Triticum Timopheevi × *Triticum vulgare* より得たる F₁ の

成熟分裂, 形態及び稔性について*

渡 辺 好 郎*

Yoshio WATANABE : Studies on meiosis, morphology and fertility in F₁ hybrids,
Triticum Timopheevi ZHUK. × *Triticum vulgare* VILL.

チモフェービ小麦は 1922 年コーカサス山麓地方ジョーディアに発見された Emmer 類似の種で初め *Triticum dicoccum dicoccoides* (Körn) Schulz. なる一変種として 1923 年 ZHUKOVSKY により記載され、後 1928 年に至り *Triticum Timopheevi* Zhuk. と命名されたものであるが、小麦属には全く新しいゲノム G を有することが明かにせられ (木原及び LILIENFELD, 1934), 病害に対するその高度の抵抗性と相俟つて近年育種学者の注目を惹くに至つたものである (DICKSON et SHANDS, 1933; SVETOZARNVA, 1939; SHANDS, 1941; 盛永, 1949)。特にその銹病に対する抵抗性は二粒系小麦よりも強く、この因子を普通小麦に導入しようとする試みは従来屢々行われたが、当初この両種の交雑は仲々困難であり、しかも望ましからぬ形質の除去と病害抵抗性に関する全因子の維持とが困難なために最近までこの両者の交雑による育種成果には見るべきものがなかつたが、KOSTOFF (1936), 田中 (1937), PRIDHAM (1939), LOVE (1941) 及び SHANDS (1941) 等はこの交雑に成功し、ALLARD (1949) は戻し交雑によつて *Timopheevi* の抵抗性を 42-染色体を有する *vulgare*-type へと迅速に移し得ることを明かにした。

筆者は東北地方に猛威を振う小麦赤銹病に対し抵抗性な品種を種属間交雑により育成せんとし、盛永博士の示唆に従つてこの両種間の交雑を行つた。従来 *Timopheevi* を母とし、之に普通系小麦を授粉すると、種子は容易に出来るが全然発芽しないと言われていたが筆者はこの方向の交雑から 9 個体の成熟 F₁ 植物を得ることに成功した。

本報告は、この F₁ 植物に関する細胞遺伝学的研究であり、赤銹病抵抗性品種育成への基礎的裏付けを得るために行われたものである。

材料及び方法

交雑に用いた両親材料たる *Timopheevi* 及び *vulgare* の諸変種は、京都大学農学部木原研究室に於て純種をつづけて来た種であり、交雑は第 1 表の 3 組合せについて京都で行われ、F₁ の養成は盛岡に於て行われた。

根端は 0° C の水で一昼夜前処理を行い (L.D. Cua

法), Farmer 液 (3:1 の acetic-alcohol) にて同時固固定し、WARMKE 氏法に準じて作つた押しつぶし標本により、又、P.M.C. は BELLING の iron-acetocarmine によるなすりつけ標本及び、フォイルゲン染色による押しつぶし標本によつて夫々検鏡した。描画にはカメラルシダを、気孔の測定には SUMP 法を用いた。

結 果

〔I〕交雑結果：交雑結果は第 1 表の如くで、花粉親として供試した変種により着粒歩合に差が見られ、発芽歩合は低率であつた。F₁ の各個体は硝子室内で越冬せしめたが、寒さのため途中枯死せるもの続出し、成熟個体は a, b, c 3 組合せより夫々 3, 7 及び 1 個体で、

(写真) F₁-a とその両親の穂の形態
(左) *Triticum vulgare erythrospermum* の穂の正面及び側面観
(中) F₁-a の穂の側面及び正面観
(右) *Triticum Timopheevi* の穂の側面及び正面観

根端染色体数の検鏡の結果、真の雑種たることの確認された個体は各組合せから夫々 2, 7 及び 0 の計 9 個体であつた。従つて授粉小花数に対する真性雑種生成歩合は夫々 0.8%, 17.95% 及び 0% となり、交雑能力を云々するには b, c 2 組合せの実験数が僅少で、且つ途中枯死せるもの多きため充分ではないが、*T. vulgare erythrospermum* が最も優れていた。

〔II〕核学的観察：F₁ は根端で共に 2n=35 を示し、両親の半数染色体数の和、14+21=35 に一致した (第 1—3 図)。花粉母細胞の成熟分裂は主として a の組合せについて行われた。観察結果は第 2 表に示す如く

