

野生大麦 *Hordeum bulbosum* L. と栽培大麦 *H. vulgare* L. との交雑に関する研究

第 1 報

H. bulbosum (4X) × *H. vulgare* (4X) の雑種について

福 山 利 範 ・ 黒 住 徹*

作物における種間交雑は、その種の類縁関係あるいは進化についての基礎的知見を与えるのみならず、野生種のもつ耐病虫性や耐寒暑性その他の不良環境に対する耐性を栽培種に導入するために古くから行なわれてきた。

大麦には2倍性の栽培種 (*Hordeum vulgare* L. sensu lato) の他に、2, 4, 6倍性の多くの野生種がある (Morrison 1959)。これらの野生種と栽培種との間で多くの種間交雑が試みられたが、交雑種子を得ることが困難であったり、雑種植物の生育弱勢あるいは不稔のためにそのほとんどが失敗に終わっている (L. Smith 1951, Nilan 1964, Price 1968 による)。Rajhathy *et al.* (1964) は雑種植物を得るために胚培養を行なったが、栽培種との交雑は困難であった。Schooler (1960) は野生種を直接栽培種に交雑するよりも、野生種同士の雑種に栽培種を交雑する方がたやすいと考えて多くの交雑を行なった。そして一部の交雑でたまたま斑点病 (*Helminthosporium sativum* Pammel, King *et* Bakke) に抵抗性の系統を得たが (Schooler, 1964)、この特性を栽培種に導入し育種素材として用いたという報告はない。

H. bulbosum L. は同質4倍性のものが普通であるが、まれに2倍性のものもある (Morrison 1959)。その顕著な特徴は、稈の最基部の1~2節間が球根様に肥大し多年生であって、自家不和合性であることである (Beddows 1931, D. C. Smith 1944, Lundqvist 1962)。これらの特性は *Hordeum* 属の他の種にみられないもので、この *bulbosum* 1種を *Bulbohordeum* という独立の節に分類している (L. Smith 1951)。*bulbosum* の自家不和合性は雑種大麦の実用化に際して興味ある特性である。すなわち高橋 (1964) によると、雄性不稔遺伝子をもった栽培大麦は雑交率がきわめて低いという難点をもっているが、一方 *bulbosum* は開花時の開穎程度が大きく、この特性と自家不和合性とを合せて利用するならば上述の問題はある程度解消されるであろう。*bulbosum* はこの他に耐寒性 (Lein 1948)、ウドンコ病 (*Erysiphe graminis* f. sp. hordei) 抵抗性 (Konzak *et al.* 1951)、斑点病抵抗性 (Liu and Schooler 1963) あるいは強靱な稈質を有し、これらを栽培種に導入するために両種間の交雑が数多く試みられてきた。

最初の交雑は1914年に von Tschermak によって2倍性 (2X) の *vulgare* と4倍性

* 現在奈良県農業試験場勤務

(4X) の *bulbosum* との間で行なわれたが、雑種植物を得ることはできなかった (Lange 1971a による)。交雑に初めて成功したのは Kuckuck (1934) で、彼は 2X *vulgare* × 4X *bulbosum* の 349 の交雑種子からわずか 1 の 3X 雑種植物を得た。その後も両種間で多くの交雑が試みられたが、いずれも失敗に終わっている (L. Smith 1951 による)。その原因は、主として受精後 10~20 日で交雑胚および胚乳の生育が母植物上では停止することによる (Lange 1971b)。

1951年に Konzak *et al.* は 2X *vulgare* × 4X *bulbosum* の交雑で受精後 15 日の胚を母植物から摘出して人工培地に移植し、183 の培養胚から 11 の雑種植物を得ることに成功した。この成功率は 6.0% であり、前述の Kuckuck (1934) の 0.3% に比べて飛躍的に高い。この胚培養法を利用することにより、これまで 2X *vulgare* と 4X *bulbosum* との間でだけ行なわれてきた交雑が、4X *vulgare*, 2X *bulbosum* を含め種々の倍数性を組合せて行なわれるようになった。そして近年、2X *vulgare* と 4X *bulbosum* との間では 3X ($2n=21$) の雑種植物が得られるが、2X 同士、4X 同士、あるいは 4X *vulgare* と 2X *bulbosum* とを交雑すると、それぞれ 2X, 4X あるいは 3X の雑種植物が期待されるにも拘らず、実際には大部分の F_1 植物が *bulbosum* の染色体を一方的に失ない、X ($2n=7$) あるいは 2X ($2n=14$) となり、一方の交雑親の *vulgare* に酷似するという奇妙な現象が見出された (Davies 1958, 1960, Symko 1969, Kasha and Kao 1970)。この F_1 雑種における染色体の半数化現象を Davies (1958, 1960) は雄性単為生殖 (“male parthenogenesis” - androgenesis) によると説明した。一方、Kasha and Kao (1970) は、 F_1 雑種において *bulbosum* の染色体が一方的に失なわれた結果によると説明した。そして最近、この *bulbosum* 染色体の消失が *vulgare* の第 2 および第 3 染色体上の少なくとも 3 の遺伝子に支配されることを明らかにした (Ho and Kasha 1975)。

Lange (1971a) は 2X 同士あるいは 4X 同士の両種間交雑を行ない、染色体の消失が必ずしもすべての F_1 で起らず、2X あるいは 4X の雑種も生ずることを報告している。また当研究所の林 (未発表) は、4X *bulbosum* の 2 系統を 4X *vulgare* の花粉で受粉し、 F_1 世代における染色体数の半減した 2X *vulgare* 様植物の出現頻度が母親に用いた *bulbosum* の系統によって著しく異なることを見出した。さらに小林 (1975) は、2X *vulgare* × 4X *bulbosum* の交雑で 2X *bulbosum* 様の植物の出現することを認めた。

これらの報告からつぎのような問題を指摘することができる。(1) 種間雑種における染色体の消失を支配する要因が、*vulgare* 側だけでなく *bulbosum* 側にもあるのではないか。(2) 染色体の消失は一方の種についてだけ起るのかどうか。(3) これまで染色体が安定しているとされていた 2X *vulgare* × 4X *bulbosum* の交雑でも染色体消失が起るのではないか。(4) 林 (未発表) は 4X *bulbosum* を母親に用いることにより胚培養を行わずに雑種植物を得ているが、交雑の方向によりなぜ交雑種子の発育の程度が異なるのか。さらに (5) 染色体の半減した植物では異種細胞質と核はどのように働き合うのか、などである。染色体の失なわれる機構を明らかにすることは細胞遺伝学的にも興味のある問題であり、また育種で特殊の関心をもたれている (Jensen 1974a, b) 染色体の半減植物 (ハプロイド) をより効率よく得るための基礎的知見を与えるであろう。

本研究は上記の問題を明らかにするために開始された。そしてまず多数の 4X *bulbosum* および 4X *vulgare* 系統の間で交配を行ない、その雑種植物の染色体および特性を調べ

た。その結果、雑種植物において染色体の失なわれる程度が交雑に用いた *bulbosum* の系統によって著しく異なることを確かめたので、ここにその概要を報告する。

