X線処理による大麦の突然変異*

西村 米八** 新関 宏夫** 斎藤 武雄**

NISHIMURA Yonehachi, NIIZEKI Hirowo and SAITO

Takeo : X-ray induced mutations in barley.

1. 緒 言

X線処理による突然変異に関し GUSTAFSSON (1947) は大麦その他を材料として早生, 多収, 強稈その他の実用的価値のある変異を誘発し得たことを報告し, X線による育種の可能性を強調している。X線処理によつては屢々染色体変異特に相互転座を生ずることは一般に知られているが, 相互転座は遺伝子の連関分析を行う手段として有効であつて, これを利用して一粒系小麦の連関群を決定した山下 (1948) の研究の如きはその著しい例であり, MILLER (1951) は玉蜀黍につき量的形質を支配する遺伝子の連関の研究に相互転座の応用を試みている。MILLER (1951) の引用するところによれば ANDERSON は或形質を支配する遺伝子が転座と連関している場合にはその転座系統を用いてその遺伝子を一つの系統から他の系統に移すことの可能性を示唆している。又 BURNHAM (1946) の提唱したエノテラ法育種の素材としても相互転座は興味がある。この様に X線による突然変異は遺伝子突然変異も染色体突然変異も育種学上夫々興味ある対象と考えられるところから著者等は大麦を材料としてX線照射を行い処理当代及び翌代を調査して十数個の相互転座系統を得たのでそれらを中心としその他二三の変異について報告する。

2. 材料と方法

1949年秋大麦品種関東皮一号を供試し, 1昼夜吸水せしめた種子にX線を照射した。照射の条件は80kV, 6mA, 20cm, 55分及び110分間で, 線量は夫々約10,000r及び, 約20,000rに相当するが水を入れたペトリ皿を中間に挟んで発熱を防止したために実際の線量はこれより遙かに少いものと推定される。各回種子100粒宛を用い処理後直ちに圃場に播種し同時に無処理区を併置した。110分区分は全然不発芽に終つたので調査はすべて55分区分についてのみ行つた。翌年四月上旬に斑葉個体の出現歩合と茎数とを調査し, 四月中旬に出穂調査を行つた。収穫後穂別に稔性を調査し, 同一株から不稔程度の異なる穂を選んで合計18個体60穂の種子を1穂を1

畦として播種した。かくして得た第二代植物につき出穂期, 稈長, 穂数及び稔性を調査し, その中44系統については夫々任意に選んだ数個体の花粉母細胞減数分裂を醋酸カーミン法によつて観察し, その結果見出された転座個体については開花時に花粉稔性を調査した。圃場調査によつて部分不稔と認めた個体は総て1株当り3本宛の發育良好な穂を刈取り稔実歩合を測定した。

3. 成 績

処理当代 (以下 X_1 と呼ぶ) に於て処理種子数100粒に対し収穫個体数は78株であつた。処理区は無処理区に比して生育不良で茎数少く (第1表) 稈長の短い個体を多く生じた。又処理区には葉に淡緑色の条斑を現わす個体が多数発現し (第2表), この条斑は生育の初期には比較的顕著であつたが出穂期頃には殆んど消失した如く見受けられた。出穂期には両区の間になる差は見出し難いが処理区には少々出穂の遅延する個体が含まれた (第3表)。収穫後各個体につき稔性が低下したと思われる穂の全部と稔性正常と見受けられる穂の中の1本を取り穂毎に稔実歩合を調査した。調査総穂数265本につき稔実歩合の変異を示したものが第4表である。同一個体

第1表 X線処理区及び無処理区の茎数比較

区 名	茎 数															計
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
X線処理区	13	9	10	11	12	6	6	5	3	6	—	—	—	—	1*	82
無処理区	1	—	—	8	14	13	10	7	11	7	8	6	2	2	—	89