* 昭和 27 年 11 月 30 日受領

** 農林省東北農業試験場盛岡試験地

第1表: *T. Timopheevi* と *T. vulgare* の交雑組合せに於ける着粒及び発芽歩合

組合 記号	交 雑 組 合 せ		授粉 小花 数	着粒数(%)	発芽数 (%)	成熟 個体 数	雑種 数	雑種* 生成 歩合
	♀	♂						
a	<i>T. Timopheevi</i>	<i>T. vulgare erythrospermum</i>	250	156(62.4)	11(4.4)	3	2	0.80
b	"	<i>T. vulgare erythroleucon</i>	39	29(74.4)	19(48.7)	7	7	17.95
c	"	<i>T. vulgare albidum</i>	24	5(20.8)	2(8.3)	1	0	0.00

* 授粉小花数に対する真性雑種生成歩合

で、片親に Emmer 系の小麦を用いた五倍雑種の場合と甚しくその趣を異にし、一価染色体が極めて多く現われ、 $7_{II} \sim 21_{II}$ 、稀に 25_{II} を示す母細胞も見られ(第29図)モードは 1PMC 当り 13 を示した。これと対応して二価染色体数は著しく少くなり、モードは 8_{II} で、 4_{II} 乃至 13_{II} に亘る変異の幅を示し、Emmer 系小麦との五倍雑種に見られる基本接合型 $14_{II} + 7_{II}$ を示す PMC は一度も観察されなかつた。二価染色体の中 2 乃至 10 個は末端接合の open bivalent であつたが、両端接合の closed bivalent も相当頻繁に見られ、1PMC 当り 0 ~ 6 を示し、モードは 3 であつた。多価染色体は III 価、VI 価、V 価まで観察され、III 価染色体は特に頻繁に形成され、1PMC 当り最高 5 個が観察された(第16—28図)。

観察した PMC 150 細胞について五度以上現われたものの接合型を纏めたものが第3表であり、 $2_{III} + 8_{II} + 13_{II}$ が最も多く観察され、 $1_{III} + 9_{II} + 14_{II}$ がこれにつぎ、前にも述べた如く $14_{II} + 7_{II}$ は見られずに、むしろ $7_{II} + 21_{II}$

第2表: F_1 -a 及び F_1 -b に於ける染色体接合

雑 種	接合価 項 目	I			計	III	IV	V	二価染 色体* 総 数	観 察 細胞数
		Range	Mode	Average						
F_1 -a	Range	7-25	2-10	0-6	4-13	0-5	0-1	0-1	7-13	150
	Mode	13	5	3	8	2	0	0	10	—
	Average	13.7	5.24	2.96	8.19	1.45	0.11	0.02	9.91	—
F_1 -b	Range	6-26	1-11	0-10	3-14	0-5	0-1	0-3	4-14	100
	Mode	12	6	2	9	1	0	0	11	—
	Average	12.63	5.89	3.08	8.97	1.24	0.09	0.07	10.53	—

* trivalent は一個の bivalent に、tetravalent 及び quinquivalent は夫々二個の bivalent として計算

が 150 細胞中 6 回も観察され、又、唯一度ではあるが $5_{II} + 25_{II}$ を示す母細胞も観察された(第29図)。 $7_{II} + 21_{II}$ を示した PMC 中には、7 個の bivalent がすべて末端で接合した open bivalent よりなる場合も見られ、 $5_{II} + 25_{II}$ を示した PMC では 4 個までが open bivalent であつた。これらのことは *Timopheevi* の G ゲノムと *vulgare* の B ゲノムとは勿論、両親に共通な A

ゲノム同志すら全くは相同でないことを示唆するものと思われる。

一価染色体は二価染色体が両極に移行する頃遅れて核板に排列され、ここで縦裂することは普通の五倍雑種の場合と同様である。後期には染色体橋、遅滞染色体が頻繁に形成され、後者

