

単胚性テンサイにおける複胚珠果実の 発現に関する育種学的研究

大瀧 直樹

目 次

I. 緒 論	1
II. 単胚性O型系統における形態的特性および糖収量性	5
III. 複胚珠果実の調査法と複胚珠率に関する系統間差	8
1. 複胚珠果実の調査法	8
2. 単胚性一代雑種品種・系統における複胚珠率	10
3. 単胚性O型系統の育成系譜と複胚珠果実との関係	12
IV. 複胚珠性と採種・果実形質との関係	16
1. 複胚珠率と採種・果実形質間の相関分析	16
2. 採種個体における複胚珠果実の着生・分布様式	17
3. 複胚珠果実と二胚果実との関係	21
V. 複胚珠性の遺伝と選抜育種	25
1. 自殖性O型系統における複胚珠率の遺伝変異と選抜効果	25
2. 系統間交配による自殖性O型系統の複胚珠率に対する選抜育種	29
3. F ₁ 種子親系統における複胚珠率の発現程度	32
4. 単胚性一代雑種系統「北海84号」の育成	37
VI. 総合考察	39
VII. 摘 要	42
謝 辞	43
引用文献	43
Summary	48

I. 緒 論

テンサイ (*Beta vulgaris* L.) は世界の冷涼な地帯における主要な糖原料作物であり、2000年の栽培面積は600万haに及んでいる。この内、7割はヨーロッパ諸国で占められるが、この他にアメリカおよびカナダの2カ国、地中海沿岸のアフリカ諸国、イランおよびトルコを中心としたアジア諸国および南米のチリなど世界各国で、直播栽培が行われている (WINNER 1993)。日本での栽培は北海道に限定され、テンサイは、コムギ、バレイショおよび豆類等

とともに畑作の基幹作物として輪作体系を維持する上で、不可欠な作物である。近年、北海道の作付面積は、やや減少傾向にあるが、2001年の栽培面積は65,000haである。北海道におけるテンサイの栽培方法は諸外国と異なり、紙筒育苗による移植栽培が主流である (北海道農政部 2002)。近年、農家1戸当たりのテンサイ栽培面積は、栽培農家数の減少により、6.2haと増加し、これに必要な紙筒は平均300冊 (1400本/冊) を越え、大規模なハウス育苗が実施されている。

育苗時における間引き作業時間は、10a当たり6冊で1時間とされ (堅木ら 1971)、大規模な施設では、間引き作業が実際上、不可能である。しかし、

2本立の紙筒が増加すると、収穫不能な小さいテンサイが増加するため、糖収量が減少する(堅木・泉山 1972, 堅木・泉山 1973, 加川 1976)。このため、高品質な苗の育苗が必要であり、中でも、1紙筒に1本のみ出芽する種子が必要とされる。一方、北海道のテンサイ栽培における省力・低コストの観点から、今後、直播栽培の見直し・拡大が予想される(箱山ら 1997, 新妻ら 1997, 妹尾ら 1998, 梶山ら 1999)、実際、2001年における北海道の道央・道南管内では、テンサイ栽培面積の約10%以上が直播栽培となっている(北海道農政部 2002)。これら、直播栽培においては、圃場での無間引き栽培が前提となり、株立ち数の安定・確保の観点から移植栽培よりもさらに高品質な種子が要求される。

テンサイ種子と称されるのは、植物学的に果実である。テンサイの果実は、子房が肥大して果皮となり、果皮内に種子蓋を持つ種子腔が形成され、種子腔内に1個の真正種子(胚珠)を含むことで構成されている(第1, 2図)。元来、テンサイの果実は、真正種子を1個含む果実(花)が岐散様式により複数融合した多胚果実(multigerml fruit)を形成し、1個の果実から複数が出芽する(細川 1980)。このため、テンサイ果実の多胚性を改良し、単胚化する研究の歴史は古く、間引き労力の削減に向けて様々な努力が向けられてきた。当初は多胚果実を機械的に破碎し、一つの種球から複数の単胚果実(monogerm fruit)を作成する技術が試みられたが、真正種子に損傷が加わるため実用化には不向きであった(山口 1963, MAUGHAN *et al.* 1982)。その後、SAVITSKY (1950) が多胚系統の中から、遺伝的

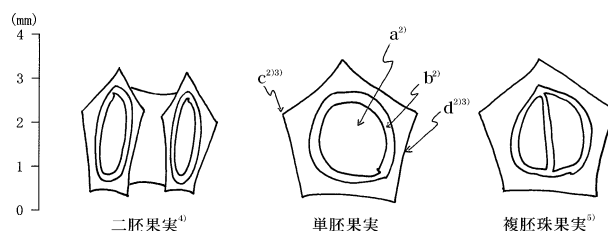
単胚個体を発見して以来、多胚性に対する単胚性の遺伝解析が進展するとともに(SAVITSKY 1952a, SAVITSKY 1952b, SAVITSKY 1954a, NAGAO *et al.* 1962, 長谷川・武田 1982)、単胚果実の研磨方法(PETO 1961)、あるいは単胚果実の播種方法が実験され(山口ら 1965)、その成果に基づき、現在では、先進諸国で栽培されている製糖用テンサイ一代雑品種のほとんどが単胚果実となり、研磨・精選した後の単胚果実をコーティング処理したペレット種子が用いられ(関口 1976, 三好ら 1977)、直播、移植栽培を問わず間引き労力の削減に貢献してきた(川勝 1994)。

しかし、単胚性系統であっても果実形質を異にする複胚珠(double ovulesまたはpoly ovules)果実が単胚果実と混在する系統が存在する。HOGABOAM (1962) はラジオグラフを用いた果実の観察の中で、単胚性系統内に、外観上は単胚果実を呈するが、種子腔に2個(まれに3ないし4個)の種子を含む複胚珠果実(第1, 2, 3図)の存在を報告している。また、SAVITSKY and SAVITSKY (1964) は、テンサイの胚珠発育に関する細胞学的実験から1つの種子腔に2個の胚珠がある場合を認めている。複胚珠果実は、播種後に1個の果実から複数出芽するため、間引き作業を必要とする劣悪形質であるが、外観が単胚果実と同一であるため果実精選過程で除去することは不可能である。複胚珠果実の遺伝に関しては、NEMAZI and NIELSON (1967) が複胚珠果実の出現程度に系統間差を認め、遺伝的支配の可能性を報告しているが、複胚珠果実の遺伝様式ならびに選抜効果については解明されていない。一方、単胚性品種・



第1図 テンサイ単胚果実の分類

左上：単胚果実(種子蓋を除去)。右上：外観上の単胚果実。
左下：複胚珠果実(種子蓋を除去)。右下：二胚果実。



第2図 テンサイ単胚果実の分類模式図¹⁾

- 1) 種子腔を覆う種子蓋を除去した研磨果実の上面図。単胚果実および複胚珠果実の厚さは2mm前後。
- 2) a ; 真正種子(胚珠, ovule), b ; 種子腔(seed canopy), c ; がく片(petal), d ; 果皮(pericarp)。
- 3) がく片は果実の研磨により大半は削り取られ、果皮との区別がつかなくなる。
- 4) 二胚果実は単胚果実2個が各果皮の下面で融合する。
- 5) 複胚珠果実は外観上は単胚果実と同じであるが、種子腔内に2個まれに3個の胚珠を含む。



第3図 様々な複胚珠果実

種子蓋を除去した果実。

左下の複胚珠果実は3個の胚珠を含み、その他は2個の胚珠を含む。

系統には、複胚珠果実の他に二胚果実 (bigerm fruit) が含まれている。二胚果実は、単胚果実が2個結合し(多胚果実は3個以上結合)、単胚果実とは外観が異なるため(第1, 2図)、果実の精選過程でその多くは除去されるが、採種量が減少するため、二胚果実の少ない品種が望まれている。二胚性の遺伝に関しては、SAVITSKY (1954a) が多胚性遺伝子 M に対する複対立遺伝子 M^1 の発現により発生することを報告し、長谷川・武田 (1982) は外観上の胚数性に関する変更遺伝子の存在を示唆している。しかし、BANDLOW (1967) は、単胚性が二胚性に対して不完全劣性を示す3因子型遺伝と推定していることに加えて、近年、阿部ら (2000) は、1個体上での単胚果実および二胚果実の出現は基本的に遺伝的であるが、花芽分化過程で環境の影響を受けることを報告しており、今後、二胚果実を含む外観上の胚数性は、総合的に再考する必要がある。

北海道農業研究センター(以下、北農研)は、1960年代前半までは多胚性品種を育成してきた。その後、多数の多胚性系統に、SAVITSKY (1950) が発見した単胚性系統「Tmm-1」から単胚性遺伝子を導入し(長谷川ら 1977, 武田ら 1979, 長谷川・武田 1982), 1969年以降には、それらを用いた単胚性一代雑種品種を育成し、普及・奨励してきた(武田ら 1971, 武田ら 1972, 佐々木 1972)。しかし、1990年代から、単胚性一代雑種品種「モノパール」あるいは「マイティ」といった糖収量性に優れた品種において複胚珠果実の存在が明らかとなった。これら品種の精選果実に含まれる単胚果実に対する複胚珠果実の割

合(以下、複胚珠率)は「モノパール」が7.9%、「マイティ」が10.0%を越え(大潟ら 1995)、いずれの品種も普及を拡大するに至らなかった。このため、現在の育成品種では、種子生産性に加えて、複胚珠性の調査が品種認定の必須項目として位置づけられ、複胚珠率が5%を越える育成品種は普及していない。一方、輸入品種に関しては、1971年に導入された「ソロラーベ」以降、単胚性品種が普及しているが、近年では、欧州からの輸入品種においても複胚珠率の高い品種が確認され、普及面積の拡大が阻まれ、その品種の廃棄が検討されている。しかし、諸外国の民間種子会社ならびに育種会社は種子形質に関する情報の多くを公開しないため、その対応など詳細は不明である。事実、北農研が行っている諸外国の種子親系統を用いた国際共同育種において、複胚珠率の高い一代雑種系統が多数認められ、テンサイの複胚珠果実は国内はもとより世界的に品種育成上の重要な問題であり、遺伝様式を解明するとともに育種的に複胚珠果実を低減することが急務である。

テンサイの採種・果実形質に関しては、研究の歴史が古く、高品質果実の採種に向けて多くの努力が積み重ねられてきた。ARTSCHWAGER (1927) および ARTSCHWAGER and STARRETT (1933) は多胚系統を、SAVITSKY (1951) は単胚系統を用いて受粉から胚珠形成を発生学的に解明したことが果実形態に関する研究の端緒となっている。その後、SAVITSKY and SAVITSKY (1964) は果実体積と発芽率との間に正の相関関係を認めているが、極大粒の果実は空胚となることを報告している。果実に含まれる1粒当たりの真正種子重は、単胚果実の方が多胚果実よりも一般的に重く(SAVITSKY 1954b)、また、果実が大きくなると真正種子重は増加し、播種後の初期生育が向上する傾向が認められている(SCOTT and HARPER 1972, LONGDEN 1990, 六笠・大潟 2001)。テンサイ果実には、発芽を抑制する物質として、真正種子を覆う種子蓋 (seed cap) を種子腔に接着するヘミセルロース(LACKEY 1948)、また、果皮内には水溶性の発芽抑制物質が存在し(SNYDER 1963a, SNYDER *et al.* 1965)、水難溶性の発芽抑制物質に関しては、4種のフェノールアルデヒドおよび4種のフェノールカルボン酸であることが明らかにされている(知地ら 1980)。これらの発芽抑制物質を低減するため、流通果実には研磨・精選過程が必



第4図 テンサイの抽苔草姿

F₁種子親系統「(NK-195mm-CMS×NK-280mm-O)」。無限伸育性を示し、主茎から多数の分枝を生じ、倒伏防止のため、鉄柱で誘引する。

要である。

テンサイの採種形質の遺伝に関して、細川(1980)は、生殖生長期におけるテンサイの形態的特性が穂状または円錐花序を構成し、下部の小花序から開花するとしている。また、無限伸育性であるため(第4図)、登熟期には、開花から登熟までの各発育ステージの果実が主茎ならびに分枝に存在する。中島ら(1971)は、抽苔初期の草丈に系統間差があり、草丈が高いほど開花期が早い傾向を認めている。抽苔草姿は、主茎型から複茎型の系統間差が認められるが(加藤・大久保 1957)、複茎型は倒伏するため採種栽培が難しく(関村ら 1978)、川勝ら(1985)は複茎型を個体選抜により主茎型に改良できる可能性を報告している。果実形質の遺伝に関して、NAGAO *et al.* (1962)は、外観上の単胚性が主茎先端部位の帯化現象(fasciation)と密接に連鎖した形質であることを報告し、現在、帯化現象は単胚性の指標として活用されている。また、DOXTATOR and HELMERICK (1962)は、果実重が選抜効果のある遺伝的形質であり、園田ら(1977, 1981)は、相反交雑実験から発芽率が種子親系統に大きく影響されることを明らかにしている。SNYDER(1963b)は、発芽率に対する個体選抜効果を認め、その効果が主に果皮に含まれる発芽抑制物質の差異によることを報告している。また、発芽率は発芽温度反応とともに品種・

系統間差が顕著であり(阿部ら 1988)、近年では、低温発芽適性に優れる系統が見いだされている(田中ら 1981, 六笠・箱山 1998, 蔵之内・高橋 1999)。この他、ダイアレル分析による発芽率の遺伝率が推定され、自殖系統の育種を進める上で、有効に活用されている(BATTLE and WHITTINGTON 1971, SADRGHIAN and KHODAI 1998)。このように、テンサイの採種・果実形質に関する研究は数多く行われてきたが、複胚珠果実に関する研究報告は極めて少なく、基礎的研究の推進と同時に単胚性に優れる品種の早期育成が望まれている。

本研究は、以上のような背景と観点に基づき、北農研が育成した系統を用い、単胚性テンサイの果実に認められる複胚珠果実の遺伝様式を解明するとともに、遺伝的に複胚珠果実が安定して少ない系統の育成を目的とし、1994年から2002年にかけて北農研の温室・隔離圃場条件において、単胚性テンサイにおける複胚珠果実の発現に関する育種学的実験を行ったものである。本研究の内容は以下の通りである。第II章では、複胚珠性に関する遺伝解析に主に用いる雄性不稔維持系統(以下、O型系統)の形態的特性および糖収量性を明らかにした。第III章では、軟X線を用いた効率的な複胚珠果実の調査方法を開発し、一代雑種品種・系統の複胚珠率に関する系統間差を明らかにした。第IV章では、複胚珠果実と他の採種・果実形質の関係、特に分枝着生位置との関係を明らかにした。第V章では、O型系統内およびF₂集団の複胚珠率の変異から、複胚珠率の遺伝様式を検討し、単胚性に優れるO型系統を育成した。また、F₁における複胚珠率の出現傾向を実験するとともに、系統選抜により糖収量性が優れる単胚性一代雑種系統を育成した。第VI章では、以上の結果を取りまとめるとともに、既往の研究結果と比較し、複胚珠果実の遺伝性ならびに単胚性に優れる品種の育種方法を論述した。

なお、単胚性は野生種*Beta patellaris* Moq.においても認められるが(SAVITSKY 1951, 長尾ら 1964)、本論文で扱う単胚性は全て*Beta vulgaris* L.に限ったものである。また、近年、KONDRASHKIN *et al.* (2001)が発見したSAVITSKY (1950)の報告と異なる単胚遺伝子による単胚性についても、本研究では取り扱わず、現在、全世界で用いられているSAVITSKY (1950)による単胚性系統における複胚珠果実を対象とした。

II. 単胚性O型系統における形態的特性および糖収量性

単胚性テンサイ一代雑種系統は、単胚性が付与された細胞質雄性不稔系統（以下、CMS系統）を用いた種子親系統に多胚花粉親系統を交配し、採種することにより育成される。そのため、一代雑種系統の採種・果実形質の発現は、発芽率（園田ら 1981, 1988）と同じく、種子親系統に起因すると考えられる。従って、果実形質である単胚性および複胚珠性の遺伝・育種学的研究は種子親系統を用いて実験する必要がある。CMS系統は雄性不稔であるため、CMS系統を育成するためには、O型系統をCMS系統に連続戻し交配を行う。このため、CMS系統はO型系統と核遺伝子が準同質となる（長谷川ら 1977）。これらのことから、種子親系統の育種学的解析は、花粉稔性があり、系統の維持が可能であるO型系統を用いることが基本となる。本章では、複胚珠性に関する育種学的研究を進める基礎実験として、単胚性O型系統の諸特性ならびに系統間差を把握することを目的とし、採種・果実特性以外の形態的特性ならびに糖収量性について検討した。

材料および方法

実験材料は、育成起源を異にする単胚性O型系統の内、自殖性である「NK-183BRmm-O」, 「NK-185BRmm-O」, 「NK-195mm-O」, 「NK-219mm-O」および「NK-229BRmm-O」の5材料と、それらを用いて片側ダイアレル交配によって得られたF₁系統, 10材料の計15材料を用いた。F₁系統は、CMS系統を種子親側に、O型系統を花粉親として効率的に交配・育成した。特性調査のための実験圃場は、北農研の精密育種実験圃場を用い、実験設計は、株間22.5cm, 畦幅60cmの2畦/区で、1区面積8.10m²の乱塊法4反復とした。施肥量は、基肥として、10a当たりNを15.0kg, P₂O₅を31.5kg, およびK₂Oを21.0kgとした。実験材料は2000年4月24日に圃場に直播した。地上部の形態的特性は、9月29日に草丈および葉数を測定した。草丈は、地表面から最高位にある葉の先端までの長さ（cm）を、葉数は葉の展開に応じ、半展開葉を0.5枚単位として成葉の枚数を測定した。次に、糖収量性は、10月16日に各区を収穫した後、茎葉部と根部を最下位葉痕跡部で切断・分離し、区当たりの根重および茎葉重を測定した上で、根中糖分を測定した。調査結果は反復単位に平均し、統計分析プログラム「DIALL」（鶴飼 1989）を用い

てF₁における片側ダイアレル分析を行った。

結果

草丈、葉数、茎葉重、根重および根中糖分に関するO型系統ならびにF₁系統の平均値を第1表に示す。O型系統の草丈は、最低が「NK-219mm-O」の52.6cm, 最高が「NK-229BRmm-O」の62.6cmであり、両者には10cmの系統間差が認められた。O型系統とF₁系統の平均値を比較すると、F₁系統はO型系統より8.3cm大きかった。O型系統の葉数は、最多が「NK-185BRmm-O」の37.7枚, 最少が「NK-229BRmm-O」の25.4枚と系統間差が示され、F₁系統では、平均が33.5枚とO型系統よりもやや多い傾向を示した。O型系統の茎葉重は、最高が「NK-185BRmm-O」の17.9kg/区, 最低が「NK-219mm-O」の10.9kg/区と大きな系統間差が示された。また、F₁系統では、「NK-185BRmm-O」とのF₁系統の平均値が21.7kg/区と最も重かった。O型系統の根重は、最高が「NK-195mm-O」の30.5kg/区, 最低が「NK-219mm-O」の17.9kg/区であり、また、O型系統の平均値は24.6kg/区であったのに対して、F₁系統は33.6kg/区と明らかに重かった。O型系統の根中糖分は、最高が「NK-185BRmm-O」の17.7%, 最低が「NK-219mm-O」の15.7%と両者間に2%の系統間差が認められ、F₁系統の平均値は両親の平均値にほぼ近似した。

次に、各形質における非対立遺伝子間の相互作用（エピスタシス）を検討するため、W_r-V_rの均一性について上島・北沢（1978）と同一の手法により、系列間分散を分散分析した結果を第2表に示す。全ての形質において系列間差に有意性は認められず、エピスタシスの影響がないと推定された。各種遺伝成分をダイアレル分析により推定した結果を第3表に示す。草丈は、優性分散が相加分散を大きく上回り、平均優性効果は2.90と1を越え、超優性を示した。このため、広義の遺伝率は高いものの狭義の遺伝率が29.7%と低い値を示した。葉数は、相加分散が優性分散を上回り、平均優性効果は0.92と1を下回った。葉数に関する広義の遺伝率および狭義の遺伝率は、それぞれ85.2%および49.2%となり、狭義の遺伝率は草丈よりも高かった。茎葉重は、優性分散が相加分散の7.9倍と大きく、平均優性効果も2.81と超優性の発現が認められた。茎葉重における広義の遺伝率は87.4%と高いものの、狭義の遺伝率は15.4%と低く、有効因子数は最低3個から4個と推定され

第1表 O型系統および片側ダイアレルF₁系統における形態的特性および糖収量性 (2000)

形質	O型系統 ¹⁾	183	185BR	195	219	229BR	F ₁ 平均値 ²⁾
草丈 (cm)	183	54.5 ³⁾	56.0	60.5	65.2	68.4	62.5
	185BR		57.9	60.2	70.7	69.1	64.0
	195			55.8	65.0	67.1	63.2
	219				52.6	67.6	67.1
	229BR					62.6	68.1
	O型系統平均値	56.7					F ₁ 総平均値
葉数 (枚)	183	29.5	33.9	32.7	33.9	31.6	33.0
	185BR		37.7	38.0	34.1	35.4	35.3
	195			26.8	32.6	30.6	33.5
	219				28.0	32.4	33.2
	229BR					25.4	32.5
	O型系統平均値	29.5					F ₁ 総平均値
茎葉重 (kg/区)	183	14.9	18.3	18.8	19.4	21.4	19.5
	185BR		17.9	23.7	21.2	23.7	21.7
	195			14.2	19.5	18.5	20.1
	219				10.9	19.5	19.9
	229BR					13.6	20.8
	O型系統平均値	14.3					F ₁ 総平均値
根重 (kg/区)	183	26.2	25.2	37.9	31.1	34.5	32.2
	185BR		20.7	31.9	31.8	30.0	29.7
	195			30.5	40.1	39.3	37.3
	219				17.9	33.8	34.2
	229BR					27.8	34.4
	O型系統平均値	24.6					F ₁ 総平均値
根中糖分 (%)	183	17.2	17.7	16.4	16.7	16.9	16.9
	185BR		17.7	17.0	16.6	17.5	17.2
	195			15.8	15.4	16.3	16.3
	219				15.7	16.2	16.2
	229BR					16.8	16.7
	O型系統平均値	16.6					F ₁ 総平均値

¹⁾ 183: NK-183mm-O, 185BR: NK-185BRmm-O, 195: NK-195mm-O, 219: NK-219mm-O, 229BR: NK-229BRmm-O.

