II. 選抜理論の進歩

Kan-Ichi SAKAI: Biometrical approaches to the method of plant breeding. Jap. J. Breeding. Vol. 11, No. 2. 1961

統計遺伝学と育種理論の進展

酒 井 寛 一

(国立遺伝学研究所)

ここ 10 年間の、統計遺伝学に関する世界の動きは、量的遺伝子の働き方では優性効果から上位性効果の探究に、研究方法では、いわゆる diallelic cross の発展と利用に、大きい関心が注がれてきた。その間日本では、主な関心が、育種の実問題にそそがれて、育種方法を中心とする研究が多く行われた。それで私は、創刊以来満 10 年を経た育種学雑誌にのせられてきた論文を中心とし、それに他の学術雑誌に発表されたもので目にふれる機会のあつた論文をつけ加えて、実際の私達の歩みをふり返つてみようと思う。ただここで断つておかねばならぬことは、育種学会や遺伝学会で口頭で発表されたいくつかの研究は、その重要性にも係らず、記載の正確さを期するためには割愛せざるを得なかつたことである。なお、本来の集団遺伝学には触れなかつたし、また動物関係ならびに、植物でも雑種強勢に関与する業績には触れなかつた。

I. 植物の他殖率の推定

植物の自然集団又は人為集団について、そのなかで行われている自発的な他殖の頻度を推定しようとする試みが、2つ行われた。1つは、特定の1対の主働遺伝子を目標として、他殖率を推定しようとするものであり、他の1つは、微働遺伝子の関与する形質の分散分析から他殖率を推定しようとするものである。

(1A) 主働遺伝子による推定

根井 (1953)、根井・赤藤 (1958) 及び根井 (1960) は、単因子分離を示す形質について、ホモ及びヘテロの3種の遺伝子型の頻度をしらべ、次の式に代入して、他殖率を見出す方法を提唱した。

$$\lambda = \frac{bn}{ab+4ac+bc}$$

但し λ は他殖率、 a, c は2種のホモ遺伝子型の個体数、 b はヘテロ遺伝子型の個体数、 $n=a+b+c$ で全個体数である。もし対立遺伝子が明かな優性と劣性の関係にあつて、ヘテロ個体が区別できないときには、後代を養成し

て判定する。このようにして得た λ の分散は次式のようなものである。

$$V_{\lambda} = \frac{\lambda(1+\lambda)}{4q(1-q)n} \{ (1-\lambda)(1+3\lambda) + 4\lambda(3\lambda-1)q(1-q) \}$$

(1B) 微働遺伝子による推定

酒井・井山 (1956) 及び酒井・成瀬 (1958) は、任意の自然又は人為集団 (純系集団でないもの) から、一定数の個体 (穂) を採集し、次代系統をつくつて、一定の形質について分散分析を行うことにより、他殖率の推定を行う方法を提唱した。この場合、調査形質は、同一個体から数個の測定値の得られるもの、たとえば、種子の幅のようなものでなければならない。さらに、この方法は関係する遺伝子の優劣性の効果と上位性効果は無視できる程度に微弱であるという前提に立ち、その上、その形質は、自然淘汰の対象にならないようなものとする。さていま、任意の自然集団から、無作為に、 l 個体を採集し、翌代の系統栽培には、各系統当り、 m 個体ずつを養成し、成熟後、各個体から、無作為に n 個ずつの種子をとつて、種子の幅又は長さについて調査を行つたとする。そうすると、次のような分散分析表ができる。

要 因	自由度	平均平方和	期待成分
全 体	$lmn-1$		
系 統 間	$l-1$	M_1	$\sigma_e^2 + n\sigma_0^2 + mn\sigma_p^2$
系統内個体間	$l(m-1)$	M_2	$\sigma_e^2 + n\sigma_0^2$
個 体 内	$lm(n-1)$	M_3	σ_e^2