第3表 F_1 -a 及び F_1 -b の成熟分裂第1分裂中期の染色体接合とその頻度

F_1 -a		F_1 -b	
染色体接合型	頻度	染色体接合型	頻度
$2_{III} + 8_{II} + 13_{II}$	21	$1_{III} + 10_{II} + 12_{II}$	11
$1_{III} + 9_{II} + 14_{II}$	10	$1_{III} + 9_{II} + 14_{II}$	9
$11_{II} + 13_{II}$	7	$2_{III} + 7_{II} + 15_{II}$	6
$1_{III} + 8_{II} + 16_{II}$	7	$2_{III} + 9_{II} + 11_{II}$	5
$2_{III} + 10_{II} + 9_{II}$	6	$11_{II} + 13_{II}$	5
$1_{III} + 10_{II} + 12_{II}$	6	その他**	65
$10_{II} + 15_{II}$	6		
$2_{III} + 7_{II} + 15_{II}$	6		
$7_{II} + 21_{II}$	6		
$2_{III} + 9_{II} + 11_{II}$	5		
$3_{III} + 7_{II} + 12_{II}$	5		
$1_{III} + 7_{II} + 18_{II}$	5		
$2_{III} + 5_{II} + 19_{II}$	5		
その他 *	55		
計	150	計	100

* この中には $5_{II} + 25_{II}$ が一度含まれている。** この中には $1_{III} + 3_{II} + 26_{II}$ が一度含まれている。

は小核となつて中間期に細胞質中に取り残される場合が多い。第二分裂後期に於ても染色体橋と遅滞染色体は同様頻繁に観察される。花粉四分体期には小核を多数有する外形は正常な四分体が形成され、二分体、多分子は見られなかつた(第4—15図)。

四分体一分胞子中の小核数の頻度は第4表の如くであり、そのモードは 1 である。

F_1 -b に於ける成熟分裂の行動は要点的に於ては F_1 -a と大差ないが、ただ、一価染色体及び二価染色体の出現の幅が F_1 -a より

第4表 F_1 に於ける四分体一分胞子中の小核数の頻度

雑 種	小 核 数						
	0	1	2	3	4	5	計
F_1 -a に於ける頻度	117	195	170	85	31	2	600
F_1 -b に於ける頻度	276	272	99	18	2	0	661

も若干広くなつており、 $1_{III} + 3_{II} + 26_{II}$ (第30図)及び $3_{III} + 2_{III} + 4_{II} + 6_{II}$ (第28図)を示した母細胞が夫々 1

度例外的に観察された。最も頻繁に出現した接合型は 1Ⅲ+10Ⅱ+12Ⅰで、F₁-a では観察されなかつた 14Ⅱ+7Ⅰを示す PMC も唯一度見られた。

〔Ⅲ〕形態及び稔性：F₁ の形態は大部分の形質に於て両親の中間性を示したが、F₁-a と F₁-b とでは花粉親の相違により若干の差が現われた。即ち、前者では *Timopheevi* の特徴である葉身、葉鞘上の毛茸が幼苗期にのみ現われ、越冬後抽出した葉身及び葉鞘上には毛

茸の存在は識別出来なかつたが、後者では成熟期に至るまで *Timopheevi* と同様毛茸が明瞭に観察された。

穂の形態は *Timopheevi* よりも *vulgare* に近く、穂密度は両親の中間よりも遙かに *vulgare* に近似し、従つて *Timopheevi* の特徴であるコンパクト小麦類似の形質は見られなかつた（写真）。蒴は全く裂開しない。

F₁-a につき主要形質を両親と比較すれば第5表の通りである。

第5表 F₁-a と両親の主要形質の比較

調査項目 植 物	2n	稈 長	穂 長	小 穂 数	穂 密 度	止 葉		芒 長	分 蘖 数	穂 数	気大* 孔き* のさ	花の* 粉大* 粒さ	稔 性		赤銹病 抵抗性
						長さ	幅						花粉	種子	
<i>T. Timopheevi</i>	28	115.0	7.4	24.6	3.32	21.7	1.10	7.0	54.0	45.0	24.5	19.5	85.83	76.00	抵抗性
<i>T. vulgare</i> *	42	131.0	14.7	19.0	1.33	35.4	1.48	8.3	21.0	21.0	21.0	23.9	88.18	86.11	感受性
F ₁ -a	35	107.4	12.7	22.0	1.72	26.4	1.55	9.1	55.0	52.0	18.7	21.8	2.08	0.0	抵抗性