* 2本植の疑いあり

第2表 X線処理による斑入の発現

区 名	斑 入	正 常	計	斑入出現歩合
X線処理区	35本	47本	82本	43%
無処理区	0	89	89	0

第3表 X線処理区及び無処理区の出穂期の比較

4月 日	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26日以降	計
X線処理区	1	5	2	2	8	18	10	9	9	3	5	1	6	79
無処理区	—	4	13	6	18	11	15	14	4	—	—	1	—	87

* 昭和26年2月20日受領 ** 農業技術研究所

第4表 X線処理区に於ける穂別稔性

稔実歩合	0 10	10 20	20 30	30 40	40 50	50 60	60 70	70 80	80 90	90% 100	計
穂数	—	16	8	26	33	34	40	30	39	44	265

[註] 調査個体 77 株につき稔性が低下したと思われる穂の全部, 稔性正常と思われる穂は 1 株につき 1 本をとり調査した。

に生じた不稔穂の間にもその不稔程度に屢々顕著な差が見られるが 1 個体内で最高の不稔程度を示した穂の稔実歩合をもつてその個体の稔性を代表させた場合の不稔個体の分布は第 5 表の如くである。無処理区から任意に採取した 20 穂につき稔実歩合を調べた結果は 90~100 % 平均 95% であつて処理区の個体は殆ど総て明かに稔性の低下を示している。

第二代 (以下 X_2 と呼ぶ) 植物に関する調査に於ては 1 系統当りの調査個体数が数株乃至十数株に過ぎないために出穂期, 稈長及び穂数などは雄性不稔や形態的変異など識別し易い変異に伴つて変化した場合の外は突然変異の有無を確認できなかつた。

X_2 に於ける不稔性個体の分離状況は第 6 表に一括されているが X_1 に於ける稔性と X_2 に於ける不稔性個体の有無との間には直接の関係を認め難い。又 X_2 に分離する不稔性個体の不稔程度と X_1 のそれとの間にも一定の関係が見られない。 X_1 に於て同一個体に 2 本以上の不稔穂を生じた場合 X_1 に於て一方が不稔性個体を分離しても他方がこれを分離するとは限らない。 X_2 に出現した不稔性個体の減数分裂を観察し得た系統 21 の中, 17 は染色体環を形成し相互転座の起つたことを示している。染色体環は④ (4 個の染色体からなる環) 1 個の場合が大部分であるが系統 11-1 では 23 株中に正常個体 18 株, ⑥ (6 個の染色体からなる環) 1 個をもつ個体 4 株及び三倍体 1 株を生じた。系統 15-3 では調査した不稔性個体 4 株の中 3 株は④ 1 個, 1 株は⑥ 1 個を生じた。又系統 4-1 では調査した不稔性個体 3 株中 2 株は④ 2 個, 1 株は④ 1 個を生じた。第 6 表中 X_2 に於ける稔実歩合 85% 未満の系統は 44, 染色体環形成個体を分離した系統は 17 であるから X_1 に生じた不稔穂の約 1/3 は相互転座を起したと云うことが出来る。

次に染色体環の行動に関する観察結果を述べれば, 花

第5表 X線処理区に於ける個体別稔性

稔実歩合	0 10	10 20	20 30	30 40	40 50	50 60	60 70	70 80	80 90	計
個体数	—	14	8	14	13	9	10	4	4	77