²⁾ O型系統単位のF₁系統の平均値。

³⁾ 表中の下線はO型系統の値, その他は各F₁系統の値。

第2表 単胚性O型系統およびダイアレル交配F₁系統における形態的特性および糖収量性に関する各形質のWr-Vrに関する分散分析 (2000)

要因	自由度	平均平方和				
		草丈	葉数	茎葉重	根重	根中糖分
系列間差	4	1648.20ns	12.92ns	21.28ns	16.75ns	0.01ns
反復間差	3	5477.16ns	107.77** ¹⁾	332.55**	19.25ns	0.02ns
誤差	12	2522.52	15.35	32.68	6.81	0.01

¹⁾ **は5%水準で有意性を表し, nsは有意性がない。

た。根重は、茎葉重と同様に優性分散が相加分散を大きく上回り、平均優性効果も2.01と高かった。広義および狭義の遺伝率はそれぞれ95.8%および

42.0%であった。根中糖分は、相加分散が優性分散を大きく上回り、広義および狭義の遺伝率が高く、特に狭義の遺伝率は91.8%と著しく高かった。最後

第3表 単胚性O型系統および片側ダイアレルF₁系統における形態的特性および糖収量性に関する各種遺伝成分 (2000)

遺伝成分		草丈	葉数	茎葉重	根重	根中糖分
相加分散	D	12.83	21.77	4.69	25.09	0.43
優性分散	H1	108.21	18.60	37.10	101.14	0.07
	H2	96.01	17.80	36.71	88.18	0.06
平均優性効果	$\sqrt{H1/D}$	2.90	0.92	2.81	2.01	0.40
有効因子数	h ² /H2	2.27	2.85	3.21	2.89	-0.18
広義の遺伝率		94.7%	85.2%	87.4%	95.8%	95.9%
狭義の遺伝率		29.7%	49.2%	15.4%	42.0%	91.8%

第4表 単胚性O型系統および片側ダイアレルF₁系統における形態的特性および糖収量性間の相関係数 (2000)

形質	草丈	葉数	茎葉重	根重	根中糖分
草丈	- ¹⁾	-0.077	0.554	0.403	0.395
葉数	-0.286	-	0.686	-0.512	0.710
茎葉重	0.381	0.642	-	0.180	0.847
根重	0.284	-0.547	-0.207	-	-0.091
根中糖分	-0.256	0.472	0.381	-0.850** ²⁾	-

¹⁾ 対角線上側がO型系統n=5, 下側がF₁系統における相関係数n=10。

²⁾ **は1%水準の有意性を示す。

に、O型系統およびF₁系統それぞれにおける形質間の相関係数を第4表に示す。草丈は、他形質との間に相関関係は認められなかったが、葉数は、統計的に有意ではないものの、根中糖分および茎葉重との間に正の相関が、また、根重との間に負の相関関係が認められた。F₁系統では、根重と根中糖分の間には、統計的に有意な負の相関関係が認められたが、O型系統では認められなかった。

考 察

本実験の結果から、単胚性O型系統には、形態的特性および糖収量性に関し、遺伝的に異なる明確な系統間差の存在することが明らかとなった。これらの系統間差から実験材料の特性を以下のようにまとめることができた。「NK-183mm-O」は、草丈、葉数および茎葉重が平均的であり、根重と根中糖分との関係から糖収量性は中間型である。「NK-185BRmm-O」は、葉数が多いとともに茎葉重が重く、糖収量性は糖分型である。「NK-195mm-O」は草丈、葉数および茎葉重は「NK-183mm-O」と同じく平均的であり、糖収量性は根重型である。「NK-219mm-O」は、草丈がやや低いとともに茎葉重が軽く、糖収量性は糖分型ではあるが、根重が低いため糖収量が低い系統である。「NK-229BRmm-O」は、

草丈は高いものの葉数が少なく、糖収量性はやや根重型である。これらの結果から、本実験に用いた単胚性O型系統は様々な形態的特性および糖収量性を持つことから、農業形質の要望に対応した一代雑種品種の育成に十分活用できると考えられた。一方、これらのO型系統は一代雑種品種・系統の種子親として利用されるが、採種・果実形質は未改良であり、遺伝的な点も未解明である。加えて、育成起源も異なるため、採種・果実形質においても糖収量性と同等に大きな系統間差及び系統内変異を含んでいることが考えられた。このため、複胚珠果実の発現に関する遺伝・育種学的研究を進めるため、これらの材料を実験に用いることが有効と判断された。

片側ダイアレル分析の結果、根重、草丈および茎葉重は、優性分散が相加分散を上回り、超優性が発現する傾向が認められた。一方、葉数および根中糖分は、相加分散が優性効果を上回り、特に根中糖分は狭義の遺伝率が91.8%と高いことが明らかとなった。また、全ての形質は、エピスタシスが認められず、相加・優性モデルが適合する遺伝的形質であることが判明した。これらの知見をもとに、今後は、相加分散の高い形質は個体選抜による改良、一方、優性分散の高い形質は組合せ能力検定による改良が

主体となろう。さらに、形質間の相関分析では、葉数が根中糖分との間に正の相関関係を示した。津田・八戸(1973)は自家不和合性系統を用いた選抜試験の結果、糖分が向上した多くの選抜系統は、親集団よりも出葉数が増加したことを報告しており、葉数を指標とした収量形質に関する間接選抜あるいは圃場における一次スクリーニングなどは、今後の育種を行う上で十分に参考になると考えられた。

III. 複胚珠果実の調査法と複胚珠率に関する系統間差

1. 複胚珠果実の調査法

複胚珠果実は、果実の外観が単胚果実と同一であるため、複胚珠果実と単胚果実の判定には、果実の種子腔内に含まれる種子(胚珠)数を特定する必要がある。しかし、種子腔は、ヘミセルロースおよびペクチン等により種子蓋が密着しているため(LACKEY 1948, PETO 1964)、種子蓋を除去し、種子数を特定することは困難を伴う。従来、北農研では、複胚珠果実の調査に当たり、果実内の種子を恒温器内で発芽させることにより、ゆるんだ種子蓋をピンセットで除去する解剖法を用いてきた。この方法は、濾紙による発芽試験法を応用したもので、まず、果実を流水により16時間水洗した後、濾紙に置床し、発芽と同時に種子蓋を除去して胚珠数を調査するため、長時間を要した。また、未発芽果実の調査が困難であるため、効率的な調査法の開発が必要であった。HOGABOAM(1962)およびLONGDEN *et al.*(1971)は、テンサイの果実内における種子の発育程度を、軟X線で調査が可能であることを報告している。軟X線法は非破壊であるため、調査後の果実の利用が可能となり遺伝解析上も有利である。そこで、本節では、軟X線法を用いた複胚珠果実の調査に対する精度および効率を解剖法と比較した。

材料および方法

軟X線機器はソフテックス社製「SOFTEX」SV-100AW型を用いた(第5図)。また画像改善装置には日本アビオニクス社製IMAGEΣ-III、プリンターにはSONY社製UP-860を用いた。このソフテックスは高電圧により軟X線を発生させ、透過像を直接に受像するX線テレビカメラを装備し、その映像をモニターで約20倍に拡大観察する機器である。実験に用いるテンサイの単胚果実は形状が不安定であるため、サンプルを一定方向に並べて固定する必要があ

る。このため縦190mm、横70mm、厚さ2mmの無色透明の亚克力板に直径5.5mmの孔を200個開け、片面をサランラップで覆った調査用板を作成した(第6図)。実験材料は、三系交配一代雑種品種・系統10材料、また、O型系統の内、自殖性系統を22材料および自家不和合性系統を8材料の計30系統を用いた。測定方法は各品種・系統の果実から二胚果実を除いた外観上の単胚果実を200粒選び、調査用板に種子蓋を上向きあるいは下向きにして並べた。次に、この調査用板に対して電圧40kVp、電流2mAで軟X線を垂直に照射し、複胚珠果実を調査した。この際、果実を調査用板に並べる作業および調査用板1枚(200粒)を軟X線で観察するのに必要とする時間を測定した。また、軟X線法と同一材料を用いて、解剖法により複胚珠果実を調査し、両方法を複胚珠率により比較した。

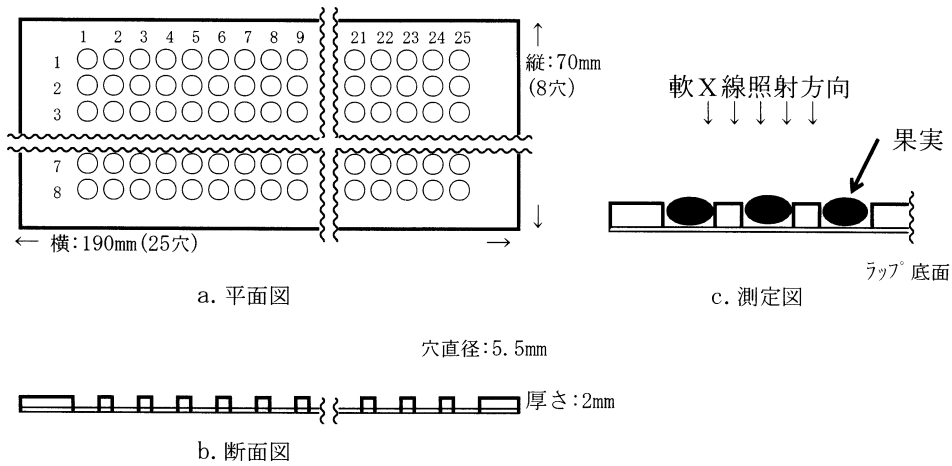
結果

軟X線法により確認された様々な果実の画像を第7図から第10図に示す。第7図は明確な単胚果実であり、種子腔内に1個の種子(胚珠)が見られた。第8図は2個の種子が並列した明確な複胚珠果実であり、第9図の複胚珠果実は2個の種子の一部が重なっていた。また、これらとは別に、第10図は空胚果実であり、種子腔内に胚珠が見られず、白色を呈していた。

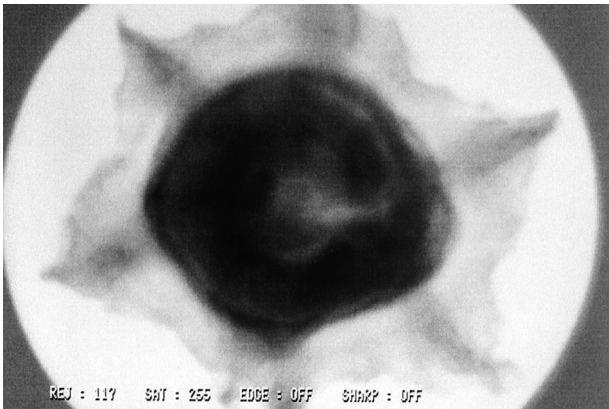
これらの軟X線の観察結果に基づき、一代雑種品種・系統について解剖法と軟X線法による複胚珠果



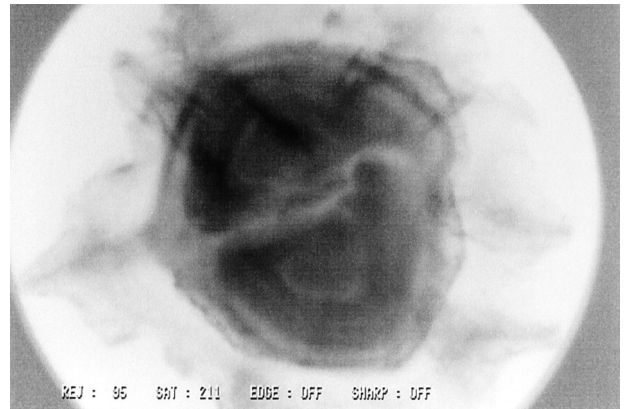
第5図 軟X線照射装置「ソフテックス」



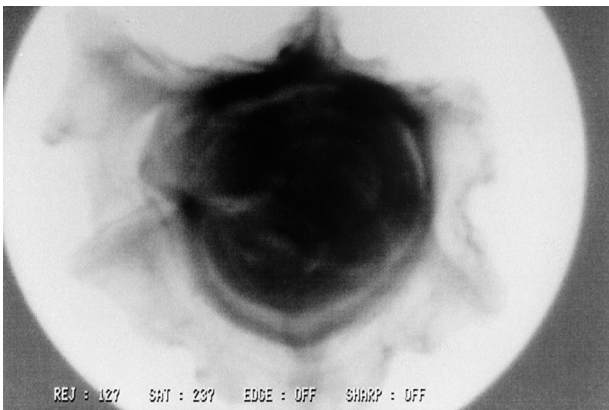
第6図 テンサイ果実軟X線調査用アクリル



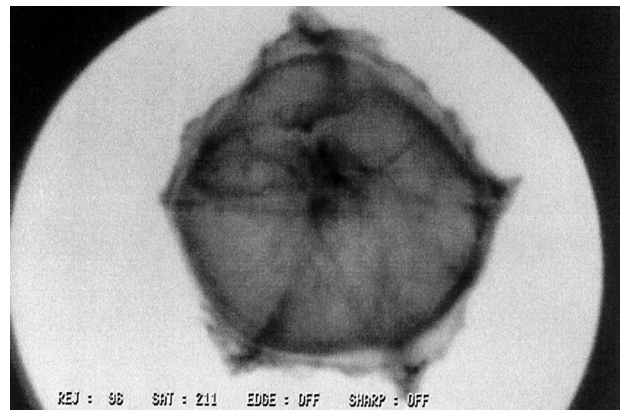
第7図 テンサイ単胚果実の軟X線画像
種子腔内に1個の胚珠が含まれている。



第8図 テンサイ複胚珠果実の軟X線画像-1
種子腔内の2個の胚珠が明瞭に視認される。



第9図 テンサイ複胚珠果実の軟X線画像-2
種子腔内で2個の胚珠の一部が互いに重なる。



第10図 テンサイ空胚果実の軟X線画像
胚珠が含まれず、種子腔内が白色を呈している。

実の測定精度を比較した結果を第5表に、解剖法に対する相関図を第11図に示す。解剖法による複胚珠率は、「モノホマレ」の0.0%から「北海65号」の18.5%までの変動幅が認められ、平均が9.8%であった。軟X線法による複胚珠率は、解剖法に近似し、同一の

平均値を示した。軟X線法は解剖法に対して $r=0.946$ の高い正の相関係数を示すとともに、品種・系統の複胚珠率の順位は概して同一であった。次に、O型系統における複胚珠率を解剖法と軟X線法で調査した両方法の相関図を第12図に示す。両方法間の

第5表 調査法を異にする一代雑種品種・系統の複胚珠率 (1998)

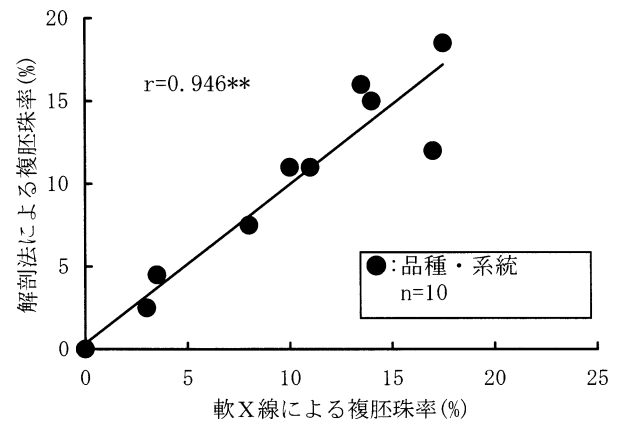
品種・系統名	採種年次	複胚珠率 (%) ¹⁾	
		解剖法 ²⁾	軟X線法 ³⁾
モノパール	1985	16.0	13.5
モノホマレ	1996	0.0	0.0
マイティ	1993	7.5	8.0
カプトマル	1998	2.5	3.0
北海52号	1985	11.0	10.0
北海53号	1985	4.5	3.5
北海60号	1991	12.0	17.0
北海65号	1993	18.5	17.5
北海67号	1994	15.0	14.0
北海68号	1994	11.0	11.0
平均		9.8	9.8

- 1) 隔離圃場で採種した単胚果実200粒に対する複胚珠果実の割合。
 2) 解剖法は果実(種子)を濾紙上で発芽させ、種子蓋を除去し、果実内の胚珠(種子)数を調査。
 3) 軟X線法は果実200粒に軟X線を照射した透過像から胚珠数を調査。

相関係数は、 $r=0.957$ と高く、統計的に有意な正の相関関係が認められ、両方法における複胚珠率の順位も同一の傾向を示した。なお、O型系統の中で、自家不和合性系統は、複胚珠率が低いが、自殖性系統は、複胚珠率の高い系統が複数認められた。最後に、軟X線法の効率性に関しては、調査用板に果実を並べる作業に要する時間は5分41秒であった。調査用板1枚の観察に要する時間は、機器に依存するため、ほとんど変動がなく、4分32秒であった。

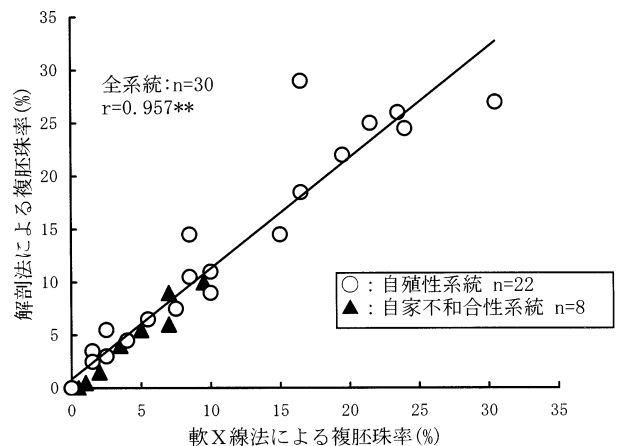
考察

軟X線法と解剖法の複胚珠果実の調査に対する精度を比較した結果、両方法による複胚珠率は完全に一致はしなかった。これは、第9図のように種子腔内の2個の種子が互いに並列しているわけではなく、互いに重なり合って存在する場合は希に起こるため、2個の種子の境界が不明となり、単胚果実として測定され、解剖法よりも低く複胚珠率を測定したためと考えられた。しかし、両方法の間には、非常に高い正の相関係数が認められ、実験材料の複胚珠率の順位も同一であったことから、軟X線法の調査精度は高いと判断した。次に、軟X線法と解剖法の効率性を比較すると、軟X線法による単芽果実200粒調査に要する時間は約10分であるが、解剖法では、テンサイ果実の発芽実験(BORNSCHEUER *et al.* 1993)と同様の過程を経るため最低でも約3日間必要となる。従って、軟X線法は時間当たりの調査能



第11図 一代雑種品種・系統における軟X線法と解剖法による複胚珠との関係 (1998)

**は1%水準で有意。



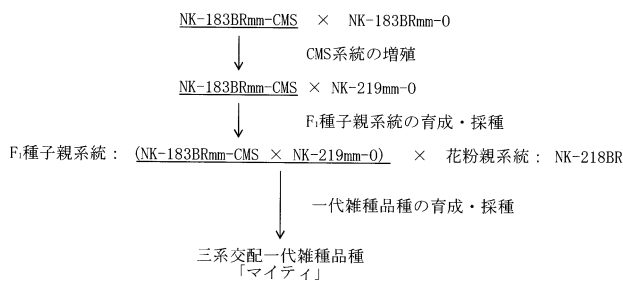
第12図 育成O型系統における解剖法と軟X線法による複胚珠率との関係 (1995)

**は1%水準で有意。

力が明らかに優れる方法であり、その効率性が確認された。さらに、軟X線法は、調査果実(種子)が破壊されず、後代検定にその種子を利用できる利点を持つ手法である。これらの結果から、軟X線法は複胚珠果実の調査に対して有効であることが明らかになった。

2. 単胚性一代雑種品種・系統における複胚珠率

北農研では、1960年代後半から、CMS系統を利用した一代雑種育種を開始し、これまでに多数の収量性に優れる一代雑種品種を育成・普及してきた。この一代雑種品種の育成に当たっては、構成系統の長所を集積することを目的に、主に第13図に示す三系交配育種法を適用してきた(長谷川ら 1976)。育成品種「マイティ」(蔵之内ら 1994)は、種子親系統が単胚性を付与したCMS系統「NK-183BRmm-



第13図 三系交配法による一代雑種品種「マイティ」の構成

記号の説明：NK, 北農研育成；BR, 抽苔耐性選抜；mm, 単胚性；CMS, 細胞質雄性不稔性；O, 細胞質雄性不稔維持性。

CMS]にO型系統「NK-219mm-O」を交配した単交配雄性不稔種子親系統(以下、F₁種子親系統)であり、このF₁種子親系統に多胚性の花粉親系統「NK-218BR」を交配し、F₁種子親系統から採種することにより育成される。このため、「マイティ」の採種形質ならびに果実形質は、「(NK-183BRmm-

CMSxNK-219mm-O)」のF₁の形質が発現するものと考えられる。そこで、本節では、これまで北農研が育成した全ての単胚性一代雑種品種の果実における複胚珠率に関する品種間差を調査するとともに、一代雑種構成系統と複胚珠率との関係を検討した。

材料および方法

実験材料は、北農研が1969年以降育成した単胚性一代雑種品種9材料、また、その他の単胚性一代雑種系統の中から、系統適応性検定試験に供試した「北海系統」17材料を用いた。なお、これらの品種・系統の調査果実は、採種年次ならびに隔離採種場所をそれぞれ異にするが、北農研の種子貯蔵庫(温度4℃、湿度65%)に保存されている精選果実を用いた。複胚珠の調査は、外観上の単胚果実200粒を解剖法により調査した。

結果

一代雑種品種・系統の複胚珠率を構成系統とともに第6表に示す。品種別では、「モノパール」および

第6表 一代雑種品種・系統の複胚珠率(1999)

系統名	育成年次	複胚珠率 ¹⁾ (%)	一代雑種の構成	
			種子親系統	花粉親系統
モノホープ	1971	0.9	TK-76mm-CMS	×T4n-38
モノミドリ	1972	2.0	(TK-76mm-CMS×TK-105-2mm-O)	×NK-176
モノヒカリ	1979	1.0	TK-76-49/2-BR2	×NK-152
モノパール	1984	13.0	(NK-172BRmm-CMS×NK-183BRmm-O)	×NK-159BR
モノホホワイト	1985	2.5	VMS-1 ²⁾	×NK-152
モノホマレ	1985	1.5	VMS-4 ²⁾	×NK-152
マイティ	1991	8.0	(NK-183BRmm-CMS×NK-219mm-O)	×NK-218BR
シュベルト	1995	1.8	KRMS-4 ³⁾	×NK-212BR
カプトマル	1996	3.0	KMS-5 ³⁾	×NK-210BR
北海52号	1985	16.7	(NK-172BRmm-CMS×NK-183mm-O)	×NK-152
北海53号	1985	4.8	(NK-172BRmm-CMS×NK-185mm-O)	×NK-152
北海59号	1991	0.5	(NK-172BRmm-CMS×NK-185BRmm-O)	×NK-217
北海60号	1991	10.7	(NK-172BRmm-CMS×NK-183BRmm-O)	×NK-210BR
北海63号	1991	0.5	(NK-172BRmm-CMS×NK-224mm-O)	×NK-217
北海64号	1991	0.0	(NK-195mm-CMS×NK-229mm-O)	×NK-212
北海65号	1993	19.3	(NK-183BRmm-CMS×NK-229mm-O)	×NK-212BR
北海66号	1993	0.5	(TK-80-2BR2mm-CMS×NK-229BRmm-O)	×NK-217
北海67号	1994	25.0	(NK-183BRmm-CMS×NK-235mm-O)	×NK-152BR
北海68号	1994	12.8	(NK-183BRmm-CMS×NK-225-2mm-O)	×NK-212BR
北海71号	1995	1.0	(TK-80-2BR2mm-CMS×NK-239BRmm-O)	×NK-217BR
北海72号	1995	2.0	(TK-80-2BR2mm-CMS×NK-239BRmm-O)	×NK-210BR
北海79号	1998	1.5	(NK-195mm-CMS×NK-229BRmm-O)	×NK-217BR
北海81号	1999	0.0	(NK-195mm-CMS×NK-239BRmm-O)	×NK-212BR
北海82号	1999	1.0	(NK-237BR-CMS×NK-280mm-O)	×NK-217BR

¹⁾ 精選した果実の内、外観上の単胚果実200粒を解剖法により調査。
²⁾ VMS-1およびVMS-4はオランダから導入したF₁種子親系統。
³⁾ KRMS-4およびKMS-5はドイツから導入したF₁種子親系統。

「マイティ」の複胚珠率が高く、それぞれ13.0%、8.0%であった。その他の品種では、複胚珠率が0.0%を示す品種は認められなかったが、全て5%未満の低い複胚珠率を示した。また、海外から導入したF₁種子親系統に北農研が育成した多胚花粉親系統を交配・採種した育成品種の中で「シュベルト」および「カプトマル」は、それぞれ1.8%および3.0%の複胚珠率を示した。一代雑種系統では、「北海67号」が25.0%とかなり高い複胚珠率を示し、5系統が10%を越える複胚珠率を示した。その他の系統では、「北海64号」および「北海81号」が0.0%を示し、複胚珠果実が認められなかった。これら一代雑種品種・系統の複胚珠率は、「NK-183BRmm-CMS」, 「NK-183BRmm-O」および「NK-183mm-O」をF₁種子親系統の構成系統に用いた一代雑種品種・系統において、いずれの多胚花粉親系統にかかわらず高い傾向が認められた。

考 察

本実験の結果から、育成一代雑種品種・系統において、複胚珠率の品種・系統間差が明確に示されるとともに、複胚珠率が5%を越える品種が複数認められ、品種を普及させる上で大きな問題となることが示された。このような複胚珠率が高い品種は1996年以前に育成されたもので、これは、1996年以降、北農研が、品種認定時の種子(果実)特性に複胚珠性の評価に関する項目を設け、複胚珠率が5%を越える品種を普及させなかったためである。しかし、本実験の材料以外に、1996年以降に育成した一代雑種系統の中で、複胚珠率の高い系統を確認しており、製糖原料用としては有望でありながら、廃棄してきた。このように、複胚珠果実の発現は現在でも、品種育成上の大きな問題となっている。一方、このような三系交配一代雑種品種・系統の複胚珠果実に関しては、多胚花粉親系統の関与は認められず、F₁種子親系統に起因していることが明らかとなったことから、F₁種子親系統ならびにその構成系統であるO型系統の育種学的研究が必要と考えられた。

3. 単胚性O型系統の育成系譜と複胚珠果実との関係

第Ⅲ章第1節および第2節において、三系交配一代雑種品種・系統の複胚珠性が構成するF₁種子親系統に起因し、一方で、これまで育成したF₁種子親系統を構成するO型系統の中では、自殖性O型系統が自家不和合性系統よりも複胚珠率の高い傾向のあ

ることを見いだした。O型系統は、単胚素材系統からCMS系統に対して雄性不稔性を示す個体を選択して育成する。これらのことから、単胚素材系統を自殖化する際に交配親として用いた、自殖因子の起源系統が複胚珠果実を高く発現させる遺伝子を持ち、自殖性O型系統に複胚珠性が導入された可能性がある。そこで、本節では、O型系統の複胚珠率を生殖様式ならびに系譜上から調査するとともに、自殖因子導入による複胚珠率の変動について検討した。

材料および方法

生殖様式と複胚珠率との関係を調査するため、実験材料にはO型系統の中から自家不和合性系統19材料および自殖性系統38材料を用いた。これらの系統の複胚珠率は、外観上の単胚果実200粒を軟X線法により調査するとともに、育成系譜を調査した。

次に、複胚珠性の起源を追試する実験は、O型系統育成の単胚性素材として、北農研が単胚化した自家不和合性系統(長谷川ら 1977)と自殖因子を導入した系統を用いた。これら実験材料は、自家不和合性単胚素材系統として「6804」および「6805」、単胚性自殖系統として自殖因子の起源に用いたアメリカ合衆国由来の「TA-5-O」, 「TA-41-O」および「TA-43-O」, さらに、それらを交配・育成した自殖性F₂系統(集団)「7031」, 「7032」, 「7022」および「7024」を用い、各系統の複胚珠率を調査した。しかし、これらの調査対象種子は採種年次・環境が異なるため、これらの中から6系統は、1995年から1997年にかけて北農研の環境条件を制御した隔離温室(平均気温20°C, 全日長)において、個体別に再採種し、複胚珠果実を調査した。なお、本実験では、個体単位の自殖率と複胚珠率の関係を考慮せず、隔離温室内で放任受粉により行った。複胚珠果実は、外観上の単胚果実を200粒選択し、軟X線法によって調査した。

結 果

自家不和合性O型系統の複胚珠率および系譜に関する実験結果を第7表に、自殖性系統O型系統の実験結果を第8表に示す。自家不和合性系統の複胚珠率は0.0%から9.8%まで認められ、自家不和合性19系統の平均は3.2%であった。これに対して、自殖性系統の複胚珠率は0.0%から34.8%まで認められ、自殖性38系統の平均は8.7%と、自家不和合性系統の2倍以上の値であった。自家不和合性系統の系譜に関

第7表 自家不和合性O型系統の複胚珠率と育成起源 (2001)