本実験の遂行およびとりまとめにあたって終始懇切な御指導を賜った岡山大学名誉教授高橋隆平博士に深甚の謝意を表す。また当研究所の林二郎、守屋勇両氏および小林行高氏には貴重な御助力をいただいた。記して深謝の意を表す。

材 料 と 方 法

交雑に用いた 4X *bulbosum*, 4X *vulgare* の系統を第 1 表に示す。

第 1 表 交雑に用いた 4X *bulbosum* および 4X *vulgare* の系統

| 系 統 名 | 産地あるいは育成地 |
|---|-----------|
| 4X <i>bulbosum</i> | |
| # 191, 1W, S-26, S-27, S-29 | ソ 連 |
| # 487 | アフガニスタン |
| S-1, S-3, S-4, S-5, S-6, S-7, S-11 | イ ラ ク |
| S-12, S-14, S-15, S-16, S-18, S-19 | " |
| 4X <i>vulgare</i> | |
| 新エビス16号, 早生ゴールデン, 細麦, H. E. S. 1 (Type 15) | 日 本 |
| B 1173, D 8/55, Edda, Firlbeck, Ky, Missouri, Volla | ド イ ツ |

交配はガラス室でポットに栽培した材料を用い慣行法で行なった。各交雑組合せ毎に着粒歩合を調べ、交雑種子を 35°C で 48 時間通風乾燥した後、室温下でデシケーターに貯蔵した。これらを 10 月初旬にシャーレ中の砂床に播き室温で発芽させ発芽歩合を調べた後、普通土をつめた直径 8 cm のビニール製ポットに移植し、ガラス室内で約 2 カ月育てた。F₁ 幼植物の草性および葉身上の毛の有無を両親と比較しつつ調べた後、生育の虚弱な植物はそのままガラス室に残し、その他は圃場に移植した。F₁ 植物および両親の出穂期は、その個体内でもっとも早く穂首が止葉の葉節から抽出した日とした。また、稈長の測定には最長稈を用いた。雑種植物の稈基部肥大の有無および穂型とくに側列の発達の程度は肉眼で観察した。任意に選んだ数組合せの F₁ 植物については、穂軸節数、穂軸節間長、種子稔性をそれぞれ 5 穂につき調査した。

F₁ 植物の体細胞染色体の観察は、発芽した後の種子根を採取して行なった。根端を冷水 (0°C) で 24 時間前処理した後、1 酢酸 : 3 アルコールで 24 時間固定しアセトカーミンで染色し、おしつぶし法で検鏡した。1 本の根端につき少なくとも 5 の細胞の染色体を観察した。

なお、当研究所の林二郎氏が 1970 年に交配した材料を同氏の御好意によりゆずり受け、上記の調査を同様に行なった。

結 果

1. 種間交雑の結果

4X *bulbosum* を母親、4X *vulgare* を父親とした交雑は 1971~1973 年の 3 カ年に行なった。これらの交雑の内、1971 年には黒住が、1972 および 1973 年には福山が主として交

第2表 4X *bulbosum* (♀) × 4X *vulgare* (♂) の1971~73年の交雑結果
(胚培養なし)と交雑種子の発芽歩合

| 交配年次 | 交 雑 組 合 せ 数 | 授 粉 穎 花 数 (a) | 交 雑 種 子 数 (b) | 着 粒 歩 合 (b/a) | 交 雑 種 子 発 芽 歩 合 |
|------|-------------|---------------|---------------|---------------|-----------------|
| 1971 | 8 | 510 | 84 | 16.5% | 67.9% |
| 1972 | 58 | 5853 | 1066 | 18.2 | 85.2 |
| 1973 | 77 | 10436 | 1979 | 19.0 | 78.6 |

配を行なった。

第2表に3カ年の交雑における着粒歩合と交雑種子の発芽歩合を示す。この表でわかるように、年次別に求めた各組合せ平均の着粒歩合は16.5~19.0%で、年次による差異はとくに認められなかった。これらの交雑種子の発芽歩合は67.9~85.2%とかなり高く、完熟後の粒大は母親の4X *bulbosum* の粒大とほぼ同じであった。3カ年で合計143組合せの交雑を行なったが、どの組合せでも着粒歩合あるいは交雑種子の発芽歩合についてほぼ同じ結果が得られた。

2. 4X *bulbosum* × 4X *vulgare* の F₁ 植物の特徴

F₁ 植物は主に穂型、種子稔性および稈基部の肥大の程度により第1~4図に示されるような、(a) *vulgare* 型、(b) 中間型、(c) 異常生育型、(d) キメラおよび (e) *bulbosum* 型の5群に大別できた。以下に各型の F₁ 植物の特徴について述べる。

(a) *vulgare* 型 F₁ 植物

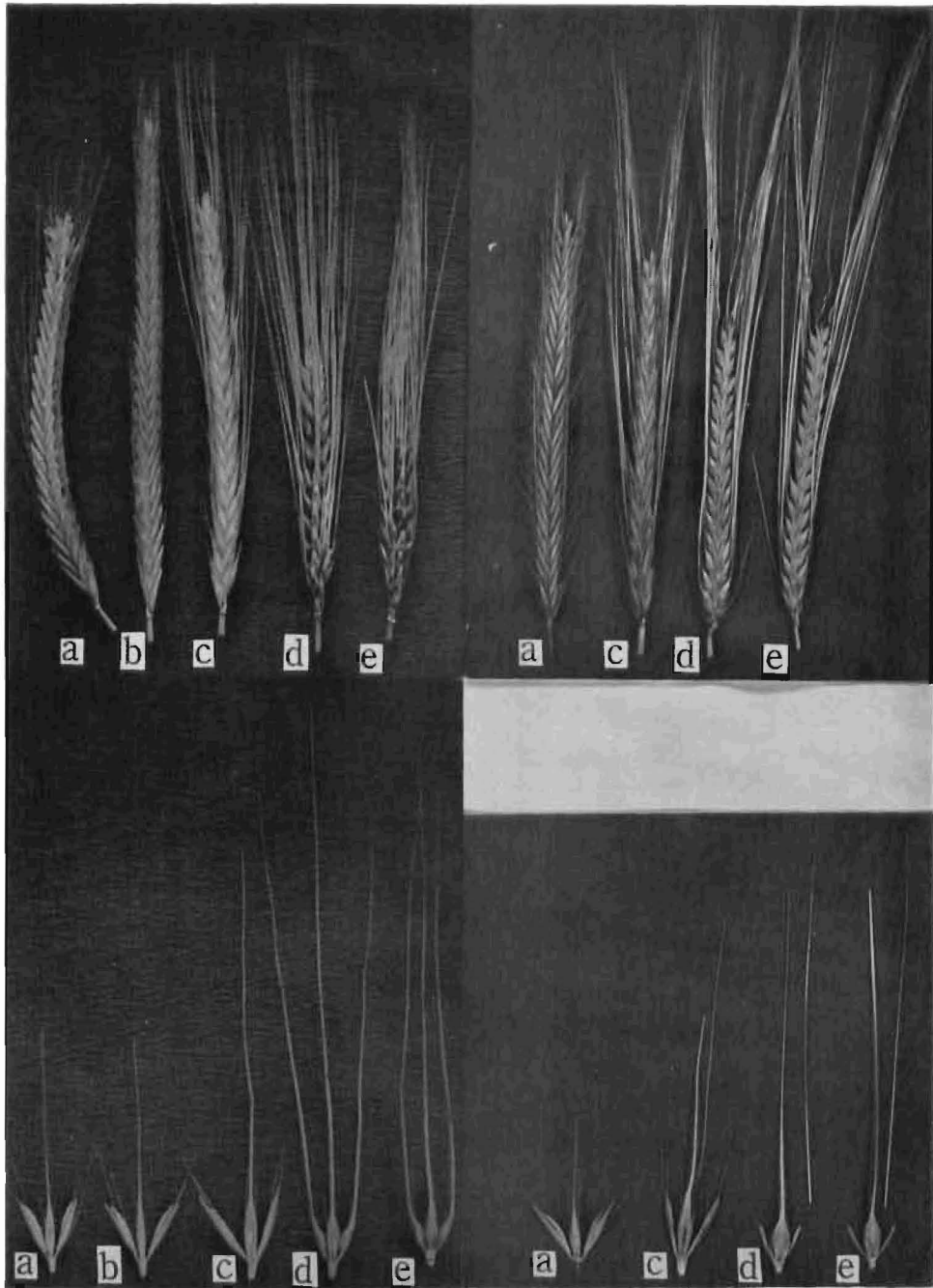
幼植物期の草性は父親の *vulgare* とほぼ同じであった。すなわち、二条の4X *vulgare* を交雑親に用いた F₁ 植物では、草性が直立ないしは直立と匍匐の中間を示した。一方、六条の4X *vulgare* を交雑親とした F₁ 植物の場合は、匍匐ないしは直立との中間の草性を示した。なお母親の4X *bulbosum* はどの系統も匍匐ないしは中間の草性であった。