第6表 X線処理第二代に於ける不稔性個体の分離及び染色体環の形成

系 統	親穂 (X_1) の 稔 性 (%)	X_2 に於ける分離		不稔性個体 に於ける染 色体環の有 無
		稔性個体	不 稔 性 個 体	
1~1	50.7	23	0	—
1~2	86.3	19	0	—
2~1	48.3	19	0	—
2~2	67.5	11	4	有
2~3	100.0	16	0	—
3~3	13.6	4	0	—
3~2	52.3	14	0	—
3~1	63.8	21	0	—
3~4	90.4	18	3	—
4~2	35.0	13	1	—
4~1	40.6	7	8	有
4~4	45.5	1	10	—
4~3	49.1	21	0	—
5~2	16.9	1	5	無
5~1	49.0	7	9	有
5~3	74.5	9	9	有
5~4	90.9	19	0	—
6~1	16.6	2	0	—
6~2	30.3	3	0	—
6~3	61.4	8	9	無
7~3	47.5	11	0	—
7~2	67.6	15	3	有
7~1	91.9	23	0	—
8~1	34.7	3	7	有
8~2	52.3	7	3	有
8~3	64.5	9	8	有
8~4	95.0	16	0	—
9~1	87.1	14	4	無
9~2	91.3	17	4	—
10~1	29.0	2	0	—
10~2	47.6	23	0	—
10~3	95.2	24	0	—
11~1	57.3	18	4	有
11~2	72.4	6	8	有
11~3	92.1	22	0	—
12~2	12.6	1	2	有
12~3	49.1	11	6	—
12~1	59.0	14	4	有
12~5	72.0	19	8	—
12~4	93.1	15	6	—
13~1	14.5	1	2	有
13~2	47.0	8	4	有
13~3	93.2	25	0	—
14~2	18.1	5	2	有
14~3	44.7	25	0	—
14~1	60.0	21	0	—
14~5	85.9	28	0	—
15~3	42.8	3	9	有
15~1	61.1	17	1	—
15~2	90.0	28	0	—
16~1	34.4	19	0	—
16~2	65.5	17	3	—
16~3	92.3	23	1	—
17~1	22.5	11	0	—
17~4	41.0	8	0	—
17~2	55.3	18	3	—
17~3	55.7	3	0	—
17~5	93.9	18	0	—
18~1	32.6	1	4	有
18~2	59.6	15	3	無
標 準	95.0	66	0	—

第7表 転座染色体の結合及び分離の様式

系 統	環		鎖		不 詳
	分離型	不分離型	分離型	不分離型	
2~2	54	22	11	1	21
4~1	62	27	3	0	8
5~1	54	24	2	1	19
5~3	72	21	38	8	24
7~2	54	20	4	0	8
8~1	51	22	9	0	21
8~2	75	36	7	1	21
8~3	46	23	1	1	19
11~2	38	12	10	0	10
12~1	51	17	11	2	13
12~2	37	16	2	3	10
13~1	55	22	12	2	29
13~2	42	26	11	2	22
14~2	35	14	3	0	11
15~3	39	13	8	0	8
18~1	37	17	13	5	13
計	802	332	135	26	257
比率%	51.68	21.39	8.70	1.68	16.56

(註) 数字は観察せる母細胞数を示す。

第8表 転座ヘテロ個体の花粉稔性及び稔実歩合

系 統	花 粉 不稔歩合 (%)	X ₁ 稔実歩合 (%)	X ₂ 稔実歩合	同左 調査個体 数	染色体環
2~2	19.8	67.5	63.5	4	④
4~1	19.3	—	68.7	7	"
5~1	19.4	49.0	60.9	8	"
5~3	17.0	74.5	71.0	8	"
7~2	15.3	67.6	75.5	3	"
8~1	26.1	34.7	61.8	7	"
8~2	16.8	52.3	69.6	3	"
8~3	—	64.5	62.9	6	"
11~2	15.1	72.4	67.0	8	"
12~1	17.4	59.0	68.6	2	"
12~2	24.9	12.6	62.5	2	"
13~1	20.1	14.5	52.2	2	"
13~2	—	47.0	51.5	4	"
14~2	17.4	18.1	61.3	2	"
15~3	28.0	—	70.7	4	"
18~1	22.1	32.6	64.9	3	"
平 均	19.9	47.6	64.5	—	"
11~1	32.7	57.3	53.2	4	⑥
15~3	—	42.8	47.5	5	"
4~1	—	40.6	48.0	2	④+④
標 準	3.1	95.0	96.0	—	