系統名	採種年次	複胚珠率 ¹⁾ (%)	生殖 ²⁾ 様式	原系統名	原系統起源 ³⁾
TK-76-49/2BR4mm-O	1992	1.7	SI	Tmm-14	Tmm-14
TK-80-2BRmm-O	1990	0.5	SI	Tmm-1	Tmm-1
TK-80-2BR2mm-O	2001	0.5	SI	Tmm-1	Tmm-1
NK-169mm-O	1982	9.8	SI	T2n-11	Tmm-1, TA-39, TA-27
NK-170mm-O	1982	6.5	SI	T2n-14	Tmm-1, TA-36, TA-27
NK-172BRmm-O	1984	8.2	SI	T2n-14	Tmm-1, TA-36, TA-27
NK-174mm-O	1978	3.5	SI	T2n-13	Tmm-1, TA-36
NK-175mm-O	1978	4.0	SI	T2n-13	Tmm-1, TA-36
NK-222mm-O	1990	2.5	SI	NK-174	Tmm-1, TA-36
NK-240BRmm-O	1994	1.5	SI	NK-172	Tmm-1, TA-36, TA-27
NK-241BRmm-O	1994	0.5	SI	NK-172	Tmm-1, TA-36, TA-27
NK-249BRmm-O	1994	3.0	SI	NK-172	Tmm-1, TA-36, TA-27
NK-251BRmm-O	1994	1.0	SI	NK-172	Tmm-1, TA-36, TA-27
NK-258mm-O	1989	0.0	SI	NK-170	Tmm-1, TA-36, TA-27
NK-259mm-O	1989	7.0	SI	NK-170	Tmm-1, TA-36, TA-27
NK-281mm-O	1997	7.5	SI	N2n-40	Tmm-1, TA-55
NK-306mm-O	2001	3.0	SI	N2n-55	TK-80, NK-215
NK-309mm-O	2001	0.0	SI	TK-76	Tmm-14
NK-310mm-O	2001	0.0	SI	TK-80	Tmm-1
平均		3.2	(n=19)		

¹⁾ 隔離圃場で採種した外観上の単胚果実200粒を軟X線法により調査。

²⁾ SI: Self Incompatibility (自家不和合性)。

³⁾ Tmm-1およびTmm-14は単胚性起源系統。TA-27, TA-36, TA-39, TA-55は多胚性系統。

しては、O型系統の原系統および原系統起源は複数にわたっていたが、複胚珠率の増減に系譜の関与は認められなかった。自殖性系統では(第8表)、「TA-5-O」を原系統起源として自殖因子を導入したO型系統において、自家不和合性系統の最大値9.8%を越える系統が複数認められた。特に、「NK-180mm-O」, 「NK-181mm-O」, 「NK-183mm-O」, 「NK-190mm-O」および「NK-216mm-O」の複胚珠率は20%を越える高い値であった。しかし、自殖因子が「TA-5-O」以外の自殖性O型系統は、複胚珠率が10%を越える系統は認められなかった。

次に、自殖性の起源系統に関する複胚珠率を調査した結果を第9表に示す。「TA-5-O」の複胚珠率は37.5%と非常に高かったが、「TA-43-O」の複胚珠率は7.5%と低く、「TA-41-O」では複胚珠果実が認められなかった。自家不和合性である単胚素材系統「6804」および「6805」の複胚珠率は、それぞれ8.0%および7.5%であり、両系統間に大きな差は認められなかったが、「TA-5-O」より明らかに低かった。「6804」および「6805」に「TA-5-O」を交配し、世代を進めた系統である「7031」および「7032」は、

「6804」および「6805」より複胚珠率が高かった。一方、「6804」に「TA-41-O」および「TA-43-O」を交配した後代系統「7022」および「7024」では、複胚珠率の増加が認められなかった。

これらの系統を隔離温室において世代を進め、再採種した系統の複胚珠率を第10表に、複胚珠率に関する頻度分布を第14図および第15図に示す。各系統の複胚珠率は第9表の前世代より低下したが、同じ系統間差を示した。すなわち、「6804」および「6805」の平均複胚珠率はそれぞれ3.4%および4.2%と低かったが、「7031」および「7032」では、平均複胚珠率が、それぞれ8.7%および12.8%と2倍以上高い値を示すとともに、複胚珠率の頻度分布が高い方向に移行した。しかし、「7032」の平均値は、両親である「6805」と「TA-5-O」との平均値(中間親の値)よりも約4%低くなり、複胚珠率の頻度分布も「6805」側に若干移行し、この傾向は「7031」でも同様であった。

考 察

北農研は、1960年後半から1970年前半にかけて、単胚素材系統の自殖化を行ってきた。自殖化に主に

第8表 自殖性O型系統の複胚珠率と育成起源 (2001)

系統名	採種年次	複胚珠率 ¹⁾ (%)	生殖 ²⁾ 様式	原系統名	原系統起源 ³⁾	自殖因子起源
NK-180mm-O	1983	34.8	SF	T2n-15	Tmm-1, TA-37	TA-5
NK-181mm-O	1983	25.7	SF	T2n-15	Tmm-1, TA-37	TA-5
NK-182mm-O	1983	6.3	SF	T2n-15	Tmm-1, TA-37	TA-5
NK-183mm-O	1983	23.2	SF	T2n-16	Tmm-1, TA-36	TA-5
NK-183BRmm-O	1990	31.5	SF	T2n-16	Tmm-1, TA-36	TA-5
NK-184mm-O	1980	11.0	SF	T2n-16	Tmm-1, TA-36	TA-5
NK-185mm-O	1984	0.5	SF	T2n-17	Tmm-1, TA-30	TA-5
NK-185BRmm-O	2001	0.5	SF	T2n-17	Tmm-1, TA-30	TA-5
NK-190mm-O	1983	23.5	SF	T2n-15	Tmm-1, TA-37	TA-5
NK-193mm-O	1982	9.3	SF	T2n-21	Tmm-1, TA-37	TA-5
NK-194mm-O	1987	18.3	SF	T2n-22	Tmm-1, TA-36	TA-5
NK-195mm-O	1987	0.3	SF	T2n-22	Tmm-1, TA-36	TA-5
NK-195BRmm-O	2001	0.5	SF	T2n-22	Tmm-1, TA-36	TA-5
NK-196mm-O	1982	1.0	SF	T2n-23	Tmm-1, TA-30	TA-5
NK-203mm-O	1987	3.5	SF	T2n-23	Tmm-1, TA-30	TA-5
NK-204mm-O	1985	5.3	SF	T2n-24	Tmm-1, TA-37	TA-5
NK-208mm-O	1987	19.4	SF	T2n-26	Tmm-1, TA-30	TA-5
NK-213mm-O	1987	13.6	SF	T2n-25	Tmm-1, TA-36	TA-5
NK-215mm-O	1987	6.5	SF	M77-O	Tmm-1, M77-O	M77-O
NK-216mm-O	1984	23.4	SF	T2n-24	Tmm-1, TA-37	TA-5
NK-219mm-O	1993	0.5	SF	N2n-28	Tmm-1, TA-37	TA-41
NK-220BRmm-O	1994	3.0	SF	N2n-28	Tmm-1, TA-37	TA-41
NK-221mm-O	1986	8.5	SF	N2n-28	Tmm-1, TA-37	TA-41
NK-229BRmm-O	1994	10.0	SF	N2n-33	Tmm-1, TA-37, TA-29, TA-36, TA-27	TA-5
NK-230BRmm-O	1994	3.0	SF	N2n-34	Tmm-1, TA-30, TA-35	TA-5
NK-233mm-O	1991	11.0	SF	N2n-32	Tmm-1, TA-15, TA-30	TA-5
NK-235BRmm-O	1994	0.0	SF	N2n-32	Tmm-1, TA-15, TA-30	TA-5
NK-236BRmm-O	1994	18.5	SF	N2n-38	Tmm-1, TA-30	TA-5
NK-237BRmm-O	1993	0.5	SF	N2n-39	Tmm-1, TA-30	TA-5
NK-239BRmm-O	1994	0.0	SF	N2n-33	Tmm-1, TA-37, TA-29, Tmm-1, TA-36, TA-27	TA-5
NK-242BRmm-O	1991	0.0	SF	N2n-32	Tmm-1, TA-15, TA-30	TA-5
NK-244BRmm-O	1994	1.5	SF	N2n-42	Tmm-1, TA-30, TA-36	TA-5
NK-248mm-O	1992	0.5	SF	N2n-42	Tmm-1, TA-30, TA-36	TA-5
NK-255BRmm-O	1995	2.0	SF	N2n-29	Tmm-1, TA-30, TA-37	TA-43
NK-256BRmm-O	1995	0.5	SF	N2n-29	Tmm-1, TA-30, TA-37	TA-43
NK-288mm-O	1999	0.0	SF	N2n-44	Tmm-1, TA-30, TA-15	TA-5
NK-291mm-O	1999	2.0	SF	N2n-55	TK-80, NK-215	M77-O
NK-299mm-O	2001	11.7	SF	N2n-52	TK-76, NK-195	TA-5
平均		8.7	(n=38)			

¹⁾ 隔離圃場で採種した外観上の果実200粒を軟X線法により調査。

²⁾ SF: Self Fertile (自殖性)。

³⁾ Tmm-1は単胚性起源系統。TA-15, TA-27, TA-29, TA-30, TA-35, TA-36, TA-37は多胚性系統。

用いた自殖因子の起源系統は自殖系統「TA-5-O」であり、本実験から、「TA-5-O」が自殖因子とともに複胚珠果実を発現させる遺伝子を単胚素材系統に導入した結果、自殖性O型系統の複胚珠率が上がったことが明らかとなった。北農研が自殖因子導入の起源として利用してきた系統は本実験で用いた3系

統であり、その中で最も複胚珠率が高かった「TA-5-O」は、抽苔・開花特性が非常に安定した系統であったことから、多数の系統の自殖化に利用され、結果として多くの自殖性O型系統に複胚珠性が導入されたものと考えられた。本実験結果から、「TA-5-O」の複胚珠率は非常に高く、複胚珠率が50%を越える

第9表 自殖因子を導入した単胚素材系統の複胚珠率 (1995)

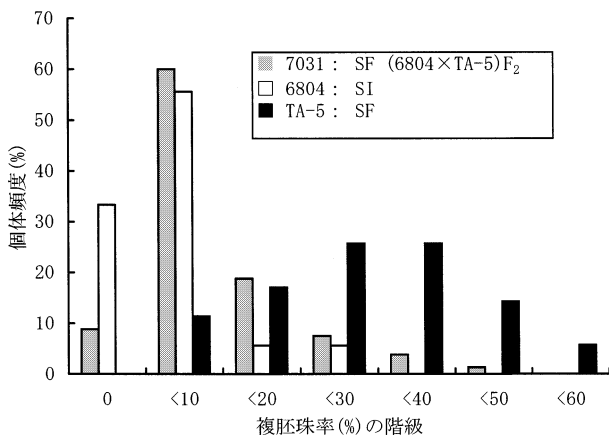
系統名	生殖様式	育成系譜	世代	採種年次	複胚珠率 ¹⁾ (%)
6804	SI	Tmm-1×TA-37×TA-37	B ₁ F ₃	1970	8.0
6805	SI	Tmm-1×TA-36×TA-36	B ₁ F ₃	1970	7.5
7031		6804×TA-5-O	F ₂	1971	12.0
7032		6805×TA-5-O	F ₂	1971	15.0
7022		6804×TA-41-O	F ₂	1971	7.5
7024		6804×TA-43-O	F ₂	1971	3.0
Tmm-1	SI	単胚性起源系統		1983	8.0
TA-5-O	SF	自殖因子起源系統		1966	37.5
TA-41-O	SF	自殖因子起源系統		1970	0.0
TA-43-O	SF	自殖因子起源系統		1970	7.5

¹⁾ 隔離温室採種果実200粒を解剖法により調査。

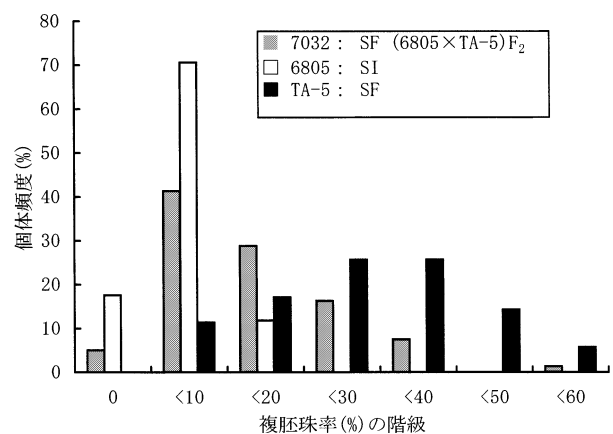
第10表 温室再採種した単胚素材系統の複胚珠率 (1995, 1997および1998)

系統名	採種年次	採種個体数	複胚珠率 (%) ¹⁾				
			最小値	最大値	平均値	標準偏差	変動係数
6804	1997	18	0.0	22.0	3.4	6.1	179.4
6805	1997	17	0.0	18.0	4.2	5.0	119.0
7031	1998	80	0.0	50.0	8.7	9.9	113.8
7032	1998	80	0.0	39.8	12.8	11.2	87.5
TA-5-O	1995	35	3.0	50.5	28.2	13.4	47.5
TA-43-O	1995	20	0.0	29.5	4.8	8.8	183.3

¹⁾ 外観上の単胚果実200粒を軟X法により調査。



第14図 自殖因子導入による複胚珠率の変動-1 (1995, 1997および1998)



第15図 自殖因子導入による複胚珠率の変動-2 (1995, 1997および1998)

個体も含まれており、これは筆者がこれまでに複胚珠性を調査した多数の系統・個体の中で、最大の複胚珠率であった。しかし、頻度分布から本系統の複胚珠率は、変異が大きく、本実験では、最低で3%の複胚珠率であった(第10表)。このことから、第8

表に示した、「TA-5-O」を自殖因子の起源とするO型系統の中で、原系統「T2n-23」および「T2n-17」に由来するO型系統は複胚珠率が5%未満と低かったのは、これらの系統は、「TA-5-O」の中で複胚珠率が低い個体が自殖因子導入の交配親として用いら

れたことを示唆するものである。

IV. 複胚珠性と採種・果実形質との関係

1. 複胚珠率と採種・果実形質間の相関分析

第I章で示したように、テンサイの複胚珠性に関しては、これまで研究報告がほとんどなく、複胚珠性と他の採種ならびに果実形質との関係の多くは不明である。このため、実際に、複胚珠率を個体選抜により低下させた場合、他の形質が変動する可能性がある。そこで、本節では、複胚珠率が高いO型系統を個体別に採種栽培し、複胚珠率と果実形質および採種形質との関係について相関分析により検討した。

材料および方法

実験材料は、複胚珠率が高い自殖性の単胚性O型系統「NK-183mm-O」を用いた。材料の採種用母根は1994年11月30日に隔離温室に株間35cm、畦幅45cmで70個体を定植し、採種栽培を行った。採種栽培における施肥条件は、Nを10kg、P₂O₅を21kg、K₂Oを14kgおよび苦土炭カルを10kg/10aを全量基肥とした。1995年3月下旬から4月上旬にかけて登熟が確認された個体を採種し調査果実とした。調査形質は、果実形質として複胚珠率、二胚率、採種量および千粒重、採種形質として母根重、抽苔開始日および帯化程度とし、個体別に調査した。ここで、複胚珠率は、外観的な単胚果実200粒を解剖法により、二胚率は、無作為に抽出した果実200粒を肉眼により単胚果実と外観上の単胚果実が2個融合した二胚果実(第1, 2図)を判定して調査した。母根重は採種に用いた母根の重量を定植前に測定し、抽苔開始日は母根定植後、抽苔茎が確認されるまでの日数とした。

また、帯化程度は、開花以降の主茎先端における帯化程度を、0(無)から5(甚)の6段階で指数評価した。調査は全て個体単位で行い、各形質間の相関分析を行った。なお、母根の定植数は70本としたが、途中、枯死個体が認められ、最終的に64個体を調査した。

結果

第11表に個体別に採種した「NK-183mm-O」の採種・果実形質に関する平均値および標準偏差を示す。複胚珠率に関しては、平均値が15.1%と二胚率の5.8%よりも高かったが、変動係数は、二胚率の方が81.0%と高かった。その他の形質では、帯化程度の平均値は1.2と低かったが、変動係数は100.0%と高く、明確な個体間差、すなわち系統内変異が示された。逆に、千粒重の変動係数は15.4%と調査形質の中で最も低かった。これらの調査結果をもとに相関分析を行った結果を第12表に示す。複胚珠率は、二胚率との間に相関関係が認められなかった。しかし、複胚珠率は、抽苔開始日と5%水準で統計的に有意な負の相関係数を示し、抽苔開始日が遅いと複胚珠率が低下する傾向が認められた。なお、抽苔開始日は採種量および千粒重との間においても負の相関関係を、母根重との間には正の相関関係を示した。複胚珠率とその他の形質間では、統計的に有意性はなかったが、千粒重との間に正の相関関係が認められた。また、帯化程度は、複胚珠率との間に相関関係は認められなかったが、二胚率との間に負の相関関係を示した。

考察

本実験の結果から、二胚率と複胚珠率との間には相関関係が認められず、両形質の発現はそれぞれ異

第11表 複胚珠率の高い単胚性自殖性系統「NK-183mm-O」における採種・果実形質の個体間変異(1995)

形質 ¹⁾	単位	最大値	最小値	平均値	標準偏差	変動係数
複胚珠率	%	41.5	2.0	15.1	9.1	60.3
二胚率	%	22.0	0.0	5.8	4.7	81.0
母根重 ²⁾	g	897.0	25.0	425.4	222.3	52.3
抽苔開始日数 ³⁾	日	24.0	0.0	7.2	5.6	77.8
帯化程度 ⁴⁾	指数	4.0	0.0	1.2	1.2	100.0
採種量	g	66.6	4.9	29.2	13.4	45.9
千粒重	g	17.6	8.7	13.0	2.0	15.4

¹⁾ n=64の個体別調査結果。

²⁾ 母根重：採種用母根の重量。

³⁾ 抽苔開始日数：母根定植後、最初に抽苔が確認された日を0日。

⁴⁾ 帯化程度：主茎先端の帯化程度0(帯化無)～5(帯化甚)。

第12表 「NK-183mm-O」における複胚珠率と採種・果実形質間の相関係数（1995）

形質 ¹⁾	単位	番号	番号						
			1	2	3	4	5	6	
複胚珠率	%	1	—						
二胚率	%	2	-0.051	—					
母根重 ²⁾	g	3	-0.004	-0.077	—				
抽苔開始日数 ³⁾	日	4	-0.258*	0.021	0.326**	—			
帯化程度 ⁴⁾	指数	5	0.015	-0.230	0.240	0.036	—		
採種量	g	6	0.103	0.043	0.384**	-0.263*	0.035	—	
千粒重	g	7	0.189	0.117	0.048	-0.258*	0.521**	-0.087	—

¹⁾ n=64。

²⁾ 母根重：採種用母根の重量。

³⁾ 抽苔開始日数：母根定植後、最初に抽苔が確認された日を0日。

⁴⁾ 帯化程度：主茎先端の帯化程度0（帯化無）～5（帯化甚）。

*および**は、それぞれ5%水準、1%水準で統計的に有意。

なる可能性が示された。しかし、この点を確認するためには、本実験の系統内の関係に加えて系統間で二胚率と複胚珠率との関係を調査するとともに、二胚果実における複胚珠果実の発現を調査する必要がある。帯化程度と複胚珠率との間に相関関係は認められなかったが、二胚率との間に統計的に有意ではないが、負の相関関係が認められ、帯化程度が高い個体は、二胚率が低い、すなわち単胚率が高い傾向が認められた。この結果は、テンサイの帯化現象が多胚性では認められず、単胚性と連鎖しているとした長尾ら（1962）の報告に類似した反応であった。複胚珠率と他の形質間に関しては、複胚珠率と抽苔開始日との間に負の相関関係が示され、また、抽苔開始日が遅れると採種量が少なく、千粒重が軽くなる傾向が示された。すなわち、抽苔が早いことにより生育の促進した個体は、生育量の増加とともに複胚珠率が高くなるものと考えられた。これらのことから、複胚珠果実の発現と他の採種・果実形質との関連を明らかにするためには、採種個体の生育量ならびに果実の発育程度と複胚珠率との関係を調査する必要があると考えられた。

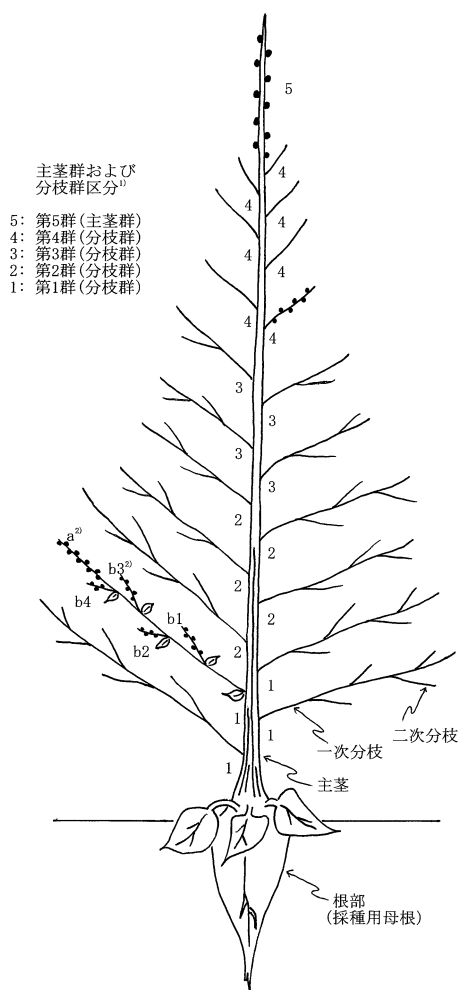
2. 採種個体における複胚珠果実の着生・分布様式

これまでの複胚珠率に関する系統間差ならびに系統内の実験結果から、全果実が複胚珠果実となる系統は認められず、同様に個体の全果実が複胚珠果実となる個体も認められていない。このことは、複胚珠果実と単胚果実が採種個体上において混在していることを示唆している。また、前節において、採種個体の生育量と複胚珠率との関係が着目された。採種テンサイの生育量に関しては、テンサイの無限伸

育性が分枝および果実の発育に影響すると考えられる。しかし、個体レベルにおける単胚および複胚珠果実の着生・分布様式はいまだ明らかにされていない。そこで、本実験では、複胚珠性に関する遺伝様式の詳細な解明ならびに育種における選抜効率を向上させるため、テンサイ個体レベルの主茎および分枝における複胚珠果実の着生・分布様式を検討した。

材料および方法

供試材料は、複胚珠率が高い「NK-183mm-O」を用い、香川県農業試験場精密圃場において、2000年9月21日に播種、2001年3月20日に実験に用いる採種用母根を収穫、2001年4月16日に北農研の隔離温室に定植して、採種栽培を行った。施肥条件は前節と同一とし、栽植密度は、畦幅70cm、株間20cmで1畦当たり14個体、全体で10畦140個体を栽植し、採種調査は登熟期の2001年7月23日に実験区中央の1畦から、畦の両側2個体を除いた12個体について行った。「NK-183mm-O」は、登熟期において、加藤・大久保（1957）が分類した1本の主茎に分枝を多数を着生する主茎型の抽苔草姿を呈した。このため、採種調査は、第16図に示すように、主茎に着生した一次分枝の着生位置から、二次分枝を持つ一次分枝を下から均等に第1群、第2群および第3群に、その上に発生した二次分枝を持たない一次分枝を第4群の4分枝群に区分し、分枝を持たない主茎の先端部を第5群の主茎群に区分して行った。なお、第1群、第2群および第3群は、一次分枝に着生する果実（第16図：a）と二次分枝に着生する果実（第16図：b）を区分して採種した。採種した果実は乾燥・脱穀を行い調査果実とした。調査形質は各群（第1群、第



第16図 採種テンサイの主茎ならびに分枝の区分模式図

- 1) 第5群は分枝を発生しない主茎上部に直接果実を着生する主茎群, 第4群は二次分枝を発生しない一次分枝群, 第1群, 第2群及び第3群は二次分枝を発生する一次分枝を下から均等に区分した分枝群。
- 2) 果実には一次分枝に着生する果実; aと二次分枝に着生する果実; bがある。

2群および第3群は一次分枝および二次分枝の果実を区分)の複胚珠率および千粒重とした。複胚珠率の調査は軟X線法により行った。また, 一次分枝および二次分枝それぞれにおける複胚珠果実の分布を特定するため, 各調査個体の第2群または第3群から二次分枝を持つ一次分枝を1本抽出し, 脱粒に留意しながら, 果実の着生位置を特定し, 複胚珠果実を軟X線法により調査した。また, 千粒重は各群から採種した粒数と重量から算出した。

結果

個体単位で調査した「NK-183mm-O」における複胚珠率の個体頻度を第13表に示す。「NK-183mm-O」は, 複胚珠率に個体間差が認められたため, 複胚珠

第13表 「NK-183mm-O」の複胚珠率に関する個体頻度分布 (2001)

