

スギ針葉形質における数例の補足遺伝子

菊池 秀夫⁽¹⁾KIKUTI, Hideo : Inheritance of Needle Characters Controlled by Complementary Genes
in Some Variants of Sugi, *Cryptomeria japonica* D. DON

要 旨：スギが示す針葉の形態変異のなかには、複数の優性遺伝子が働き合って一つの形質を発現する現象がある。スギ収集個体のなかから針葉形質にそれぞれの特徴を備えた四つの変異個体（Cr-36:外向鉤形針葉、Cr-40:外向鉤形針葉類似型、Cr-44:巨大針葉型、Cr-48:細長針葉型）を用いて遺伝実験を行い、交配一代目及び二代目家系を育成した。親の交配では、変異型親の自家受粉及び正常型親との他家受粉を行った。親の自家受粉家系からは変異苗が正常苗に混じって出現し、変異苗と正常苗の分離の割合はCr-36、Cr-44、Cr-48で9：7に近似した。他家受粉家系からも変異苗が出現し、変異苗と正常苗の分離の割合はCr-36、Cr-40、Cr-44及びCr-48で1：3に近似した。さらに、それぞれの変異型親に由来したF₁家系の正常個体を用いて交配を行った。このうち、Cr-36では、既知のCr-54補足遺伝子を持った標識遺伝子保有個体Cr-54との間で変異型遺伝子の対立性検定を行った。その結果、変異苗と正常苗が1：3の割合で分離した。このことからCr-36の変異針葉形質は既知のCr-54の外向鉤形針葉形質の遺伝子と同じ遺伝子による発現と認定した。Cr-40、Cr-44及びCr-48のF₁正常個体を用いた交配では自家受粉、検定交配、兄妹交配を行った。自家受粉、検定交配からは変異苗の出現は認められなかった。兄妹交配では交配組み合わせによって変異苗が出現する家系と出現しない家系があった。変異苗が出現した家系では、変異苗と正常苗が1：3の割合で分離した。このことからCr-40、Cr-44及びCr-48のそれぞれの変異形質の発現は、二対の非対立の優性遺伝子が、互いに作用を補足し合う補足遺伝子によるものと認定した。

目 次

1 はじめに	60
2 材料と方法	60
2.1 供試個体	60
2.2 形質及び個体の表示	61
2.3 交配組み合わせと形質の調査	61
3 結果と考察	61
3.1 変異型親の交配と交配一代目家系における形質の分離	61
3.2 交配一代目正常型個体を交配親にした二代目家系における形質の分離	72
3.2.1 Cr-36型変異針葉形質の遺伝子と既知の外向鉤形針葉遺伝子との対立性検定	72
3.2.2 Cr-40型、Cr-44型及びCr-48型の変異針葉形質のF ₂ 家系における分離	72
(1) 補足遺伝子の確認	72
(2) Cr-40に由来するF ₁ 正常型個体の遺伝子型	76
(3) Cr-44に由来するF ₁ 正常型個体の遺伝子型	76
(4) Cr-48に由来するF ₁ 正常型個体の遺伝子型	77

謝 辞	79
引用文献	79
Summary	81

1 はじめに

スギ針葉の外部形態が、在来サシキ品種、精英樹クローンあるいは地域集団などによって特徴的な違いのあることが多くの研究者によって報告されている（林，1923；山内，1931；相馬，1936；佐多，1941；村井，1947；石崎，1965；武藤，1973，1975）。しかし，それら針葉形態の遺伝様式の解明例は少なく，ヨレスギ（実森，1971；大庭ら，1974），外向鉤形針葉（菊池，1977，1981a, b, c），幼形葉（菊池，1997）などについて遺伝様式が明らかにされているにすぎない。このように幼齢時から発現し，明確に識別できる形質について遺伝様式を明らかにすることは，育種の基礎研究として重要な意味を持っている。

筆者は，林木の諸形質の遺伝を研究するために，スギの表現形質に特徴を持った個体またはクローンの収集を行い，交配実験を行ってきた。本報では，収集したスギの交配による後代苗の肉眼観察により，識別可能な針葉の形態変異形質について，遺伝様式を推定したので報告をする。

2 材料と方法

2.1 供試個体

実験に用いた親木はすべてクローン化した。Table 1 に供試した親クローンの原産地，針葉の形態的特徴，由来の概略を示した。

遺伝分析に供した4種の変異型個体及びその後代家系の変異型稚苗の変異形態の特徴は次のとおりである。

Cr-36の変異形質は針葉の先端が着生軸に対して外側に特異的に鋭く曲がり，針葉が短い（Photo 1）。針葉の正常な稚苗の茎頂は，初生葉に包み込まれているが変異型稚苗では初生葉の先端が外曲するため，茎頂の中心部が裸出しているようにみえる。この形態変異は初生葉で発現して本葉に持続される（Photo 2）。また，このCr-36の針葉形態の変異は既報のCr-54にみられた外向鉤形針葉（菊池，1977，1981a, b, c）の形態に類似している。

Cr-40の変異形質は針葉が太く短く，外向鉤形針葉に類似する（Photo 3）。変異型稚苗は初生葉の展開時から識別できる。稚苗は，初生葉の先端が外側に鋭く曲がるため，茎頂の中心部が覗けるような形状を呈する（Photo 4）。

Cr-44の変異形質は針葉が太く，先端は急激に細くなる。葉の着生は疎になる。頂芽の針葉の先端は外側に向いている（Photo 5）。変異型稚苗では最初に出る3枚の初生葉が極端に短い。その後を生ずる初生葉は，先端が外側に鋭く曲がり，太く，短い（Photo 6）。頂芽の形状はCr-40に類似する。

Cr-48の変異形質は針葉が春の伸長部は細長く，秋の伸長部は細小針葉と季節によって異なる。枝は

細く、樹皮は薄い（Photo 7）。変異型稚苗では、最初に出る3枚の初生葉が極端に短く、外へ反り曲がる（Photo 8）。その後、初生葉は順次展開するが、さらに、極端に反り曲がり、茎頂が露出したような形状を呈する（Photo 9）。

供試した正常型針葉個体は、精英樹を含む収集個体、4種の変異型個体由来のF₁正常型針葉個体及び標識遺伝子保有個体である。

なお、変異型親との交配に用いた正常型親（Table 1 の*印）は、自家受粉及び他の正常型親との他家受粉で変異苗を分離しないことが別の交配実験で確認されている（菊池, 1977, 1978, 1980, 1981a, b, c, 1985, 1992）。

2.2 形質及び個体の表示

この報告における針葉変異形質の表示は、一般的に述べるときは単に「針葉変異」または「変異型」と呼び、個々の形質について述べる時には交配親の番号を付けた変異型で呼ぶことにした。すなわち、Cr-36 型変異、Cr-40型変異、Cr-44型変異、Cr-48型変異とした。その対立形質とした普通の針葉形質をすべて正常型とした。交配家系での針葉変異を示す個体を「変異苗」、正常な針葉をもった個体を「正常苗」と記すことにした。また、交配家系の個体については家系番号で記した。

本報における各変異形質の遺伝子記号は、単性雑種であればAa、両性雑種であればAaBb、抑制遺伝子についてはIと記した。

2.3 交配組み合わせと形質の調査

交配は1972年から1983年にかけて旧林業試験場及び森林総合研究所構内（東京・目黒並びに茨城・荻崎）、狭間苗畑（東京・八王子）、千代田試験地（茨城・千代田）で実施した。

交配の組み合わせは、変異型親を用いた交配では自家受粉及び変異型親と正常型親との正逆交配を行った。変異型親由来のF₁家系を用いた交配では、正常型個体を用いた自家受粉、兄妹交配、及び正常型親との戻し交配を行った。Cr-36 のF₁正常型個体の交配では既知のCr-54に由来する補足遺伝子を持った標識遺伝子保有個体との交配を行い、遺伝子の対立性検定を行った。

花粉の採取、人工交配及び交配種子の調整などは従来の方法（菊池, 1977, 1978）によった。

採種した精選種子は、翌年春にまきつけ箱に播種した。育苗はガラス室・ファイロンハウス及び苗畑で行った。交配家系の正常苗と変異苗の判定は、発芽時から翌年の9月まで、成長期間中の常時観察によった。

3 結果と考察

3.1 変異型親の交配と交配一代目家系における形質の分離

4種の変異型親の自家受粉及びそれぞれの変異型親と正常型親との他家受粉の結果をTable 2, 3に示す。すべての交配家系から正常苗に混じってそれぞれの親の形質を持った変異苗が出現した。すでに述べたとおり、ここで用いた正常型親の自家受粉及び他の正常型との他家受粉家系からは、この実験で取り上げている形質を持った変異苗の出現は認められていない。