粉母細胞減数分裂の第一中期に於ける染色体の配列様式は第7表の如く分離型(disjunctional)と不分離型(non-disjunctional)の比率が④1個を形成する16系統につき平均して72:28であつて50%以上の稔性花粉粒を生ずる可能性を示している。第8表に示した如く染色体環形成個体即ち転座ヘテロ個体の稔性花粉歩合は約20%前後であり稔実歩合は④1個の場合自然授粉により最低52%, 最高76%, 平均65%である。但しこの稔実歩合は④形成個体を生じた系統内の不稔性個体は総て転座ヘテロ個体と見なしそれらの平均の稔実歩合を以てその系統の稔実歩合としたものである。稔実歩合は同一系統内では個体間の変異の幅が10%位であるから系統間差異の存在は確実と思われるが、稔性花粉歩合及び第7表に於ける分離型と不分離型の比率又は環と鎖の比率については系統間差異の有無は未だ決定し難い。但し系統5~3は他系統に比し明らかに鎖の頻度が高いものと考えられる。系統4~1及び15~3の如く同一系統内に2種類の転座ヘテロ個体を含む場合には稔実歩合からも明らかに2種類の不稔個体が区別されるから不稔程度の高い方を⑥又は2個の④を持つ個体と見なして稔実歩合を算出した。X₁に生じた不稔個体が染色体環を形成せぬもの及び不稔個体の細胞学的観察を欠くものについての稔性調査成績は第9表に示されている。

第9表 X₂に生じた不稔個体の稔性(染色体環なき系統)

系 統	X ₁ 稔実歩合	X ₂ 稔実歩合	同 左 調査個体数	不稔個体の特性
3~4	90.4	0.0	3	雄性不稔
4~2	35.0	42.5	1	短稈
4~4	45.5	64.1	8	正常型及び短稈
5~2	16.9	6.3	3	雄性不稔
6~3	61.4	68.6	10	正常型
9~1	87.1	49.1	3	短稈
9~2	91.3	45.6	4	短稈
12~3	49.1	41.1	8	短稈
12~4	93.1	76.6	2	正常型
12~5	72.0	75.5	6	正常型
15~1	61.1	41.1	1	正常型
16~2	65.5	77.6	3	正常型
16~3	92.3	62.7	1	正常型
17~2	55.3	75.1	3	正常型
18~2	59.6	69.8	3	正常型

系統11~1に現れた1株の三倍体は二倍体に比し葉色濃く、粒型大きく、芒短く、出穂はやや遅れた(第10表)。稔性は低く自然授粉により1穂当たり0-2粒の種子を生じた。花粉母細胞の減数分裂に於て通常5-6個の

第 10 表 三倍体と二倍体の諸形質の比較

	稈 長	穂 長	芒 長	穂 数	粒		花 粉 粒 直 径	花 粉 稔 性	出穂日
					長 さ	幅			
三倍体	cm 62.0	cm 7.6	cm 4.8	10.0	mm 9.0	mm 3.3	19.04±2.35	21%	4 月 19 日
二倍体	69.9	7.6	9.0	11.6	8.6	3.3	17.21±1.18	97%	4 月 16 日

第 11 表 形態的異状個体の諸形質

発現系統	個 体 数		稈 長	穂 長	芒 長	止 葉		穂 数	稔実歩合	其 他
	正 常	異 常				長	幅			
3~4	18	3	cm 66	cm 4.6	cm 8.2	cm 11.6	cm 1.70	16.0	% 0.0	雄性不稔晩生
5~2	1	6	45	5.4	6.9	11.8	1.67	8.5	6.3	雄性不稔
9~2	20	1	28	4.1	4.7	11.6	1.90	13.0	64.8	無葉舌
12~1	17	1	51	5.6	6.3	6.8	1.30	4.0	14.6	白色条斑
12~3a	13	3	55	5.2	8.0	8.8	1.58	8.3	62.1	晩生
12~3b	13	1	53	3.5	6.5	9.5	1.13	7.0	0.0	細稈
16~2	19	1	38	4.7	8.8	10.9	1.92	6.0	74.2	短稈
標 準	—	—	78	7.6	9.0	13.4	2.06	14.8	96.0	

3 価染色体を生じ、第一中期の核板に見られる 3 価染色体の形状は主として V 字型を示した。第一又は第二終期に於て屢々 1 乃至数個の染色体が娘核外に残留した。