この場合、 σ_p^2 は、元の集団内にふくまれる遺伝変異の大きさを示すし、 σ_0^2 は、採集された個体のヘテロ性を示すと考えられる。元の集団内で行われた他殖の割合 (q) は、この σ_p^2 と σ_0^2 の推定値から、次のようにして得られる。

$$q = 2 \left(1 - \frac{1}{\sqrt{1 + \frac{\sigma_0^2}{\sigma_p^2}}} \right)$$

II. 遺伝力と遺伝相関の推定に関する問題

(2A) 遺伝力推定値の信頼度

根井 (1955, 1960) は、雑種集団と親又は F_1 集団の比較、 F_2 と戻交配集団の比較、分散分析による成分の推定の 3 種の方法によつて得られる遺伝力の信頼度について研究を行つた。雑種集団と親集団又は戻交配集団との比較によつて得た遺伝力については、5% と 1% の有意水準表を作製し、分散分析による遺伝力の推定については、特に雌雄からくる遺伝分散成分をこみにして有意性検定を行う方法を述べた。なお、実験供試個体数についても考察した。

橋口 (1958) は、広義の遺伝力ならびに戻交配と親集団との比較から得られる狭義の遺伝力の信頼限界について、統計学的検討を加え、ぼう大な数表を作成した。

(2B) 雑種集団及びダイアル交配における遺伝相関の統計学的研究

根井 (1957, 1960) は、雑種集団ならびにホモの n 品種のダイアル交配から、形質間の共分散を、固定可能、固定不可能の両遺伝共分散と環境共分散に分け、これから、固定可能の遺伝相関、固定不能の遺伝相関、ならびに環境相関を求める方法を理論的に研究した。

(2C) 遺伝力に対する生物学的要因の影響

遺伝力は、雑種集団の中に、遺伝子型間の競争があつたり、遺伝形質が核物質の他に細胞質によつて影響されたりする場合には、推定方法は簡単ではなくなる。

酒井は、研究対象である量的形質が、遺伝子型間の競争によつて影響される場合に分散を遺伝的及び非遺伝的な成分に分割する方法を示した。たとえば、MATHER 式の書き方をすれば、もし競争の影響がないならば、 F_2 の分散は、周知のように

$$V_{F_2} = \frac{1}{2} D + \frac{1}{4} H + E_1$$

になるが、競争の影響が加わると

$$V_{F_2} = \frac{1}{2} D + \frac{1}{4} H + (C' \pm M') + \frac{1}{2} (G' \pm N') + E_1$$

になる。ただし、 C' は、競争に参与する遺伝子の相対効果による分散、 M' は、それと、量的形質の遺伝子が遺伝相関を保つとき、それによつて生ずる分散であり、 G' と N' は、同様に競争遺伝子の優性効果による両種の分散である。実験の結果によると、イネのインド型および日本型の品種間交配において、1 株穂数の遺伝力は、MATHER 式の解法では、 F_2 集団で 0.247 と推定されたが、競争を考えた新しい解法では 0.080 となり、 F_3 の F_2 に対する回帰から推定した遺伝力は、0.083 となつ

た。すなわち、競争の効果が加わるような形質では、MATHER の公式はつかうことができない。

遺伝形質が、細胞質遺伝によつて影響される場合には MATHER の公式は再びつかうことができなくなる。

CHANDRARATNA 及び酒井 (1960) は、セイロンのイネの品種間交配で、100 粒重が、遺伝子と細胞質の両者によつて影響されることを見出した。この場合、関与する遺伝子の相対効果に対して、遺伝子の優性効果は負の方向に 40% であつたが、細胞質効果は、個体のもつ遺伝子型の効果と、その母植物の表現型(環境効果を除く)の差の約 30% だけ働くことを見出された。この細胞質の効果を m とすると、たとえば F_2 の分散は次のようになる。

$$V_{F_2} = \frac{1}{2} D(1-m)^2 + \frac{1}{4} H(1-m)^2 + E_1$$

したがつて、 F_2 の遺伝力、 $h^2_{F_2}$ は、

$$h^2_{F_2} = \frac{\frac{1}{2} (1-m)^2 D}{\frac{1}{2} (1-m)^2 D + \frac{1}{4} (1-m)^2 H + E}$$

となる。この式から、 m が大きくなる、すなわち細胞質の支配力が強くなるほど、遺伝力は低くなり、もし細胞質の支配力が完全、すなわち、 $m=1$ になれば、遺伝力はゼロになることがわかる。