Table 1. 供試材料
Materials for the test

番号 Index No.	表現型の表示 Name of needle type	原産地 Selected site	形質または既知の遺伝子型 Phenotypic characters or genotype	収集者及び由来 Collector and source	関連文献 Literature
Cr-36	Cr-36型変異針葉 Variant Cr-36	秋田県本荘市 秋田営林局本荘営林署 Akita Pref	外向鉤形針葉 Outward-hooked needle	鳥取県日野郡日南町の民営苗畑（入沢林業）の育成苗から 採出した原苗を1966年に入手 Private nursery, Tottori Pref.	
Cr-40	Cr-40型変異針葉 Variant Cr-40	静岡県内 Shizuoka Pref	外向鉤形針葉に類似、針葉は太く、短い Similar to outward-hooked type, thick and short needle	静岡県林業試験場 Shizuoka Pref. For. Exp. Sta.,	
Cr-44	Cr-44型変異針葉 Variant Cr-44	静岡県内 Shizuoka Pref.	針葉の先端が僅かに外向きに曲る、巨人針葉、疎 Slightly outward-hooked, gigas and sparse needle	静岡県林業試験場 Shizuoka Pref. For. Exp. Sta.,	
Cr-48	Cr-48型変異針葉 Variant Cr-48	静岡県内 Shizuoka Pref.	春季伸長部が細長葉、秋季伸長部は細短葉、 枝は細い Thin and long needle for spring shoot, thin and short needle for lannas shoot	静岡県林業試験場 Shizuoka Pref. For. Exp. Sta.,	
Cr-54	外向鉤形針葉 Outward-hooked	静岡県内 Shizuoka Pref.	補足遺伝子・外向鉤形針葉遺伝子, AaBb Genotype for complementary genes of outward-hooked needle, AaBb	静岡県林業試験場 Shizuoka Pref. For. Exp. Sta.,	菊池ら(1977, 1981 a,b,c)
Cr-18	ヨレ針葉 Twisted	静岡県沼津市三明寺 沼津営林署三明寺苗畑産 Shizuoka Pref.	捩れ針葉 Twisted needle 補足遺伝子・外向鉤形針葉遺伝子, aabb Genotype for complementary genes of outward-hooked needle, aabb ヨレ遺伝子をヘテロ接合体で保有, Tt Genotype for twisted needle gene, Tt	林業試験場（目黒）、実生個体 For. & For. Prod. Res. Inst.	菊池 (1981b)
Cr-43	正常型針葉 Normal	静岡県内 Shizuoka Pref	補足遺伝子・外向鉤形針葉遺伝子, aabb Genotype for complementary genes of outward-hooked needle, aabb	静岡県林業試験場 Shizuoka Pref. For. Exp. Sta.,	菊池ら(1977, 1980, 1981a,c)

Table 1. (つづき) (Continued)

番号 Index No.	表現型の表示 Name of needle type	原産地 Selected site	形質または既知の遺伝子型 Phenotypic characters or genotype	収集者及び由来 Collector and source	関連文献 Literature
G-317	正常型針葉 Normal	東京都八王子市 林業試験場供間苗畑 For. & For. Prod. Res. Inst.	補足遺伝子・外向鉤形針葉遺伝子, aabb Genotype for complementary genes of outward-hooked needle, aabb	ミドリスギの遺伝実験に用いた個体 For. & For. Prod. Res. Inst.	福原(1963) 菊池(1978, 1980,1992)
G-323	正常型針葉 Normal	東京都八王子市 林業試験場供間苗畑 For. & For. Prod. Res. Inst.	補足遺伝子・外向鉤形針葉遺伝子, aabb Genotype for complementary genes of outward-hooked needle, aabb	ミドリスギの遺伝実験に用いた家系の後代個体 For. & For. Prod. Res. Inst.	千葉(1953) 菊池(1980, 1981a,c)
72-55-4	正常型針葉 Normal	茨城県稲敷郡基崎町 森林総合研究所苗畑 For. & For. Prod. Res. Inst.	補足遺伝子・外向鉤形針葉遺伝子, Aabb Genotype for complementary genes of outward-hooked needle, Aabb	森林総合研究所で交配により作出した標識遺伝子保有個体 For. & For. Prod. Res. Inst. Tester plant with one of two dominant complementary genes in Cr-54(AaBb)	菊池ら(1981c)
72-55-1	正常型針葉 Normal	茨城県稲敷郡基崎町 森林総合研究所苗畑 For. & For. Prod. Res. Inst.	補足遺伝子・外向鉤形針葉遺伝子, aaBb Genotype for complementary genes of outward-hooked needle, aaBb	森林総合研究所で交配により作出した標識遺伝子保有個体 For. & For. Prod. Res. Inst. Tester plant with one of two dominant complementary genes in Cr-54(AaBb)	菊池ら(1981c)
72-22-11	正常型針葉 Normal	茨城県稲敷郡基崎町 森林総合研究所苗畑 For. & For. Prod. Res. Inst.	補足遺伝子・外向鉤形針葉遺伝子, Aabb Genotype for complementary genes of outward-hooked needle, Aabb	森林総合研究所で交配により作出した標識遺伝子保有個体 For. & For. Prod. Res. Inst. Tester plant with one of two dominant complementary genes in Cr-54(AaBb)	菊池ら(1981c)
72-22-34	正常型針葉 Normal	茨城県稲敷郡基崎町 森林総合研究所苗畑 For. & For. Prod. Res. Inst.	補足遺伝子・外向鉤形針葉遺伝子, aabb Genotype for complementary genes of outward-hooked needle, aabb	森林総合研究所で交配により作出した標識遺伝子保有個体 For. & For. Prod. Res. Inst. Tester plant with one of two dominant complementary genes in Cr-54(AaBb)	菊池ら(1981c)

Table 1. (つづき) (Continued)

番号 Index No.	表現型の表示 Name of needle type	原産地 Selected site	形質または既知の遺伝子型 Phenotypic characters or genotype	収集者及び由来 Collector and source	関連文献 Literature
Cr- 1	正常型針葉 Normal	熊本県 Kumamoto Pref.	補足遺伝子・外向鉤形針葉遺伝子, aabb Genotype for complementary genes of outward-hooked needle, aabb	林木育種場センター九州育種場 Kyushu Region. Breed. Office, National For. Tree Breed. Cent.,	菊池(1981a)
Cr- 4	正常型針葉 Normal	熊本県 Kumamoto Pref.		林木育種場センター九州育種場 Kyushu Region. Breed. Office, National For. Tree Breed. Cent.,	
Cr- 6	正常型針葉 Normal	熊本県 Kumamoto Pref.		林木育種場センター九州育種場 Kyushu Region. Breed. Office, National For. Tree Breed. Cent.,	
Cr- 8*	正常型針葉 Normal	佐賀県 Saga Pref.	補足遺伝子・外向鉤形針葉遺伝子, aabb Genotype for complementary genes of outward-hooked needle, aabb	林木育種場センター九州育種場 精英樹 県佐賀 3 Kyushu Region. Breed. Office, National For. Tree Breed. Cent., Plus-tree (Saga 3)	菊池(1977 1981a, 1985)
Cr- 10*	正常型針葉 Normal	大分県 Oita Pref.	補足遺伝子・外向鉤形針葉遺伝子, aabb Genotype for complementary genes of outward-hooked needle, aabb	林木育種場センター九州育種場 精英樹 県玖珠 12 Kyushu Region. Breed. Office, National For. Tree Breed. Cent., Plus-tree (Kusu 12)	菊池(1977)
Cr- 13*	正常型針葉 Normal	大分県 Oita Pref.	補足遺伝子・外向鉤形針葉遺伝子, aabb Genotype for complementary genes of outward-hooked needle, aabb	林木育種場センター九州育種場 精英樹 竹田署 4 Kyushu Region. Breed. Office, National For. Tree Breed. Cent., Plus-tree (Takeda-syo 4)	菊池(1977)

Table 1. (つづき) (Continued)