葉身上の毛は、交雑に用いた4X *vulgare* のすべての系統と同様、*vulgare* 型 F₁ 植物には認められなかった。

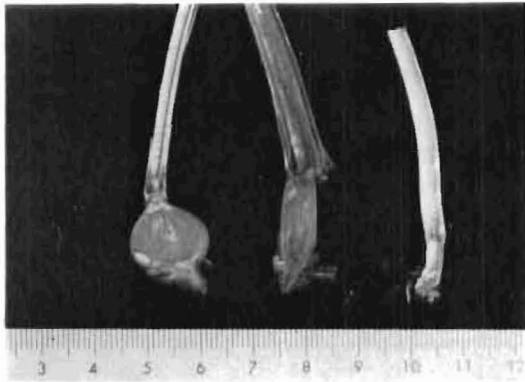
完熟後の穂型は第1図に示したように *vulgare* とほぼ同じ形をしており、この特徴により *vulgare* 型 F₁ 植物をもっとも容易に識別することができた。

この型の F₁ 植物の一部について1973年に調査した出穂期、稈長、穂軸節間長および種子稔性を第3表に示す。この表には対照として4X *vulgare* の2X 原品種の調査結果も併せて示した。第3表で明らかなように、*vulgare* 型 F₁ 植物は2X *vulgare* に比べて出穂期が17~29日遅かった。また稈長は16.3~42.4 cm も短かく、2X *vulgare* の稈長を100とした場合、F₁ のそれは53~85であった。なお、この表に示さなかった他の交雑組合せにおける *vulgare* 型 F₁ 植物も晩生、短稈となった。さらに第3表には F₁ 植物の穂軸節間長が2X *vulgare* に比べて長い、すなわち疎穂であることも示されている。とくに穂軸最下部節間長の長いことが特徴であった。一方、種子稔性は73.2~89.5%と高く、2X *vulgare* よりやや低い程度であった。

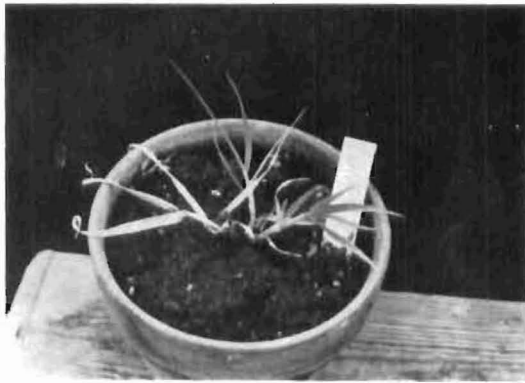
つぎに第2図に示したように、*vulgare* 型 F₁ 植物には母親の4X *bulbosum* の特徴である稈基部の肥大(直径1.5~2.0 cm)が父親の4X *vulgare* と同様まったく認められな



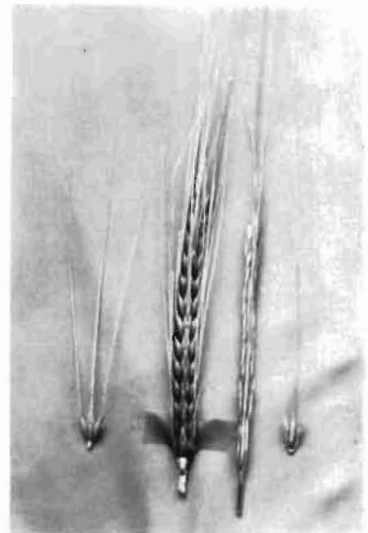
第1図 4X *bulbosum* × 4X *vulgare* の F₁ 植物の穂(上)と小穂(下)、左は交雑親の4X *vulgare* が六条、右は二条である場合
 a: 4X *bulbosum* b: *bulbosum* 型 F₁ c: 中間型 F₁ d: *vulgare* 型 F₁ e: 2X *vulgare*



第2図 $4X$ *bulbosum* × $4X$ *vulgare* の中間型 F_1 植物の稈基部肥大の様子
 左: $4X$ *bulbosum*
 中: 中間型 F_1
 右: $4X$ *vulgare*



第3図 $4X$ *bulbosum* × $4X$ *vulgare* の F_1 に出現した異常生育型植物の一例。



第4図 $4X$ *bulbosum* × $4X$ *vulgare* の F_1 に出現したキメラ状植物(左)とその穂(右)。

第3表 4X *bulbosum* (♀) × 4X *vulgare* (♂) から得た *vulgare* 型 F₁ 植物
および 4X *vulgare* の 2X 原品種の特性 (1972~73年栽培)

| 交雑組合せ (4X <i>bulbosum</i> × 4X <i>vulgare</i>) | 出穂期 (月日) | 稈長 (cm) | 穂軸節間長 (mm) | 種子稔性 (%) | 調査 個体数 |
|--|-------------|------------|---------------|-------------|-----------|
| # 487 × 新エビス 16号 | 5.12 | 46.6 | 2.52 | 85.6 | 10 |
| # 191 × " | 5.14 | 50.6 | 2.51 | 89.5 | 16 |
| 2X 新エビス 16号 | 4.24 | 87.2 | 2.30 | 98.8 | 10 |
| # 487 × 細 麦 | 5.21 | 75.3 | 3.87 | 73.2 | 7 |
| # 191 × " | 5.22 | 75.7 | 4.05 | 85.2 | 24 |
| 2X 細 麦 | 5.4 | 117.7 | 3.42 | 89.5 | 10 |
| # 191 × Missouri | 5.24 | 90.0 | — | 81.6 | 3 |
| 2X Missouri | 4.25 | 166.3 | 3.56 | 86.1 | 10 |