III. 遺伝力と遺伝相関の実験的研究

遺伝力と遺伝相関について行われた実験的研究はその数が少なくないが、大きくわけて 2 群にすることができる。1 つは、選抜を合理的にしようとする意図の下に、作物の各種の量的形質について、遺伝力を明かにし、形質間の遺伝相関に関する知見を得ようとする研究群であり、他の 1 つは、遺伝子の発現が環境条件に支配されるという考えから、遺伝力や遺伝相関の推定値に及ぼす環境条件の影響の大きさを明らかにしようとした研究群である。

(3A) 各種作物における実験的研究

その事例は甚だ多いが、私が机辺から集め得たものを上げると次のようである。

禾穀類では、イネで、伊藤・橋爪 (1958)、井山 (1958) 赤藤・林・鈴木・福永・大川 (1958)、鳥山・相馬・蓬原 (1958)、根井 (1960)、SAKAI & NILES (1957)、コムギでは、稲村・野中 (1958)、オオムギでは、高橋・安田 (1957)、桐山・小西 (1958)、根井 (1960) が挙げられる。

特用作物では、タバコについて、井山 (1954)、岡・村岡 (1957)、岡 (1959) の研究があり、アマでは、升尾・菊地 (1955)、ココヤシで、酒井 (1960) の研究がある。

岡・村岡両氏は、タバコの葉数の遺伝分析において、「平均値と分散の関係が直線的であることが認められた」とき、「対数に変換せずに計算」を行つた。しかし、本来は、このときには当然、変数変換が肝要になる。両氏は上記の直線関係を利用して、回帰法によつて、雑種集団の環境分散を推定しているが、これは一見、理論的にみえても、すべてのとり運びの根本に、環境効果と遺伝子効果は、たがいに独立であるという前提があることを考えれば、正しくない。この点で、両氏が範をもとめた POWERS, LEROY (1942) も誤りをおかしたようである。すなわち彼は、トマトの果重で、平均値と分散が相関することを見出し、測定値を対数に変換したが、まだ平均値と分散は直線関係にあつた。それで彼は、それ以上の変換をせずに、岡・村岡両氏のように、直線回帰による環境分散の補正的推定を行つた。しかし、このことは POWERS が変数変換に失敗したことを示すもので、正しい方法ではない。

蔬菜類では、ナスで後藤 (1956) が、根・蔬菜類のコカブ、ダイコン、ホウレンソウで有倉 (1960 a, b) が、タマネギで中村 (1958) が研究を行つた。

中村氏は、分散分析による遺伝力の推定に、表現型分散として、全体の平方和を自由度で割つたと思われる σ_T^2 を使っている。もし、この私の理解に誤りがなければ、この場合の σ_T^2 は、 σ_p^2 (すなわち、 $\sigma_G^2 + \sigma_E^2$) よりも小さい筈であるから、分散成分から合成された σ_p^2 を使つた方がよいと思う。

以上は、いずれも、雑種集団における遺伝力と遺伝相関の推定の実験であるが、すでに育成され、または確立された自殖性植物の品種について、その中に含む遺伝的変異の大きさをしらべたものもある。酒井 (1959) は、セイロンのイネについて、在来品種 5, 純系淘汰品種 6, 交配育成品種 8 をつかひ、種子の大きさに関して、遺伝力をしらべた。遺伝力によつてあらわされた遺伝変異の大きさをしらべてみると、在来種は最も大きく、交配育成品種がそれに次ぎ、純系淘汰品種は、遺伝変異が一番少なかつた。この場合注目すべきことは、在来品種のあるもの、ならびに交配育成品種のあるものは、 F_2 雑種集団にも相当するような高い遺伝変異を含んでいたことである。

(3B) 遺伝力・遺伝相関と環境条件

根井・赤藤 (1957), 赤藤・小堀 (1958), 赤藤・根井・福岡 (1958), 根井 (1960) は、イネで、播種期を変え、また、後藤・長内 (1959 a, b) は、コムギで、栽植密度と施肥量を変えた場合に、遺伝力や遺伝相関がどのように変化するかを研究した。これらの実験の結果は、いずれも、遺伝力や遺伝相関が、環境条件によつて、ちがつた値をとることを示した。また、これらの推定値をもとにしてつくる選抜指数も、必然的に変化することを示した。これらの事実、選抜の能率が環境条件によつて変