番号 Index No.	表現型の表示 Name of needle type	原産地 Selected site	形質または既知の遺伝子型 Phenotypic characters or genotype	収業者及び由来 Collector and source	関連文献 Literature
Gr. 59*	正常型針葉 Normal	茨城県 Ibaraki Pref.	補足遺伝子・外向鉤形針葉遺伝子, aabb Genotype for complementary genes of outward-hooked needle, aabb	林木育種センター 精英樹 県稲敷 2 National For. Tree Breed. Cent., Takahagi, Plus-tree (Inashiki 2)	菊池(1977, 1980, 1981a,c)
Gr. 15*	正常型針葉 Normal	宮崎県 Miyazaki Pref.		林木育種センター九州育種場 精英樹 鉢肥署 1 Kyushu Region. Breed. Office, National For. Tree Breed. Cent., Plus-tree (Obi-syo 1)	菊池(1985)
Gr. 95*	正常型針葉 Normal	埼玉県 Saitama Pref.	補足遺伝子・外向鉤形針葉遺伝子, aabb Genotype for complementary genes of outward-hooked needle, aabb	埼玉県林業試験場 精英樹 県秩父 3 Saitama Pref. For. Exp. Sta. Plus-tree (Chichibu 3)	菊池(1981a, 1985)
Gr. 99*	正常型針葉 Normal	埼玉県 Saitama Pref.	補足遺伝子・外向鉤形針葉遺伝子, aabb Genotype for complementary genes of outward-hooked needle, aabb	埼玉県林業試験場 精英樹 県西川 2 Saitama Pref. For. Exp. Sta. Plus-tree (Nishikawa 12)	菊池(1977, 1981a,c)
Gr. 321	正常型針葉 Normal	東京都八王子市 林業試験場狭間苗畑 For. & For. Prod. Res. Inst.		ミドリスギの遺伝実験に用いた家系の後代個体 For. & For. Prod. Res. Inst.	千葉(1953) 菊池(1986 1992)
Gr. 322	正常型針葉 Normal	東京都八王子市 林業試験場狭間苗畑 For. & For. Prod. Res. Inst.	補足遺伝子・外向鉤形針葉遺伝子, aabb Genotype for complementary genes of outward-hooked needle, aabb	ミドリスギの遺伝実験に用いた個体 For. & For. Prod. Res. Inst.	福原(1963) 菊池(1978, 1980, 1992)

*: これらの正常型親については、自殖及び他の正常型との他殖で変異苗を分離しないことが確認されている
 These normal parent plants never segregated any variant seedlings in their progenies after selfing and crossing with other normal plants.



Photo 1. Cr-36 の一次枝当年伸長部における外向
鉤形針葉 (1979年 7 月25日撮影)

Outward-hooked needles in current shoots of primary
branches of Cr-36. (Photo, Jul. 25. 1979)

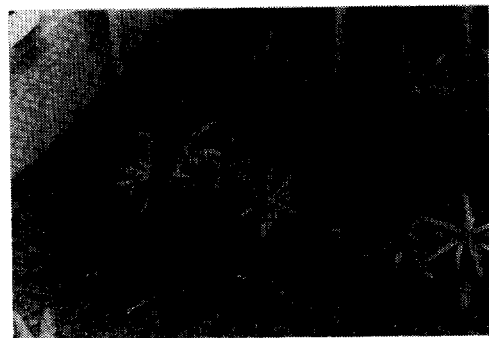


Photo 2. Cr-36 に由来する交配家系の初生葉展開
時における外向鉤形針葉苗と正常苗
(1981年 9 月24日撮影)

Outward-hooked needle and normal seedlings at the
stage of primary leaf development in a crossed family
from Cr-36 (Photo, Sep. 24. 1981)

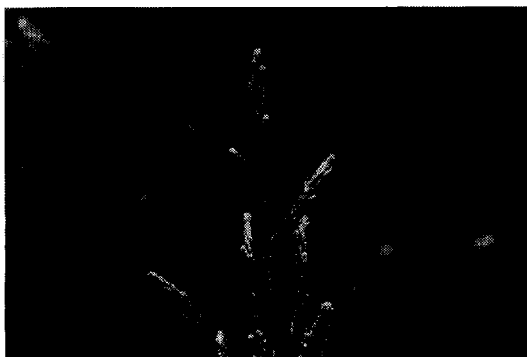


Photo 3. Cr-40 の一次枝当年伸長部における針葉
(1979年 8 月24日撮影)

The needles in current shoots of primary branches of
Cr-40. (Photo, Aug. 24. 1979)

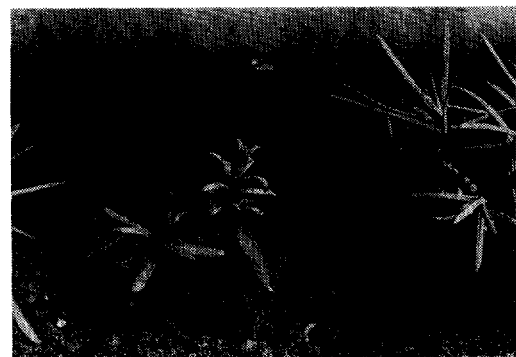


Photo 4. Cr-40 に由来する交配家系で分離した初
生葉展開時におけるCr-40 型変異苗と正
常苗 (1984年 7 月 4 日撮影)

The Cr-40 type needle and normal seedlings, which
were segregated in a sib-cross family from Cr-40,
at the stage of primary leaf development.

(Photo, Jul. 4. 1984)



Photo 5. Cr-44 の一次枝当年伸長部と頂芽における針葉
(1979年8月24日撮影)
The needles in the top of current shoots of primary branches of Cr-44.
(Photo, Aug. 24. 1979)



Photo 6. Cr-44 と F_1 正常型個体の検定交配家系で分離した初生葉展開時におけるCr-44型変異苗と正常苗 (1984年7月4日撮影)
The Cr-40 type needle and normal seedlings, which were segregated in a test-cross family from Cr-44, at the stage of primary leaf development.
(Photo, Jul. 4. 1984)



Photo 7. Cr-48 の一次枝春季伸長部における針葉
(1979年8月24日撮影)
The needles in current shoots of primary branches of Cr-48.
(Photo, Aug. 24. 1979)



Photo 8. Cr-48 に由来する交配家系に生じた最初の初生葉三枚が著しく短く、外側に反り曲がるCr-48 型変異苗と正常苗
(1984年7月4日撮影)
The Cr-48 type needle and normal seedlings at the stage of the first three primary leaf development in a crossed family from Cr-48
(Photo, Jul. 4. 1984)



Photo 9 . Cr-48 に由来する交配家系で観察された
初生葉の展開が奇異なCr-48型変異苗と
正常苗 (1984年7月4日撮影)

The Cr-48 type needle and normal seedlings segregated
in a crossed family from Cr-48. The variants were
characterized by extremely outward-hooked primary
leaves. (Photo, Jul. 4. 1984)

この事象から、これらの変異型形質はいずれも優性の主働遺伝子の支配を受け、変異型親の遺伝子型はヘテロ接合型であると考えた。

この変異形質が一つの遺伝子座の遺伝子で発現するものであれば、自家受粉及び他家受粉の家系で形質の分離が生じたことから変異型親の遺伝子型はヘテロ接合型Aaであり、また、正常型親の遺伝子型は劣性ホモ接合型aaである。このような仮説のもとで変異型親の交配家系で生じる変異苗と正常苗の分離の割合は、自家受粉で3 : 1、他家受粉で1 : 1になるはずである。しかし、実験の結果はTable 2、3のとおり変異型親の自家受粉及び他家受粉とも前述のとおり期待分離比に適合する家系は少なかった。このことから、4種の変異型親のそれぞれが当該変異形質に関して単性雑種であるとする仮説は棄却される。

単性雑種の仮説を棄却したことから遺伝子座を異にした二つの優性遺伝子による遺伝子間の働き合いの遺伝様式を模索した。二つの遺伝子座の対立遺伝子が一つの形質の発現に関与し、変異型と正常型の2型に分離する遺伝様式としては、重複遺伝子、抑制遺伝子及び補足遺伝子が考えられる。

① 重複遺伝子：染色体を異にした二対の対立遺伝子が同じ表現型を示す場合である。変異型親の自家受粉における遺伝子型の交配組み合わせはAaBb×AaBbとなり、その家系における変異苗と正常苗の分離の割合は、AまたはBのどちらかがあれば変異苗となるので、15 : 1になる。変異型親の正常型親との他家受粉ではAaBb×aabbが想定され、その変異苗と正常苗の分離の割合は3 : 1になる。この実験における変異苗と正常苗の分離の割合は後述のように変異型親の自家受粉では9 : 7、変異型親と正常型親との交配組み合わせでは1 : 3の分離比の適合性が高かった。このように重複遺伝子を想定した遺伝様式では、F₁家系の実際の分離比と期待分離比が一致しない。故に重複遺伝子による遺伝は否定される。