複胚珠率階級値 (%)					平均 複胚珠率 (%)
<5	<10	<20	<30	<40	
1 ¹⁾	3	3	4	1	16.8
低 ²⁾	中	中	高	高	

1) 個体数。
2) 個体単位の複胚珠率による個体区分: 低, 低頻度個体; 中, 中頻度群; 高, 高頻度群。

率が5.0%以上20.0%未満の6個体を中頻度区分, 20.0%以上の5個体を高頻度区分とし, 1個体であるが1.2%と低い値を示した個体を低頻度個体に個体区分した。第14表に個体区分別の主茎群(第5群)および分枝群(第1群から第4群)における複胚珠率および千粒重を平均値で示す。全個体平均の複胚珠率は, 第5群を除き, 第1群から第4群の順に高くなる傾向を示し, 第1群は第2群を除く第3群, 第4群および第5群に対して統計的に有意差が認められた。高頻度区分では, 第3群および第4群の複胚珠率が第1群および第5群よりも高く, 統計的に有意差が認められた。中頻度区分では, 第5群を除き, 各群の複胚珠率が高頻度区分より明確に低下した。低頻度個体区分では, 第5群の複胚珠率が7.1%であったが, 他の群では0.0%から2.2%と低かった。なお, 各個体区分における全ての群の中で, 第3群の複胚珠率は個体平均に最も近似した。全個体平均の千粒重は, 第1群から第5群の順に重くなる傾向を示したが, 高頻度区分と中頻度区分の間に差は認められなかった。第5群を除く各群の千粒重と複胚珠率の関係を第17図に示す。高頻度区分および中頻度区分では, 第3群から第4群にかけての関係が若干異なったが, 千粒重と複胚珠率との間にいずれも統計的に有意な正の相関関係が認められた。第15表に第1群から第5群の採種特性を示す。全ての群における一次分枝1本全体(第5群は主茎のみ, 第4群は一次分枝のみ, 他の分枝群は二次分枝を含む)の全個体平均の果実粒数は, 第4群が統計的に有意に少なかった。また, 個体区分では, 中頻度区分の果実平均総数が高頻度区分よりも30%程度少ない傾向を示した。第1群, 第2群および第3群における全個体平均の二次分枝数は第1群から第3群の順に減少し, 統計的に有意な差が認められた。また, 群平均では, 中頻度区分は高頻度区分よりも二次分枝

第14表 「NK-183mm-O」の主茎群および分枝群の果実における複胚珠率および千粒重(2001)

主茎群 および 分枝群	複胚珠率 (%)				千粒重 (g)			
	区分 ¹⁾			個体平均 ²⁾	区分 ¹⁾			個体平均
	高	中	低		高	中	低	
第5群	19.5bc ⁵⁾	17.7	7.1	17.6a	14.8a	15.1a	15.2	15.0a
第4群	28.5a	16.3	0.0	20.0a	14.6a	15.0a	10.9	14.5a
第3群	27.2a	10.2	2.2	16.6a	12.5b	12.6ab	10.5	12.4b
第2群	25.0ab	10.7	0.0	15.8ab	11.6b	11.3b	11.6	11.5bc
第1群	17.2c	8.9	0.8	11.7b	10.0c	10.3b	9.2	10.1c
群平均	23.5	12.8	2.0	16.4	12.7	12.9	11.5	12.7
F検定 ³⁾	**	ns	—	*	**	**	—	**
個体区分 平均 ⁴⁾	25.5	12.2	1.2	16.8	12.7	12.5	10.4	12.4

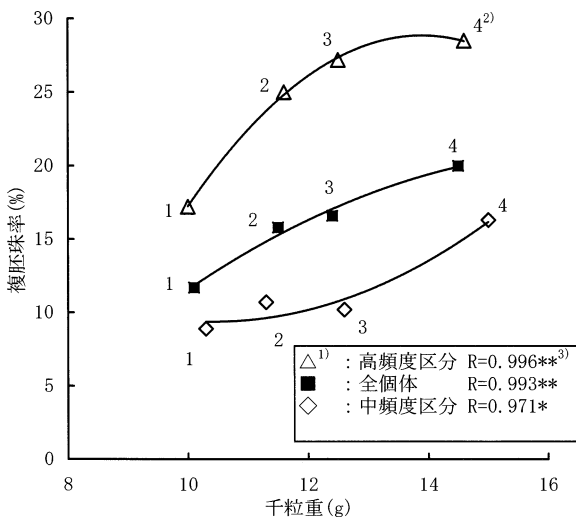
¹⁾ 高, 複胚珠率20.0%以上の5個体; 中, 複胚珠率5.0%以上20.0%未満の6個体の平均値; 低, 1個体のみ。
²⁾ 各群の12個体における平均値。
³⁾ 個体数を反復として算出, **および*はそれぞれ1%水準および5%水準で有意差があり, nsは有意差がない。
⁴⁾ 高, 中, 低における個体単位の平均値を表す。
⁵⁾ Duncanの多重範囲検定: 異文字間に5%水準で有意差がある。

数がやや少なかった。一次分枝数に関しては、第4群が12.1本と明らかに多く、その数は概ね第1群、第2群および第3群の一次分枝数の和に近似した。第16表に、第1群、第2群および第3群における一次分枝と二次分枝の複胚珠率および千粒重を示す。複胚珠率は、低頻度区分を除き、全ての群および区分において、一次分枝の方が二次分枝よりも高い傾向を示し、全個体平均では両者間に統計的に有意差

が認められた。また、千粒重は、低頻度個体区分を除き、全ての分枝群および個体区分において、一次分枝が二次分枝よりも重く、統計的に有意な差が認められた。最後に、二次分枝を持つ一次分枝1本における複胚珠果実の分布様式を、高頻度区分について第17表に、中頻度区分および低頻度個体区分については第18表に示す。高頻度区分および中頻度区分ともに、一次分枝および二次分枝における複胚珠果実は分枝の両端、特に先端側で少なく、分枝の中間付近に着生する傾向を示した。二次分枝位置で比較すると、一次分枝基部側に生じた二次分枝は複胚珠果実が少なく、また、果実数自体も少なく着生する傾向を示した。

考察

本実験の結果から、単胚性テンサイにおいて散見される複胚珠果実の着生・分布様式は第18図のように要約することができた。(1)複胚珠果実は主茎における一次分枝の着生位置により下位から上位に向かい多くなる。(2)一次分枝の複胚珠果実は二次分枝より多い。(3)二次分枝を持つ一次分枝1本の複胚珠果実は、分枝の中間付近に多く、先端部は少ない。(4)個体単位の複胚珠率は、各分枝の複胚珠率と密接に関係するが、主茎(第5群)とは関係がない。ここで、(1)、(2)および(3)の原因として、採種テンサイの無限伸育性に伴う開花順序が密接に関係していると考えられた。すなわち、テンサイは、主茎が最初に開花して、以降、上位の分枝から下位の分枝へと、



第17図 「NK-183mm-O」の各分枝群における千粒重と複胚珠率との関係 (2001)

¹⁾ △: n=5, ■: n=12, ◇: n=6の平均値による。
²⁾ 図中の数字は分枝群; 1, 第1群; 2, 第2群; 3, 第3群; 4, 第4群。第5群は含まない。
³⁾ **および*は二次回帰式による重相関係数, それぞれ1%水および5%水準で有意。

第15表 「NK-183mm-O」の主茎群および分枝群における採種特性 (2001)

主茎群 および 分枝群	粒数/主茎・分枝 (粒) ¹⁾				二次分枝数/個体 (本)				一次分枝数/個体 (本)
	区分 ²⁾			個体平均 ³⁾	区分 ²⁾			個体平均	個体平均
	高	中	低		高	中	低		
第5群	54ab ⁶⁾	36	14	42a	—	—	—	—	—
第4群	35b	25	3	27b	—	—	—	—	12.1
第3群	77a	41	9	53a	7.6b	5.5b	12.0	6.9c	3.9
第2群	73a	50	10	56a	13.8a	10.7ab	17.0	12.5b	4.2
第1群	62ab	46	26	51a	15.2a	14.5a	34.0	16.4a	3.9
群平均	60	40	12	46	12.2	10.2	21.0	11.9	—
F検定 ⁴⁾	*	ns	—	**	*	*	—	**	—
平均総数 ⁵⁾	1387	943	261	751	36.6	30.7	63.0	35.8	24.1

¹⁾ 主茎群および各分枝群1本単位 (一次分枝および二次分枝着生果実含む) の平均果実粒数。

²⁾ 高, 複胚珠率20.0%以上の5個体の平均値; 中, 複胚珠率5.0%以上20.0%未満の6個体の平均値; 低, 1個体のみ。

³⁾ 各群の12個体平均値。

⁴⁾ 個体数を反復として算出, **および*はそれぞれ1%水準および5%水準で有意差があり, nsは有意差がない。

⁵⁾ 高, 中, 低における総数の平均値。

⁶⁾ Duncanの多重範囲検定: 異文字間に5%水準で有意差がある。

第16表 「NK-183mm-O」の一次分枝および二次分枝に着生する果実における複胚珠率および千粒重 (2001)

区分 ¹⁾	分枝 ²⁾ 区分	複胚珠率 (%)				千粒重 (g)			
		分枝群 ³⁾				分枝群			
		第1群	第2群	第3群	群平均	第1群	第2群	第3群	群平均
高	一次	21.9	28.5	31.7	27.4	11.6	13.6	14.3	13.2
	二次	12.8	18.8	21.5	17.7	8.8	10.6	11.0	10.1
	平均値	17.4	23.7	26.6	22.6	10.2	12.1	12.7	11.7
	F検定 ⁴⁾	ns	ns	ns	ns	*	*	*	*
中	一次	12.6	14.4	11.0	12.7	12.1	12.7	13.4	12.7
	二次	8.3	8.2	5.8	7.4	9.4	9.3	9.5	9.4
	平均値	10.5	11.3	8.4	10.1	10.8	11.0	11.5	11.1
	F検定	ns	ns	ns	*	*	**	**	**
低	一次	0.0	0.0	4.8	1.6	7.9	12.8	10.3	10.3
	二次	1.0	0.0	0.0	0.3	9.8	11.1	10.7	10.5
	平均値	0.5	0.0	2.4	1.0	8.9	12.0	10.5	10.4
	F検定	*	*	*	*	**	**	**	**
全個体 平均	一次	15.4	19.1	19.1	17.9	11.3	12.9	13.5	12.6
	二次	9.6	12.0	11.8	11.1	9.2	9.7	10.1	9.7
	平均値	12.5	15.6	15.5	14.5	10.3	11.3	11.8	11.2
	F検定	*	*	*	*	**	**	**	**

¹⁾ 高, 複胚珠率20.0%以上の5個体の平均値; 中, 複胚珠率5.0%以上20.0%未満の6個体の平均値; 低, 1個体のみ。

²⁾ 一次: 一次分枝自身の果実のみで, 二次分枝の果実は含まない。

³⁾ 第1群, 第2群, 第3群は二次分枝を発生する群。

⁴⁾ F検定は個体数を反復として算出, **および*はそれぞれ1%水準および5%水準で有意差があり, nsは有意差がない。低頻度個体区分ではF検定を行わなかった。

また, 一次分枝から二次分枝へと連続的に開花する。
このため, 登熟期においても各発育段階の果実が連

続的に主茎ならびに各分枝に存在し, 各分枝の先端
部 (生長点側) では, 未熟あるいは空胚果実が多く

第17表 「NK-183mm-O」の高頻度区分の一次分枝1本における一次分枝ならびに二次分枝に着生する複胚珠果実(●)および単胚果実(○)の分布(2001)

個体番号	一次分枝区分	二次分枝位置 ¹⁾	分枝基部側	果実着生位置		分枝先端側
				←	→	
13	第2群	b 1	●○○○●○			
		b 2	○●○●●●●○●○○●○○○○○○○○○○			
		b 3	●○●●○○●●○○●●○○○○○○○○			
		b 4	○●○○○○○○○○○○○○●○○●●○○○○			
		b 5	●●○●○○○○○○○○●●○○○○○○●○○○			
		a	○○●○○○●○●●●○○●○○○○○○○○○●○→ →○○○○○●○●○○○○○○○○○○			
15	第3群	b 1	○○○○○○○○○○○○○○○○			
		b 2	○○●○○○			
		b 3	○●●●●○○○○○○			
		a	●○●○○○○○○○○○○●○●○○●○○○○○			
16	第2群	b 1	●●○○○○●○			
		b 2	●●○●●○○○○			
		b 3	●○○●○○○○			
		a	○●●●○○○○○○○○●●○○○○○○○○○○			
17	第2群	b 1	●○			
		b 2	○○○○○○○○○○			
		b 3	○○○○○○○○○○			
		b 4	○○○○○●○○○○○○○○○○●●●●○○○○○○○○○→ →○○○○●○○○			
		b 5	○○○○○●○○○○●○○○			
		b 6	●○○●●○○●●●●●○○○○●○○○●○○○●○○○→ →○●○○○○○○○○○○			
		b 7	○○○●○○●●●○○○○●○○○○○			
		a	○○○○○○○○●○○●●○○○○●●●○○○○●●●●●→ →●●●●○○○●○○○○○○○○●○○○			
22	第3群	b 1	○○○○○○○○○○○○○○○○			
		b 2	○○○○○○○○○○			
		b 3	○○○●○○○○○○○○○○○○			
		a	○●○●●○○○○●○○●○○○○○●●●●●○○○→ →○○●			

¹⁾ 二次分枝位置は一次分枝に着生する位置を示し、bが二次分枝、aが一次分枝自身、bの数の小さい方が一次分枝基部側、大きい方が一次分枝先端側に着生。

なることが通常である。TEKRONY and HARDIN (1969)は、テンサイの一次分枝を下位から順に8区分し、未熟種子の発生程度を調査した結果、未熟種子は一次分枝の先端部および二次分枝で多いことを報告している。これらのことから、分枝先端部における複胚珠果実の減少は、無限伸育性による各分枝先端部の未発達に影響したものと考えられた。以上のように、採種テンサイの複胚珠果実は、生育が旺盛で開花の早い部位において、果実(種子)の形成・発育が優先的に満たされることにより、千粒重とともに増加するものと考えられた。HOGABOAM and SNYDER (1964)は、単胚果実の直径および厚さは中

に含む種子の発育に影響しないことを報告しているが、六笠・大瀧(2001)は果実粒径と真正種子との間に正の相関関係があることを報告している。複胚珠果実は複数の種子を含むことから、果実の大きさは、複胚珠果実の形成に影響するものと推察された。上記(4)に関し、個体の複胚珠率は分枝における複胚珠率により左右され、この原因として、高頻度区分は、中頻度区分よりも粒数および二次分枝数が多かったことから、複胚珠果実は、開花が早く生育量が多い個体に多く形成されたものと考えられた。

3. 複胚珠果実と二胚果実との関係

複胚珠果実の一つの種子腔内の果実形質であり、

第18表 「NK-183mm-O」の中頻度区分と低頻度区分の一次分枝1本における一次分枝ならびに二次分枝に着生する複胚珠果実(●)および単胚果実(○)の分布(2001)

個体 ¹⁾ 番号	一次分枝 区分	二次分枝 位置 ²⁾	分枝基部側 ← 果実着生位置 → 分枝先端側
14	第2群	b 1	○○○○○○○○
		b 2	○○○○○○○○
		a	○○○○○○○○○○○○○○○●○○○○○●○○○○○
18	第2群	b 1	○
		b 2	○
		b 3	○○
		a	○○○●○○○○○○○○
19	第2群	b 1	●○○○○○○○○○○○○○○○○○○
		b 2	●●○○○○○○○○○○
		b 3	○○○○○○○●●●○○○○○○○○○○○○○●○○●○○○
		b 4	●●●●●●○○○○○○○○○○○○○○
		a	●○○●●●●●○○○○○●●●●●●●○○○
20	第3群	b 1	●○○○○○○○○○○○○○○○○
		a	○○●○○○○○○○○●○○○○○●●●○○○○○○○○○→ →○○○○○
21	第2群	b 1	○○○○○○○○○○○○
		b 2	○○○○○○○○○○
		b 3	○○○○○●○○●●○○○○○○○○○○●○○○○○○○→ →○○○○○○○○○○○○○○○○
		b 4	○○○●○○○○○○○○○○●○○○●○○○○○
		a	→○○●○○○○●○○○○○○○○○○●○○○○○○○●○○○→ →○●○○○○○○○○○○○○○○○○
24	第2群	b 1	○
		b 2	○○
		b 3	○○○●○○○○○○○○
		b 4	○○○○○○○○
		b 5	○○●○○○○○
		a	○●○○○○○●○○○○○●○○○○○
23	第2群	b 1	○○○○○
		b 2	○○○○○○○○○○○○○○○○
		b 3	○○●○○○○○
		b 4	○○
		a	●○○○○○○○○

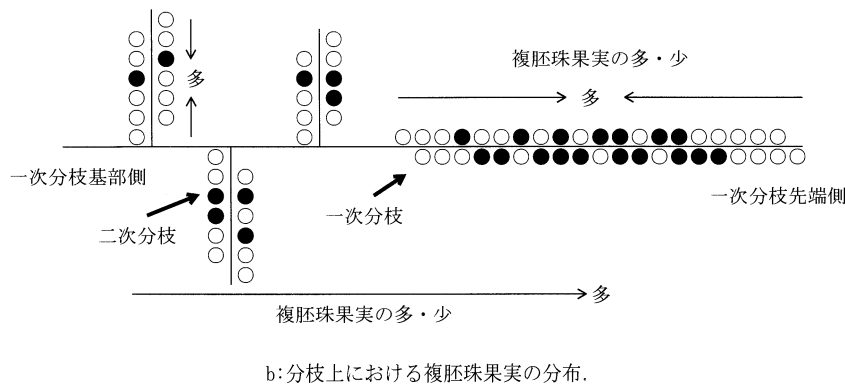
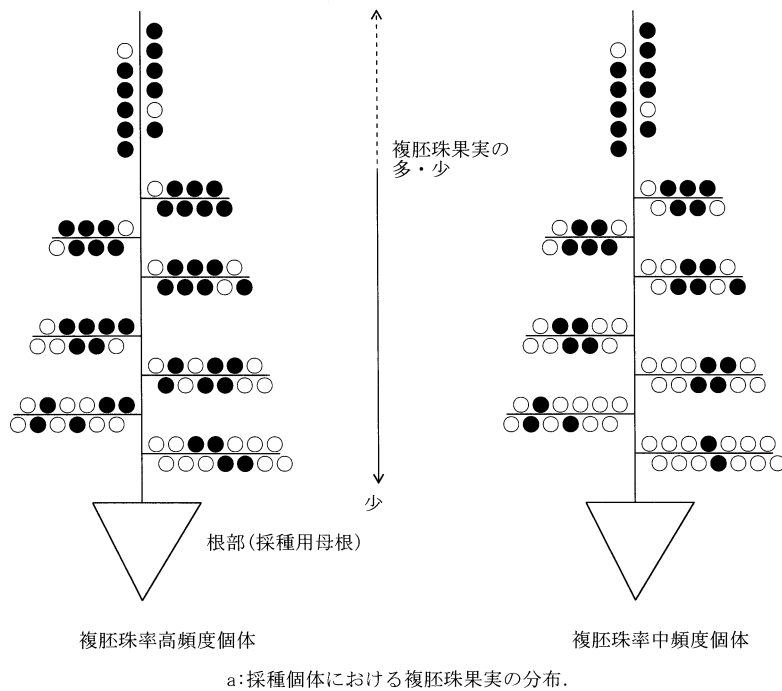
¹⁾ 個体番号の14~24は中頻度群, 23は低頻度個体。
²⁾ 二次分枝位置は一次分枝に着生する位置を示し, bが二次分枝, aが一次分枝自身, bの数の小さい方が一次分枝基部側, 大きい方が一次分枝先端側に着生。

二胚性は単胚果実が融合した外観上の果実形質であるため, 両者は形態的に大きく異なるが, 両者の関係は, テンサイ果実の単胚性を総合的に解明する上で重要である。第IV章第1節において, 複胚珠率が高い「NK-183mm-O」における複胚珠率と二胚率の間には, 相関関係が認められず, 両形質が互いに独立している可能性が示された。両形質が独立している場合, 二胚果実の種子腔においても複胚珠性が発

現する可能性がある。そこで, 本節では, O型系統間における複胚珠果実と二胚果実との関係, および, 外観上の単胚果実と二胚果実における複胚珠果実の発現について比較検討した。

材料および方法

単胚性O型系統間における複胚珠率と二胚率の関係を調査するため, 第III章第3節において調査した自家不和合性および自殖性O型系統の計57材料を用



第18図 テンサイ採種個体および分枝における複胚珠果実の分布模式図 (2001)

●：複胚珠果実，○：単胚果実。

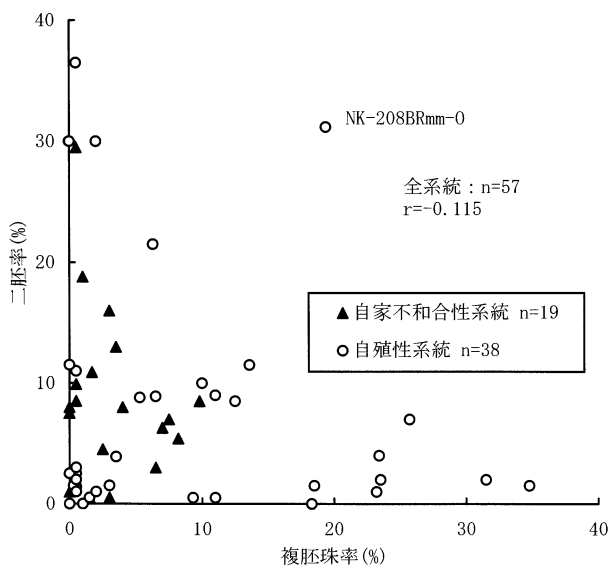
本図は、分布の傾向を模式的に示し、実際の複胚珠率と適合しない。

いた。材料の複胚珠率は第III章第3節の実験結果を用い、二胚率は各系統から果実200粒を無作為に抽出し、外観上から単胚果実と二胚果実を肉眼的に調査した。次に、二胚果実における複胚珠性の発現を調査するため、O型系統の中から無作為に選定した25材料と、第IV章第1節において個体別に採種した70個体の「NK-183mm-O」の中から無作為に抽出した36個体の果実を用いた。実験材料の外観上の単胚果実における複胚珠率は200粒を軟X線法により調査した。二胚果実の複胚珠性に関しては、実験材料の果実から二胚果実を100粒抽出し、解剖法により複胚珠率を調査した。なお、二胚果実は種子腔が2個あ

るため、複胚珠率は種子腔単位で表した。すなわち、二胚果実は100粒調査であるが、種子腔数で換算すると果実200粒の調査を意味する。

結果

単胚性O型系統における複胚珠率と二胚率との関係を自家不和合性系統と自殖性系統を区別して第19図に示す。自家不和合性系統は自殖性系統より複胚珠率の低い系統が多かったが、二胚率の分布に関しては、自家不和合性系統と自殖性系統の間に差は認められなかった。全系統における複胚珠率と二胚率との間には、相関関係は認められず、複胚珠率および二胚率がともに低い系統や、逆に、「NK-

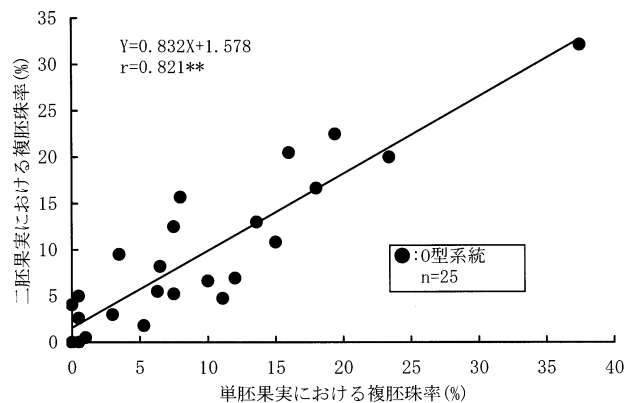


第19図 O型系統における複胚珠率と二胚率との関係 (2001)

208BRmm-O)のように複胚珠率が19.4%、二胚率が31.2%とともに高い系統が存在するなど、両者の発現が独立していることが示された。次に、二胚果実における複胚珠性の発現に関して、O型系統単位の結果を第20図に、「NK-183mm-O」の個体単位の結果を第21図に示す。複胚珠性は二胚果実においても発現し、二胚果実では、両種子腔が複胚珠性の果実であるもの、および、一方の種子腔が複胚珠性であるが、もう一方の種子腔は胚珠が1つである果実が認められた。O型系統間では、外観上の単胚果実における複胚珠率と二胚果実における複胚珠率の間には $r=0.821$ の1%水準で統計的に有意な正の相関係数が認められ、さらに、「NK-183mm-O」の系統内においても、両者間に $r=0.773$ の1%水準で統計的に有意な正の相関係数が認められた。しかし、O型系統間および「NK-183mm-O」における回帰直線の傾きは、それぞれ $b=0.832$ 、 $b=0.697$ と $b=1$ を下回り、二胚果実における複胚珠性の発現が単胚果実よりもやや低い傾向を示した。

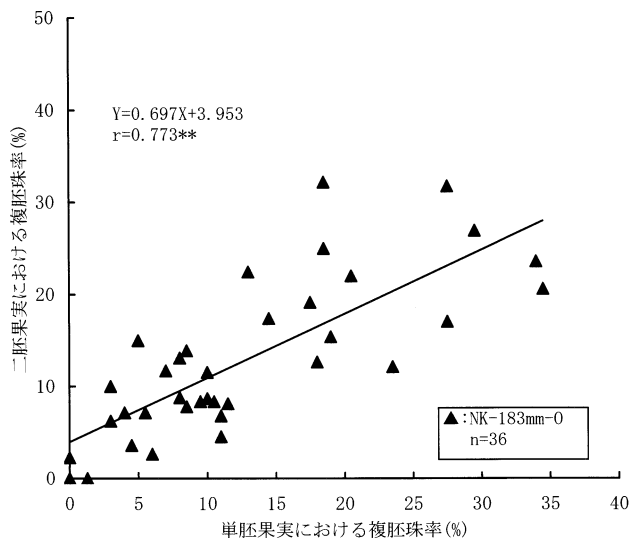
考察

本実験の結果から、系統単位および個体単位において複胚珠性と二胚性との間に相関関係は認められず、両者が互いに独立した遺伝性を持つことを初めて突き止めた。このことは、複胚珠率および二胚率がともに低い系統、すなわち単胚性が優れる系統の育成が可能であることを示唆するものである。また、二胚果実においても複胚珠性の発現することを発見



第20図 O型系統の単胚果実と二胚果実における複胚珠率との関係 (1998)