化し得ることを示唆している。ただ、上記の数少ない研究からは、いまだ一定のまとまつた知識を得るまでにはいたっていないようである。この問題は、育種の実際の上からも、統計遺伝学の立場からも、興味ある問題であるから、今後の研究の進展に期待したいところである。ただこの問題を解明するためには、ただ単に、遺伝力や遺伝相関の外見的な変化に注目するだけではなく、その由つて来るところを分析的に追求する必要があるであろう。

(3C) 遺伝力に及ぼす放射線の影響

岡 (1958) は、純系と考えるべきイネ種子に X 線を照射し、一定世代数を経たのち、集団内にふくまれる遺伝変異をしらべた。その結果によると、X 線照射は、非照射に対して明らかに遺伝変異を増加させ、したがつて、遺伝力が高くなることを見出した。これは明らかに、量的形質に關与する微働遺伝子 (ポリジーンズ) が突然変異を起したものと解釈される。この場合注目すべきことは、遺伝変異の増加が、正負の両方向に同じように見出されたことである。

(3D) 不稔性による雑種集団の遺伝的組成の変化

岡 (1956, 1957) は、イネの遠縁間交配の雑種集団で、配偶子発育遺伝子などによつて起る雑種不稔性ならびにそれによつて起る遺伝子型の頻度の異常な偏り、及びそれが量的形質の分散に影響を与える可能性を統計遺伝学的に研究した。そしてこのような場合、もし不稔性による偏りを考えなければ、 F_4 , F_6 , F_8 の各世代で、系統の平均値の分散は非常に大きく、系統の分散の平均は逆に過小に評価されるが、もし考慮に入れば、実験結果とよく一致することをたしかめた。

IV. 育種法の理論的研究

植物育種法の理論的研究は、育種学雑誌の発刊と共に はじまつたといつてもよいだろう。すなわち、創刊号に酒井 (1951) と中森 (1951) が、自殖性植物の雑種集団における遺伝子型の消長の理論的考察に關する論文を発表した。これら兩論文は、共にまだ、統計遺伝学的に微働遺伝子を取扱うにいたらずに、むしろ、主働遺伝子的なモデルにたつて議論を展開した。しかし両者の結論には多少のくいちがいがあつたために、間もなく酒井 (1952) は、中森氏の見解を反ばくする論文を書いた。これに対して、中森氏は更に再反ばくの筆をとろうと考えていたが、不幸にして病床に臥することになり、ついに、志をはたさずして早世された。育種学雑誌がいまだ充分の生長をとげない内に、早くも世を去られた先覚の故中森栄一氏を心の底から惜しみ、同氏の一生をかけた数多の貴

重な業績をたたえ慕つてやまない。

さて、自殖性植物の育種法の理論的研究は、漸次、牛歩ながら数を重ねた。すなわち、酒井(1954)は、自殖性植物の雑種の集団における遺伝力の、世代と系統栽培による変化を計算した。また酒井(1957)は、交配組合せの良否の検定を、集団の平均値と遺伝分散の両方を考慮して行う方法を提出した。さらに酒井(1956, 1957)は、系統育種法において、個体、系統及び系統群について測定値を得たとき、それらの数値にそれぞれおもみづけして、個体の選抜指数をつくることを研究した。また、交配や品種比較に役立たせる目的をもつて、酒井(1957)は、品種間の類縁関係を数値的にあらわすための近縁係数の利用をのべた。

その他、酒井・鈴木(1953)は、他殖性植物で、採種母本を選抜するときに、少数の母本に限るときは、対立遺伝子の機会的喪失が起り得て、ヘテロ性によつて起される雑種強勢は屢々失われ得るであろうと結論した。また酒井(1957)は、統計遺伝学的の実験研究に適しないような永年性樹木、とくに林木では、稚樹を系統別に養成して、成木の目標形質に生理的に近いような形質を調査し、一、二の前提の下に、稚樹の形質と、成木の目標形質との間の遺伝相関を推定する方法を提出した。