② 抑制遺伝子：ある優性遺伝子Aの発現を特異的に抑える第二の遺伝子Iが存在するときである。本実験で用いた変異型親は、変異遺伝子Aを保有しているが、Aの発現を抑える抑制遺伝子Iは保有していないことになる。さらに、この親の自家受粉及び正常型親との他家受粉で形質の分離が生じたことから、変異型親の遺伝子型は、ヘテロ接合体Aa_{ii}が想定される。一方、正常型親の自家受粉から変異苗の出現は認められなかった。これらの事象は、正常型親には抑制遺伝子に支配された変異型遺伝子が存在しておらず、Iのホモ接合体も存在しないことを示している。故に、正常型親の遺伝子型はaa_{li}またはaa_{ii}が想定される。変異型親の自家受粉における交配組み合わせはAa_{ii}×Aa_{ii}となり、その後代家系における変異苗と正常苗の期待分離比は3：1となるが、Table 2に示すとおり、実験値の3：1への適合はよくない。変異型親と正常型親との他家受粉では遺伝子型の交配組み合わせはAa_{ii}×aa_{li}またはAa_{ii}×aa_{ii}が想定され、その後代家系における変異苗と正常苗の期待分離比は1：3または1：1となる。しかし、Table 3に示すように、実験値の分離は1：3への適合はよいが、1：1の可能性は考えにくい。仮に、変異型親と正常型親の遺伝子型をAa_{ii}及びaa_{li}とするならば、両者の交配によるF₁家系中の正常苗の3分の1は、遺伝子型がAa_{li}であり、この自家受粉家系には遺伝子型がA-iiの変異苗が分離するはずである。しかし、Table 6, 8, 10に示すようにF₁正常型個体から任意に29個体を選び、自

Table 2. 変異型親（Cr-36, Cr-44, Cr-48）の自家受粉における変異苗と正常苗の分離及び単一または複数の遺伝子が関与したときの期待分離比とその適合

Segregation of variant and normal seedlings after selfing of Cr-36, Cr-44 and Cr-48.

家系番号 Family No.	交配組み合わせ Cross combination		交配年 Year of crossing	観 察 数 Number of seedlings examined			期待分離比とその適合 Expected segregation ratio and fitness			
	雌親 Female	花粉親 Male		計 Total	変異型 Variant	正常型 Normal	単性雑種 Monohybrid 3 : 1 ¹⁾		両性雑種 Dihybrid 9 : 7 ²⁾	
							χ^2	P	χ^2	P
79- 5	Cr- 36	Self	1979	4	2	2	1.333	NS	0.063	NS
80- 7	Cr- 36	Self	1980	41	24	17	5.927	*	0.087	NS
76-46	Cr- 44	Self	1976	27	15	12	5.444	*	0.005	NS
83- 8	Cr- 44	Self	1983	16	9	7	3.000	NS	0.000	NS
74-99	Cr- 48	Self	1974	20	8	12	13.067	**	2.146	NS
75-33	Cr- 48	Self	1975	185	42	143	269.854	**	84.603	**
76-50	Cr- 48	Self	1976	38	20	18	10.140	**	0.202	NS
78- 1	Cr- 48	Self	1978	10	6	4	1.200	NS	0.057	NS

** : 危険率1%で有意, Significant at 1% level

* : 危険率5%で有意, Significant at 5% level

遺伝子型の想定 Segregation ratio

1) 単性雑種の自家受粉を想定したときの遺伝子型の組み合わせ Aa×Aa

3 : 1 : Expected ratio after selfing of Aa×Aa

2) 両性雑種の自家受粉を想定したときの遺伝子型の組み合わせ AaBb×AaBb

9 : 7 : Expected ratio after selfing of AaBb×AaBb (A and B: complementary genes)

Table 3. 変異型親 (Cr-36, Cr-40, Cr-44, Cr-48) と正常型親の正逆交配における変異苗と正常苗の分離及び単一または複数の遺伝子が関与したときの期待分離比とその適合

Segregation of variant and normal seedlings after reciprocal crosses between needle type variants, (Cr-36, Cr-40, Cr-44, Cr-48) and normal parents.

家系番号 Family No.	交配組み合わせ Cross combination		交配年 Year of crossing	観 察 数 Number of seedlings examined			期待分離比とその適合 Expected segregation ratio and fitness			
	雌親 Female	花粉親 Male		計 Total	変異型 Variant	正常型 Normal	単性雑種 Monohybrid 1 : 1 ¹⁾		両性雑種 Dihybrid 1 : 3 ²⁾	
							χ^2	p	χ^2	p
75- 56	Cr- 95	× Cr- 36	1975	15	5	10	1.667	NS	0.556	NS
75-137	Cr- 6	× Cr- 36	1975	42	10	32	11.524	**	0.032	NS
75-186	Cr- 15	× Cr- 36	1975	67	14	53	22.701	**	0.602	NS
76- 2	Cr- 1	× Cr- 36	1976	22	5	17	6.545	*	0.061	NS
76- 40	Cr- 43	× Cr- 36	1976	118	42	76	9.797	**	7.062	**
77- 22	Cr- 36	× Cr-321	1977	18	4	14	5.556	*	0.074	NS
80- 8	Cr- 36	× Cr- 43	1980	8	2	6	2.000	NS	0.000	NS
80- 9	Cr- 36	× Cr-322	1980	12	2	10	5.333	*	0.444	NS
80- 22	Cr- 59	× Cr- 36	1980	79	17	62	25.633	**	0.511	NS
76- 33	Cr- 40	× Cr- 4	1976	19	6	13	2.579	NS	0.439	NS
76- 36	Cr- 40	× Cr-317	1976	82	15	67	32.976	**	1.967	NS
80- 10	Cr- 40	× Cr- 43	1980	9	3	6	1.000	NS	0.333	NS
74- 98	Cr- 44	× Cr- 59	1974	110	32	78	19.236	**	0.982	NS
75- 25	Cr- 44	× Cr- 8	1975	17	6	11	1.471	NS	0.961	NS
75- 32	Cr- 44	× Cr-322	1975	14	3	11	4.571	*	0.095	NS
76- 47	Cr- 44	× Cr- 43	1976	54	12	42	16.667	**	0.222	NS
76- 49	Cr- 44	× Cr-317	1976	26	6	20	7.538	**	0.051	NS
80- 18	Cr- 44	× Cr- 43	1980	26	8	18	3.846	*	0.462	NS
83- 9	Cr- 44	× Cr-323	1983	35	8	27	10.314	**	0.086	NS
74- 12	Cr- 10	× Cr- 48	1974	18	6	12	2.000	NS	0.667	NS
74- 26	Cr- 13	× Cr- 48	1974	25	4	21	11.560	**	1.080	NS
74-107	Cr- 59	× Cr- 48	1974	53	5	48	34.887	**	6.849	**
74-173	Cr- 99	× Cr- 48	1974	82	14	68	35.561	**	2.748	NS
75- 21	Cr- 43	× Cr- 48	1975	69	17	52	17.754	**	0.004	NS
76- 3	Cr- 1	× Cr- 48	1976	63	8	55	35.063	**	5.085	*
76- 7	Cr- 4	× Cr- 48	1976	171	32	139	66.952	**	3.604	NS
76- 14	Cr- 8	× Cr- 48	1976	58	10	48	24.897	**	1.862	NS
76- 55	Cr- 48	× Cr-317	1976	43	7	36	19.558	**	1.744	NS
77- 56	Cr- 59	× Cr- 48	1977	44	6	38	23.272	**	3.030	NS

** : 危険率 1% で有意, Significant at 1% level

* : 危険率 5% で有意, Significant at 5% level

1) 1 : 1 単性雑種の他家受粉を想定したときの遺伝子型の組み合わせ Aa × aa

Expected ratio after crosses of Aa × aa

2) 1 : 3 両性雑種の他家受粉を想定したときの遺伝子型の組み合わせ AaBb × aabb

Expected ratio after crosses of AaBb × aabb (A and B : complementary genes)

家受粉を行ったが、変異苗を分離する個体は全くなかった。以上のことから、本実験における針葉形質の発現に抑制遺伝子が関与するという可能性は否定される。

③ 補足遺伝子：非対立の二つの優性遺伝子が働き合って一つの表現型が発現する現象である。この事例として、林木ではすでにスギの外向鉤形針葉の形質発現が補足遺伝子によることが明らかにされている（菊池, 1981a, c）。このことからCr-36, Cr-40, Cr-44 及びCr-48の各変異形質が、それぞれ補足遺伝子によって発現しているのではないかと考えた。4種の変異型親（Cr-36, Cr-40, Cr-44, Cr-48）の自家受粉及び正常型親との他家受粉の家系で変異苗と正常苗が分離したことは前述のとおりである。また、変異苗と正常苗の分離比についても、自家受粉での3 : 1, 他家受粉での1 : 1への適合がよくないことはすでに検討した。このことから変異型親の遺伝子型は、二重ホモ接合体AABBまたは一方がヘテロ接合体AABb（またはAaBB）である可能性が棄却され、二重ヘテロ接合体のAaBbが想定された。すなわち、4種の変異型親（Cr-36, Cr-40, Cr-44, Cr-48）の遺伝子型を二重ヘテロ接合体AaBbとし、正常型親の遺伝子型を二重劣性ホモ接合体aabbと想定した時に、変異型親の自家受粉における組み合わせはAaBb×AaBbとなり、その後代家系苗に生じる遺伝子型はA-B-, A-bb, aaB-, aabbの4通りとなる。その変異苗と正常苗の期待分離比は9 : 7になる（Fig. 1）。変異型親と正常型親との他家受粉での遺伝子型の交配組み合わせはAaBb×aabbとなり、F₁家系苗に生じる遺伝子型はAaBb, Aabb, aaBb, aabbの4通りで、その変異苗と正常苗の期待分離比は1 : 3となる。このように想定すると多くの家系の実験値と期待分離比が一致する（Table 2, 3）。このことから補足遺伝子による遺伝様式を考えた。