**は1%水準で有意。



第21図 「NK-183mm-O」における個体単位の単胚果実と二胚果実における複胚珠率との関係 (1998)

**は1%水準で有意。

し、二胚果実と外観上の単胚果実との間の複胚珠率には統計的に有意な正の相関関係があることを明らかにした。この結果は、前述と同じく、複胚珠性と二胚性が独立した関係にあることを示すものである。ただし、二胚果実における複胚珠率は、外観上の単胚果実における複胚珠率よりもやや低かった。二胚果実は概して単胚果実よりも種子腔がやや小さい傾向があるため、複胚珠果実の発育は、二胚果実が持つ二つの種子腔の大きさと密接に関係し、小さい種子腔が複胚珠の発育を抑制したものと考えられた。このことと第IV章第2節の分枝における複胚珠果実の着生結果と併せて考察すると、複胚珠果実の

発現には、個体の分枝および果実の生育が栄養・生理的に関与している可能性が示唆され、今後、複胚珠性および他の採種・果実形質が最終的に決定される時期の解明が必要であろう。

V. 複胚珠性の遺伝と選抜育種

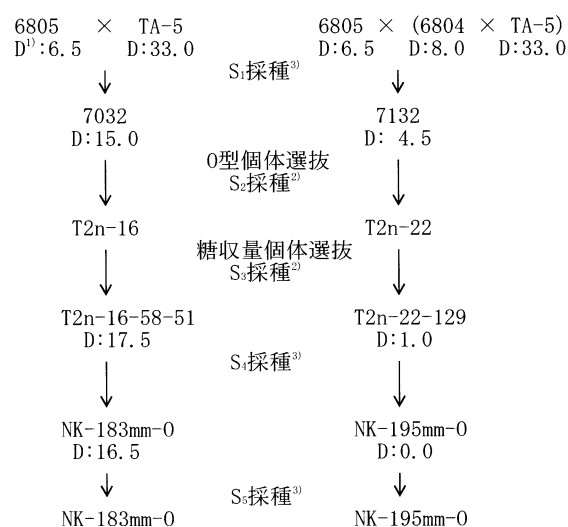
1. 自殖性O型系統における複胚珠率の遺伝変異と選抜効果

第III章において、三系交配一代雑種系統における複胚珠果実はF₁種子親系統となるCMS系統あるいはO型系統に固有の遺伝的形質であることを明らかにした。F₁種子親系統は、第13図に示したようにCMS系統とO型系統を交配したF₁となっていることから、種子親系統の遺伝的改良は、基本的に、花粉稔性のO型系統に対して行う必要がある。そこで、本実験は、複胚珠性に対する選抜効果を明らかにするため、自殖性のO型系統内における複胚珠率に関する変異量を解析するとともに個体選抜実験を行った。また、交配後代における複胚珠率に関する分離様式を解明するため、個体選抜実験から育成した複胚珠率を異にする選抜系統を用いた系統間交配を行い、F₂集団の分離様式からみた複胚珠率の遺伝について検討した。

材料および方法

実験材料は、第IV章第1節における自殖性の単胚性O型系統「NK-183mm-O」を選抜母集団として用いた。本系統の詳細な育成経過は第22図に示すように、「6805」と「TA-5」が育成起源とされ、本実験に用いた母集団の種子世代は自殖5世代目(以下、S₅)であった。本系統は、複胚珠率が10%を越えるとともに、自殖性であるため選抜・固定が容易であるが、これまで、複胚珠性に対する選抜は行われていなかった。材料の採種用母根は1994年11月30日に隔離温室に株間35cm、畦幅45cmで70個体を定植し、採種栽培を行った。登熟が確認された1995年3月下旬から4月上旬にかけて個体別に採種し、S₅の調査果実とした。S₅の複胚珠率は、無作為に抽出した外観的な単胚果実200粒を解剖法により調査した。S₅母集団の複胚珠率の平均値を基に、平均値より高い群(以下、高方向群)、同低い群(以下、低方向群)および平均値に近似する群(以下、中方向群)の3群に区分し、各群から数個体ずつ選抜するとともに、S₅全個体の種子を等量混合したものを無選抜群とし、自殖6世代目(以下、S₆)の種子とした。これ

ら選抜群の選抜効果を後代検定するため、各選抜群および無選抜群のS₆採種用母根は1995年11月20日に各20個体を定植し、1994年と同じ採種栽培により、1996年3月下旬から4月上旬にかけてS₆個体を採種した。S₆の複胚珠率は各個体における外観上の単胚果実200粒を軟X線法により調査した。次に、個体選抜系統の複胚珠率に関する交配後代における遺伝様式を明らかにするため、F₂集団の分離実験を行った。F₂集団の育成に用いた親系統は、「NK-183mm-O」から個体選抜した複胚珠率低方向群の「NK-183mm-O-42」、高方向群の「NK-183mm-O-16」および「NK-183mm-O-19」とした。さらに、複胚珠率が極めて低い系統として「NK-195mm-O」を加えたO型系統4材料を用いた。「NK-195mm-O」は第22図に示すように、「NK-183mm-O」と育成起源を異にし、O型個体選抜および糖収量個体選抜の過程で複胚珠率が低下した系統である。親系統からF₂集団を育成するため、除雄によるO型系統間交配を行いF₁種子を採種した。これらのF₁をそれぞれ数個体ずつ自殖させ、F₂種子を採種した。親系統およびF₂集団の採種用母根は1997年11月7日に、親系統各20個体およびF₂集団各90個体を隔離温室に定植し、1995年と同じ採種栽培を行った。1998年2月から4月にかけて親系統およびF₂集団から個体別に採種し、複胚珠率を軟X線法により調査した。なお、採種後、千粒重が6g未満の個体は登熟不良として調査対象から除外した。



第22図 供試O型系統の育成系譜と複胚珠性

¹⁾ D: 複胚珠率(%)。

²⁾ 袋掛け自殖による個体採種。

³⁾ 自殖による集団採種。

結 果

「NK-183mm-O」のS₅母集団, 64個体の複胚珠率を第19表に示す。複胚珠率は2.0%から41.5%まで分布したが, 複胚珠率が20%未満の個体が49個体と多く認められ, 64個体の平均複胚珠率は15.1%であった。また, 複胚珠率は50%を越える変動係数を示し, 高い系統内変異が示されたが, 複胚珠率が0.0%の個体は認められなかった。このS₅母集団から複胚珠率を異にする14個体を選抜した。選抜14個体は, 第20表に示すように, 全体の複胚珠率が4.7%の低方向群(6個体), 同16.2%の中方向群(3個体), 同35.4%の高方向群(5個体)に区分した。選抜個体の後代であるS₆の複胚珠率と頻度分布を第20表に示す。

複胚珠率に関しては, S₆無選抜群の平均値が16.9%とS₅選抜母集団の平均値15.1%に近似した。S₆低方向群の全体の複胚珠率は10.7%と, S₅低方向選抜群の全体の複胚珠率4.7%よりも高くなったが, S₆無選抜群より複胚珠率が10%未満の個体が多く, 全体の平均値は無選抜群より6.2%低かった。しかし, S₆において平均複胚珠率が5%未満の選抜後代は認められなかった。また, S₆「NK-183mm-O-23」の平均複胚珠率は15%を上回り, 中方向群に近似した。標準偏差に関しては, 「NK-183mm-O-30」を除き, 無選抜群より低い傾向を示した。S₆中方向群の全体の複胚珠率は19.6%とS₆無選抜群に近似した。S₆高方向群全体では, 複胚珠率

第19表 「NK-183mm-O」 S₅における複胚珠率頻度分布 (1995)

形 質	階級値 (%) ¹⁾					計 (個体)	平均 値(%)	標準 偏差	変動 係数
	<10	<20 ¹⁾	<30	<40	<50				
複胚珠率	21 ²⁾	28	10	3	2	64	15.1	9.1	60.3

¹⁾ 例「<20」は複胚珠率が10%以上20%未満の階級。

²⁾ 各階級値に占める個体数。

第20表 「NK-183mm-O」 S₅の複胚珠率に対する各選抜個体のS₆後代における頻度分布 (1995および1996)

S ₅ 選抜個体			S ₆ 複胚珠率 (%) 階級値 ¹⁾						S ₆ 複胚珠率			
選抜群	個体 番号 ²⁾	複胚珠 率(%)	<10	<20 ¹⁾	<30	<40	<50	<60	計 (個体)	平均 (%)	標準 偏差	変動 係数
低方向群	42	3.0	14 ³⁾	6	0	0	0	0	20	6.4	4.6	71.9
	30	4.1	11	6	1	0	2	0	20	11.9	11.2	94.1
	38	4.1	9	5	3	1	0	0	18	11.5	9.1	79.1
	23	5.1	1	12	4	1	0	0	18	18.3	6.3	34.4
	65	5.6	11	6	1	0	0	0	18	8.3	5.5	66.3
	67	6.0	12	7	1	0	0	0	20	8.8	5.5	62.5
	全体	4.7	58	42	10	2	2	0	114	10.7	8.2	76.6
中方向群	60	13.4	4	7	5	2	1	0	19	19.0	10.0	52.6
	61	16.2	2	8	6	3	0	0	19	20.6	7.8	37.9
	53	16.4	1	9	8	1	0	0	19	19.1	6.2	32.5
	全体	16.2	7	24	19	6	1	0	57	19.6	8.0	42.1
高方向群	19	27.6	2	12	5	0	0	0	19	15.9	4.1	25.8
	50	31.0	0	2	4	6	4	2	18	34.8	11.5	33.0
	27	36.9	0	0	7	10	3	0	20	32.4	6.8	21.0
	33	40.2	0	0	4	8	3	1	16	35.4	8.6	24.3
	16	41.5	1	8	8	3	0	0	20	22.2	7.2	32.4
	全体	35.4	3	22	28	27	10	3	93	27.7	11.0	39.7
無選抜		15.1	6	6	5	2	0	0	19	16.9	9.6	56.8

¹⁾ 例「<20」は複胚珠率が10%以上20%未満の階級。

²⁾ 例 個体番号「42」は選抜個体「NK-183mm-O-42」を示す。

³⁾ 各階級値に占める個体数。

が20%から40%の個体が S_6 無選抜群よりも多く、全体の複胚珠率は27.7%と S_6 無選抜群より明らかに高く、また、標準偏差も低い傾向を示した。ただし、「NK-183mm-O-19」および「NK-183mm-O-16」の S_6 の平均複胚珠率は S_5 より低く、中方向群に近似した。このように、複胚珠率に関しては、 S_6 選抜群の平均値間に明確な差が認められ、選抜効果が高く、選抜母集団の変異（系統内変異）が低く、中および高方向に固定可能であった。選抜結果に基づき、

第21表 「NK-183mm-O」の複胚珠率に関する選抜群（ S_5 ）と選抜後代群（ S_6 ）の平均値による遺伝率（1996）

選抜群	世代	複胚珠率		
		平均値 (%)	標準化平均値 ¹⁾	標準偏差
無選抜群	S_5	15.1	—	9.1
	S_6	16.9	—	9.6
低方向群	S_5	4.7	-1.1	
	S_6	10.9	-0.6	
高方向群	S_5	35.4	2.2	
	S_6	28.1	1.2	
遺伝率 ²⁾		0.56		
標準化遺伝率			0.55	

¹⁾ 標準化平均値 = (各群平均値 - 無選抜平均値) / 標準偏差。

²⁾ 遺伝率 = (S_6 高方向平均値 - S_6 低方向平均値) / (S_5 高方向平均値 - S_5 低方向平均値)。

FALCONER (1993) および入来・桑原 (1993) の手法に従い、低方向および高方向群の世代平均値から算出した複胚珠率に関する遺伝率を第21表に示す。複胚珠率の遺伝率は0.56となり、無選抜群の標準偏差を用いて標準化した標準化遺伝率は0.55を示した。次に、低方向および高方向群の各選抜個体に関する遺伝率を選抜差および遺伝獲得量から算出し、第22表に示す。低方向群では、「NK-183mm-O-23」の遺伝率が-0.14となったが、遺伝率が0.91を示す選抜個体も認められた。しかし、低方向および高方向群の全体の遺伝率はそれぞれ0.58および0.55と両者間に差は認められなかった。

系統間交配による F_2 集団および親系統（ S_6 ）における複胚珠率と個体頻度分布を第23表に示す。「NK-183mm-O」の平均複胚珠率は9.3%となり、1995年の値（第19表）よりも低く、年次間差が認められた。親系統に関しては、低方向群の「NK-183mm-O-42」の平均複胚珠率は3.5%で、「NK-183mm-O」の9.3%より明らかに低く、3個体が1%以下の複胚珠率を示した。「NK-195mm-O」の平均複胚珠率は0.1%となり、「NK-183mm-O-42」より明らかに低く、また、複胚珠率の分離は認められなかった。一方、高方向群の「NK-183mm-O-16」の平均複胚珠率は12.2%であったが、「NK-183mm-O-19」は8.7%と

第22表 「NK-183mm-O」における低・高方向への遺伝獲得量による複胚珠率の遺伝率（1996）

選抜群	個体番号 ¹⁾	選抜差 ²⁾ (%)	遺伝獲得量 ³⁾ (%)	遺伝率 ⁴⁾ : h^2
低方向群	42	12.1 (1.3) ⁵⁾	10.5 (1.1)	0.87 (0.85)
	30	11.0 (1.2)	5.0 (0.5)	0.45 (0.42)
	38	11.0 (1.2)	5.4 (0.6)	0.49 (0.50)
	23	10.0 (1.1)	- 1.4 (-0.1)	-0.14 (-0.10)
	65	9.5 (1.0)	8.6 (0.9)	0.91 (0.90)
	67	9.1 (1.0)	8.1 (0.8)	0.89 (0.80)
	全体		10.4 (1.1)	6.0 (0.6)
高方向群	19	12.5 (1.4)	- 1.0 (-0.1)	-0.08 (-0.07)
	50	15.9 (1.7)	17.9 (1.9)	1.13 (1.12)
	27	21.8 (2.4)	15.5 (1.6)	0.71 (0.67)
	33	25.1 (2.8)	18.5 (1.9)	0.74 (0.68)
	16	26.4 (2.9)	5.3 (0.6)	0.20 (0.21)
	全体		20.3 (2.2)	11.2 (1.2)

¹⁾ 例 個体番号42は選抜個体「NK-183mm-O-42」を示す。

²⁾ 選抜差 = S_5 無選抜平均複胚珠率 - S_5 選抜個体複胚珠率。

³⁾ 遺伝獲得量 = S_6 無選抜平均複胚珠率 - S_6 選抜後代複胚珠率。

⁴⁾ 遺伝率 = 遺伝獲得量 / 選抜差。

⁵⁾ ()内は標準化した値 = 各値 / 該当代無選抜群標準偏差。

第23表 系統間交配によるF₂集団の複胚珠率に関する分離頻度(1998)

F ₂ 集団交配組合せ および 親系統	複胚珠率(%) 階級値 ¹⁾					個体数 (個体)	複胚珠率				中間親 ²⁾ (%)
	≤1	<10	<20 ¹⁾	<30	<40		平均値 (%)	分散 値	標準 偏差	変動 係数	
NK-195mm-O×NK-183mm-O-16	17 ³⁾	27	10	4	0	58	6.1	48.8	7.0	114.8	6.2
NK-195mm-O×NK-183mm-O-19	30	37	14	1	1	83	5.5	39.8	6.3	114.3	4.4
NK-195mm-O×NK-183mm-O-42	64	18	0	0	0	82	0.8	2.1	1.5	193.5	1.8
NK-183mm-O-19×NK-183mm-O-42	21	32	1	0	0	54	3.0	9.6	3.1	102.5	6.1
NK-183mm-O-19×NK-183mm-O-16	3	41	24	8	2	78	11.1	64.2	8.0	72.3	10.6
NK-195mm-O	19	0	0	0	0	19	0.1	0.1	0.3	248.3	—
NK-183mm-O-16	0	4	15	1	0	20	12.2	15.7	4.0	32.8	—
NK-183mm-O-19	0	14	5	0	0	19	8.7	5.0	2.2	25.3	—
NK-183mm-O-42	3	17	0	0	0	20	3.5	6.5	2.6	74.3	—
NK-183mm-O	2	6	5	2	0	15	9.3	58.4	7.6	81.9	—

¹⁾ 例「<20」は複胚珠率が10%以上20%未満の階級。

²⁾ 中間親: Midparent = (P₁ + P₂)/2。

³⁾ 各階級値に占める個体数。

第24表 系統間交配によるF₂集団および親系統間の複胚珠率に関する分散比のF検定および平均値のt検定(1998)

番号	F ₂ 集団交配組合せ および 親系統	平均 複胚珠率 (%)	番号									
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	NK-195mm-O×NK-183mm-O-16	6.1	— ¹⁾	ns	**	**	ns	**	**	**	**	ns
2	NK-195mm-O×NK-183mm-O-19	5.5	ns	—	**	**	ns	**	*	**	**	ns
3	NK-195mm-O×NK-183mm-O-42	0.8	**	**	—	ns	ns	**	ns	ns	ns	ns
4	NK-183mm-O-19×NK-183mm-O-42	3.0	**	**	**	—	ns	**	ns	*	ns	ns
5	NK-183mm-O-19×NK-183mm-O-16	11.1	**	**	**	**	—	**	**	**	**	ns
6	NK-195mm-O	0.1	**	**	**	**	**	—	ns	ns	ns	ns
7	NK-183mm-O-16	12.2	**	**	**	**	ns	**	—	**	*	ns
8	NK-183mm-O-19	8.7	*	**	**	**	*	**	**	—	ns	ns
9	NK-183mm-O-42	3.5	**	**	**	ns	**	**	**	**	—	ns
10	NK-183mm-O	9.3	ns	ns	**	**	ns	**	ns	ns	**	—

¹⁾ 対角線上段: F検定, 下段: t検定(片側)。F検定で有意差が認められた場合は, 母分散が異にしたt検定を行った。
*, **はそれぞれ0.5%水準および1%水準で有意, nsは有意性なし。

「NK-183mm-O」より低かった。F₂ 集団に関しては, 「NK-183mm-O-42」を花粉親系統とするF₂ 集団は1%以下の階級に占める個体がやや多く認められたが, 概して, 中間親の値を中心に両親の方向へ各個体が連続的に分布するとともに, 変動係数が「NK-195mm-O」を除いた両親よりも高く, 複胚珠率の変異が両親より拡大した。花粉親系統を異にするF₂ 集団「NK-195mm-O×NK-183mm-O-16」および「NK-195mm-O×NK-183mm-O-42」の比較では, 頻度分布に明確な差が認められた。なお, 「NK-195mm-O」を種子親に用いた全てのF₂ 集団は1%未満の階級に占める個体が分離した。F₂ 集団およ

び親系統間の複胚珠率に関して, 分散比のF検定および平均値をt検定により比較した結果を第24表に示す。分散比では, 「NK-183mm-O」は全ての親系統およびF₂ 集団と分散比が同一であり等分散と考えられたが, 「NK-195mm-O」は全てのF₂ 集団と分散比が異なった。平均値の比較では, 「NK-183mm-O」を除き, F₂ 集団および親系統間に統計的に有意な差が多く認められた。このように, 個体選抜により複胚珠率が変化した親系統間で交配したF₂ 集団は連続的な分離を示すとともに, 各親系統の複胚珠率が後代においても発現した。

考 察

本実験の結果から、「NK-183mm-O」の平均複胚珠率は約15%であると同時に、連続的で大きな系統内変異を示した。本系統は第22図に示すように単胚素材系統「7032」から育成されているため、第Ⅲ章第3節において「7032」が示した複胚珠率の変異を自殖により維持してきた分離集団と考えられた。この系統内変異は、平均値に対して、高、中および低方向に選抜・固定が可能であり、特に高方向と低方向の選抜系統では、 F_2 分離世代でも選抜系統の差が明確であった。また、 F_2 の分離世代では、中間親の値を中心に両親の複胚珠率の方向に対して連続的な分布を示した。これらのことから、O型系統の単胚果実における複胚珠果実の発現は、複数の量的遺伝子により支配されていると考えられた。また、複胚珠率に対する低、高方向への遺伝獲得量による遺伝率は、両方向間に差が認められなかったため、遺伝的にいずれかが優性であるとは考えられなかった。

以上のように、個体選抜により複胚珠率の低いO型系統を育成できることが示された。しかし、系統内変異からの個体選抜では、複胚珠率が5%未満となる選抜個体は認められず、複胚珠率の改良の限界が示された。これに対して、系統間交配法（蔵之内ら 1998）は変異を拡大させ、5%未満の個体を分離させることができ、複胚珠率を低下させる上で有効な方法と考えられた。このことは、第22図の育成系譜からも示されているように、「NK-183mm-O」および「NK-195mm-O」の育成起源はそれぞれ2系統および3系統であり、この内、2系統が両系統に共通するが、「NK-195mm-O」の複胚珠率および二胚率は「NK-183mm-O」より低く、3系統間の交配により変異が拡大したことを示唆している。また、本実験結果から、複胚珠率が低い個体を分離させるためには、系統間交配の片親（本実験では種子親系統）に、「NK-195mm-O」のような複胚珠率が低い系統を利用することが有効と考えられた。

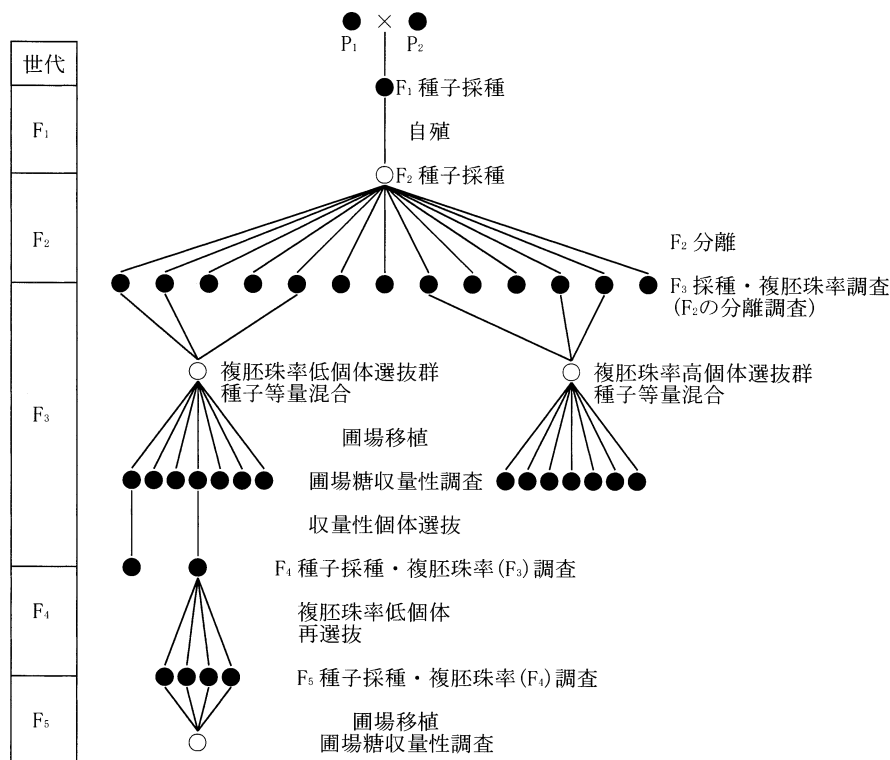
2. 系統間交配による自殖性O型系統の複胚珠率に対する選抜育種

第Ⅴ章第1節では、複胚珠果実の出現が量的遺伝様式を示したものの、既存の系統内変異から複胚珠率が5%未満の個体を選抜・育成できなかった。しかし、系統間交配からの分離集団では、変異が拡大され、複胚珠率5%未満の系統の育成が可能であることが示された。これまで、北農研は、系統間交配

育種法により、糖収量性、すなわち、根重および根中糖分が高い有望な複数のO型系統を育成してきたが（蔵之内ら 1998）、複胚珠率の低下が糖収量性におよぼす遺伝的影響は明らかにされていない。そこで、本実験では、系統間交配による分離集団における糖収量性と複胚珠率の関係を実験するとともに、複胚珠率が低い集団に対する個体選抜を行い、糖収量性が高く、かつ複胚珠率が低いO型系統育成の可能性を検討した。

材料および方法

本実験で行った複胚珠率と糖収量性に関する実験ならびに個体選抜によるO型系統育成の経過を第23図に示す。実験材料は、前節の複胚珠率に関する分離実験で得られた各 F_3 系統から、複胚珠率が低い個体（以下、低方向群）および高い個体（以下、高方向群）をそれぞれ数個体ずつ選抜し、各組合せ単位で種子を等量混合した系統ならびにそれぞれの親系統である「NK-183mm-O」および「NK-195mm-O」を用いた。ここで、親系統2材料の糖収量性は、第Ⅱ章の実験結果から「NK-183mm-O」は中間型、「NK-195mm-O」は根重が重い根重型である。実験圃場は、北農研の精密育種実験圃場を用い、実験設計は、株間22.5cm、畦幅60cm、30個体/畦（4.05m²）とした。1区面積は、種子量に応じて、低方向群は16.2m²から68.85m²としたが、高方向群は全て8.1m²とし、全区無反復とした。施肥量は、基肥として、10a当たりNを15.0kg、P₂O₅を31.5kg、K₂Oを21.0kgとした。材料は、1999年4月5日に紙筒播種、5月7日に圃場移植した後、10月21日に葉を切除した根茎部で収穫し、個体単位で根茎重を測定した。さらに、生長点を傷めないように根茎部からダイコンおろし状のブライを採取し、その搾汁液のブリックス度（可溶性固形分含量）を個体別に測定した。各組合せの低方向群から、根茎重とブリックス度との関係から糖収量性に優れる数個体を選抜した。選抜個体は1999年11月20日に鉢に定植、2000年4月10日に個体別に F_3 系統から F_4 果実を採種した。 F_3 系統の複胚珠率に基づき各系統から1ないし2個体の複胚珠率が低い個体を再選抜し、2001年4月6日に隔離温室に F_4 果実を播種した。再選抜個体は16個体を養成し、春化处理後、2002年2月27日に F_4 系統から F_5 果実を採種した。これらの各世代の複胚珠率は外観上の単胚果実200粒を用いて軟X線法により行った。最後に、これら複胚珠率低方向群に対し