ただこれら一連の研究は、その多くが、未だ充分な実験的証明を経っていないので、実用化される段階には到っていない。

V. 育種数値表の作製

明峰(1958)は、多くの労力を注いで、いわゆる育種数値表を作り上げた。これはいままでの育種学書にない試みであつて、実際の育種に有用に使われるものがある。

む す び

以上、私は大変大ざつぱに、いままで10年間の、我国における統計遺伝学と育種理論の研究を、植物に限つて振り返つてみた。ここで痛感されることは、先ず第一にもう少し大学や国立遺伝学研究所と、実際の仕事をやっている農業試験場との距離を近くする方法はないかということである。育種学的研究は、そこに直接と間接の両方の場合があるにしても、いずれも、実際の育種の仕事と結びついてゆかなければ意味をなさない。基礎と実際とが結び付くためには、両方の視野がずれていたり、たがいに、知らぬ存ぜぬではこまる。ここに、育種学会の10年の歴史を契機として、より大きい進歩のために、両方からたがいに手をさしのべ、結びあう機会を益々大きくしたいものである。

参 考 文 献

- 明峰英夫(1958)：育種数値表。植物の集団育種法研究 314-337。
- CHANDRARATNA, M. F. & K. I. SAKAI (1960)：A biometrical analysis of matroclinous inheritance of grain weight in rice. *Heredity* 14, 3-4, 365-373。
- 後藤寛治(1956)：ナスにおける量的遺伝の分散ならびに共分散分析。育種 6, 180-184。
- 後藤寛治・長内俊一(1959 a)：栽植密度と選抜の効率。育種 9, 7-11。
- GOTOH, K. & S. OSANAI (1959 b)：Efficiency of selection for yield under different fertilizer levels in a wheat cross. 育種 9, 173-178。
- 橋口渉子(1958)：Heritability の信頼区間表。農技研統計設計研究室資料, 9, 1-131。
- 稲村宏・野中舜二(1958)：小麦の茎立ち、出穂始、穂重の遺伝力ならびに組合せ選抜について。「集団育種法」*, 138-146。
- 伊藤隆二・橋爪厚(1958)：水稻雑種における個体および系統選抜に関する二、三の知見。「集団育種法」*, 163-169。
- 井山審也(1954)：葉タバコの中骨歩合と葉形の遺伝学的研究。育種 3, 203-207。
- (1958)：水稻の遺伝相関と環境相関。「集団育種法」*, 146-152。
- 川瀬恒男・村田伸夫・山根国男(1959)：遺伝子の形質発現と環境との関係に関する研究。2. 水稻 E_3 , E_4 および E_5 遺伝子の日長に対する反応。育種 9, 227-236。
- 桐山毅・小西猛朗(1958)：大麦の選抜効率に関する研究。「集団育種法」*, 181-189。
- 楠隆・長内俊一(1959)：秋播小麦雑種初期世代の耐寒性に関する集団選抜の効果。育種, 9, 1-6。
- 升尾洋一郎・菊池文雄(1955)：亜麻数量形質の遺伝力について。北海道農試集報 68, 25-30。
- 中森栄一(1951)：自家授精植物に於ける育種方法としての混系育種法に就いて。育種, 1, 15-20。
- NAKAMURA, N. (1958)：Studies on the breeding of *Allium cepa*, L. (1) Estimating heritability. 育種, 8, 255-260。
- NEI, M. (1953)：Mathematical studies on the breeding behavior of partially allogamous plants. 育種, 3, 1-5。
- (1955)：The test of significance for heritability estimates. 育種, 5, 213-219。
- (1957)：The analysis of covariation by a diallelic cross. *Proc. Internat. Genetics Symp.* (1956), 478-481。
- (1960)：Studies on the application of biometrical genetics to plant breeding. *Mem. Coll. Agr., Kyoto Univ.*, No. 82, 1-100。
- NEI, M. & K. SYAKUDO(1957)：Genetic parameters