配偶子 Gamete	AB	Ab	aB	ab
AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb
aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb

遺伝子型 Genotype	A-B-	A-bb	aaB-	aabb			
遺伝子型の分離比 Segregation ratio of genotypes	9	:	3	:	3	:	1
表現型 Phenotype	変異苗 Variant		正常苗 Normal				
表現型の分離比 Segregation ratio of phenotypes	9	:	7				

Fig. 1 変異親の遺伝子型を二重ヘテロ接合体（AaBb）とし、2遺伝子が関与する補足遺伝子を想定した場合の自家受粉家系に出現する遺伝子型と表現型の分離

Segregation of genotypes and phenotypes after selfing of a doubly heterozygous variant (AaBb), under a supposed scheme of inheritance of two complementary genes.

3.2 交配一代目正常型個体を交配親にした二代目家系における形質の分離

前項により、重複遺伝子及び抑制遺伝子が関与する可能性を否定し、補足遺伝子を想定した論議を進めることにした。変異型親の遺伝子型を二重ヘテロ接合体AaBbと想定し、4種の変異型親に由来するF₁家系の正常型個体を用いて交配を行った。このときのF₁家系の正常型個体の遺伝子型はAabb, aaBb, aabbの3種類である。

3.2.1 Cr-36型変異針葉形質の遺伝子と既知の外向鉤形針葉遺伝子との対立性検定

Cr-36型変異針葉形質は既報（菊池ら, 1981a, b, c）のCr-54の外向鉤形針葉形質に類似していることから、「Cr-36型変異針葉変異形質はCr-54の外向鉤形針葉形質と同一の補足遺伝子AaBbに支配されている。Cr-54に由来する外向鉤形針葉遺伝子AまたはBのどちらか一方の遺伝子を持った標識遺伝子保有個体と、Cr-36に由来するF₁家系（Cr-43×Cr-36）の正常型個体との交配において、一部の家系から変異苗と正常苗が出現する。その期待分離比は1:3となる」との仮説をたて、遺伝子の対立性検定を行った。

交配には、Cr-54に由来する外向鉤形針葉遺伝子の二つの優性遺伝子のうちの片方の優性遺伝子をヘテロ接合体で保有する標識遺伝子保有個体72-22-11, 72-55-4, 72-22-34, 72-55-1を花粉親に用いた。72-22-11, 72-55-4の遺伝子型はAabbであり、72-22-34, 72-55-1はaaBbである。Cr-36に由来するF₁正常型個体の遺伝子型はすでに述べたとおりAabb, aaBb, aabbの3種類である。標識遺伝子保有個体の遺伝子型がAabbのとき、F₁正常個体との交配で生じる遺伝子型組み合わせはAAbb, Aabb, aaBb, aabb, AaBbの5種類である。また、標識遺伝子保有個体の遺伝子型がaaBbのときは、同様にAaBb, Aabb, aaBB, aaBb, aabbの5種類である。これらの中から変異苗が出現する遺伝子型はAaBbのみである。交配の結果はTable 4に示すとおり変異苗が出現した家系と出現しない家系があった。ここで、F₁家系の正常型個体について遺伝子型の検討を加えた。花粉親に用いた標識遺伝子保有個体の遺伝子型を遺伝子型判定の基準にして推定を行うと、76-40-3の遺伝子型はAabbとなり、76-40-4, 76-40-6, 76-40-7, 76-40-8の遺伝子型はaaBbとなる。また、76-40-1, 76-40-2, 76-40-5の遺伝子型はaabbになる（Table 4）。AabbとaaBbの交配で変異苗AaBbが生じる確率は4分の1なので、変異苗と正常苗の期待分離比は1:3となる。結果はTable 5に示すとおり、変異苗が出現した家系の実験値の分離と期待分離比は一致した。

このことから、Cr-36型針葉変異形質は、Cr-54の外向鉤形針葉形質と同一の補足遺伝子に支配されていることが明らかになった。

3.2.2 Cr-40型、Cr-44型及びCr-48型の変異針葉形質のF₂家系における分離

(1) 補足遺伝子の確認

Cr-40, Cr-44及びCr-48に由来する各家系群ごとに、雌花及び雄花を着花したF₁正常型個体を無作為に選出して兄妹交配を行うとともに自家受粉並びに正常型親を花粉親とした戻し交配を行った。

ここでの遺伝様式に関する仮説は、「3変異型親の針葉形質は、いずれも二つの非対立の補足遺伝子の支配を受けている。各変異型親の遺伝子型は二重ヘテロ接合体AaBb、正常型親の遺伝子型は二重劣性ホモ接合体aabbである。この交配から生じるF₁正常型個体の遺伝子型はAabb, aaBb, aabbの3種類で、これらのF₁正常型個体間の兄妹交配から変異苗が出現する場合の遺伝子型はAaBbである。自家受

Table 4. 正常型親（Cr-43）と変異型親（Cr-36）との交配一代目正常個体と既知の外向鉤形針葉補足遺伝子保有個体との対立性検定及び遺伝子型の推定

Segregation and estimation of genotypes in the allelism test cross families derived from crosses of the testers with the known genes for outward-hooked needle and F₁ individuals after cross of normal parent (Cr-43) and variant needle type parent (Cr-36)

雌親 Female (F ₁)	遺伝子型 Genotype	花粉親（標識遺伝子保有個体） Male (Tester plants with the known complementary genes from Cr-54)							
		72-22-11 Aabb		72-55-4 Aabb		72-22-34 aaBb		72-55-1 aaBb	
		変異苗 Variant	正常苗 Normal	変異苗 Variant	正常苗 Normal	変異苗 Variant	正常苗 Normal	変異苗 Variant	正常苗 Normal
76-40-3	Aabb	0	10	-	-	6	9	-	-
76-40-4	aaBb	9	30	11	25	0	97	0	199
76-40-6	aaBb	21	96	51	176	0	160	0	150
76-40-7	aaBb	3	5	-	-	0	87	-	-
76-40-8	aaBb	37	95	44	122	0	104	0	165
76-40-1	aabb	0	21	0	94	0	180	0	119
76-40-2	aabb	0	29	-	-	0	4	0	54
76-40-5	aabb	0	96	0	33	0	138	0	239

Table 5. 正常型親（Cr-43）と変異型親（Cr-36）との交配家系一代目正常型個体と既知の外向鉤形針葉補足遺伝子保有個体（AabbまたはaaBb）との交配家系における外向鉤形苗と正常苗の分離とその適合

Segregation of outward-hooked and normal seedlings in families derived from crosses of testers with known genes for outward-hooked needle and normal F₁ plants raised from a cross of the variant (Cr-36) and normal plant (Cr-43).