第23図 O型系統を用いた系統間交配による複胚珠性のF₂分離調査および系統育成に関する実験経過
●：個体単位，○：混合（系統単位）。

糖収量性個体選抜を加えて合成したF₅系統の糖収量性を明らかにするため、親系統「NK-183mm-O」および「NK-195mm-O」とともに糖収量性を調査する圃場実験を行った。材料は2002年4月9日に紙筒に播種、2002年5月8日に圃場移植した。実験圃場および実験設計は1999年と同一としたが、1区面積8.1m²の乱塊法2反復とした。2002年10月1日に莖葉部と根部を切断したうえで根部のみを収穫し、糖収量性を調査した。糖収量性は北農研の糖収量分析機「Venema Automation HOKUNOSHI」（高橋ら1999）を用い、実験区単位で分析し、根重と根中糖分の積から糖量を算出するとともに、製糖上、ショ糖の結晶化を妨げる有害性非糖分から不純物価を算出した。

結果

複胚珠率に対して選抜した高および低方向群のF₃における糖収量性に関する個体の平均値を第25表に示す。両群の平均根茎重はほぼ同一で、群内の根茎重の順位も同様の傾向を示した。平均ブリックス度は、複胚珠率の高低による差が認められず、根茎重よりも変動の幅が小さかった。このように、複胚珠率と糖収量性の間には明確な関係は認められな

かった。次に、各組合せ毎に合成したF₅低方向群の糖収量性に関する分析結果を親系統とともに第26表に示す。根重は、4.03t/10aから5.71t/10aまで変動し、統計的に有意な系統間差が認められ、F₅系統「NK-195mm-O×NK-183mm-O-19」が最も重い根重を示した。根中糖分は、統計的に有意差は認められなかったが、F₅系統「NK-183mm-O-19×NK-183mm-O-42」が16.06%と実験材料中、最も高い値を示した。糖量は、根重の重いF₅系統「NK-195mm-O×NK-183mm-O-19」が最も多く、統計的に有意差はなかったが、「NK-195mm-O」を上回った。また、F₅系統の不純物価は両親系統よりも低い傾向を示し、特に、根中糖分が高い「NK-183mm-O-19×NK-183mm-O-42」は不純物価が3.43と低く、製糖品質に優れていた。これら、F₅系統の糖収量性を親系統と比較すると、「NK-195mm-O×NK-183mm-O-19」はやや根重型、「NK-183mm-O-19×NK-183mm-O-42」は糖分型、「NK-195mm-O×NK-183mm-O-42」は中間型となり、いずれも農業形質に優れた系統であった。

F₂以降（種子世代はF₃）の複胚珠率の選抜効果に関しては第27表に示すように、「NK-183mm-O-

第25表 系統間交配によるF₃系統の複胚珠率と糖収量性の関係 (1999)

親系統およびF ₃ 系統交配組合せ	F ₃ 種子混合群		糖収量性		
	混合 個体数 ¹⁾ (個体)	複胚珠率 ²⁾ (%)	分析 個体数 (個体)	平均 根茎重 (g/個体)	平均 ブrix度 ³⁾ (%)
低方向群					
NK-195mm-O×NK-183mm-O-16	5	1.1	66	1129	18.8
NK-195mm-O×NK-183mm-O-19	2	0.0	78	902	19.1
NK-195mm-O×NK-183mm-O-42	13	0.5	233	1075	19.5
NK-183mm-O-19×NK-183mm-O-42	1	0.5	44	811	19.7
NK-183mm-O-19×NK-183mm-O-16	2	2.8	80	1056	18.6
平均		1.0		995	19.1
高方向群					
NK-195mm-O×NK-183mm-O-16	8	19.3	51	1095	19.3
NK-195mm-O×NK-183mm-O-19	4	14.6	49	916	18.8
NK-195mm-O×NK-183mm-O-42	3	5.5	80	1120	19.2
NK-183mm-O-19×NK-183mm-O-42	2	8.5	42	821	20.1
NK-183mm-O-19×NK-183mm-O-16	5	18.7	45	856	19.7
平均		13.3		962	19.4
親系統 (S ₆)					
NK-195mm-O	—	0.3	64	1093	17.4
NK-183mm-O	—	23.2	83	877	19.3

¹⁾ F₃ 種子を等量混合した個体数。

²⁾ F₃ 種子を等量混合した種子の複胚珠率。

³⁾ 可溶性固形物含量。

第26表 系統間交配によるF₅選抜系統の糖収量性 (2002)

親系統およびF ₅ 系統交配組合せ	根重 (t/10a)	根中糖分 (%)	糖量 (kg/10a)	不純物価 ¹⁾ (%)
NK-195mm-O×NK-183mm-O-16	5.17	15.09	780	4.53
NK-195mm-O×NK-183mm-O-19	5.71	14.71	839	4.54
NK-195mm-O×NK-183mm-O-42	4.95	15.22	752	3.66
NK-183mm-O-19×NK-183mm-O-42	4.03	16.06	642	3.43
NK-183mm-O-19×NK-183mm-O-16	5.27	15.10	796	4.32
NK-183mm-O	4.64	14.42	669	5.24
NK-195mm-O	5.69	13.73	781	5.54
平均	5.07	14.90	751	4.47
F検定 ²⁾	**	ns	**	*
LSD (5%)	0.91	—	106	1.10

¹⁾ 製糖時にシヨ糖結晶化を妨げる有害性非糖分ナトリウム、カリウムおよびアミノ態窒素の含量と根中糖分から算出され、不純物価が低いほど高品質な原料となる。

²⁾ *, **はそれぞれ5%, 1%水準で統計的に有意, nsは有意性無し。

19×NK-183mm-O-42」を除き、F₂系統に対する個体選抜により複胚珠率は大きく低下し、全てのF₃系統における再選抜の効果も認められた。その結果、F₄系統では、全ての交配組合せが、「NK-183mm-O」よりも明らかに低く、5%未満の複胚珠率を示した。ただし、F₄系統において、両親ともに「NK-183mm-

O」である交配組合せでは、「NK-195mm-O」を片親に用いた場合よりも複胚珠率がやや高かった。

考 察

本実験の結果から、分離集団から選抜した複胚珠率が異なる系統間では、糖収量性に差が認められなかったことから、個体選抜による複胚珠率の低下が

第27表 系統間交配によるF₂以降の選抜個体の複胚珠率(1998から2002)

交配組合せ	F ₂ 母集団 ²⁾		F ₂ 選抜個体 ³⁾		F ₃ ⁴⁾		F ₃ 選抜個体 ⁵⁾		F ₄ ⁶⁾	
	(個体) ¹⁾	(%) ¹⁾	(個体)	(%)	(個体)	(%)	(個体)	(%)	(個体)	(%)
NK-195mm-O×NK-183mm-O-16	58	6.1	5	1.1	6	1.6	1	0.5	15	1.0
NK-195mm-O×NK-183mm-O-19	83	5.5	2	0.0	8	1.2	1	0.5	14	0.3
NK-195mm-O×NK-183mm-O-42	82	0.8	13	0.5	17	1.0	2	0.5	14	1.0
NK-183mm-O-19×NK-183mm-O-42	54	3.0	1	0.5	4	5.3	1	1.0	16	3.1
NK-183mm-O-19×NK-183mm-O-16	78	11.1	2	2.8	6	3.3	1	0.5	16	2.1
NK-183mm-O	15	9.3	—	—	—	—	—	—	16	14.0
NK-195mm-O	19	0.1	—	—	—	—	—	—	16	0.2

¹⁾ 各カラムの左側は個体数, 右側は複胚珠率。

²⁾ 各交配組合せのF₂, 表5と同じ。

³⁾ F₂ 母集団から複胚珠率を低方向に選抜した個体の果実を等量混合した果実の複胚珠率。

⁴⁾ F₂ 選抜個体から糖収量を増加方向に個体選抜した後代の平均複胚珠率。

⁵⁾ F₃ 個体から複胚珠率を低方向に選抜した個体の平均複胚珠率。

⁶⁾ F₃ 選抜個体の後代の平均複胚珠率。

糖収量性の増減に影響しないことが明らかになった。このことは、長谷川・武田(1982)の遺伝的に近似した多胚系統と単胚系統において収量性を比較した結果に付合した。一方、系統間交配による分離集団に個体選抜を加えることにより、複胚珠率が低く、かつ両親の糖収量性を併せ持った実用的に優れた有望な系統が育成され、今後、有望なF₁種子親系統の育成が期待される。ただし、複胚珠率に対する分離集団からの選抜育種では、再選抜効果が認められたことから、複胚珠率を5%未満に改良するためには、2回以上の個体選抜が有効であることが明らかとなった。

3. F₁種子親系統における複胚珠率の発現程度

第V章第1節において、単胚性O型系統に関する複胚珠率の変異を解析した結果、複胚珠性が量的遺伝子により制御されていることが明らかとなった。しかし、F₁種子親系統を用いて三系交配一代雑種の交配組合せを計画する上で、F₁種子親系統に対する両親系統、すなわちCMS系統とO型系統の遺伝性、また、F₁種子親系統の変異を明らかにする必要がある。また、このことは、北農研がこれまでに育成してきたF₁種子親系統の複胚珠率に対する系統選抜を行うことにつながり、早急に単胚性に優れた三系交配一代雑種の育成に寄与することができると考えられる。このため、本節では、北農研が、これまでに育成した多数の三系交配一代雑種系統の果実を用い、F₁種子親系統における両親系統の複胚珠率の発現程度ならびに多胚花粉親系統との関係を調査するとともに、複胚珠率が低いF₁種子親系統を

系統選抜する可能性を検討した。また、F₁種子親系統内における複胚珠率の変異を両親系統とともに比較し、F₁における複胚珠果実の遺伝性を考察した。

材料および方法

F₁種子親系統における複胚珠率の発現程度を解析するため、実験材料は、1986年から1999年にかけて、北農研(羊ヶ丘)の隔離圃場において、F₁種子親系統に多胚花粉親系統毎に隔離・交配・採種し、貯蔵した三系交配一代雑種85系統の種子を用いた。なお、これらF₁種子親系統の採種に関しては、採種用母根の定植本数は56本/区、1区面積は18.48m²とした。F₁種子親系統の選定に当たっては、複胚珠率が異なるCMS系統「NK-183BRmm-CMS」, 「NK-172BRmm-CMS」, 「TK-80-2BR2mm-CMS」および「NK-195mm-CMS」の4材料とし、様々なO型系統と交配したF₁種子親系統を用いた。三系交配の採種に用いた花粉親系統には、二倍体系統「NK-210BR」, 「NK-212BR」および「NK-218BR」と四倍体系統「NK-217BR」の4系統とした。これら、F₁種子親系統の果実ならびに、F₁を構成するCMS系統およびO型系統の貯蔵果実を用い、複胚珠果実の発現を比較した。複胚珠率は、軟X線法を用い、F₁種子親系統およびそれぞれの両親系統の外観上の単胚果実200粒を調査した。また、各F₁種子親系統におけるポテンス比(武田1999, MATHER 1959)は以下の公式により算出した。

$$\text{ポテンス比} = (\text{MP} - F_1) / \{1/2 | P_1 - P_2 | \}$$

$$\text{MP (midparent)} = (P_1 + P_2) / 2$$

$F_1 = F_1$ 系統の複胚珠率 (%)

P_1 および $P_2 = F_1$ を構成する親系統の複胚珠率 (%)

Abs=絶対値

次に、両親系統と F_1 種子親系統における複胚珠率の遺伝性ならびに系統内変異を個体レベルで調査した。供試材料は、両親系統として複胚珠率が高い自殖性O型系統「NK-183BRmm-O」および複胚珠率が低い同「NK-219mm-O」、 F_1 種子親系統として「(NK-183BRmm-CMS×NK-219mm-O)」を用いた。 F_1 種子親系統の採種に当たっては、多胚花粉親系統に「NK-218BR」を用いた。供試材料の母根を1995年に北農研(羊ヶ丘)場内の隔離圃場に定植し、各系統から60個体を個体別に採種した。複胚珠率は軟X線法により、各個体の外観上の単胚果実200粒を調査した。

結 果

三系交配した F_1 種子親系統における複胚珠率を第28表に示す。実験に用いた4系統のCMS系統自身の複胚珠率は、「NK-183BRmm-CMS」が31.5%で最も高く、逆に「NK-195mm-CMS」は0.0%で複胚珠果実は認められなかった。 F_1 種子親系統の育成に用いたO型系統では、複胚珠率が0.0%から31.5%まで変動し、「NK-172BRmm-CMS」との F_1 組合せに用いたO型系統の複胚珠率が8.0%と他のCMS系統との組合せよりもやや高かった。 F_1 種子親系統における複胚珠率の総平均値は7.0%を示したが、CMS系統単位で平均した F_1 種子親系統の複胚珠率は、CMS系統の複胚珠率に従い、「NK-183BRmm-CMS」との F_1 種子親系統が14.9%と最も高く、逆に、「NK-195mm-CMS」との F_1 種子親系統が2.5%と最も低かった。また、「NK-183BRmm-CMS」との F_1 種子親系統はいずれも、「NK-183BRmm-CMS」の31.5%よりも低かった。なお、これら F_1 種子親系統の中で、「NK-195mm-CMS」に複胚珠率が低い「NK-226BRmm-O」、「NK-239BRmm-O」および「NK-280mm-O」を交配した F_1 種子親系統は、いずれの花粉親と交配・採種した場合でも複胚珠率が低かった。CMS系統とO型系統、すなわち両親の複胚珠率の平均値(中間親:midparent)と実際の F_1 種子親系統における複胚珠率との関係を第24図に示す。片親に用いたCMS系統の複胚珠率の影響が大きいが、中間親と F_1 種子親系統の複胚珠率との間に

は、相関係数が $r=0.773$ と統計的に有意な正の相関関係が認められた。 F_1 種子親系統の複胚珠率に関するポテンス比を第29表に示す。全 F_1 種子親系統の総平均は、 -0.60 と F_1 が中間親の値をやや上回る部分優性を示したが、複胚珠率が低い「TK-80-2BR2mm-CMS」および「NK-195mm-CMS」と交配した F_1 種子親系統が平均で -1 を下回るポテンス比を示した。これに対して、複胚珠率が高い「NK-183BRmm-CMS」と交配した F_1 種子親系統は 0 を上回る部分劣性を示し、 F_1 種子親系統の複胚珠率が中間親の値よりも低いことが明らかとなった。また、第25図に示すように、中間親とポテンス比との関係は、中間親の複胚珠率が高くなるに従い、ポテンス比が 0 に収束する分布を示した。三系交配の採種に用いた花粉親系統別に F_1 種子親系統を区分し、複胚珠率を集計した結果では(第28表)、平均値は、二倍体花粉親系統「218BR」が9.2%と高く、四倍体花粉親系統「217BR」が3.8%と低くなる傾向が認められた。また、花粉親系統単位のポテンス比は、「217BR」のみが平均で0.44と正の値を示し、本系統を交配した F_1 種子親系統の複胚珠率が中間親の値より低い傾向が認められた(第29表)。

個体別に採種した F_1 種子親系統「(NK-183BRmm-CMS×NK-219mm-O)」および両親系統の複胚珠率を第30表に、系統内変異を頻度分布により第26図に示す。両親系統では、「NK-183BRmm-O」および「NK-219mm-O」は平均複胚珠率がそれぞれ、15.1%、0.8%と大きな系統間差を示し、 F_1 種子親系統は6.8%と中間親の値に近似した。頻度分布では、「NK-219mm-O」は、全個体が複胚珠率5%未満の階級に属したが、「NK-183BRmm-O」は10%以上20%未満の階級を最頻値とした連続的分布を示し、系統内変異が大きかった。 F_1 種子親系統は、最頻値を5%未満の階級とした連続的な頻度分布を示し、系統内変異が大きかった。

考 察

本実験の結果から、 F_1 種子親系統の複胚珠性に関する遺伝性は、概して中間親の値に近似し、優性効果の低い量的遺伝様式により発現することが明らかとなり、第V章第1節と同様の結果であった。このため、三系交配一代雑種品種・系統の複胚珠率は、 F_1 種子親系統を構成するCMS系統とO型系統の平均値により推定することが可能となった。しかし、一部の種子親系統では、複胚珠率が中間親に一致し

第28表 異なる花粉親系統により採種したF₁種子親系統の複胚珠率(2001)

F ₁ 種子親構成系統の複胚珠率(%)				多胚花粉親別F ₁ 種子親系統の複胚珠率(%)					
CMS系統		×	O型系統		210BR 2 x ¹⁾	212BR 2 x	217BR 4 x ¹⁾	218BR 2 x	
系統名	複胚珠率	系統名	複胚珠率						
NK-183BRmm-CMS	31.5	NK-185BRmm-O	0.5				7.6 ²⁾		
		NK-213mm-O	13.6				20.8		
		NK-219mm-O	0.0				0.5	8.0	
		NK-220mm-O	3.0					27.3	
		NK-221mm-O	16.0				14.4		
		NK-222mm-O	2.5				10.3		
		NK-229BRmm-O	10.0				19.3	6.9	18.5
		NK-230BRmm-O	3.0				18.4		
		NK-233mm-O	11.1				21.0		
		NK-236mm-O	18.5				20.6		
		NK-237mm-O	0.5						23.5
		NK-240mm-O	1.5				12.8		10.3
		NK-241mm-O	0.5			11.8	8.5		13.7
		NK-258mm-O	0.0						15.0
		NK-259mm-O	7.0						24.5
		O型系統平均			5.9	F ₁ 種子親系統平均			14.9
NK-172BRmm-CMS	8.2	TK-80-2BR2mm-O	0.5				1.5		
		NK-183BRmm-O	31.5	10.7			2.5	19.0	
		NK-185BRmm-O	0.5				0.5		
		NK-213mm-O	13.6	18.7	10.0		8.5	14.0	
		NK-226BRmm-O	1.0			0.5			
		NK-229BRmm-O	10.0	10.5	4.5		2.5	10.5	
		NK-230BRmm-O	3.0			9.5			
		NK-236mm-O	18.5					8.5	
		NK-237mm-O	0.5					8.0	
		NK-248BRmm-O	0.5	3.0	5.5		3.5	4.5	
O型系統平均			8.0	F ₁ 種子親系統平均			7.5		
TK-80-2BR2mm-CMS	0.5	NK-229BRmm-O	10.0			7.5	0.5	5.0	
		NK-230BRmm-O	3.0			10.0			
		NK-236mm-O	18.5					7.0	
		NK-237mm-O	0.5					4.0	
		NK-239BRmm-O	0.0	2.0	0.0		1.0	2.0	
		NK-249mm-O	3.0	1.0	4.0		2.0	2.5	
		O型系統平均			5.8	F ₁ 種子親系統平均			3.5
NK-195mm-CMS	0.0	NK-226BRmm-O	1.0	1.5	0.5	1.0	2.0		
		NK-229BRmm-O	10.0	1.5	0.0	1.5	1.5		
		NK-230BRmm-O	3.0	1.5	1.5	1.0	6.0		
		NK-236mm-O	18.5				5.5		
		NK-237mm-O	0.5				1.5		
		NK-239BRmm-O	0.0		0.0	0.5	0.5		
		NK-248BRmm-O	0.5			0.0			
		NK-251BRmm-O	1.0		7.9	3.5	4.6		
		NK-258mm-O	0.0		6.1	3.6	4.4		
		NK-259mm-O	7.0		6.5		6.5		
		NK-280mm-O	0.5	0.0	2.5	0.0			
O型系統平均			3.8	F ₁ 種子親系統平均			2.5		
CMS系統平均		10.1	O型系統総平均		5.5	F ₁ 種子親系統総平均		7.0	
花粉親系統単位平均				5.7	7.8	3.8	9.2		

¹⁾ 2 x および 4 x は花粉親系統の倍数性を示し、それぞれ二倍体、四倍体を表す。

²⁾ F₁種子親系統「NK-183mm-CMS×NK-185BRmm-O」を花粉親系統「NK-217BR」により採種した果実の複胚珠率。

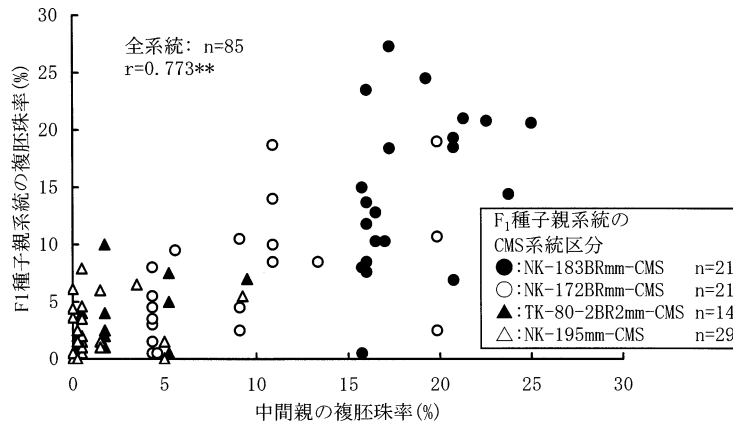
第29表 異なる花粉親系統により採種したF₁種子親系統の複胚珠率に関するポテンス比 (2001)

F ₁ 種子親構成系統の複胚珠率 (%)				多胚花粉親別F ₁ 種子親系統のポテンス比 ¹⁾				
CMS系統		O型系統		210BR	212BR	217BR	218BR	
系統名	複胚珠率	系統名	複胚珠率	2 x	2 x	4 x	2 x	
NK-183BRmm-CMS	31.5	NK-185BRmm-O	0.5			0.54		
		NK-213mm-O	13.6			0.20		
		NK-219mm-O	0.0			0.97	0.49	
		NK-220mm-O	3.0				-0.35	
		NK-221mm-O	16.0			1.21		
		NK-222mm-O	2.5			0.46		
		NK-229BRmm-O	10.0			0.14	1.29	0.21
		NK-230BRmm-O	3.0			-0.04		
		NK-233mm-O	11.1			0.03		
		NK-236mm-O	18.5			0.68		
		NK-237mm-O	0.5					-0.48
		NK-240mm-O	1.5				0.25	0.41
		NK-241mm-O	0.5			0.27	0.48	0.15
		NK-258mm-O	0.0					0.05
		NK-259mm-O	7.0					1.14
		O型系統平均			5.9	F ₁ 種子親系統平均		
NK-172BRmm-CMS	8.2	TK-80-2BR2mm-O	0.5			0.74		
		NK-183BRmm-O	31.5	0.79		1.49	0.07	
		NK-185BRmm-O	0.5			1.00		
		NK-213mm-O	13.6	-2.89	0.33	0.89	-1.15	
		NK-226BRmm-O	1.0		0.57			
		NK-229BRmm-O	10.0	-1.56	5.11	7.33	-1.56	
		NK-230BRmm-O	3.0		-1.50			
		NK-236mm-O	18.5				0.94	
		NK-237mm-O	0.5				-0.95	
		NK-248BRmm-O	0.5	0.35	-0.39	0.22	-0.04	
		O型系統平均			8.0	F ₁ 種子親系統平均		
TK-80-2BR2mm-CMS	0.5	NK-229BRmm-O	10.0		-0.47	1.00	0.05	
		NK-230BRmm-O	3.0		-6.60			
		NK-236mm-O	18.5				0.28	
		NK-237mm-O	0.5				0.00	
		NK-239BRmm-O	0.0	-7.0	0.96	-3.00	-7.00	
		NK-249mm-O	3.0	0.6	-1.80	-0.20	-0.60	
		O型系統平均			5.8	F ₁ 種子親系統平均		
NK-195mm-CMS	0.0	NK-226BRmm-O	1.0	-0.50	0.00	-1.00	-3.00	
		NK-229BRmm-O	10.0	0.70	1.00	0.70	0.70	
		NK-230BRmm-O	3.0	0.00	0.00	0.33	-3.00	
		NK-236mm-O	18.5				0.41	
		NK-237mm-O	0.5				-5.00	
		NK-239BRmm-O	0.0		0.00	0.00	0.00	
		NK-248BRmm-O	0.5			1.00		
		NK-251BRmm-O	1.0		-14.80	-6.00	-8.20	
		NK-258mm-O	0.0		0.00	0.00	0.00	
		NK-259mm-O	7.0		-0.86		-0.86	
		NK-280mm-O	0.5	1.00	-9.00	1.00		
O型系統平均			3.8	F ₁ 種子親系統平均			-1.56	
CMS系統平均	10.1	O型系統総平均		5.5	F ₁ 種子親系統総平均			-0.60
花粉親系統単位平均				-0.75	-1.06	0.44	-0.97	

¹⁾ ポテンス比 = $(MP - F_1) / \{1/2 | P_1 - P_2 | \}$, $MP = (P_1 + P_2) / 2$

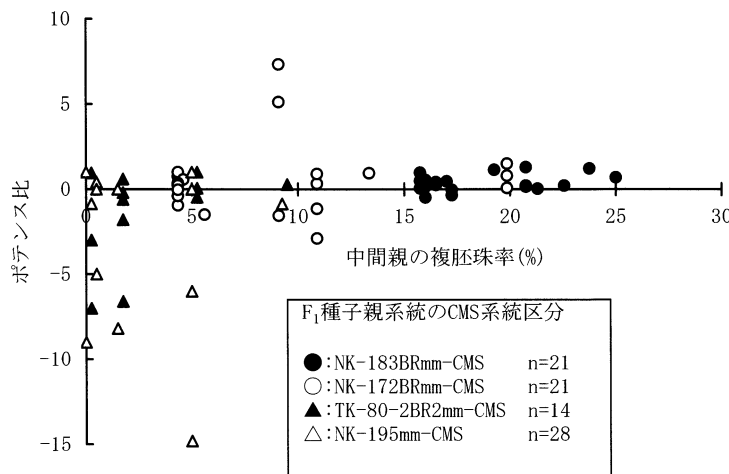
ない組合せも存在し、今後の要因解明が必要である。本実験では、F₁種子親系統の複胚珠率に対する採種花粉親系統の影響が認められ、特に四倍体花粉親系統を用いたF₁種子親系統の複胚珠率がやや低く発現した。このことは、川勝ら(1999)が報告して