*「集団育種法」は、酒井・高橋・明峰編「植物の集団育種法研究」(東京・養賢堂)をさす。

- and environments. II. Heritability and genetic correlation in F_2 of some agronomic characters in rice plant. 遺雑 32, 235-268.
- & ——— (1958): The estimation of outcrossing in natural populations. 遺雑, 33, 46-51.
- 岡彦一(1956): 稲品種間雑種不稔性を支配する配偶子発育因子のポリジーンの性質. 育雑 6, 51-55.
- OKA, H. I. (1957): Change of population genotype due to gametic and zygotic selections in hybrids between distantly related varieties of rice. Proc. Internat. Genetics Symp. (1956), 482-490.
- (1958): Induced mutation of polygenes for quantitative characters in rice. J. Hered. 49, 11-14.
- 岡 克(1959): 黄色種タバコ品種における量的形質の二面交雑による遺伝分析. 育雑 9, 87-92.
- 岡 克・村岡洋三(1957): タバコ品種における短日性の遺伝. 1. キサンチとブライト・エラーの交雑について. 育雑 7, 12-16.
- POWERS, LEROY(1942): The nature of the series of environmental variances and the estimation of the genetic variances and the geometric means in crosses involving species of *Lycopersicon*. Genetics 27, 562-575.
- 酒井寛一(1951): 植物育種における個体選抜と選抜の効率に関する研究. 育雑 1, 1-9.
- (1952): ラムシュ集団における集団選抜と集団の取扱いの問題. 農及園 27, 5-8.
- (1954): 植物育種法に関する理論的研究.
- I. 自殖性植物の雑種後代における遺伝力の変化. 育雑, 4, 145-148.
- (1955a): 植物育種法に関する理論的研究.
- II. 自殖性作物の交配育種における組合せ検定法の理論. 育雑, 5, 110-114.
- (1955b): Competition in plants and its relation to selection. Cold Spring Harbor Symp. on Quant. Biol. 20, 137-157.
- (1956): 植物育種法に関する理論的研究.
- III. 自殖性植物の個体選抜における系統群, 系統及び個体の測定値の重みづけ. 育雑 6, 175-179.
- (1957 a): 同上. IV. 林木育種における遺伝相関の推定とその利用. 育雑 7, 83-86.
- (1957 b): 同上. V. 自殖性植物の育種における近縁係数の応用. 育雑 7, 87-92.
- (1957 c): Theoretical studies on plant breeding techniques with special regard to autogamous plants. Proc. Internat. Genetics Symp. (1956), 491-497.
- (1959): Practical purity and the method of maintenance of established varieties of rice. News Letter (IRC), 8, No. 4.
- (1960 a): ココヤシの育種学的研究. 玉川大学農学部研究報告 1, 63-71.
- SAKAI, K. I. & S. IYAMA(1956): Statistical studies on the breeding behavior of wild populations of *Setaria pumila*. Ann. Rep. Nat. Inst. Genet. 7 (1956), 53-54.
- SAKAI, K. I. & T. NARISE(1958): Studies on the breeding behavior of wild rice (*Oryza rufipogon* and *Oryza perennis*). Ann. Rep. Nat. Inst. Genet. 9 (1958), 64-65.
- SAKAI, K. I. & J. J. NILES(1957): Heritability of grain shedding and other characters in rice. Trop. Agriculturist 113, 211-218.
- 酒井寛一・鈴木保男(1953): 他殖性植物の採種における対立遺伝子の機会的変動と雑種強勢の喪失. 育雑 3, 55-58.
- 赤藤克己・林喜三郎・鈴木 勲・福永公平・大川博道(1958): 水稻の個体選抜に関する実験的研究. 「集団育種法」*, 153-162.
- 赤藤克己・小堀 乃(1958): 収量に関与する遺伝ならびに環境要因に関する統計的研究 (第1報). 育雑 8, 17-22.
- 赤藤克己・根井正利・福岡寿夫(1958): 遺伝的パラメーターと環境. 「集団育種法」*, 77-88.
- TAKAHASHI, R. & S. YASUDA(1957): Genetic studies of time of heading in barley. Proc. Internat. Genetics Symp. (1956), 498-502.
- 鳥山国土・蓬原雄三(1957): 水稻における個体および系統の遺伝力の推定. 育雑 7, 208-212.
- 鳥山国土・相馬幸穂・蓬原雄三(1958): 水稻における集団育種法と系統育種法との比較, とくに個体選抜の効果について. 「集団育種法」*, 170-180.
- 有倉保雄(1960 a): コカブの育種に関する研究. 第1報. 遺伝力と優性度の推定. 育雑 10, 96-100.
- (1960 b): 蔬菜における二三の All-or-none 形質の遺伝力について. 玉川大学農学部研究報告第1号, 121-134.