家系番号 Family No.	交配組み合わせ Cross combination		交配年 Year of crossing	観察数 Number of seedlings examined			期待分離比 1 : 3 とその適合 ¹⁾ Expected segregation ratio and fitness	
	雌親 Female	花粉親（遺伝子型） Male (Genotype)		計 Total	変異型 Variant	正常型 Normal	χ^2	p
84-329	76-40-3 ×	72-22-34 (aaBb)	1976	15	6	9	1.800	NS
84-332	76-40-4 ×	72-22-11 (Aabb)	1976	39	9	30	0.077	NS
84-331	76-40-4 ×	72-55-4 (Aabb)	1976	36	11	25	0.593	NS
84-340	76-40-6 ×	72-22-11 (Aabb)	1976	117	21	96	3.103	NS
84-339	76-40-6 ×	72-55-4 (Aabb)	1976	227	51	176	0.777	NS
84-342	76-40-7 ×	72-22-11 (Aabb)	1976	8	3	5	0.667	NS
84-346	76-40-8 ×	72-22-11 (Aabb)	1976	132	37	95	0.646	NS
84-345	76-40-8 ×	72-55-4 (Aabb)	1976	166	44	122	0.201	NS

1) 補足遺伝子を想定。変異苗が生じる遺伝子型の組み合わせはAabbとaaBbの正逆交配。

1 : 3 : Expected ratio after crosses of Aabb × aaBb or aaBb × Aabb (A and B : complementary genes)

粉及び戻し交配からは正常苗のみで変異苗の出現はなく、兄妹交配において一部の家系から変異苗が発現する。このときの変異苗と正常苗の期待分離比は1:3である」とした。

交配の結果は、Table 6, 8, 10に示すとおり、Cr-40, Cr-44 及びCr-48 に由来する各家系群において、自家受粉及び戻し交配の家系からの変異苗の出現はなく、全てが正常苗であった。兄妹交配では変異苗を出現した家系と出現しない家系があった。変異苗の出現した家系における変異苗と正常苗の分離の割合は、Table 7, 9, 11に示すとおり1:3の期待分離比におおむね適合するものであった。Cr-48由来の系群については期待分離比に適合しないものがやや多かったが、正常型個体の兄妹交配から変異苗が出現するということは、補足遺伝子の存在を強く支持する現象である。このことからCr-40型、Cr-44型及びCr-48型の変異針葉形質は、二対の非対立優性遺伝子が互いに作用を補足し合う補足遺伝子によって発現するものと確認した。

Table 6. 変異型親 (Cr-40) と正常型親との交配一代目正常個体の中から任意に選んで行った兄妹交配・自家受粉 (Cr-317) の検定交配による次世代家系での形質の分離と補足遺伝子による遺伝子型の推定

Segregation of characters and supposed genotypes with complementary inheritance in sib-cross, selfing and test cross families derived from randomly selected F₁ plants from crosses of variant parent (Cr-40) and normal parents.

雌親		花 粉 親											
		Male											
Female	遺伝子型 (F ₁)	自家受粉 Self		76-36-1 Aabb		76-36-12 Aabb		76-36-2 aabb		76-36-9 aabb		Cr-317 aabb	
		変異苗	正常苗	変異苗	正常苗	変異苗	正常苗	変異苗	正常苗	変異苗	正常苗	変異苗	正常苗
		Variant	Normal	Variant	Normal	Variant	Normal	Variant	Normal	Variant	Normal	Variant	Normal
(Cr-40 × Cr-317)													
76-36-1	Aabb	-	-	-	-	0	6	0	13	0	65	-	-
76-36-12	Aabb	0	4	0	31	0	4	0	52	0	26	0	43
(Cr-40 × Cr-4)													
76-33-5	aaBb	0	6	7	20	10	23	0	42	0	69	0	64
(Cr-40 × Cr-317)													
76-36-4	aaBb	0	4	11	49	2	12	0	152	0	44	0	5
76-36-8	aaBb	-	-	2	7	-	-	-	-	-	-	-	-
(Cr-40 × Cr-317)													
76-36-2	aabb	0	96	0	72	0	39	0	96	0	112	0	38
76-36-9	aabb	0	18	0	56	0	32	0	74	0	18	0	50
(Cr-40 × Cr-4)													
76-33-1	----	-	-	0	59	0	15	0	97	0	170	0	80
76-33-2	----	-	-	0	70	0	45	0	111	0	50	-	-
76-33-3	----	-	-	0	56	-	-	0	42	0	98	0	101
76-33-6	----	0	1	0	21	0	6	0	40	0	23	0	69
(Cr-40 × Cr-317)													
76-36-3	----	0	17	0	67	0	56	0	63	0	72	0	39
76-36-5	----	-	-	0	15	0	10	0	29	0	17	-	-
76-36-6	----	0	8	0	31	0	37	0	56	0	45	0	44

----: 遺伝子型の確定ができなかったもの

These genotypes were not determined

Table 7. 変異型親（Cr-40）と正常型親の交配一代目正常型個体を用いた兄妹交配の家系に出現する変異苗と正常苗の分離並びに補足遺伝子を想定したときの遺伝子型の期待分離比とその適合
Segregation of variant and normal seedlings in sib-cross families derived from F_1 individuals after crossing of variant needle type parent (Cr-40) and normal parents, and tests of segregation ratio expected complementary gene inheritance.

家系番号	交配組み合わせ			交配年	観 察 数			期待分離比とその適合 ¹⁾	
	Cross combination				Number of seedlings examined			Expected segregation ratio and fitness	
	Family No.	雌親 Female	花粉親 (遺伝子型) Male (Genotype)		Year of crossing	計 Total	変異型 Variant	正常型 Normal	1 : 3
								χ^2	p
83-386	76-33-5	×	76-36- 1 (Aabb)	1983	27	7	20	0.012	NS
83-389	76-33-5	×	76-36-12 (Aabb)	1983	33	10	23	0.495	NS
83-413	76-36-4	×	76-36- 1 (Aabb)	1983	60	11	49	1.422	NS
83-416	76-36-4	×	76-36-12 (Aabb)	1983	14	2	12	0.857	NS
83-428	76-36-8	×	76-36- 1 (Aabb)	1983	9	2	7	0.037	NS

1) 1 : 3 : 補足遺伝子を想定。変異苗が生じる遺伝子型組み合わせはAabbとaaBbの正逆交配。
Expected ratio after crosses of Aabb × aaBb or aaBb × Aabb (A and B : complementary genes)

Table 8. 変異型親（Cr-44）と正常型親との交配一代目正常個体の中から任意に選んで行った兄妹交配・自家受粉及び正常型親（Cr-317）の検定交配による次世代家系での形質の分離と補足遺伝子による遺伝子型の推定
Segregation of characters and supposed genotypes with complementary inheritance in sib-cross, selfing and test cross families derived from randomly selected F_1 plants from crosses of variant parent (Cr-44) and normal parents.

雌 親		花 粉 親											
		Male											
Female (F ₁)	遺伝子型 Genotype	自家受粉 Self		76-47-2 Aabb		76-47-4 aabb		76-49-4 aabb		76-49-7 aabb		Cr-317 aabb	
		変異苗 Variant	正常苗 Normal	変異苗 Variant	正常苗 Normal	変異苗 Variant	正常苗 Normal	変異苗 Variant	正常苗 Normal	変異苗 Variant	正常苗 Normal	変異苗 Variant	正常苗 Normal
(Cr-44×Cr-43)													
76-47-2	Aabb	0	56	0	56	30	56	52	158	48	151	0	133
(Cr-44×Cr-43)													
76-47-3	aaBb	-	-	31	139	0	120	0	04	0	112	-	-
76-47-4	aaBb	0	43	37	98	0	43	0	133	0	130	-	-
(Cr-44×Cr-317)													
76-49-1	aaBb	0	17	15	67	0	71	0	82	0	102	0	48
76-49-4	aaBb	0	162	24	90	0	144	0	162	0	96	-	-
76-49-7	aaBb	0	66	17	68	0	60	0	49	0	66	0	61
(Cr-44×Cr-43)													
76-47-5	aabb	0	23	0	108	0	120	0	140	0	105	0	70
76-47-6	aabb	0	13	0	54	0	56	0	55	0	33	-	-
(Cr-44×Cr-317)													
76-49-6	aabb	0	22	0	88	0	66	0	144	0	87	0	85
(Cr-44×Cr-317)													
76-49-3	----	0	9	-	-	0	40	0	21	0	110	-	-

--- : 遺伝子型の確定ができなかったもの
This genotypes as not determined.

(2) Cr-40 に由来する F_1 正常型個体の遺伝子型

兄妹交で変異苗 (AaBb) を生じた F_1 正常型個体の中で、遺伝子型の判定基準個体を指定すれば、交配に関与した他の F_1 正常型個体の遺伝子型を確定することが可能である。

Cr-40 型変異針葉形質の家系 (Cr-40×Cr-4, Cr-40×Cr-317) では、花粉親とした76-36-1の遺伝子型を Aabb と定め、遺伝子型判定の基準個体とした。変異苗が出現すれば、雌親の遺伝子型は B 遺伝子をヘテロ接合体で保有することになるから、その遺伝子型は aaBb と認定される。正常苗のみの出現であれば、雌親の遺伝子型は花粉親と同一の Aabb か、あるいは劣性ホモ接合体 aabb である。このようにして aaBb 及び aabb の遺伝子型が確定される (Table 6)。判定の結果、各 F_1 正常型個体の遺伝子型は76-36-1 と76-36-12が Aabb, 76-33-5, 76-36-4, 76-36-8が aaBb, 76-36-2, 76-36-9 が aabb と確定された。残りの76-33-1, 76-33-2, 76-33-3, 76-33-6, 76-36-3, 76-36-5, 76-36-6の遺伝子型については確定することができなかった (Table 6)。

(3) Cr-44 に由来する F_1 正常型個体の遺伝子型

Cr-44型変異針葉形質の家系 (Cr-44×Cr-43, Cr-44×Cr-317) では、前述と同様の手法により、花粉親に用いた76-47-2の遺伝子型 Aabb と定め、遺伝子型判定の基準個体とし、 F_1 正常型個体の遺伝子型を想定した。その結果、他の F_1 正常型個体の遺伝子型は76-47-3, 76-47-4, 76-49-1, 76-49-4, 76-49-7が aaBb, 76-47-5, 76-47-6, 76-49-6, が aabb となった。76-49-3については、遺伝子型の確定はできなかった (Table 8)。

Table 9. 変異型親 (Cr-44) と正常型親の交配一代目正常型個体を用いた兄妹交配の家系に出現する変異苗と正常苗の分離並びに補足遺伝子を想定したときの遺伝子型の期待分離比とその適合
Segregation of variant and normal seedlings in sib-cross families derived from F_1 individuals after crossing of variant needle type parent (Cr-44) and normal parents, and tests of segregation ratio expected complementary gene inheritance.