った。

(b) 中間型 F₁ 植物

幼植物期の草性、あるいは葉身上の毛の有無でこの型を識別することは困難であった。すなわち、草性は匍匐から直立まで種々の型が観察され、葉身上の毛については母親の *bulbosum* と同程度に有毛の F₁、あるいはそれ以上に多毛の F₁、逆に父親の *vulgare* 同様まったく無毛の F₁ が観察された。

中間型 F₁ 植物の最大の特徴は、稈基部の肥大の程度と穂型に認められた。すなわちこの型のすべての F₁ 植物で稈基部の肥大が認められたが、第2図に示したように母親の 4X *bulbosum* よりも小形 (直径 0.5~1.0 cm) で、やや細長い形であった。穂型は第1図にみられるように両親の中間の特徴を示した。交雑親の 4X *vulgare* が二条である場合には、中間型 F₁ の芒は主列だけ発達しており、その長さは *vulgare* とほぼ同じかやや短かい。一方、側列は無芒で *vulgare* に比べてやや大形で先端が尖り *bulbosum* の側列に近い形をしていた。六条の 4X *vulgare* を父親とした時の中間型 F₁ の穂では、主列芒が *vulgare* と同程度に発達しているかあるいはやや短かく、側列芒は種々の程度に発達しており第1図にあるようにほとんど伸びないものから、長いものでは *vulgare* の半分程度にまで発達していた。稔実した側列の完熟粒の大きさは両親のほぼ中位であった。

つぎに 1973年に調査した中間型 F₁ 植物の一部についての出穂期、稈長、穂軸節数および種子稔性を交雑両親の結果とともに第4表に示す。これによれば F₁ の出穂期は S-3 × 細麦、S-7 × 細麦の2組合せを除きいずれも 4X *vulgare* より 3~27日遅く、とくに新エビス 16号と交雑した場合にその遅れが顕著である。一方、母親の 4X *bulbosum* に比較すると、中間型 F₁ の出穂期は 6日早いものから 10日遅いものまでみられた。稈長については #487 × 新エビス 16号 および #487 × 細麦の組合せの F₁ が両親よりも長くなったが、他の組合せの F₁ はすべて両親よりも短かった。中間型 F₁ 植物の穂軸節数は両親の中位、あるいは 4X *vulgare* に近い数を示した。種子稔性はいずれの中間型 F₁ 植物でもかなり低く 0~43% 程度であった。六条の細麦との5組合せから得られた F₁ 植物については主列、側列別に種子稔性を調べたが、側列の方がかなり低かった。

第4表 4X *bulbosum* × 4X *vulgare* から得た中間型 F₁ 植物および交雑両親の特性 (1972~73年栽培)

| 交 雑 組 合 せ (4X <i>bulbosum</i> × 4X <i>vulgare</i>) | 出穂期 (月日) | 稈 長 (cm) | 穂軸 節数 | 種子稔性 (%) | 調 査 個体数 |
|--|-------------|-------------|----------|--------------|------------|
| # 487 × 新エビス 16号 | 5.11 | 113.3 | 30.0 | 26.6 | 55 |
| # 191 × " | 5.24 | 94 | 24.2 | 2.2 | 1 |
| S-3 × " | 5.7 | 83.4 | 19.3 | 6.1 | 5 |
| S-15 × " | 5.22 | 59 | 27.0 | 0 | 1 |
| # 487 × 細 麦 | 5.20 | 115.1 | 27.7 | 20.3 (10.0)* | 16 |
| S-3 × " | 5.14 | 100.7 | 24.8 | 26.7 (6.3) | 6 |
| S-6 × " | 5.17 | 103.7 | 27.6 | 42.6 (13.8) | 4 |
| S-7 × " | 5.12 | 107.4 | 25.6 | 7.4 (1.2) | 4 |
| S-15 × " | 5.23 | 106.3 | 31.0 | 5.3 (2.4) | 3 |
| 4X 新エビス 16号 | 4.27 | 96.0 | 19.0 | 91.0 | 10 |
| 4X 細 麦 | 5.14 | 114.0 | 20.9 | 75.6 | 10 |
| # 487 | 5.15 | 111.4 | 37.0 | 77.9 | 15 |
| # 191 | 5.25 | 89.8 | 51.6 | 87.3 | 15 |
| S-3 | 5.13 | 106.0 | 50.3 | 79.1 | 15 |
| S-6 | 5.17 | 117.7 | 43.5 | 94.6 | 15 |
| S-7 | 5.12 | 125.3 | 45.2 | 85.3 | 15 |
| S-15 | 5.13 | 111.7 | 57.8 | 93.8 | 15 |

*: () 内の数字は側列の稔性を示す.

(c) 異常生育型 F₁ 植物

種々の型の異常生育が認められたが、それらはつぎの3種に大別できた。(1) 発芽直後に枯死した F₁. この内には根あるいは芽鞘だけが現われて枯死した植物も含まれる。(2) 4~5葉の幼植物時に枯死した F₁. この内には葉身に白縞を生じたり、クロロシスを起す植物が多く認められた。これとは逆に葉身が肥厚し濃緑色を呈する植物もあった。これらの植物に共通した特徴は、第3図に示すように各葉位の葉鞘が十分伸長せず矮性となることであった。(3) 生存するが圃場で出穂しなかった植物。この内には栄養生長がごく盛んで分蘖が200本を越える植物もあった。

(d) キメラ状 F₁ 植物

生育の初期には中間型あるいは異常生育型であったが、後に *vulgare* 型の穂を具えた分蘖の出てくる F₁ 植物が認められた。例えば第4図に示すように、4X *bulbosum* (#191) × 4X *vulgare* (細麦) の F₁ 中で、一部の分蘖が *vulgare* 型、他は中間型の穂を抽出した植物が得られた。この植物は5~6葉期以降に葉身上の毛の有無によりキメラであることが識別できた。これ以外にもいくつかの組合せで、*vulgare* 型と中間型あるいは *vulgare* 型と異常生育型のキメラ状の F₁ 植物が観察された。

(e) *bulbosum* 型 F₁ 植物

3個体を除く他の F₁ 植物はすべて4X *bulbosum* と同じ特徴を示した。すなわち幼植物の草性は匍匐あるいは匍匐と直立の中間で、葉身上に毛を有する。第1図に示したよう

にこの植物の穂は *4X bulbosum* のそれと同じ形をしており、稈長もほぼ同じであった。この型の一部の F_1 植物の開花前の穂に袋をかけて強制自家受粉をさせたところ完全不稔であった。一方、放任受粉させた場合には種子稔性は 44~96% でその平均は 80.6% ときわめて高く、先の第 4 表に示した *4X bulbosum* の放任受粉による種子稔性 (77.9~94.6%) とほぼ同程度である。