いる、四倍体花粉親を用いたF₁種子親系統において二胚率が低下した結果に類似した反応であった。本実験で用いた四倍体系統「NK-217BR」は他の二倍体系統より花粉量が少なく、花粉発芽率が低いことが報告されている(高橋ら 1998)。これらのこと



第24図 CMS系統区分による中間親の値とF₁種子親系統の複胚珠率との関係(2001)

**は1%水準で有意。



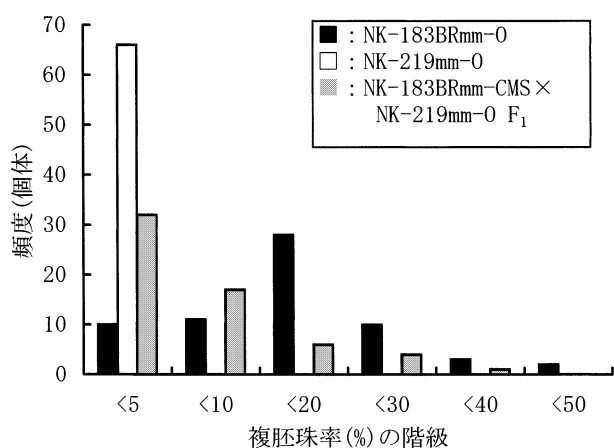
第25図 CMS系統区分によるF₁種子親系統の複胚珠率に関する中間親の値とポテンス比との関係(2001)

第30表 F₁種子親系統および構成系統における個体別複胚珠率(1995)

系統名	個体数	複胚珠率 ¹⁾		
		平均値 (%)	標準偏差	変動係数
NK-183BRmm-O ²⁾	64	15.1	9.1	60.2
NK-219mm-O	66	0.8	1.0	121.8
NK-183BRmm-CMS ²⁾ ×NK-219mm-O F ₁	60	6.8	6.7	98.5

¹⁾ 軟X線法による各個体の果実200粒調査。

²⁾ CMS系統はO型系統の核遺伝子と準同質。



第26図 F₁種子親系統および両親系統における複胚珠率の系統内変異 (1995)

から、複胚珠果実の形成は、花粉親系統の花粉の量・質が受粉時および受粉後の果実内の胚珠の発育に若干影響することが示唆された。系統選抜に関しては、CMS系統に「NK-195mm-CMS」を用いたF₁種子親系統が低い複胚珠率を示した。これら、F₁種子親系統の中で、「(NK-195mm-CMS×NK-280mm-O)」は糖収量性の高いことが既に明らかとなっており (大瀧ら 2000)、本系統が複胚珠率が低い有望な系統として系統選抜することができた。このため、本系統が、単胚性に優れる有望な三系交配一代雑種系統の育成に有効であると考えられた。

個体別採種の実験では、F₁種子親系統の複胚珠率は、ほぼ中間親の値を示し、「NK-183BRmm-CMS」の持つ連続的な複胚珠率の変異が、F₁種子親系統「(NK-183BRmm-CMS×NK-219mm-O)」において発現することが明らかとなった。この結果は、複胚珠率がF₁において量的に発現することを改めて示した。

4. 単胚性一代雑種系統「北海84号」の育成

前節において多数のF₁種子親系統を用いた複胚珠率の実験から、一代雑種系統の育成に当たり、CMS系統に「NK-195mm-CMS」を用いることにより、複胚珠率が低下することを明らかにした。また、本系統に「NK-280mm-O」を交配・育成したF₁種子親系統「(NK-195mm-CMS×NK-280mm-O)」が、複胚珠率が安定的に低い有望な系統として系統選抜された。そこで、本実験では、本F₁種子親系統の詳細な果実特性、また、本系統に多胚花粉親系統「NK-212BR」を交配して育成した「北海84号」の糖収量性を調査し、複胚珠率が低く、単胚性に優れた

三系交配一代雑種品種育成の可能性について検討した。

材料および方法

F₁種子親系統「(NK-195mm-CMS×NK-280mm-O)」の果実特性を明らかにするため、本系統に複数の花粉親系統を交配・採種した三系交配一代雑種系統12材料の果実を用いた。なお、実験に用いた果実は、採種年次をそれぞれ異にするが、採種場所は全て札幌市羊ヶ丘の北農研場内隔離圃場とし、採種後、全て精選したものを用いた。「北海84号」の糖収量性に関しては、北農研の全道8カ所における系統適応性検定試験および品種連絡試験において標準品種「モノホマレ」と比較した。実験年次は2000年および2001年の2カ年とし、全て、紙筒を用いた移植栽培により圃場実験を行った。各試験場所は実験区の1区面積をそれぞれ異にするが、全場所4畦/区の乱塊法4反復とした。糖収量性の調査は第V章第2節と同様に、根重、根中糖分から糖量を算出するとともに、有害性非糖分を測定した。結果は8カ所の平均値を対「モノホマレ」百分比で表した。

結果

「(NK-195mm-CMS×NK-280mm-O)」を用いた三系交配一代雑種系統の果実特性を花粉親系統ごとに第31表に示す。平均千粒重および平均発芽率は、それぞれ、10.5g、94.8%であり、特に、発芽率は、「NK-269」および「NK-319」を花粉親系統に用いた三系交配一代雑種2系統を除き、全て90%以上を示した。複胚珠率は0.5%から2.5%まで認められ、平均が1.7%といずれの花粉親系統との組合せおよび採種年次においても低い値を示し、また、二胚率が平均0.6%と複胚珠率より低く、0.0%の三系交配一代雑種系統も認められた。なお、「NK-212BR」を花粉親に用いた「北海84号」の果実特性は、千粒重がやや軽いものの、発芽率が高く、複胚珠率および二胚率ともに5%を下回り、他の一代雑種品種「マイティ」、「シュベルト」および「カブトマル」よりも低く、単胚性が優れていた。

「北海84号」の組合せ能力に関して、第32表に糖収量性、また、第33表に有害性非糖分および褐斑病発病指数を示す。「北海84号」の2カ年平均では、根重が「モノホマレ」とほぼ同等、根中糖分は、「モノホマレ」より百分比が3%高く、有害性非糖分では、ナトリウムが「モノホマレ」より明らかに低く、これらの結果から算出した「北海84号」の修正糖量は、

第31表 異なる花粉親系統により採種したF₁種子親系統「NK-195mm-CMS×NK-280mm-O」の果実特性(2001)

F ₁ 種子親系統 ¹⁾	花粉親系統	採種年次 ²⁾	千粒重(g)	発芽率(%)	複胚珠率 ³⁾ (%)	二胚率 ²⁾ (%)	備考
195×280	NK-212BR	1998	9.9	97.5	0.5	0.5	北海84号
195×280	NK-212BR	2000	9.4	98.0	2.0	2.5	北海84号
195×280	NK-210BR	1998	11.1	94.0	0.5	0.0	
195×280	NK-260	1998	11.0	94.5	1.0	0.0	
195×280	NK-260	2001	11.8	98.0	2.5	0.5	
195×280	NK-260BR	2000	9.7	99.0	2.0	0.5	
195×280	NK-263	2000	9.2	98.0	2.0	1.0	
195×280	NK-269	2001	11.2	87.1	2.0	0.5	
195×280	NK-269BR	2000	10.5	99.5	0.5	0.0	
195×280	NK-303	2001	10.6	94.6	2.0	0.5	
195×280	NK-304	2000	11.7	95.0	2.0	1.0	
195×280	NK-319	2001	10.2	82.3	2.5	0.5	
平均			10.5	94.8	1.7	0.6	
183BR×219	NK-218BR	1996	9.2	94.5	9.5	4.5	マイティ
KRMS-4	NK-212BR	1996	8.6	97.5	2.5	6.5	シュベルト
KMS-5	NK-210BR	1998	10.8	95.7	3.6	0.7	カプトマル

¹⁾ 195×280：(NK-195mm-CMS×NK-280mm-O)，183BR×219：(NK-183BRmm-CMS×NK-219mm-O)。

²⁾ 隔離圃場において採種後，精選した果実をサンプルとした。

³⁾ 複胚珠率は軟X線法，二胚率は肉眼により，それぞれ200粒調査した結果。

第32表 三系交配一代雑種系統「北海84号」の糖収量性に関する組合せ能力-1¹⁾(2000および2001)

品種・系統名	実験年次	根重(t/10a)	根中糖分(%)	糖量(kg/10a)	不純物価(%)	修正糖分(%)	修正糖量(kg/10a)
モノホマレ	2000	7.02	15.47	1081	5.65	13.13	915
	2001	6.93	16.75	1157	4.61	14.59	1006
	2カ年平均	6.97	16.11	1119	5.13	13.86	961
北海84号 ²⁾	2000	6.99	15.94	1112	5.42	13.66	952
		(100) ³⁾	(103)	(103)	(96)	(104)	(104)
	2001	6.91	17.12	1179	4.61	14.96	1030
		(100)	(102)	(102)	(100)	(103)	(102)
	2カ年平均	6.95	16.53	1146	5.02	14.31	991
	(100)	(103)	(102)	(98)	(103)	(103)	

¹⁾ 北海道内8場所(北農研，道立中央農試，道立十勝農試，道立上川農試，道立北見農試，日本甜菜製糖，北海道糖業，ホクレン農業協同組合)における移植栽培実験結果の平均値。

²⁾ 北海84号：(NK-195mm-CMS×NK-280mm-O)×NK-212BR

³⁾ 括弧内は各年次の「モノホマレ」百分比。

「モノホマレ」より百分比が3%高かった。

考察

F₁種子親系統「(NK-195mm-CMS×NK-280mm-O)」の果実特性は，複胚珠率がいずれの花粉親との組合せにおいても安定的に低く，また，二胚率が同様に低かった。このことから，本系統は単胚性に優れるF₁種子親系統であることが判明した。単胚性に加えて，本系統は，発芽率が安定的に高い

ことから，圃場直播適性(高橋ら 2001)に優れる可能性を示した。

F₁種子親系統「(NK-195mm-CMS×NK-280mm-O)」を用いて育成した「北海84号」の糖収量性は，修正糖量が対「モノホマレ」百分比で103%と高い糖収量性を示した。このため，複胚珠率に対するF₁種子親系統の系統選抜から，単胚性に優れ，かつ糖収量性が高い三系交配一代雑種系統を育成する

第33表 三系交配一代雑種系統「北海84号」の糖収量性に関する組合せ能力－2¹⁾ (2000および2001)

品種・系統名	実験年次	有害性非糖分			
		アミノ態窒素 (meq/100g) ³⁾	カリウム (meq/100g)	ナトリウム (meq/100g)	褐斑病 発病指数
モノホマレ	2000	2.58	4.47	0.79	0.59
	2001	2.14	4.29	0.60	0.30
	2カ年平均	2.36	4.38	0.69	0.45
北海84号 ²⁾	2000	2.67	4.47	0.59	0.09
		(103) ⁴⁾	(100)	(75)	—
	2001	2.31	4.36	0.44	0.04
		(108)	(102)	(73)	—
2カ年平均	2.49	4.41	0.51	0.06	
		(106)	(101)	(74)	—

¹⁾ 北海道内8場所(北農研, 道立中央農試, 道立十勝農試, 道立上川農試, 道立北見農試, 日本甜菜製糖, 北海道糖業, ホクレン農業協同組合)における移植栽培実験結果の平均値。

²⁾ 北海84号: (NK-195mm-CMS×NK-280mm-O)×NK-212BR

³⁾ meq/100g: サンプル100gに含まれる各有害性非糖分のミリグラム当量。

⁴⁾ 括弧内は各年次の「モノホマレ」百分比。

ことができた。

VI. 総合考察

本研究を進めるため、まず、テンサイの複胚珠果実の調査方法を開発した。その結果、果実を非破壊的に透過する軟X線の利用が複胚珠果実の効率的な調査方法として有効であることが明らかとなった。この軟X線法を開発したことにより飛躍的に本研究が進展し、総計1000サンプルを越える複胚珠率の調査を可能にした。現在、この軟X線法は北農研の実際の育種場面で、育成系統の複胚珠率評価に有効に活用されている。軟X線法に用いたソフテックス機器は、従来用いられてきた機器あるいは手法(HOGABOAM 1962, LONGDEN *et al.* 1971, 園田ら 1977)より、軟X線の透過能力、画像改善能力、連続使用時間等の点で改良された機器である。そのため、本機器はテンサイの複胚珠果実の調査に対する利用以外に発芽能力の予測など、植物の生理・生態解析への利用も考えられる。

単胚性O型系統に関して、形態的特性および糖収量性を比較した結果、系統間差が大きく、また、各系統の特性が明確となった。これらの形質をダイアレル分析した結果、系統間の遺伝的変異が大きく、いずれも実際の一代雑種品種の育成に有効な系統であることを明らかにした。これらのO型系統は、採種・果実形質においても同様に大きな系統間差を含

んでいることが示唆されたことから、本研究は、主に複胚珠率が高い単胚性O型系統「NK-183mm-O」を用いて複胚珠果実の発現に関する遺伝・育種学的実験を進めた。

「NK-183mm-O」の複胚珠果実に関する系統内変異の解析結果から、複胚珠性は複胚珠率として表される連続的な形質であり、両親からF₁およびF₂において発現する遺伝的形質であることが明らかとなった。また、個体選抜実験の結果から、複胚珠率が低方向および高方向の両方向に固定可能であり、遺伝率にも両方向間に差が認められなかったことから、複胚珠性が、複数の遺伝子による量的遺伝形質であることを初めて結論づけた。このような、複胚珠性に関する遺伝性に対して、第III章第3節および第V章第3節の実験において、F₁およびF₂の複胚珠率の平均値が中間親の値よりもやや低い方向に移行する組合せが、いくつか認められた。この複胚珠率の低下は、複胚珠率に関する遺伝子に対して何らかの変更遺伝子の存在を示唆するものである。この「低下効果」はテンサイ果実の外観上の形質として、SAVITSKY (1954) および長谷川ら (1982) が示した、多胚から単胚において作用する変更遺伝子と同様の効果を持ち、複胚珠率を低下させる上で有効と考えられる。しかし、採種環境の影響も考えられ、特にF₁種子親系統に対する四倍体花粉親系統の影響などは、今後の解明が必要であろう。

個体選抜実験から得られた複胚珠率に関する遺伝率は0.55を示し、著者らがこれまで示した二胚率の0.43よりも高かったことから(大瀧・田中 2002)、複胚珠率の方が選抜効果が高いと考えられた。テンサイの各種形質における遺伝率に関しては、自家不和合性多胚系統を用いた個体選抜実験から、糖収量性および製糖品質の遺伝率が数多く報告されている(POWERS *et al.* 1958, POWERS *et al.* 1959, DUDLEY and POWERS 1960, 細川ら 1964a, 細川ら 1964b, 細川ら 1964c, 今西・武田 1968, 今西・武田 1969, 牧田・中島 1971)。一方、種子形質に関する報告は少ないが、自殖性系統のダイアレル交配実験から発芽率の遺伝率が約0.45と報告されているが(BATTLE and WHITTINGTON 1971, SADEGHIAN and KHODAI 1998)、本実験で得られた複胚珠率の遺伝率0.55は発芽率よりやや高かった。八戸ら(1975)は、自殖性テンサイの自殖率が約86%であることを示していることから、個体選抜により、さらに複胚珠率を効率的に低下させるためには、交配袋等を用いた完全な隔離により、自殖率を高めて、複胚珠率に関する遺伝率を向上させることは可能であろう。このように、複胚珠性は個体選抜効果が高いものの、系統内変異からは、個体選抜により複胚珠率を5%未満とすることはできず、複胚珠率が低いO型系統を用いた系統間交配を行うことにより、変異を拡大する必要性が認められた。実際、系統間交配の分離集団に2回の個体選抜を加えることにより、複胚珠率が安定的に低く、かつ、第II章で明らかにしたO型系統の糖収量性を併せ持つ有望なO型系統を育成することができた。なお、この他に、個体選抜に当たっては、複胚珠率と同様に単胚性を損なう二胚率を低下させることも同時に考慮する必要がある。二胚率は個体選抜により低下させることが可能である(大瀧・田中 2002)。加えて、第IV章第1節および第3節の系統間および系統内における複胚珠率と二胚率との間の相関分析から、両者間に相関関係は認められず、両者は互いに独立して発現する形質であることが明らかとなった。このことから、品種・系統の育成においては、両者を同時に遺伝的に低い方向に改良することが可能であると結論づけた。ここで、二胚果実は、開花以前に蕾が融合しているため、外観調査により単胚花と区別することができる。このため、開花以前に二胚性を示す不良個体を一次的に淘汰した後、登熟期に、複胚珠性に対して詳細な

二次個体選抜を行うことが胚数性の育種的改良法として効率的である。

次に、三系交配一代雑種に用いる種子親系統の改良に関しては、種子親系統がCMS系統にO型系統を交配したF₁種子親系統であることを考慮する必要がある。一代雑種系統における複胚珠率の解析から、一代雑種系統の複胚珠性は果実を生産するF₁種子親系統の量的遺伝形質であり、多胚花粉親系統は直接関与しないことが明らかとなり、F₁種子親系統育成する上での有効な知見が得られた。このことからF₁種子親系統を構成するCMS系統の複胚珠率が10%、O型系統が同0%の場合、三系交配一代雑種果実の複胚珠率は中間親の値を中心に発現し、複胚珠率が5%とCMS系統の複胚珠率が半減されることになる。すなわち、F₁種子親系統を構成する2系統の複胚珠率が合計10%未満であれば、三系交配一代雑種種子の複胚珠率を5%未満に抑えることは十分可能である。しかし、このようなF₁種子親系統と中間親の関係から逸脱する組合せも認められることから、公式試験に供試する以前に、有望な一代雑種に対しては、複胚珠性を詳細に調査する必要がある。本実験から系統選抜されたF₁種子親系統「(NK-195mm-CMS×NK-280mm-O)」は、複胚珠率が安定して低く、かつ、二胚率が低い単胚性に優れた種子親系統であり、本系統を用いて育成した「北海84号」は、糖収量性が標準品種「モノホマレ」より優っていた。今後、単胚性に優れる系統選抜により、さらに糖収量性に優れる有望な三系交配一代雑種を育成することは十分可能であることが判明した。

自殖性O型系統の複胚珠率から、「NK-195mm-O」に代表される複胚珠率が5%未満の自殖性低系統群、「NK-229BRmm-O」に代表される複胚珠率が5%以上10%未満の自殖性中系統群、「NK-183mm-O」に代表される複胚珠率が10%以上の自殖性高系統群に区分することができた。ここで、「NK-183mm-O」は、第II章の糖収量性の結果から、糖収量性が「中間型」で、農業形質に優れていたため、一代雑種品種・系統の構成系統として多用され、複胚珠果実を発現する原因となったものと考えられた。このような、自殖性高系統群に関して、育成系譜を追跡・実験した結果、育成系統における複胚珠果実が、単胚素材系統の自殖化に用いた「TA-5-O」から自殖因子と同時に高い複胚珠性が導入されたことを世界で初

めて突き止めた。これまで、北農研は、以下の二つの理由により単胚素材系統を用いてO型系統の自殖化を行ってきた。その一つは、農業形質を中心とした選抜から得られた有用な遺伝子を維持し、効率的に利用するためである。すなわち自家不和合性系統では、遺伝子を維持するために最低2個体が必要とされるが、自殖性系統では1個体で維持可能であり、さらに遺伝子のホモ化も容易である。もう一つは、 F_1 系統におけるヘテロシスを効率的に発現させるためである。すなわち、ヘテロシス発現にとって、 F_1 の両親が遺伝的に疎遠である方が一般的に有効とされ(長谷川ら 1976)、また、 F_1 を構成する系統がそれぞれ遺伝的にホモ接合体である方が、ヘテロシス効果が高いと考えられる。これらの、自殖化に伴う优点是、実際の品種育成に有効に活用されているが(八戸ら 1986)、複胚珠果実に関してはほとんど着目されていなかった。テンサイ果実の複胚珠性は、遺伝的単胚性が付与されて以来、多くの品種が普及している国内外において問題視されている形質である。北農研が2001年以前に育成した品種の中では、「マイティ」(北海62号)(蔵之内ら 1994)が複胚珠率の高い品種であった。本品種の複胚珠性は「NK-183BRmm-CMS」に起因するが、本系統の複胚珠性は「TA-5-O」に由来していた。「TA-5-O」は世界的に自殖化の遺伝資源として普及しており(DONEY 1995)、北農研に関わらず、自殖因子に「TA-5-O」を用いている諸外国の品種は単胚性に関して再考が必要であることを本研究から提唱することができる。

一方、自家不和合性O型系統に関しては、「NK-280mm-O」に代表される複胚珠率がほとんど認められない自家不和合性無系統群と、「NK-172BRmm-O」に代表される複胚珠率が5%以上10%未満の自家不和合性中系統群に区分され、高系統群は認められなかった。自家不和合性中系統群は、自殖因子が導入されていないため、本群で認められる複胚珠率は育成系統の単胚性導入起源である「Tmm-1」あるいは系統育成に用いられてきた多胚系統から戻し交配により導入されたものと考えられる。NEMAZI and NIELSON (1967)は、多胚性系統が複胚珠性の遺伝子を保持する可能性を報告していることから、中系統群の複胚珠果実が、多胚系統の単胚系統への戻し交配法(BREWBAKER *et al.* 1960)により組込まれた可能性が高い。実際、北農研の単胚性系統育成に当たっ

ては、欧州系の多胚系統を戻し交配法により導入しており(武田ら 1971、長谷川ら 1977、武田ら 1979)、これらの多胚系統がO型系統に10%未満の複胚珠率を発現させたものと推察された。

複胚珠果実と他の果実および採種形質との関係を調査した結果、これまで、複胚珠果実は単胚果実においてのみ発現すると考えられていたが、第IV章第3節の実験において、二胚果実においても複胚珠果実が単胚果実と同頻度で発現することを世界で初めて明らかにした。複胚珠果実の種子腔内に存在する真正種子は形態・生育的に単胚果実の真正種子と全く同様であり、正常な個体を生育させる。SAVITSKY (1964)は、二胚果実が単胚果実と多胚果実の中間に位置する果実外観上の遺伝的形質であり、複胚珠果実と同様に正常な個体を2個体生育させることを報告している。これらのことから、複胚珠果実は、多胚から単胚化した際の、果実1粒当たりの真正種子数の減少を補償するための形質ではなく、テンサイは1果実当たりの種子数(胚珠数)を増加させるために、多胚・二胚果実による果実外観上の種子腔数の増加と果実内の胚珠数の増加という二通りの戦略を互いに独立して持っていることが明らかとなった。

複胚珠果実が採種個体上で着生・分布する様式は、第IV章第1節および第2節の実験から、複胚珠果実の発現は、無限伸育性にともなう開花順序と密接に関連し、開花が早く生育が旺盛な部位において、果実(種子)の形成・発育が優先的に満たされ、千粒重の増加とともに増加することを明らかにした。一方、著者らは、これまでに、二胚果実の分布の様式を(1)一次分枝では、二胚果実は分枝の中間付近に多く、先端側で少ない。(2)一次分枝に着生した果実の二胚率は二次分枝に着生した果実より明らかに高い。(3)二次分枝を持たない一次分枝の二胚率は、分枝の着生位置が上位に従い低下することを明らかにした(大瀧ら 2002)。複胚珠果実と二胚果実の着生・分布を比較すると、分枝の先端領域は、複胚珠果実および二胚果実ともに少なく、単胚果実が多いことが両者に共通する点である。逆に、相違点は、複胚珠果実が開花との関係が深いのに対して、二胚果実では影響しない点である。このように、採種個体上の果実の着生・分布の様式を初めて明らかにしたが、第IV章第3節から、二胚果実における複胚珠果実の発現を考慮すると、今後さらに詳細な解明が

必要である。なお、第V章第1節では、「NK-183mm-O」を用いて、複胚珠率に対し、高、中および低頻度区分に個体選抜実験を行った結果、選抜効果が高く、これらの複胚珠率の違いが遺伝的な差であることを明らかにした。このため、中頻度区分と高頻度区分との間で認められた分枝群の複胚珠率の差異は遺伝的であると考えられ、個体の複胚珠率の低い方へと個体選抜することにより、主茎着生果実（第5群）の複胚珠率は変化しないが、分枝の複胚珠率が低下するものと推測される。この場合、第3群が個体単位の複胚珠率を代表することが本実験で明らかになったことから、選抜育種では、第3群から1ないし2本の分枝を採種・調査することにより、個体単位の複胚珠率を簡易に評価することができ、選抜作業の効率化が可能となった。

本研究の結果から、テンサイの複胚珠性に関する多くの有用な遺伝・育種学的知見が得られ、遺伝的に複胚珠果実が安定して少なく、単胚性に優れる品種の育成が可能となった。今後は、本研究の知見に基づき、複胚珠率を低下させる系統選抜および個体選抜を行い、単胚性に優れる有望な三系交配一代雑種品種を早期に育成することが必要である。複胚珠果実は、NEMAZI and NIELSON (1967) によって1967年に初めて劣悪形質として報告されたが、これまで、多胚から単胚への期待があまりにも高く、革命的ですらあったため、外観上の単胚性のみが重要視され、世界的に複胚珠果実に関する遺伝的背景が未解明の状態に置かれていた。本研究の知見を諸外国のテンサイ育種機関が応用することにより、単胚性優良品種の早期育成に貢献できるものとする。

