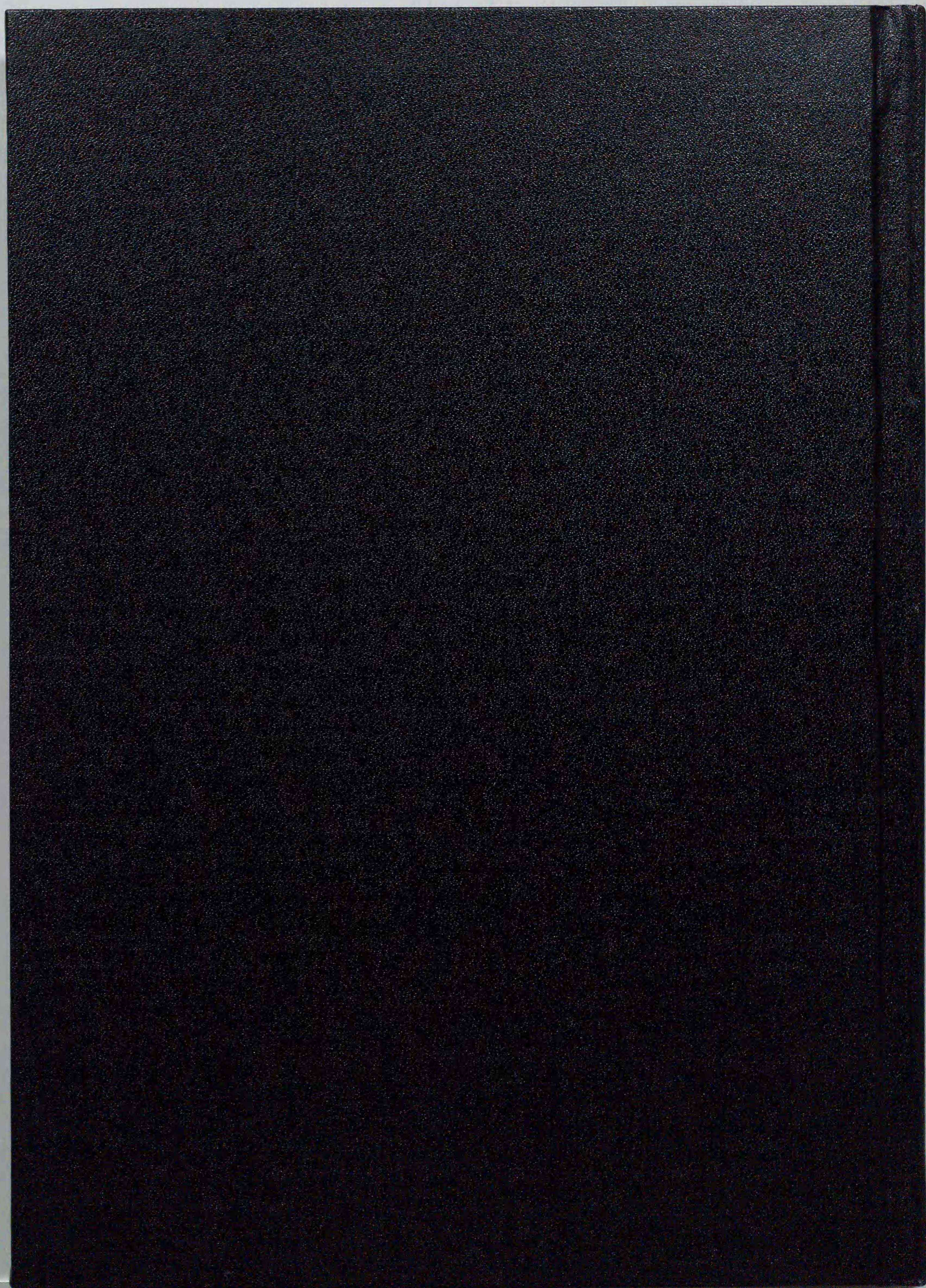
Tennant, D. 1975. A test of a modified line intersect method of estimating root length. *J. Ecol.* 63:995-1001.

Yamaguchi, J. and A. Tanaka 1990. An image processing method to plant root traits. *Soil Sci. Plant Nutr.* 36:337-343.

Zobel, R.W. 1972. Genetics of the diageotropica mutant in the tomato. *J. Hered.* 63:94-97.

Zobel, R.W. 1974. Control of morphogenesis in ethylene requiring tomato mutant, diageotropica. Can. J. Bot. 52: 735-741.

Zobel, R.W. 1992. Soil environment constraints to root growth. In Hatfield, J.L. and B.A., Stewart eds., Limitations to Plant Root Growth. Springer-Verlag, New York. 27-51.

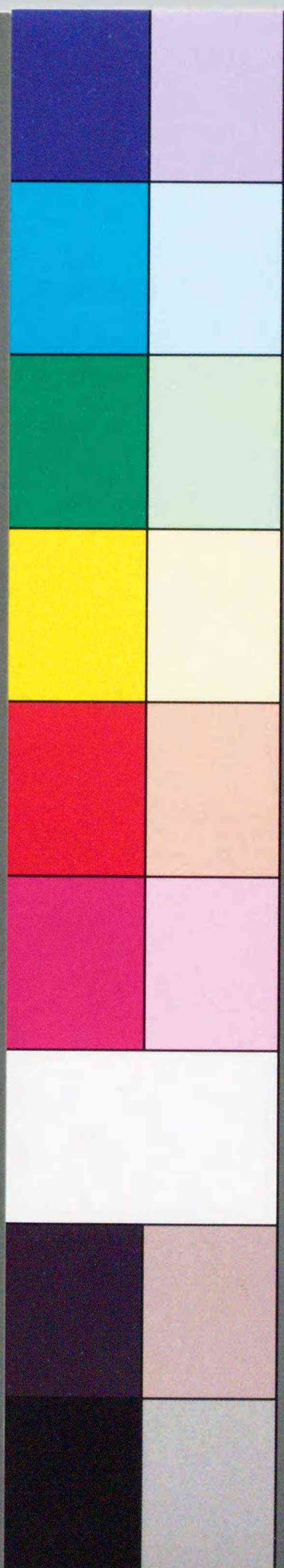


inches 1 2 3 4 5 6 7 8
cm 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19

Kodak Color Control Patches

© Kodak, 2007 TM: Kodak

Blue Cyan Green Yellow Red Magenta White 3/Color Black



Kodak Gray Scale



© Kodak, 2007 TM: Kodak

A 1 2 3 4 5 6 M 8 9 10 11 12 13 14 15 B 17 18 19