#191×細麦, #487×細麦および S-1×新エビス 16号の 3 交雑組合せの F_1 中にそれぞれ 1 個体ずつ出現した 3 植物は、いずれも *4X bulbosum* と同じ穂型をしていたが、その稈長は $2/3 \sim 1/2$ 程度と短かく、稈基部の肥大程度も *4X bulbosum* よりは小さく直径 1.0~1.5 cm 位であった。これら 3 の F_1 植物の体細胞染色体数は、つぎの節で述べるように $2n=14$ で、放任受粉をさせても種子は完全に不稔であった。

3. F_1 植物の体細胞染色体数

種子根で調査した染色体数により F_1 植物をつぎの 4 種に群別できた。すなわち、(1) どの細胞も $2n=14$ の F_1 。(2) どの細胞も $2n=28$ の F_1 。(3) $2n=14$ から 28 までの染色体を有し、しかも同一の根端の細胞により染色体数の異なる、いわゆる混数性を示した F_1 で、5 以上の細胞の観察結果の平均が $2n=14 \sim 20$ の F_1 および (4) $2n=20 \sim 28$ の F_1 の 4 群である。これら 4 群の染色体数と前述の 5 種の F_1 表現型との関係を第 5 表に示した。これによれば、370 の *vulgare* 型 F_1 植物中 286 (77.3%) は $2n=14$ であったが、

第 5 表 *4X bulbosum* × *4X vulgare* から得た F_1 植物の体細胞(種子根)染色体数と 5 表現型: *vulgare*, 中間, キメラ, 異常生育および *bulbosum* 型との関係

| F_1 表現型 | 体細胞染色体数 ($2n$) | | | | 観察個体数 |
|-------------------|------------------|-------------------|----------------|----|-------|
| | 14 | $14 < 2n \leq 20$ | $20 < 2n < 28$ | 28 | |
| <i>vulgare</i> 型 | 286 | 65 | 17 | 2 | 370 |
| 中間型 | 0 | 38 | 247 | 34 | 319 |
| キメラ | 1 | 5 | 9 | 3 | 18 |
| 異常生育型 | 7 | 13 | 44 | 3 | 67 |
| <i>bulbosum</i> 型 | 3 | 2 | 61 | 64 | 130 |

残る 84 (22.7%) は 14 以上の染色体を有していた。しかし $2n=14$ 以上であった *vulgare* 型植物でも種子稔性がとくに低いということはない。したがって *vulgare* 型 F_1 植物の大部分は種子根を採取した時、すなわち交雑種子の発芽時にすでに $2n=14$ と染色体数が半減しており、一部の F_1 植物ではその生育途中で $2n=14$ に半減したと考えられる。

つぎに 319 の中間型 F_1 植物では、 $2n=20 \sim 28$ の混数性を示したものが 247 (77.4%) ともっとも多く、ついで $2n=14 \sim 20$ が 38 (11.9%), $2n=28$ が 34 (10.7%) で、 $2n=14$ の F_1 はまったく現われなかった。これらの結果から中間型 F_1 植物には *bulbosum*, *vulgare* 両方の染色体が含まれていたものと推定される。

キメラ状 F_1 植物の内には $2n=14$ を示した植物が 1 個体認められたが、これは *vulgare* 型と異常生育型とのキメラであった。他のキメラ状 F_1 は $2n=14 \sim 20$, $20 \sim 28$ および 28 と種々の染色体数を示した。

異常生育型の F_1 では、67の内7(10.4%)が $2n=14$ であり、残る大部分(57個体、85.1%)は混数性であった。

つぎに *bulbosum* 型 F_1 では3個体が $2n=14$ であり、他は $2n=28$ および混数性のものがほぼ同数ずつ観察された。 $2n=14$ の3の F_1 植物は前述のごとく、その形態に *vulgare* の影響がまったく認められないことから *bulbosum* の染色体だけをもつものと推定される。一方、混数性を示した F_1 植物では $2n=28$ に近い染色体数を有するものが大部分であった。

4. 交雑組合せ別にみた F_1 植物の4種の異なる表現型の出現頻度

$4X$ *bulbosum* \times $4X$ *vulgare* の F_1 世代には交雑組合せによって前述の5種の表現型がそれぞれ種々の頻度で出現した。そこでまず $4X$ *bulbosum* の異なる19の系統に共通の花粉親として新エビス16号および細麦を交雑した F_1 における各表現型の出現頻度を組合せ別に求め第6表に示した。*bulbosum* 系統 #191 および #487 には、新エビス16号、細麦を少なくとも2年くり返し交雑したので年次別の結果も併せて示した。なお5種の F_1 表現型の内 *bulbosum* 型はこの表から除かれている。その理由は、この型の F_1 が $2n=14$ の3個体を除いて他は種子稔性が高いこと、染色体数が $2n=28$ であるらしいこと、およびその表現型に *vulgare* 染色体の影響がまったく認められないことから、交配時に他の $4X$ *bulbosum* の花粉が混入して生じたとも考えられたからである。

第6表によるとつぎのような傾向が明らかである。すなわち父親として新エビス16号あるいは細麦が共通に用いられているにも拘らず、母親の *bulbosum* の系統が異なるとその F_1 に出現する4種の表現型の内とくに *vulgare* 型と中間型の頻度が著しく異なることである。例えば、*bulbosum* の S-5 あるいは S-16 を母親とした組合せでは、すべての F_1 植物が *vulgare* 型となった。逆に *bulbosum* の #487, S-11 あるいは S-15 を母親とした組合せでは *vulgare* 型 F_1 の出現頻度がおよそ20%以下であるのに対して、中間型および異常生育型の F_1 がそれぞれ36~78%, 11~36%と多くなっている。そして、こうした *vulgare* 型や中間型 F_1 植物の出現頻度の差異は、*bulbosum* 19系統を用いた組合せ間ではほぼ連続的に変異していることが第6表でよくわかる。*bulbosum* 系統 #191 と #487 については、交雑年次が異なっても F_1 表現型の出現頻度の傾向に喰い違いは認められなかった(第6表)。

ところで第6表によると、*bulbosum* 系統 S-1 および S-3 は新エビス16号、細麦との交雑組合せ間で *vulgare* 型 F_1 の出現頻度が喰い違っている。すなわち S-1 \times 新エビス16号では56%の *vulgare* 型が出現したのに対して、S-1 \times 細麦では80%と高くなっている。また S-3 \times 新エビス16号では *vulgare* 型が50%であるのに対して、S-3 \times 細麦ではわずかに6%であった。そこで父親に用いた $4X$ *vulgare* の系統によって F_1 における各表現型の出現頻度が異なるか否かを調べた。この場合、第6表にあったように F_1 で *vulgare* 型植物が高頻度に出現した *bulbosum* 系統として #191 を、逆に低頻度に出現した系統として #487 を選び、これら2系統に異なる11の $4X$ *vulgare* 系統を花粉親に用いて交雑を行なった。その結果を第7表に掲げる。これによれば、#191 はどの *vulgare* 系統との交雑でも *vulgare* 型 F_1 の出現頻度が67%以上と高く他の型の F_1 の頻度は0~33