家系番号 Family No.	交配組み合わせ Cross combination		交配年 Year of crossing	観 察 数 Number of seedlings examined			1 : 3 の期待分離比とその適合 ¹⁾ Expected segregation ratio and fitness	
	雌親 Female	花粉親 (遺伝子型) Male (Genotype)		計 Total	変異型 Variant	正常型 Normal	χ^2	P
83-445	76-47-2	× 76-47-4 (aaBb)	1983	86	30	56	4.481	*
83-446	76-47-2	× 76-49-4 (aaBb)	1983	210	52	158	0.006	NS
83-447	76-47-2	× 76-49-7 (aaBb)	1983	199	48	151	0.082	NS
83-449	76-47-3	× 76-47-2 (Aabb)	1983	170	31	139	4.149	*
83-454	76-47-4	× 76-47-2 (Aabb)	1983	135	37	98	0.417	NS
83-470	76-49-1	× 76-47-2 (Aabb)	1983	82	15	67	1.967	NS
83-481	76-49-4	× 76-47-2 (Aabb)	1983	114	24	90	0.947	NS
83-492	76-49-7	× 76-47-2 (Aabb)	1983	85	17	68	1.133	NS

* : 危険率 5 % で有意, Significant at 5 % level

1) 1 : 3 : 補足遺伝子を想定。変異苗が生じる遺伝子型の組み合わせは Aabb と aaBb の正逆交配。

Expected ratio after crosses of Aabb × aaBb or aaBb × Aabb (A and B : complementary genes)

(4) Cr-48 に由来する F_1 正常型個体の遺伝子型

Cr-48 型変異針葉形質の家系 (Cr-8×Cr-48, Cr-18×Cr-48, Cr-317×Cr-48) についても同様に、花粉親に用いた76-55-1の遺伝子型をAabbと定め、遺伝子型判定の基準個体とした。判定の結果、各 F_1 正常型個体の遺伝子型は76-14-1, 76-14-17, 76-55-1, 76-55-9, 76-26-8, 76-26-22, 76-26-23がAabb, 76-14-8, 76-14-13, 76-55-4, 76-55-6, 76-26-7 がaaBbとなり、76-55-2, 76-26-13の遺伝子型がaabbと確定された。76-14-10についてはAabbとの組み合わせがなく、遺伝子型の確定はできなかった (Table 10)。

Table 10. 変異型親 (Cr-48) と正常型親との交配一代目正常個体の中から任意に行った兄妹交配・自家受粉及び正常型親 (Cr-317) の検定交配による次世代家系での形質の分離と補足遺伝子による遺伝子型の推定

Segregation of characters and supposed genotypes with complementary gene inheritance in sib-cross, selfing and test cross families derived from randomly selected F_1 plants from crosses of variant parent (Cr-48) and normal parents.

雌親				花 粉 親											
				Male											
Female (F ₁)	遺伝子型 Genotype	自家受粉 Self		76-14-1 Aabb		76-55-1 Aabb		76-55-9 Aabb		76-14-8 aaBb		76-55-4 aaBb		Cr-317 aabb	
		変異苗 Variant	正常苗 Normal	変異苗 Variant	正常苗 Normal	変異苗 Variant	正常苗 Normal	変異苗 Variant	正常苗 Normal	変異苗 Variant	正常苗 Normal	変異苗 Variant	正常苗 Normal	変異苗 Variant	正常苗 Normal
(Cr-8×Cr-48)															
76-14-1	Aabb	0	129	0	129	0	64	0	26	8	49	18	70	-	-
76-14-17	Aabb	0	9	0	28	0	9	0	17	0	4	4	12	-	-
(Cr-317×Cr-48)															
76-55-1	Aabb	0	78	0	14	0	78	0	22	7	101	7	55	-	-
76-55-9	Aabb	0	8	0	88	0	8	0	8	10	38	4	59	0	5
(Cr-18×Cr-48)															
76-26-8	Aabb	0	6	0	8	-	-	-	-	11	62	4	25	-	-
76-26-22	Aabb	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	24	60	-	-
76-26-23	Aabb	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	18	47	-	-
(Cr-8×Cr-48)															
76-14-8	aaBb	0	73	22	88	21	90	11	68	0	73	0	51	-	-
76-14-13	aaBb	0	6	3	39	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
(Cr-317×Cr-48)															
76-55-4	aaBb	0	98	16	119	15	57	14	71	0	85	0	98	0	122
76-55-6	aaBb	0	42	-	-	6	29	6	36	-	-	0	21	0	32
(Cr-18×Cr-48)															
76-26-7	aaBb	0	13	9	38	9	35	10	39	0	30	0	31	-	-
(Cr-18×Cr-48)															
76-26-13	aabb	0	44	0	33	0	154	0	45	0	48	0	81	-	-
(Cr-317×Cr-48)															
76-55-2	aabb	0	35	0	161	0	93	0	28	0	116	0	71	0	22
(Cr-×Cr-48)															
76-14-10	----	0	45	-	-	-	-	-	-	0	45	-	-	-	-

----: 遺伝子型の確定ができなかったもの

This genotype as not determined.

Table 11. 変異型親 (Cr-48) と正常型親の交配一代目正常型個体を用いた兄妹交配の家系に出現する変異苗と正常苗の分離並びに補足遺伝子を想定したときの遺伝子型の期待分離比とその適合

Segregation of variant and normal seedlings in sib-cross families derived from F_1 individuals after crossing of variant needle type parent (Cr-48) and normal parents, and tests of segregation ratio expected complementary gene inheritance.

家系番号	交配組み合わせ		交配年	観 察 数			期待分離比とその適合		
	Cross combination			Number of seedlings examined			Expected segregation ratio and fitness		
	Family No.	雌親 Female		花粉親 (遺伝子型) Male (Genotype)	計 Total	変異型 Variant	正常型 Normal	1 : 3 ¹⁾ χ^2	P
83-240	76-14-1	×	76-14-8 (aaBb)	1983	57	8	49	3.655	NS
83-239	76-14-1	×	76-55-4 (aaBb)	1983	88	18	70	0.970	NS
83-280	76-14-17	×	76-55-4 (aaBb)	1983	16	4	12	0.000	NS
83-334	76-55-1	×	76-14-8 (aaBb)	1983	108	7	101	19.750	**
83-340	76-55-1	×	76-55-4 (aaBb)	1983	62	7	55	6.215	*
83-362	76-55-9	×	76-14-8 (aaBb)	1983	48	10	38	0.444	NS
83-364	76-55-9	×	76-55-4 (aaBb)	1983	63	4	59	11.688	**
83-303	76-26-8	×	76-14-8 (aaBb)	1983	73	11	62	3.840	NS
83-305	76-26-8	×	76-55-4 (aaBb)	1983	29	4	25	1.942	NS
83-327	76-26-22	×	76-55-4 (aaBb)	1983	84	24	60	0.571	NS
83-328	76-26-23	×	76-55-4 (aaBb)	1983	65	18	47	0.251	NS
83-253	76-14-8	×	76-14-1 (Aabb)	1983	110	22	88	1.467	NS
83-254	76-14-8	×	76-55-1 (Aabb)	1983	111	21	90	2.190	NS
83-256	76-14-8	×	76-55-9 (Aabb)	1983	79	11	68	5.169	*
83-269	76-14-13	×	76-14-1 (Aabb)	1983	42	3	39	7.143	**
83-295	76-26-8	×	76-14-1 (Aabb)	1983	47	9	38	0.858	NS
83-297	76-26-8	×	76-55-1 (Aabb)	1983	44	9	35	0.485	NS
83-299	76-26-22	×	76-55-9 (Aabb)	1983	49	10	39	0.551	NS
83-349	76-55-4	×	76-14-1 (Aabb)	1983	135	16	119	12.447	**
83-351	76-55-4	×	76-55-1 (Aabb)	1983	72	15	57	0.667	NS
83-352	76-55-4	×	76-55-9 (Aabb)	1983	85	14	71	3.298	NS
83-255	76-55-6	×	76-55-1 (Aabb)	1983	35	6	29	1.152	NS
83-357	76-55-6	×	76-55-9 (Aabb)	1983	42	6	36	2.571	NS