* *T. vulgare erythrospermum*

** 接眼マイクロメーターの読度（1度盛約 2.33 ミクロン）

*** 自殖 (selfing) による稔性を示す。

赤銹病抵抗性に関しては幼苗接種は行わなかつたが、成体植物の圃場に於ける自然感染による判定では F₁ は抵抗性を示し、*T. Timopheevi* の抵抗性が優性であるものの如く思われたが、幼時に於て感受性のものでも成熟抵抗性を示すこともある故、断定は出来ず、詳細は今後の研究に俟たねばならない。

F₁ の成熟蒴をとり花粉稔性を調査した結果は 2.08% なる値を得、普通五倍雑種と比較して極めて低率である。自家授粉、自然授粉では共に完全不稔を示したが、農林55号、Marquis (以上 *T. vulgare*) 及び *Timopheevi* で授粉した結果は第6表の如くで、僅か乍ら稔実粒を得た。

第6表：F₁ に於ける交雑稔性

♀	δ	<i>T. Timopheevi</i>		<i>T. vulgare</i>					
				農林55号			Marquis		
		授粉小 花数	着粒 数	着粒 歩合	授粉小 花数	着粒 数	着粒 歩合	授粉小 花数	着粒 数
F ₁ -a		348	4	1.15	878	35	3.99	441	8
F ₁ -b		—	—	—	—	—	—	2455	49
				%			%		%
				1.15			3.99		1.81
				—			—		2.00

本稿を終えるに当たり、交配母本の自由な使用を御許し下され、御指導を賜つた木原博士と、折にふれ育種学上有益な御助言を賜つた恩師盛永博士並びに本研究遂行中終始御援助を惜しまれなかつた盛岡試験地主任、八柳技官に衷心より深謝の意を表する。

摘 要

- 1) *Triticum Timopheevi* の赤銹病抵抗性を普通小麦に導入すべく、前者を母とし、後者を父として一方向のみについて交雑を行い、2組合せより9個体の成熟 F₁ 植物を得た。
- 2) 根端染色体数は両親の半数染色体数の和 35 に一

致した。

- 3) 花粉母細胞成熟分裂第一分裂中期では一価染色体が著しく多く出現し、これと対応して二価染色体数は少くなっている。多価染色体はV価まで現われ、Ⅲ価染色体の形成が極めて多い。観察結果は第2表及び第3表の如くである。
- 4) 第1分裂、第2分裂共に後期で遅滯染色体や染色体橋が頻繁に見られるが、二分子、多分子の形成は観察されず、小核を多数有する外形は正常な四分子が甚しく多く形成される。四分子一分胞子中の小核数の最高は5個であり、モードは F₁-a では1, F₁-b では0にある。
- 5) F₁ の形態は概ね両親の中間性を示し、穂は *vulgare* に近似した。
- 6) 成体植物の自然感染による赤銹病抵抗性の判定結果では、*Timopheevi* の抵抗性が優性の如く思われたが、詳細は今後の研究に俟たねばならない。
- 7) 花粉稔性は極めて低率で、2%弱を示し、自家授粉及び自然授粉では共に完全不稔を示したが、農林55号、Marquis (以上 *T. vulgare*) 及び *T. Timopheevi* で授粉した結果、夫々若干の稔実粒を得た。

参 考 文 献

1. ALLARD, R.W. (1949): A cytogenetic study dealing with the transfer of genes from *Triticum Timopheevi* to common wheat by backcrossing. Jour. Agr. Res. 78(3-4): 33-64.
2. DICKSON, J.G. & SHANDS, R.G. (1933): Disease resistant wheats recently introduced from Russia. Phytopathology. 23(1): 8-9.
3. KIHARA, H. (1934): Genomeanalyse bei