その他雄性不稔 2 型、無葉舌、斑葉、短稈及び晩生などの異常個体が発現し、それ等の特性の概要は第 11 表に示されている。雄性不稔 2 型は孰れも人工交配により容易に結実を見た。

4. 考 察

X_1 に於ける同一個体内にも穂によつて稔性に差異あることは既述の如くであるがそれらの差異は一部は同一の原因に基く不稔の偶然的な変異に過ぎぬものであり、他の部分は異なる原因に由来したものであろう。不稔程度が同一であつても原因を異にする場合も当然考えられる。 X_1 の不稔性には遺伝性のものと然らざるものとが存在することは疑いなく、両者が同時に同一の穂に出現する場合も少くないものと思われる。転座の起つた系統に於て見られる X_1 と X_2 の不稔程度の差異はこの原因に依つて説明することが出来る。

X_1 の各分けつがどの程度に独立に変異を起しているかはこの調査の範囲では十分明かにすることは出来ないが、第 6 表に示されている系統 11~1, 11~2 及び 11~3 は同一個体の 3 本の穂であつて X_1 の稔性は互に顕著な差異を示し、 X_2 に於ては 11~3 だけが不稔個体を分離していない。且つ 11~1 と 11~2 とは何れも不稔個体を分離したが前者は⑥、後者は④を形成し独立の変

化を起したことが明である。11~3 が不稔個体を分離しないことは個体数が少ないために本来不稔個体を分離すべきものが出現しなかつたという可能性を無視出来ないとしても、これら 3 穂が独立に変異した公算は大であろう。

X_1 の各穂の稔性と X_2 に生じた不稔個体の稔性との間には余り明瞭な関係を見出すことは出来ないが、 X_1 に於て正常に近い稔性を持つた穂からは転座による不稔個体を X_2 に見出す可能性は少いと云い得るようである。併し X_1 に生ずる変異は GUSTAFSSON (1947), SMITH (1951) 等の指摘する如く、1 本の穂の中の 1 区分に起るものと考えられるから、 X_1 に於て正常に近い稔性を示した穂もその一部に転座を起した部分を含み、そこから少数の不稔個体を生ずる場合も考えられる。1 穂内にキメラ状に変異の起る程度を知るために転座の見出された系統につき稔性個体と不稔性個体とを第 9 表から集計すると夫々 140 及び 93 個体となり、稔性個体が稍々多いから転座を起さぬ部分が幾分関係していることも想像される。併し個々の系統について見れば個体数は極めて少数ではあるがその比が 1:1 に一致する場合が多く、従つて変異がキメラ状に起つている場合は比較的少いのではないかと考えられる。SMITH (1941) によれば転座系統について分離比が 1:1 とならず稔性個体が多数に現れる場合も知られているから、その様なことも或はこの場合に関係しているかも知れない。

転座ヘテロ個体の花粉稔性、稔実歩合又はその減数分

裂に於ける染色体の分離様式に関する観察結果は WHITE and BURNHAM, (1948), SMITH, (1949), [共に SMITH (1951) による] 等の報告と大体に於て一致している。これを一粒小麦の場合 (山下, 1950) と比較すれば1回の転座による不稔程度は幾分大麦の方が大である。

BURNHAM (1946) は大麦が玉蜀黍に比して転座による不稔程度が低く染色体数が少ないことからエノテラ法を適用できるかも知れないと述べているが、一粒小麦に関する成績 (山下, 1950) では⑩, ⑧+⑥, ⑫及び⑭を持つ個体が袋掛けした場合に縊て完全不稔であることから類推すれば、大麦に於て⑭を持つ個体が得られたとしても恐らく完全不稔であつてエノテラ法の利用は不可能となるだろう。この点について著者等は次の如く考える。即ちエノテラ法は必ずしも全染色体が1箇の環を形成する場合に限らず、例えば大麦に於ては⑧+⑥又は⑩+④の如き形式で全染色体がいずれかの環に含まれる転座を考えることが出来る。⑧+⑥を持つ個体を自殖した場合に分離