第6表 4X *bulbosum* 19系統と4X *vulgare* 2系統(A:新エビス16号, B:細麦)との交雑F₁における *vulgare* 型, 中間型, キメラおよび異常生育型植物の出現頻度

| 4X <i>bulbosum</i> (♀) | F ₁ 表現型の出現頻度 (%) | | | | F ₁ 個体数 |
|------------------------|---|--|---|--|--|
| | <i>vulgare</i> 型 | 中間型 | キメラ | 異常生育型 | |
| A: 4X 新エビス 16号 (♂) | | | | | |
| S-5 | 100 | 0 | 0 | 0 | 32 |
| l W | 92 | 8 | 0 | 0 | 25 |
| S-27 | 90 | 0 | 0 | 10 | 20 |
| S-29 | 89 | 11 | 0 | 0 | 9 |
| S-4 | 89 | 7 | 0 | 4 | 27 |
| S-19 | 88 | 12 | 0 | 0 | 25 |
| S-26 | 79 | 7 | 0 | 14 | 14 |
| # 191* | 73 { ^{79c} _{67d} } | 12 { ¹¹ ₁₄ } | 3 { ⁰ ₅ } | 12 { ¹⁰ ₁₄ } | 40 { ¹⁹ ₂₁ } |
| S-14 | 60 | 20 | 0 | 20 | 10 |
| S-18 | 59 | 14 | 0 | 27 | 22 |
| S-1 | 56 | 44 | 0 | 0 | 9 |
| S-3 | 50 | 42 | 3 | 5 | 38 |
| # 487* | 16 { ^{14b} _{19c} _{13d} } | 68 { ⁸⁶ ₆₅ ₇₀ } | 3 { ⁰ ₃ ₃ } | 13 { ⁰ ₁₃ ₁₄ } | 184 { ¹⁴ ₁₀₇ ₆₃ } |
| S-11 | 11 | 78 | 0 | 11 | 9 |
| B: 4X 細 麦 (♂) | | | | | |
| S-16 | 100 | 0 | 0 | 0 | 10 |
| # 191* | 86 { ^{94a} _{100b} _{84c} _{63d} } | 3 { ⁰ ₀ ₄ ₁₂ } | 4 { ⁰ ₀ ₈ ₀ } | 7 { ⁶ ₀ ₄ ₂₅ } | 99 { ³² ₄ ₅₅ ₈ } |
| S-1 | 80 | 0 | 10 | 10 | 10 |
| S-12 | 64 | 36 | 0 | 0 | 14 |
| S-7 | 25 | 50 | 8 | 17 | 12 |
| # 487* | 21 { ^{11a} _{21c} _{35d} } | 64 { ⁸⁶ ₅₅ ₅₀ } | 3 { ⁰ ₈ ₀ } | 12 { ³ ₁₆ ₁₅ } | 86 { ²⁸ ₃₈ ₂₀ } |
| S-6 | 20 | 45 | 0 | 35 | 20 |
| S-15 | 14 | 36 | 14 | 36 | 14 |
| S-3 | 6 | 78 | 0 | 16 | 18 |

*: a, b, c および d はそれぞれ 1970, 71, 72 および 73年の交配を示す。

%ときわめて低い。一方#487の場合、どの交雑においても *vulgare* 型 F₁ の頻度が0~33%と低く、中間型 F₁ が59~96%と多くなっていることがわかる。

以上の結果は、*bulbosum* と *vulgare* との種間交雑の F₁ における *vulgare* 型あるいは中間型植物の出現頻度が母親に用いた *bulbosum* の系統によって著しく異なり、父親の *vulgare* の系統にはほとんど左右されないことを示している。しかもこの *bulbosum* の系統間による頻度の差異は、先の第6表に示したように異なる年次でもその傾向が変らなかったことから、比較的遺伝性の高い特性と思われた。

第7表 4X *bulbosum* の2系統, #191 および #487 と異なる 11の 4X *vulgare* 系統との交雑 F₁ における *vulgare* 型, 中間型およびその他 (キメラ, 異常生育) 植物の出現頻度

| 4X <i>bulbosum</i> (♀) | # 191 | | | F ₁ 個体数 | # 487 | | | F ₁ 個体数 |
|------------------------|--------------------|------------------|-----|-----------------------|-------|------------------|-----|-----------------------|
| | F ₁ 表現型 | <i>vulgare</i> 型 | 中間型 | | その他 | <i>vulgare</i> 型 | 中間型 | |
| 4X <i>vulgare</i> (♂) | % | % | % | | % | % | % | |
| Firbeck | 100 | 0 | 0 | 20 | 15 | 65 | 20 | 20 |
| H. E. S. 1 (Type 15) | 100 | 0 | 0 | 17 | 16 | 71 | 13 | 49 |
| Volla | 100 | 0 | 0 | 7 | 7 | 86 | 7 | 14 |
| D 8/55 | 100 | 0 | 0 | 2 | 0 | 83 | 17 | 24 |
| B 1173 | 100 | 0 | 0 | 1 | 17 | 59 | 24 | 17 |
| 細 麦 | 86 | 3 | 11 | 99 | 21 | 64 | 15 | 86 |
| 早生ゴールドン | 82 | 7 | 11 | 28 | 33 | 63 | 4 | 27 |
| Missouri | 80 | 0 | 20 | 5 | 13 | 87 | 0 | 15 |
| 新エビス 16号 | 73 | 12 | 15 | 40 | 16 | 68 | 16 | 184 |
| Ky | 67 | 33 | 0 | 3 | 0 | 96 | 4 | 25 |
| Edda | — | — | — | 0 | 16 | 79 | 5 | 19 |
| 全 体 | 86 | 5 | 9 | 222 | 17 | 70 | 13 | 480 |

考 察

H. bulbosum と *H. vulgare* との F₁ 雑種で染色体が半減するという現象は Davies (1958, 1960) によって最初に報告された。彼は 4X *bulbosum* (♀) × 4X *vulgare* (♂) から 3 の F₁ 植物を得て、これらがすべて 2n=14 でしかも父親の *vulgare* によく似ていることから、この F₁ での染色体数の半減は 雄性単為生殖 ("male parthenogenesis" = androgenesis) によるものであると考えた。また Symko (1969) は 2X *bulbosum* × 2X *vulgare* の交雑から *vulgare* 型の 1 倍体 (2n=7) を得て、その成因は 雌性単為生殖もしくは体細胞における染色体の減数であると推定した。