Ⅶ. 摘 要

北海道で栽培されているテンサイは、1969年以降、果実形質に対して遺伝的単胚性が付与された一代雑種品種である。そのため、一つの果実から1個体が出芽し、間引き労力の削減に大きく貢献してきた。しかし、近年、遺伝的単胚性が付与されているにもかかわらず、一つの果実に複数の種子（胚珠）を含む複胚珠果実が単胚果実と混在する品種・系統の存在することが明らかとなった。複胚珠果実は、単胚果実と外観が同一であるため、機械的な精選が困難であり、果実品質上、大きな問題となっている。このため、本研究は、複胚珠果実の発現に関する遺伝性ならびに諸特性を明らかにすることにより、複胚

珠率を選抜により育種的に低下させ、単胚性に優れる品種・系統の育成を目的として行った。実験材料は、一代雑種品種・系統および種子親系統、また、種子親系統を構成するO型系統、特に、複胚珠率が高い「NK-183mm-O」を材料とし、複胚珠果実に関する遺伝変異と選抜効果、また、他形質との関連を調査した。得られた結果の概要は次のとおりである。

複胚珠果実を効率的に調査する方法に関しては、軟X線を果実に照射し、果実を非破壊に調査する軟X線法を検討した。軟X線法は、果実を発芽させて調査する解剖法とほぼ同一精度で、複胚珠率の判定が可能であり、測定効率が極めて高いことを明らかにした。このため、品種・系統の複胚珠率の評価に貢献するとともに、本研究が大幅に進展した。

O型系統を用いた複胚珠率に関する系統内変異および個体選抜実験から、複胚珠率が低方向および高方向に固定可能であり、遺伝率も両方向間に差が認められなかったことから、複胚珠果実が、複数の遺伝子による量的遺伝であることを初めて明らかにした。しかし、O型系統内で示された複胚珠率の系統内変異からは、個体選抜により複胚珠率を5%未満とすることはできなかった。一方、複胚珠率が低いO型系統を用いた系統間交配は、複胚珠率の変異を拡大し、系統間交配後代から、複胚珠率が低く、糖収量に優れた有望なO型系統を育成することができた。また、育成系統の複胚珠率に関する系譜上の解析から、高い複胚珠性は、単胚素材系統の自殖化に用いられた自殖因子起源系統「TA-5-O」から主に導入されたことを明らかにし、「TA-5-O」を用いている諸外国の育種機関に単胚性に対する再考の必要性を示した。

一代雑種品種・系統における複胚珠果実は、一代雑種種子が採種されるF₁種子親系統の遺伝的形質であり、F₁種子親系統の複胚珠率は、種子親を構成する両親系統であるCMS系統とO型系統の中間親の値に近似することを明らかにした。実際、本研究から、複胚珠率が安定して低く、かつ、二胚率が低い単胚性に優れたF₁種子親系統「(NK-195mm-CMS×NK-280mm-O)」を系統選抜した。本系統を用いて、育成した「北海84号」は糖収量性が標準品種「モノホマレ」より優っていたことから、今後、単胚性に優れる系統選抜から、糖収量性に優れる有望な三系交配一代雑種を育成することは十分可能であることを明らかにした。

系統間および系統内における複胚珠率と二胚率との間の相関分析の結果から、両者間に相関関係は認められず、また、二胚果実において外観上の単胚果実と同程度に複胚珠性が発現することを発見し、二胚性と複胚珠性が互いに独立して発現する果実形質であることを明らかにした。このことから、両者を遺伝的に低い方向に改良する品種・系統の育成が可能であると結論した。

採種個体における複胚珠果実の着生・分布様式の実験から、複胚珠果実が下位から上位の分枝にかけて増加し、また、二次分枝より一次分枝の方が複胚珠果実が多いことを明らかにした。このため、複胚珠果実の形成は、分枝着生位置におけるテンサイの無限伸育性にともなった開花の早晩が果実および種子の形成・発育に影響され、採種個体上で生育が早く、旺盛な分枝において、果実（種子）の形成・発育が優先的に満たされ、千粒重の増加とともに複胚珠果実が増加するものと考えられた。

以上の一連の結果から、テンサイの複胚珠性に関する多くの有用な遺伝・育種学的知見が得られ、遺伝的に複胚珠果実が安定して少なく、単胚性に優れた品種の育成が可能となった。

謝 辞

本稿を草するにあたり、帯広畜産大学畜産学部教授 沢田壮兵博士には、終始懇篤な御指導と御助言をいただき、さらに、本論文の御校閲を賜った。謹んで感謝を申し上げます。また、弘前大学農学生命科学部教授 新関 稔博士、北海道大学大学院農学研究科教授 三上哲夫博士、岩手大学農学部教授 高畑義人博士、帯広畜産大学畜産学部助教授 三浦秀穂博士には、本論文の詳細な御校閲と貴重なご意見をいただいた。謹んで感謝を申し上げます。本研究は、前北海道農業研究センター畑作研究部てん菜育種研究室室長 田中征勝博士の指導の元に開始し、終始御指導と御激励をいただき、本論文の御校閲を賜った。謹んで感謝を申し上げます。

前農業生物資源研究所業務第3科科长 川勝正夫氏、作物研究所畑作物研究部甘しょ育種研究室主任研究官 蔵之内利和博士には、テンサイの系統育成法に関する暖かい御指導と御助言を頂いた。元北海道農業試験場畑作物生産部長 永田伸彦氏、元北海道農業試験場畑作研究センターてん菜育種法研究室室長 増谷哲雄博士、元北海道農業試験場畑作研究

センター業務科長 林 孝道氏、関村 潔氏には育成系統の系譜に関して御助言をいただくとともに、採種栽培に御協力をいただいた。元北海道農業試験場てん菜部部長 高瀬 昇氏には本論文の英文摘要の御校閲を賜った。鹿児島大学農学部教授 箱山晋博士には、テンサイの採種法ならびに糖分分析に関する御助言を頂いた。前SEEDEX, INC.顧問 鈴木昭男博士からは貴重な文献情報を提供とご助言をいただいた。北海道立中央農業試験場企画情報室 梶山 努氏には、テンサイの移植および直播栽培法に関する御助言を頂いた。財団法人甘味資源振興会の関係各位から世界のテンサイ情勢並びにテンサイの採種情勢に関する御助言をいただいた。また、育成系統の系統適応性検定試験ならびに品種連絡試験の実施にあたり北海道立中央農業試験場、北海道立上川農業試験場、北海道立十勝農業試験場、北海道立北見農業試験場、ホクレン農業協同組合、北海道糖業株式会社、日本甜菜製糖株式会社の関係各位からご協力をいただいた。

本研究を遂行するにあたり、北海道農業研究センター畑作研究部てん菜育種研究室 高橋宙之研究員、田口和憲研究員、岡崎和之研究員から終始、多大な御協力をいただいた。北海道農業研究センター業務第1科総括作業長 宮川満穂技官、同業務第2科 成田優司技官、竹本敏彦技官、杉沢良太技官、同業務第3科 梅田和彦技官、同畑作研究部業務科総括作業長 平井則宏技官、柴田和洋技官、阿部勝繁技官、小川英明技官、小田嶋和之技官から採種栽培管理ならびに生産力検定試験に御協力をいただいた。また、てん菜育種研究室 高橋千鶴氏、谷 節子氏、大久保富子氏、出口奈美氏、熊倉めぐみ氏、甘味資源振興会 佐々木真由美氏、吉野朱実氏から果実調査に御協力をいただいた。

ここに記して、以上の各位に心から御礼を申し上げます。

引用文献

- 1) 阿部純, 祖緯, 島本義也(1988): テンサイの出芽速度の品種間差異と初期生育との関連. てん菜研究会報30, 163-167.
- 2) 阿部 純, S. N.ユーリ, K. N.ユーリ, 島本義也(2000): テンサイ単胚性の遺伝様式と発現様式に関する一考察. てん菜研究会報42, 1-7.
- 3) ARTSCHWAGER, E. (1927): Development of

- flowers and seed in the sugar beet. J. Agri. Res. 34, 1-25.
- 4) ARTSCHWAGER, E. and R. C. STARRETT (1933): The time factor in fertilization and embryo development in the sugar beet. J. Agr. Res. 47(11), 823-843.
 - 5) BANDLOW, G. (1967): Untersuchungen über die genetik monokarper zuckerruben auf grund einer kreuzung monokarp×dikarp. Zuchter 37, 62-64.
 - 6) BATTLE, J. P. and W. J. WHITTINGTON (1971): Genetic variability in time to germination of sugar-beet clusters. J. Agric. Sci. 76, 27-32.
 - 7) BORNSCHEUER, E. (1972): Influence of different production regions on sugar beet seed. Int. Inst. Res. Sugar Beet 35th Winter congress 2(1).
 - 8) BORNSCHEUER, E., K. MEYERHOLZ and K. H. WUNDERLICH (1993): 4. Seed production and quality. In "The sugar beet crop" COOKE, D. A. and R. K. SCOTT (ed), CHAPMAN & HALL. London, P. 120-155.
 - 9) BREWBAKER, H. E., R. K. OLDEMEYER and H. L. BUSH (1960): Development of monogerm varieties of sugar beets by the backcross method. J. Am. Soc. Sugar Beet Technol. 11(3), 252-257.
 - 10) 知地英征, 長尾昭宣, 上田信次, 伊沢正夫, 越智豊利, 穴田晴三, 原健蔵(1980): てん菜種子中の水難溶性発芽阻害物質. てん菜研究会報22, 61-68.
 - 11) DONEY, D. L. (1995): USDA-ARS sugar beet release. J. Sugar Beet Res. 32(4), 229-257.
 - 12) DOXTATOR, C. W. and R. H. HELMERICK (1962): Selection for seed size in monogerm varieties. J. Am. Soc. Sugar Beet Technol. 12(3), 268-272.
 - 13) DUDLEY, J. W. and L. POWERS (1960): Population genetic studies on sodium and potassium in sugar beets (*Beta vulgaris* L.). J. Am. Soc. Sugar Beet Technol. 11(2), 97-127.
 - 14) FALCONER, D. S. (1993): 第11章 選択, I. 応答とその予測 "量的遺伝学入門" 田中嘉成, 野村哲郎共訳, P.237-P263, 蒼樹書房, 東京.
 - 15) 八戸三千男, 武田竹雄, 長谷川寿保, 関村潔 (1975): てん菜自殖系統の組合せ能力検定について. 第1報, 自殖系統の交雑率. てん菜研究会報 17, 153-160.
 - 16) 八戸三千男, 関村潔, 永田伸彦, 武田竹雄, 長谷川寿保 (1986): S^F 因子を有するテンサイO型自殖系統の実用的特性. てん菜研究会報26, 22-30.
 - 17) 箱山晋, 川口健太郎, 六笠裕治, 遠藤千絵, 一ノ瀬靖則(1997): テンサイ直播栽培に関する一研究例. てん菜研究会報39, 139-146.
 - 18) 長谷川寿保, 武田竹雄, 関村潔, 八戸三千男 (1976): 単胚一代雑種組合せ上の諸問題. てん菜研究会報18, 185-193.
 - 19) 長谷川寿保, 武田竹雄, 関村潔, 八戸三千男 (1977): てん菜単胚種の戻し交配に関する研究. 第2報, 欧州系多胚種の戻し交配. てん菜研究会報19, 109-122.
 - 20) 長谷川寿保, 武田竹雄(1982): テンサイ単胚性品種育成に関する育種学的研究. 北海道農試研報 134, 1-37.
 - 21) HOGABOAM, G. J. (1962): Radiographing as a method of observing some seed characters in monogerm sugar beet fruits. J. Am. Soc. Sugar Beet Technol. 11(3), 605-609.
 - 22) HOGABOAM, G. J. and F. W. SNYDER (1964): Influence of size of fruit and seed on germination of a monogerm sugarbeet variety. J. Am. Soc. Sugar Beet Technol. 13(2), 116-126.
 - 23) 北海道農政部(2002): "てん菜糖業年鑑2002", 北海道てん菜協会, 札幌.
 - 24) 細川定治, 斉藤健一, 武田竹雄 (1964a): てん菜の育種における個体選抜について I. 広領域栽培における選抜効果. 育種14(2), 25-30.
 - 25) 細川定治, 武田竹雄, 斉藤健一 (1964b): てん菜の育種における個体選抜について II. 等確率偏差楕円の適用による根重および糖分2形質の総合選抜. 育種14(2), 25-30.
 - 26) 細川定治, 武田竹雄, 斉藤健一 (1964c): てん菜の育種における個体選抜について III. 集団選抜と母系系統選抜における等確率偏差楕円の適用. 育種14(4), 51-54.
 - 27) 細川定治 (1980): III. 形態および形態形成. "甜菜", P.26-43, 養賢堂, 東京.
 - 28) 今西茂, 武田竹雄(1968): てん菜の選抜に関する育種学的考察 — 個体選抜における選抜効果の予測 —. てん菜研究報告補巻9, 15-20.
 - 29) 今西茂, 武田竹雄(1969): てん菜の2, 3形質に関する遺伝力の推定と遺伝獲得量との関係. 育種

- 19(1), 47-53.
- 30) 入来規雄, 桑原達雄(1993): コムギのアミロース含量の遺伝率. 育種43(別2), 158-159.
- 31) 加川勝久(1976): 二本立苗の割合, 窒素施用量と根重, 根中糖分の関係について. てん菜研究会報18, 231-240.
- 32) 堅木育雄, 泉山陽一(1972): 単胚種子を利用したてん菜紙筒移植栽培の省力化における2, 3の問題点. てん菜研究報告補巻14, 57-62.
- 33) 堅木育雄, 泉山陽一(1973): てん菜の収量におよぼす二本立株および欠株の影響. 第13回てん菜技術連絡研究会発表論文集, 45-49.
- 34) 加藤勝信, 大久保甲子(1957): 甜菜の採種抽苔草姿について. 北海道農試彙報72, 41-47.
- 35) 川勝正夫, 溝口健, 関村潔, 田辺秀男(1985): テンサイ単胚一代雑種種子親の採種特性の改良. てん菜研究会報27, 50-56.
- 36) 川勝正夫(1994): III. 品種. “てん菜”, P.23-35, 北海道協同組合通信社編, 札幌.
- 37) 川勝正夫, 田中征勝(1999): テンサイ種子の品質向上に関する研究. 第5報, 多胚花粉親系統が一代雑種種子の品質及ぼす影響. てん菜研究会報41, 103-109.
- 38) 梶山努, 中津智史, 山神正弘(1999): テンサイ直播栽培における初期生育障害について. てん菜研究会報41, 53-59.
- 39) KONDRASHKIN, Y. N., J. ABE and Y. SHIMAMOTO (2001): Genetic analysis of a new monofloret trait of Russian origin in sugar beet (*Beta vulgaris* L.). 日本育種学会・作物学会北海道談話会会報42, 127-128.
- 40) 蔵之内利和, 川勝正夫, 中野睦子, 田中征勝(1994): テンサイ新品種「マイティ」の育成と選抜経過. てん菜研究会報36, 6-12.
- 41) 蔵之内利和, 大瀧直樹, 田中征勝(1998): 系統間交配法によるテンサイ新O型系統の育成. てん菜研究会報39, 28-33.
- 42) 蔵之内利和, 高橋宙之(1999): テンサイ低温発芽性と系統間差. 日本育種学会・作物学会北海道談話会会報40, 129-130.
- 43) LACKEY, C. F. (1948): Chemical loosening of seed caps in relation to germination of sugar beet seed. Proceed. Am. Soc. Sugar Beet Technol. 5, 66-69.
- 44) LONGDEN, P. G., M. G. JOHNSON and B. LOVE (1971): Sugar beet seedling emergence prediction from radiographs. J. Int. Inst. Res. Sugar Beet. 5(3), 160-168.
- 45) MATHER, K (1959): 変異の構成要素, “統計遺伝学”, 木原均, 小島健一, 末本雛子訳, P.70-111, 岩波書店, 東京.
- 46) 牧田道夫, 中島淳吉(1971): てん菜の品質, 特に可溶性灰分の遺伝力と遺伝獲得量の予測について. 育種21(別2), 66-67.
- 47) MAUGHAN, G. L., A. P. DRAYCOTT and L. CAVAZZA (1982): Spring work mechanization, mineral fertilization, irrigation. In “50 years of Sugar beet research” International Institute For Sugar Beet Research (eds.), Des presses de l’Imprimerie Renier Cie, S. A., a Waremme, P. 35-56.
- 48) 三好一夫, 国井輝男, 関口明, 尾田将作, 久保田喜三 (1977): てん菜coating種子に関する研究第3報実用化のための圃場発芽実験. てん菜研究会報19, 123-129.
- 49) 六笠裕治, 箱山晋(1998): テンサイ種子の低温発芽性の検索と特性解析. てん菜研究会報40, 59-68.
- 50) 六笠裕治, 大瀧直樹(2001): 直播テンサイの初期生育と平均発芽日数および真正種子重との関係. 日作紀70(4), 510-514.
- 51) NAGAO, S., M. TAKAHASHI and T. KINOSHITA (1962): A basic gene for mono-germ character in beets. J. Facul. Hokkaido Univ. 52, 246-255.
- 52) 長尾正人, 高橋萬右衛門, 木下俊郎(1962): 単胚性の遺伝子分析——甜菜における特殊形質の育種的利用に関する基礎研究第1報. 北海道大学農学部彙報, 171-179.
- 53) 長尾正人, 高橋萬右衛門, 木下俊郎, 横田修(1964): 甜菜とその類縁野生種にみられる単胚性の組織解剖的観察——甜菜における特殊形質の育種的利用に関する基礎研究, 第III報. 北海道大学農学部彙報, 66-71.
- 54) 中島淳吉, 牧田道夫, 鈴木長男(1971): てん菜の抽苔・開花に関する研究. I. 抽苔茎長と開花期との相関関係. てん菜研究報告補巻13, 105-114.
- 55) NEMAZI, J. and K. NIELSON (1967): Occurrence of double ovules in sugar beet. J. Amer. Soc. Sugar Beet Techn. 14, 389-394.

- 56) 新妻真司, 安田利光, 菅原寿一, 秦泉寺敦(1997): テンサイ直播栽培の省力化について. 第2報, 直播栽培の実態調査. てん菜研究会報39, 147-154.
- 57) 大瀧直樹, 関村 潔, 川勝正夫(1995): テンサイ種子の胚数性の遺伝に関する研究. 第1報, 単胚種子の解剖学的観察. てん菜研究会報36, 136-144.
- 58) 大瀧直樹, 田口和憲, 蔵之内利和, 田中征勝(2000): テンサイ根腐病抵抗性品種の育成. 第3報, 種子親系統における根腐病抵抗性. てん菜研究会報42, 13-19.
- 59) 大瀧直樹, 高橋宙之, 田中征勝(2002): テンサイ個体レベルにおける二胚果実の着生・分布様式. てん菜研究会報44, 26-34.
- 60) 大瀧直樹, 田中征勝(2002): 単胚性テンサイにおける複胚珠性および二胚性の遺伝変異と選抜効果. 育種学研究4(4), 201-208.
- 61) PETO, F. H. (1961): Processing monogerm seed. J. Am. Soc. Sugar Beet Technol. 11(4), 334-340.
- 62) PETO, F. H. (1964): Methods of loosening tight seed caps in monogerm seed to improve germination. J. Am. Soc. Sugar Beet Technol. 13(3), 281-285.
- 63) POWERS, L., D. W. ROBERTSON and A. G. CLARK (1958): Estimation by partitioning method of the numbers and proportions of genetic deviates in certain classes of frequency distributions. J. Am. Soc. Sugar Beet Technol. 9(8), 675-696.
- 64) POWERS, L., R. E. FINKER, G. E. RUSH, R. R. WOOD and D. F. PETERSON (1959): Genetic improvement of processing quality in sugar beets. J. Am. Soc. Sugar Beet Technol. 10(7), 578-593.
- 65) SADEGHIAN, S. Y. and H. KHODAH (1998): Diallel cross analysis of seed germination traits in sugar beet. Euphytica 103, 259-263.
- 66) 佐々木正剛(1972): てん菜单胚一代雑種の育成経過. てん菜研究報告補巻14, 157-168.
- 67) SAVITSKY, H. (1951): Embryology of mono- and multigerm fruits in the genus *Beta* L. Proceed. Am. Soc. Sugar Beet Technol. 6, 160-164.
- 68) SAVITSKY, V. F. (1950): Monogerm sugar beet in the United States. Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Techn. 6, 156-159.
- 69) SAVITSKY, V. F. (1952a): A genetic study of monogerm and multigerm characters in beet. Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Techn. 7, 331-338.
- 70) SAVITSKY, V. F. (1952b): Methods and results of breeding work with monogerm beets. Proceed. Am. Soc. Sugar Beet Technol. 7, 344-350.
- 71) SAVITSKY, V. F. (1954a): Inheritance of number of flowers in flower clusters of *Beta vulgaris* L. Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Techn. 8, 3-15.
- 72) SAVITSKY, V. F. (1954b): Relation between the weight of fruits and weight of germ in mono- and multigerm beets. Proceed. Am. Soc. Sugar Beet Technol. 8, 16-22.
- 73) SAVITSKY, V. F. and H. SAVITSKY (1964): Weight of fruits in selffertile, malesterile and selfsterile diploid and tetraploid monogerm *Beta vulgaris* L. Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Techn. 13, 621-644.
- 74) SCOTT, R. K. and F. HARPER (1972): Some aspects of seed size effects in monogerm sugar beet. Int. Inst. Res. Sugar Beet 35th Winter congress 2(11).
- 75) 関口明 (1976): てん菜種子のCoatingに関する研究. 第2報, ドロッピングテストおよび圃場発芽率. てん菜研究会報18, 91-96.
- 76) 関村潔, 武田竹雄, 長谷川寿保, 八戸三千男 (1978): てん菜倒伏易性系統の採種法について. てん菜研究会報20, 133-139.
- 77) 妹尾吉晃, 安田利光, 菅原寿一, 秦泉寺敦(1998): テンサイ直播栽培の省力化について. 第3報, 安定生産に向けた諸対策実験. てん菜研究会報40, 107-116.
- 78) SNYDER, F. W. (1963a): Some physico-chemical factors of the fruit influencing speed of germination of sugar beet seed. J. Am. Soc. Sugar Beet Technol. 12(5), 371-377.
- 79) SNYDER, F. W. (1963b): Selection for speed of germination in sugar beet seed. J. Am. Soc. Sugar Beet Technol. 12(7), 617-622.
- 80) SNYDER, F. W., J. M. SEBESON and J. L. FAIRLEY (1965): Relation of water soluble substances in fruits of sugar beet to speed of germination of sugar beet seeds. J. Am. Soc. Sugar Beet Technol. 13(5), 379-388.
- 81) 園田忠弘, 川勝正夫, 田辺秀男(1977): てん菜種子の発芽能力の種子親による差異. 1, 2 個体間

- の交配で得た相反種子の発芽率の比較。てん菜研究会報19, 131-138.
- 82) 園田忠弘, 川勝正夫, 溝口健, 田辺秀男(1981): てん菜種子の発芽能力の種子親による差異. 2, 単胚種の個体間交配種子の発芽率. てん菜研究会報23, 52-55.
- 83) 高橋宙之, 川勝正夫, 田中征勝(1998): テンサイの花粉に関する研究. 第1報, 多胚系統の花粉飛散量と花粉発芽率. 日本育種学会・作物学会北海道談話会会報39, 43-44.
- 84) 高橋宙之, 大瀧直樹, 田口和憲, 蔵之内利和, 川勝正夫, 田中征勝(1999): てんさい分析機「Venema Sugar Beet Analyzing System Hokunoshi」の機構および諸性能. 日本育種学会・作物学会北海道談話会会報40, 135-136.
- 85) 高橋宙之, 大瀧直樹, 田口和憲, 岡崎和之, 田中征勝(2001): テンサイ一代雑種の直播条件における出芽と構成系統の関係. 日本育種学会・作物学会北海道談話会会報42, 121-122.
- 86) 武田和義(1999): 遺伝性, “植物遺伝育種学”, P. 100-147, 裳華房, 東京.
- 87) 武田竹雄, 長谷川寿保, 八戸三千男, 川勝正夫(1971): 単胚品種の育成における育種年限の短縮について. てん菜研究報告補巻13, 172-178.
- 88) 武田竹雄, 川勝正夫, 長谷川寿保(1972): てん菜単胚一代雑種の育成. てん菜研究報告補巻14, 185-190.
- 89) 武田竹雄, 長谷川寿保, 関村 潔, 八戸三千男(1979): てん菜単胚種育種素材の育成経過. てん菜研究会報21, 237-253.
- 90) 田中英彦, 島本義也, 津田周弥(1981): てん菜の低温発芽速度の品種間差異と生育初期の諸形質との関連. てん菜研究会報23, 12-15.
- 91) TEKRONY, D. M. and E. E. HARDIN (1969): The problem of underdeveloped seeds occurring in a monogerm sugarbeets. J. Am. Soc. Sugar Beet Technol. 15(7), 625-639.
- 92) 津田周弥・八戸三千男(1973): テンサイの根重と糖分の間の相関々係に関する育種学的研究 VIII 集団選抜に伴う腰部形質の相関反応. 育種23(3), 139-147.
- 93) 上島脩志, 北沢節子(1978): 酒米品種の稈長および節間長に関するダイアレル分析. 神戸大農研報 13, 39-45.
- 94) 鶴飼保雄(1989): 量的形質のダイアレル分析のためのパソコン用プログラムDIALLの作成. 育種 39, 107-109.
- 95) 山口辰一郎(1963): てん菜被覆種子に関する調査. てん菜研究報告補巻2, 120-129.
- 96) 山口辰一郎, 斉藤亘, 古明地通孝(1965): てん菜単胚の播種法について(予報). てん菜研究報告補巻5, 136-140.
- 97) WINNER, C. (1993): 1. History of the crop. In “The Sugar Beet Crop” COOKE, D. A. and R. K. SCOTT (ed), CHAPMAN & HALL. London, P. 1-36.