- Triticum* und *Aegilops*. V.F. LILIENFELD & H. KIHARA : *Triticum Timopheevi* Zhuk. Cytologia 6 : 87—122.
4. KOSTOFF, D. (1936) : コムギの細胞遺伝と育種 (松村清二, 1950) 55 頁より.
5. LOVE, R.M. (1941) : Chromosome behaviour in F_1 wheat hybrids. I. pentaploids. Canad. Jour. Res. 19 C. (9) : 351—369.
6. 盛永俊太郎 (1949) : 育種と耐病性品種. 農及園. 24 (11) : 761—765.
7. PRIDHAM, J.T. (1939) : A successful cross between *Triticum vulgare* and *Triticum Timopheevi*. Jour. Australian Inst. Agr. Sci. 5 (3) : 160—161.
8. SHANDS, R.G. (1941) : Disease resistance of *Triticum Timopheevi* transferred to common winter wheat. Jour. Amer. Soc. Agron. 33(8) : 709—712.
9. SVETOZAROVA, V.V. (1939) : Second genome of *Triticum Timopheevi* Zhuk. Compt. Rend. (Doklady) Acad. Sci. USSR 23 (5) : 473—477.
10. 田中正雄 (1937) : 種々の染色体を有する小麦の柱頭に於けるチモヘービ小麦花粉の発芽に就て. 遺雑. 13 (1) : 68—70.
11. ZHUKOVSKY, P. M. (1928) : A new species of wheat. Bull. Appl. Bot. 19 (2) : 59—66.

Résumé

With the aim of transferring the leaf rust resistance of *Triticum Timopheevi* to common wheat, a cross was made between them by using the former species as female parent, and from 2 cross combinations 9 mature F_1 plants were obtained.

In the root-tip cells of all F_1 plants, the number of somatic chromosomes was confirmed to be 35, which corresponds to the sum of reduced numbers of their parents (*T. Timopheevi* ($n=14$) + *T. vulgare* ($n=21$) = 35).

At MI in meiosis of PMC's of these F_1 plants, far more univalents were observed than in the usual wheat pentaploid hybrids with Emmer group, and correspondingly the number of bivalents to be met with has been decreased. Some multivalents were often observed up to quinquivalent, above all, trivalent being frequently met with. The results obtained are given in Table 2 and 3.

Laggards and bridges were frequently observed in anaphase of both 1-st and 2nd divisions. Dyads or polyads were not observed, but pollen tetrads normal in shape with many micronuclei were formed considerably frequent. The

highest number of micronuclei contained in the monospore of a pollen tetrad is 5, the mode being in 1 in F_1 -a. 0 in F_1 -b.

The morphology of F_1 plants was intermediate in general of their parents, but spikes resembled more closely to *vulgare* type.

With reference to the leaf rust resistance of F_1 plants, no inoculation-test at young seedlings was carried out, but judging from the result of natural infection at mature plants in the field, the resistance of *T. Timopheevi* to the physiologic races of leaf rust prevailed there seemed to be dominant. To make clear up this point, however, further studies must be carried out in detail.

The pollen fertility was considerably lower, the value being circa 2 %. By either self-pollination or open pollination, these F_1 plants resulted in the complete sterility, but when the pollen grains of Norin No. 55, Marquis (both being *T. vulgare*) and *T. Timopheevi* were given on the stigmas of these F_1 plants, some fertile seeds were obtained from these cross combinations respectively.

(図 の 説 明)

Triticum Timopheevi × *T. vulgare erythrosperrum* の F_1 に於ける体細胞染色体と P.M.C. の成熟分裂

1	<i>T. Timopheevi</i> の根端染色体 ($2n=28$)	5	ける極面観 ($5_{II}+25_I$)	12	ける側面観	21	$3_{III}+7_{II}+12_I$
2	<i>T. vulgare erythrosperrum</i> の根端染色体 ($2n=42$)	6-7	同, 側面観 ($2_{III}+6_{II}+17_I$)	13	同, 後期	22	$4_{III}+4_{II}+15_I$
3	F_1 -a の根端染色体 ($2n=35$)	8	後期に於ける染色体標	14-15	花粉四分分子期 (5 箇の小核を有する 1 分胞子を示す)	23	$5_{III}+5_{II}+10_I$
4	F_1 -a の P.M.C. 第 1 分裂中期に於	9	末期	16-17	$7_{II}+21_I$	24	$1_{IV}+2_{III}+6_{II}+13_I$
		10	中間期	18	$1_{III}+9_{II}+14_I$	25	$1_{IV}+2_{III}+9_{II}+7_I$
		11	第 2 分裂中期に於	19	$2_{III}+8_{II}+13_I$	26	$1_{IV}+2_{III}+6_{II}+12_I$
				20	$2_{III}+9_{II}+11_I$	27	$1_{IV}+2_{III}+7_{II}+10_I$
						28	$3_{IV}+2_{III}+4_{II}+6_I$
						29	$5_{II}+25_I$
						30	$1_{III}+3_{II}+23_I$