Kasha と彼の共同研究者は、2X および 4X の *vulgare*, *bulbosum* 間で精力的に交雑を行ない、つぎのような事実を見出した。すなわち 2X *vulgare* と 4X *bulbosum* との交雑では 2n=21 で染色体数の安定した 3X 雑種が得られる。しかし 2X 同士あるいは 4X 同士の交雑では、*bulbosum*, *vulgare* のいずれを母親にしてもほとんどすべての F₁ 植物がそれぞれ染色体数の半減した 1 倍体 (2n=7) あるいは 2 倍体 (2n=14) となり、しかも *vulgare* によく似る。また 4X *vulgare* と 2X *bulbosum* とを交雑しても同様に染色体の半減した 2X の *vulgare* 型 F₁ が得られることを明らかにした (Kasha and Kao 1970, Kao and Kasha 1970, Kasha and Sadasivaiah 1971, Subrahmanyam and Kasha 1973)。彼らは、こうした染色体の半数化 F₁ 植物が交雑の方向とは無関係に出現すること、また 発育初期の交雑胚では 2n が 7 以上あるいは 14 以上の細胞が観察されたことから、この染色体半数化現象は 雌性単為生殖によるものではなく、両種間で普通に受精が行なわれた後、雑種胚の発育初期 (受精 10~14 日後) に *bulbosum* の染色体が一方的に失われ *vulgare* の染色体だけが残った結果であると説明した。

本実験の交雑材料には4Xの *vulgare* および *bulbosum* が用いられた。4Xを使った理由は、仮にF₁雑種で染色体の半減が起っても2Xとなるから稔性の高いことが期待できる。そしてこのF₁の種子を用いてF₂以降の遺伝行動を調べることができると考えたからである。本実験の4X同士の交雑F₁中には2n=14と染色体数の半減した *vulgare* 型植物の他に、種子根では2nが14以上であったが *vulgare* 型で高稔性の穂をもった植物や、2n=14~28で中間型や異常生育型の植物が多数出現した。もし雄性単為生殖が両種間交雑で起ったならば、上述の2nが14以上の植物は出現せず、すべてのF₁が2n=14の *vulgare* 型となるはずである。したがって本実験結果は、染色体数の半減した *vulgare* 型植物の成因が受精後の体細胞における *bulbosum* 染色体の消失によるとする前述のKashaら、あるいはLange (1971a) の説を支持するものである。

染色体の消失がKashaらの示したようにほとんどすべてのF₁植物に起り、しかも *bulbosum* の染色体についてだけ起るかどうかは、*bulbosum* のもつ有用遺伝子を *vulgare* に導入しようとする場合にはきわめて重要な問題であろう。本実験で *vulgare* 型と判別したF₁植物は種子稔性が高く、その形態に *bulbosum* 遺伝子の影響は認められなかった。したがって *vulgare* 型植物は *bulbosum* の染色体だけが消失した結果生じたものと考えて間違いのないであろう。しかしごく低い頻度ではあったが、2n=14の *bulbosum* 型や同じく2n=14で異常生育を示したF₁植物が出現したことは *bulbosum* だけでなく *vulgare* の染色体も消失することを暗示している。さらに大部分のF₁が *vulgare* 型となった交雑組合せの他に、むしろ中間型や異常生育型が大部分である組合せもみられ、前述のKashaらの実験と一部喰い違う結果が得られた。*vulgare* と *bulbosum* のいずれの染色体が失われるのかという問題およびF₁における *vulgare* 型植物の出現頻度についての本実験結果とKashaらの結果との喰い違いを説明するためにつぎのことが考えられる。すなわち、Kashaらが主として2X同士の交雑を行ない、しかも胚培養を用いているのに対して、本実験では4X系統だけを用い胚培養を行っていないことである。2X同士の交雑では、*vulgare* の一部の染色体が消失して代りに *bulbosum* の染色体が入った植物は、両種のゲノム親和性が高い(Kasha and Sadasivaiah 1971)としても、きわめて生存力の低いことが予測され培養期間中に淘汰される率が高いであろう。したがってこの場合には7の *vulgare* 染色体だけを有する植物がごく高い率で生存すると考えられる。Kasha (1974)によれば、これまでに行なわれた2X同士の種間交雑の培養胚から植物を得る率は11~36%と低く、ごく最近73%と高い率を示したJensen(未発表)の結果では、*vulgare* 型の1倍体の他に2倍体の雑種や異数体植物の出現が314中14(4.5%)とやや多くなっている。

4X *bulbosum* を母親とした本実験では胚培養を用いずとも母植物上で成熟した交雑種子を得ることができた。しかもこれらは67.9~85.2%ときわめて高い発芽歩合を示し、そのF₁における表現型を識別することができた。この4X同士の交雑では配偶子は2つのゲノムを有し(2X)、仮に受精後のF₁で *vulgare* の染色体が1~数本消失したとしても、その相同染色体がそれらを補償しかなりの生存力を有するものと推定される。多数の中間型や異常生育型のF₁植物中には、こうして *bulbosum* の他に *vulgare* の染色体を失なった植物もある程度含まれているかも知れない。

Lange (1971b)によると、F₁における染色体消失は両種について起るが *bulbosum* の

方がより失なわれやすい。また最近、小林 (1975) は $4X$ *bulbosum* × $2X$ *vulgare* の交雑から $2n=14$ で *bulbosum* 型の F_1 植物を得て、これは *vulgare* 染色体が消失した結果によるらしいと報告している。いずれの種の染色体が失なわれるかについては、両種間の核型が第 5, 6, 7 染色体についてだけしか識別できないので (Kasha and Sadasivaiah 1971), さらに検討を要するであろう。

bulbosum と *vulgare* との交雑 F_1 で染色体が消失する機構について、Kao and Kasha (1970) は $2X$ *vulgare* と $4X$ *bulbosum* との $3X$ 雑種では染色体が $2n=21$ で安定していること、および $4X$ 同士の交雑からたまたま $2n=27$ で安定した植物が 2 個体得られたことから、この両種の特定の染色体の比が 1 *vulgare* : 2 *bulbosum* の時雑種植物の染色体数は安定し、この比以外の場合では染色体消失が起ると推論した。そしてこの仮説は Barclay *et al.* (1972) および Ho and Kasha (1975) の *vulgare* の 7 種のトリソミック植物 ($2n=2X+1$) と $4X$ *bulbosum* との交雑実験で支持された。すなわち少なくとも 3 の染色体消失に関与する遺伝子が、*vulgare* の第 2 染色体の長腕、短腕、第 3 染色体の短腕上にあることが示された。

本実験ではこれらの報告とは異なり、染色体の半減した *vulgare* 型 F_1 植物の出現頻度は交雑親としてどの *bulbosum* 系統を用いるかで著しく異なる結果が得られた。そしてこの傾向は 11 の *vulgare* 系統のどれを父親にしても同じであり、また交配年次が異なっても同じであった。したがって F_1 における染色体の半減は *bulbosum* 側の要因に支配されており、しかもかなり遺伝性の高いものであると思われた。こうした染色体の半減についての *bulbosum* の系統間差異は、これまで紹介してきた *vulgare* 型 F_1 植物の出現頻度における Kasha らと本実験との結果の喰い違いをある程度説明し得るだろう。また、育種的に特殊な関心をもたれている 1 倍体の出現についてより高頻度の *bulbosum* 系統があることを予測させる。

vulgare 型 F_1 植物は晩生、短稈、疎穂といった特徴を示したが、これらはいずれも量的形質であり F_1 世代だけの調査結果では信頼性に欠ける。これらの F_2 後代を用いて調べた結果については別に報告することにする。