する稔性個体は染色体の構成から見れば転座染色体7対、転座染色体4対と基本染色体3対、転座染色体3対と基本染色体4対及び基本染色体7対の4種類が同一頻度で含まれる筈であつて最後のものがエノテラ法の求める固定系である。⑭に比すれば⑧+⑥を持つ個体の方が稔性を保持する可能性が大であり、一粒小麦の場合 (山下, 1950) ⑩+④の個体がお種子を生じていることから見れば成る可く稔性の高い系統を選抜してゆけば大麦に於ても⑧+⑥ならば採種可能な場合も期待出来るのではないかと考える。BURNHAM (1946) はエノテラ法に必要な複合転座型を作出する方法として主として転座に関与する2染色体の一方を共通にする2転座型間の雑種の後代から両方の転座を共有する系統を誘導することを詳論しているが、この方法では共通の転座染色体の切断点と動原体との中間の部分に交叉が起つた場合にのみ両方

の転座が合成されるのであつて、複合の程度が進むと共に稔性が低下し多量の種子を得がたくなるにつれてその中から少数の交叉による個体を期待することが困難となるのではなからうか。それに対し著者等はむしろ1回の転座が起つたならば直ちにその転座につきホモ個体を作り更にそのホモ個体にX線照射を行つて次の転座を起させ再びホモ個体を作る。この操作を反覆実施すれば高度の不稔性に阻害されることなく又稀少な交叉に依存する必要もない。この方法を採用する場合には前述の⑧+⑥を目標とする時は毎回の操作に当り生ずる転座型の一部は⑧、他の一部は⑥の合成に向つて同時に平行して選抜を行い、⑧及び⑥に対応する転座ホモ個体が得られた時に両者を交雑すれば転座に共通な染色体を含まないからその F_2 の中から容易に⑧及び⑥を複合した転座ホモ個体が得られ、従つて転座の複合に要する年数は比較的短くてすむように思われる。以上の如き考察により大麦に於てエノテラ法の適用を企てる場合は先ず⑧+⑥を生ずべき転座型の合成と利用を目標とするのが適切であると結論される。

引用文献

- BURNHAM, C.R. (1946) : An "Oenothera" or multiple translocation method of establishing homozygous lines. Jour. Amer. Soc. Agr., 38 : 702-707.
- GUSTAFSSON, A. (1947) : Mutations in agricultural plants. Hereditas 33 : 1-100.
- MILLER, PHILIP A. (1951) : Use of chromosomal interchanges for investigating the inheritance of oil in the corn kernel. Agron. Jour., 43:229-234.
- SMITH, L. (1941) : An inversion, a reciprocal translocation, trisomics, and tetraploids in barley. Jour. Agr. Res., 63: 741-750.
- (1951) : Cytology and genetics of barley. Bot. Rev., 18 : 1-51.
- 山下孝介, (1948) : 細胞遺伝学第一巻 : 123-146.

Résumé

The X_1 and X_2 generations of X-rayed barley seeds were investigated and the following results were obtained.

1. The difference of fertility exists among spikes of an individual plant in X_1 generation. The progenies of spikes with normal fertility in X_1 generation may often segregate into fertile and partially sterile plants in X_2 . On the other hand, partially sterile spikes may often produce fertile plants only.

2. Seventeen from sixty spikes obtained from eighteen X_1 plants segregated structural hybrids; fourteen of them have a ring of four chromosomes, two have a ring of six and one has two rings of four. Seed fertilities of plants with a ring of four are 51.5-74.

5%, plants with a ring of six are 47.5 and 53.2% and plants with two rings of four are 48.0%.

3. One triploid plant and several mutants, which are male sterile, liguleless and short culmed, are detected.

Possibility of applying BURNHAM's multiple translocation method in barley is discussed. Considering the suspected sterility of translocation heterozygotes, a multiple translocation type with a ring of eight and a ring of six is supposed to be more applicable than that with a ring of fourteen. Procedures to induce such a multiple translocation type are suggested, where repeating X-ray treatment of translocation homozygote might be adopted to accumulate translocations step by step.