** : 危険率 1 % で有意, Significant at 1 % level

* : 危険率 5 % で有意, Significant at 5 % level

1) 1 : 3 : 補足遺伝子を想定。変異苗が生じる遺伝子型の組み合わせはAabbとaaBbの正逆交配。

Expected ratio after crosses of Aabb×aaBb or aaBb×Aabb (A and B : complementary genes)

本報の外向鉤形針葉を含む四つの変異形質の補足遺伝子について、同じ遺伝子座に乗座するものが存在するの否かは、今後の課題として残された。

地理的に隔離され、環境的にも異なる静岡県 (Cr-54) と秋田県 (Cr-36) のスギにおいて、外向鉤形針葉形質が同じ補足遺伝子の支配を受けていることが明らかにされた。自然界では、この他にも外向鉤形針葉に類似した形態の個体が秋田県、岩手県、東京都、静岡県、高知県の各地から出現している。また、Cr-48型 (静岡産) 変異針葉に類似の針葉をもつ個体が埼玉県にも存在している。これらの類似形質を支配する遺伝子の遺伝様式の解明と対立性検定による遺伝子の同定が必要である。

スギの多くの形質は、多数の遺伝子が互いに働き合って発現している量的形質と考えられている。本報では主働遺伝子に支配された形質の遺伝実験のなかから、遺伝様式が推定できたものを取りまとめた。

2種類の優性遺伝子が働き合っている形質が発現する補足遺伝子の林木における例としては、筆者らによるスギCr-54の外向鉤形針葉形質の報告（Kikuti et. al 1981c）がある。今回新たに、スギ4個体（Cr-36, Cr-40, Cr-44, Cr-48）の変異針葉形質の遺伝が、いずれも2種類の遺伝子が働き合う補足遺伝子を考えることによって説明できることを明らかにした。さらに、Cr-36と既知のCr-54の変異形質の遺伝子が同じものであることを確認した。林木で補足遺伝子の存在を実証した例は、筆者らのもの以外には見当たらない。このように形質発現に関与している遺伝子間の働き合いを究明し、遺伝様式が確定した遺伝子を一つの個体に蓄積して標識遺伝子集積個体を作成することは遺伝子分析をすすめる上で重要なことと考える。作出された個体が適切に保存され、今後のスギの遺伝解析に有効に活用されることが期待される。

謝 辞

スギクローンの収集にご協力いただいた静岡県林業試験場及び鳥取県の入沢 宏氏、並びに交配苗の育成管理をしていただいた森林総合研究所企画調整部連絡科実験林室と千代田試験地の各位に心からお礼を申し上げる。また、本報のとりまとめにご指導と助言をいただいた元筑波大学大庭喜八郎博士並びに森林総合研究所生物機能開発部山本千秋遺伝科長に厚く謝意を表する。

引用文献

- 千葉 茂（1953）：スギ針葉の冬季における変色の遺伝(1), 針葉の変色の観察およびアカスギ, ミドリスギの交雑, 日林誌, 35(9), 286-289
- FUKUHARA, N. (1963) : Inheritance of needles discoloration of (*Cryptomeria japonica* D. Don). World Consultation of Forest Genetics and Tree Improvement, Stockholm, FAO/FORGEN 63-1/7, 1-6
- 林 泰治（1923）：九州地方に於ける挿杉品種に就いて, 林学会雑誌, 10(1), 13-34
- 石崎厚美（1965）：九州における主なスギさしき品種の形態, 生理, 造林上の特性, 林試研報(180), 1-303
- 菊池秀夫（1977）：スギ針葉の一形態異常の遺伝, 林試研報, (298), 143-151
- （1978）：オキナスギの白斑形質の遺伝, 日林誌, 60(9), 337-339
- （1980）：スギ葉緑素異常（白緑葉）の遺伝, 林試研報, (300), 163-170
- （1981a）：スギ外向鉤形針葉の次代交配家系における分離, 日林誌, 63(11), 385-391
- （1981b）：ヨレスギ×外向鉤形針葉スギの交配家系1代目における分離, 92回日林論, 289-290
- KIKUTI, H. & OHBA, K. (1981c) : A complementary gene inheritance of needle morphology of outward hooking in sugi, *Cryptomeria japonica* D. Don, Silv. Genet. 30, 4-5, 135-141
- 菊池秀夫, 森 節子（1985）：スギ精英樹の自殖家系に出現した倍数体苗, 日林誌, 67(4), 141-147
- , 村井正文（1986）：冬季の針葉色が異なる（黄土・ミドリ）スギの交配一代目家系における表現型, 97回日林論, 401-402
- （1992）：スギの冬季の針葉色がミドリになる形質の対立性検定 —日本のスギと柳杉との交雑—, 103回日林論, 335-336
- （1997）：スギの幼形葉形質の遺伝, 森林総研研報, (374), 15-29
- 村井三郎（1947）：東北地方の主要造林樹種と変種問題, 国土再造林技術講演集, 青森林友会, 131-151
- 武藤 惇（1973）：天然生スギ子供集団の針葉型, 84回日林講, 222-224
- （1975）：天然生スギ集団における針葉形質の変異, 林試研報, (277), 21-40
- 大庭喜八郎, 前田武彦, 福原勝勝（1974）：ヨレスギの遺伝およびヨレ遺伝子と白子, ミドリスギの劣性遺伝子との連鎖, 日林誌, 56(8), 276-281

佐多一至（1941）：杉の品種に関する研究の一端，第一報，日林誌，23(9)，491-498

相馬丑五郎（1936）：九州に於ける挿杉の種類とその類別，日林誌，18(2)，103-127

山内倭文夫（1931）：日田地方挿杉に対する二三の識別拠点に就いて，林学会雑誌，13(6)，419-436

実森一郎（1971）：ヨレスギの交配試験，昭和46年度林木育種研究発表会講演集，林木の育種，58-59

Inheritance of Needle Characters Controlled by Complementary Genes in Some Variants of Sugi, *Cryptomeria japonica* D. DON

KIKUTI, Hideo ⁽¹⁾

Summary

Mode of inheritance of the outward-hooked needle trait controlled by complementary genes expressed in a variant Cr-54 in sugi, *Cryptomeria japonica* D. DON, were clarified by the author in 1981.

In the present paper, the mode of inheritance of needle morphological traits in four variants (Cr-36; outward-hooked needle, Cr-40; similar to Cr-36 but needle is thicker, Cr-44; gigantic and slightly outward-hooked needle, Cr-48; long and thin needle) was newly studied through the observation of numerous seedlings of F_1 and F_2 families derived from the variants.

Each segregation ratio of the same variant types as each parent phenotype and normal types in the seedlings after selfing of three variant parents (Cr-36, Cr-44, and Cr-48) was a good fit for a ratio of 9 : 7 which would be expected in progenies obtained from a genotype possessing double heterozygous complementary genes.

In each of the F_1 families after crosses between the above four variant parents and some other normal parents, a segregation ratio of normal : variant was observed to be 1 : 3 suggesting the inheritance of complementary gene action.

Various F_2 families such as selfed, back-crossed, sib crossed and allelism test crossed families were made by crossing among many phenotypic ally normal F_1 individuals selected randomly from the families after crosses between the four variant parents and normal parents. These F_2 families were used in order to confirm that each of the needle morphological traits in these four variants would be expressed by interaction between two complementary genes.

In the F_2 families from allelism test crosses between normal F_1 plants derived from Cr-36 and tester plants having known marker complementary genes derived from Cr-54, variant type and normal type seedlings were segregated in the ratio of 1 : 3. In a considerable number of F_2 families from full-sib and half-sib crosses among normal F_1 plants derived from each of Cr-40, Cr-44 and Cr-48, variant type and normal type seedlings were segregated in the ratio of 1 : 3, although no variant type seedling occurred in many other F_2 families from the same sib cross, selfing and back-cross in normal F_1 plants mentioned above.

All of these results proved that the variant needle trait in Cr-36 is controlled by the same complementary genes as in the variant Cr-54 reported by the author, and that each of the variant needle traits in Cr-40, Cr-44 and Cr-48 is also controlled by each of two pairs of non allelic dominant complementary genes.