摘 要

栽培大麦 *H. vulgare* L. と野生大麦の一種 *H. bulbosum* L. との種間雑種における染色体消失の様相と機構を知るために、 $4X$ *bulbosum* 19 系統、 $4X$ *vulgare* 11 系統を用いて実験を行なった。1971~1973 年に $4X$ *bulbosum* を母親、 $4X$ *vulgare* を父親にして合計 143 組合せの交配を行なった。交雑種子は母植物上ではほぼ正常に発育し、胚培養を行なう必要はなかった。着粒歩合は 16.5~19.0% で、交雑種子の発芽歩合は 67.9~85.2% と高かった。

F_1 植物の大部分は種子稔性の高い *vulgare* によく似た植物と、*vulgare*, *bulbosum* 両方の特徴を併せもつ中間型植物であった。これらの他に、幼植物時に枯死したり、あるいは出穂不能の異常生育型やキメラ状の植物も若干みられた。

vulgare 型 F_1 植物は、種子根ですでに染色体が $2n=14$ と半減しており、雑種胚の発育初期に *bulbosum* の染色体が一方的に消失した結果により生じたと考えられた。中間型

植物は $2n=14\sim 28$ でその多くは混数性を示し、両親の染色体を有する。一方、 $2n=14$ の異常生育型 F_1 や、 $2n=14$ で *bulbosum* によく似た植物の出現は、 F_1 において *bulbosum* だけでなく *vulgare* の染色体も消失する可能性のあることを示唆した。

染色体の半減した *vulgare* 型植物の F_1 における出現頻度は、交雑組合せにより 6~100% と著しく異なった。例えば母親として *bulbosum* 系統 S-5, S-27, #191 などを用いた交雑の F_1 では 70% 以上が *vulgare* 型であったが、#487, S-11, S-15 などを用いた交雑では *vulgare* 型は 20% 以下で、逆に中間型 F_1 の頻度が 40~80% と高くなった。この傾向はどの *vulgare* 系統を父親にしても、あるいは交雑年次を変えても同じであった。

以上の結果から 4X *bulbosum* と 4X *vulgare* との種間雑種で起る染色体の消失は *bulbosum* 側の要因に支配され、少なくとも本実験で用いた 11 の *vulgare* 系統は消失に関与しないことが明らかにされた。

文 献

- Barclay, I. R., K. W. Shepherd and D. H. B. Sparrow 1972. Control of chromosome elimination in *Hordeum vulgare*-*H. bulbosum* hybrids. *Barley Genetics News* 1. 2: 22-24.
- Reddows, A. R. 1931. Seed setting and flowering in various grasses. *Welsh Plant Breeding Stat. Series H. No. 12, Seasons 1921-1930*: 5-99.
- Davies, D. R. 1958. Male parthenogenesis in barley. *Heredity* 12: 493-498.
- Davies, D. R. 1960. The embryo culture of interspecific hybrids of *Hordeum*. *New Phytol.* 59: 9-14.
- Ho, K. M. and K. J. Kasha 1975. Genetic control of chromosome elimination during haploid formation in barley. *Genetics* 81: 263-275.
- Jensen, C. J. 1974 a. Production of monoploids in barley: A progress report. In "Polyploidy and induced mutations in plant breeding": 167-179, IEAE Vienna.
- Jensen, C. J. 1974 b. Chromosome doubling techniques in haploids. In "Haploids in higher plants-Advances and potential-": 153-190, Ed. K. J. Kasha, Univ. Guelph.
- Kao K. N. and K. J. Kasha 1970. Haploidy from interspecific crosses with tetraploid barley. *Barley Genetics II*: 82-88.
- Kasha, K. J. 1974. Haploids from somatic cells. In "Haploids in higher plants-Advances and potential-": 67-87, Ed. K. J. Kasha, Univ. Guelph.
- Kasha, K. J. and K. N. Kao 1970. High frequency haploid production in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Nature* 225: 874-876.
- Kasha, K. J. and R. S. Sadasivaiah 1971. Genome relationships in *Hordeum vulgare* L. and *H. bulbosum* L. *Chromosoma* 35: 264-287.
- 小林行高. 1975. 栽培大麦 *Hordeum vulgare* L. とその近縁野生種 *H. bulbosum* L. との雑種に関する研究. 修士論文 (岡山大学).
- Konzak, C. F., L. F. Randolph and N. F. Jensen 1951. Embryo culture of barley species hybrids. *Jour. Heredity* 42: 125-134.
- Kuckuck, H. 1934. Artkreuzungen bei Gerste. *Züchter* 6: 270-273.
- Lange, W. 1971 a. Crosses between *Hordeum vulgare* L. and *H. bulbosum* L. I. Production, morphology and meiosis of hybrids, haploids and dihaploids. *Euphytica* 20:

14-29.

- Lange, W. 1971 b. 同 1: II. Elimination of chromosomes in hybrid tissues. *Euphytica* 20 : 181-194.
- Lein, A. 1948. Natürliche Standorte von diploiden und tetraploiden *Hordeum bulbosum* L. *Züchter* 19 : 6-9.
- Liu, L. C. and A. B. Schooler 1963. *Hordeum depressum* (Scrib. et Smith) Rydb. × *Hordeum compressum* Griseb. hybrids. *Crop Sci.* 3 : 474-476.
- Lundqvist, A. 1962. Self-incompatibility in diploid *Hordeum bulbosum* L. *Hereditas* 48 : 138-152.
- Morrison, J. W. 1959. Cytogenetic studies in the genus *Hordeum*. I. Chromosome morphology. *Can. J. Bot.* 37 : 527-538.
- Nilan, R. A. 1964. The cytology and genetics of barley, 1951-1962. Monog. Sup. 3. Research Studies, pp. 278, Washington Sta. Univ.
- Price, P. B. 1968. Interspecific and intergeneric crosses of barley. *Agricult. Handb. No. 338* (USDA) : 85-95.
- Rajhathy, T., J. W. Morrison and S. Symko 1964. Interspecific and intergeneric hybrids in *Hordeum*. *Barley Genetics I* : 195-212.
- Schooler, A. B. 1960. Wild barley hybrids II. *Hordeum marinum* × *Hordeum compressum*. *Jour. Heredity* 51 : 243-246.
- Schooler, A. B. 1964. Wild barley crosses show disease resistance. *North Dakota Farm Res.* 23 : 13-15.
- Smith, D. C. 1944. Pollination and seed formation in grasses. *J. Agr. Res.* 68 : 79-95.
- Smith, L. 1951. Cytology and genetics of barley. *Bot. Rev.* 17 : 1-51, 133-202, 285-355.
- Subrahmanyam, N. C. and K. J. Kasha 1973. Selective chromosome elimination during haploid formation in barley following interspecific hybridization. *Chromosoma* 42 : 111-125.
- Symko, S. 1969. Haploid barley from crosses of *Hordeum bulbosum* (2X) × *Hordeum vulgare* (2X). *Can. J. Genet. Cytol.* 11 : 602-608.
- 高橋隆平. 1964. 雄性不稔大麦について. *農学研究* 50 : 151-157.