

## オオムギの葉の剛毛に関する遺伝子分析

佐藤 和 広・武田 和 義

### Genetic Analysis of Large Trichome in Barley Leaf Blade

Kazuhiro SATO and Kazuyoshi TAKEDA

The inheritance and linkage relationship of a new hairiness trait “large trichome” was investigated in barley.

Although the size of large trichome is about four times that of normal one, the character can not be recognized with the naked eye. However, it is easily identified by the roughness of leaf touch. The large trichomes develop on both sides of the leaf blades. The direction of trichome is both acropetal and basipetal. It is clearly distinguished from the extremely long trichome controlled by *Pub* gene.

About 2,300 varieties of our Barley Germplasm Center were screened by the leaf touch to find nine varieties with large trichome. Two of them were six-rowed local variety from Pakistan, and other seven were two-rowed varieties from Europe and Japan. All of them were hulled type.

Crosses of six large trichome varieties with a normal Japanese variety resulted in the large trichome type  $F_1$ s, suggesting the dominant nature of the trait.

The large trichome line Hokuiku 17 was crossed with various linkage testers to study the mode of inheritance and the linkage relationship of the gene. In the  $F_2$  populations, the large trichome was controlled by a single dominant gene named *Ltr* (large trichome), which was independently inherited from the following marker genes; *br* and *gl-5* on chromosome 1; *li* and *v* on chromosome 2; *uz* on chromosome 3; *K* and *gl-3* on chromosome 4; *trd* on chromosome 5; *o* on chromosome 6. On the other hand, from the cross between Hokuiku 17 and OUL166, *Ltr* was found to be linked with

s and fs on chromosome 7.

Although the allelism test has not been completed, the very low frequency of the large trichome type (9/2,300) indicates that the variant resulted from a recent mutation event, or the fitness of the variant is low in the natural and/or artificial selection.

**Key words:** Barley, Trichome, Linkage analysis

## 緒 言

オオムギと並んで遺伝子分析のすすんでいるイネでは葉身に長毛を生じる *Hl-a*, *Hl-b* (hairy leaf), *Hg* (hairy glume, 穎にも長毛を生じる), 逆に毛茸を欠く *gl-1*, *gl-2* (glabrous, 穎も無毛となる) などの主働遺伝子が見出されている (Kinoshita 1984). 一方, オオムギの葉身に関しては長毛を生じる *Pub* (pubescent leaf blade, Wolfe and Franchowiak 1991) が報告されている.

著者らはオオムギにおける標識形質を充実するために多数の品種を検索し, 葉身に剛毛を生じる主働遺伝子を見出してその座乗染色体を決定したので報告する.

## 材料および方法

### 実験 1. 変異体の検索

岡山大学資源生物科学研究所大麦系統保存施設が1989年から1990年にかけて栽培した材料を中心に, 約2,300品種の葉身の表面を触感によって調査し, 無毛, 長毛あるいは剛毛の変異体を探した. 見出された変異体については葉身の表面を走査型電子顕微鏡で観察し, 既知の *Pub* 変異体と比較した.

Table 1. Barley varieties having large trichome

| Acces.<br>No. | Variety<br>name | Origin   | Row<br>type |
|---------------|-----------------|----------|-------------|
| OUI677        | C97-3*          | Pakistan | 6           |
| OUI678        | C99             | Pakistan | 6           |
| OUU628        | Aurore          | France   | 2           |
| OUU703        | Archer*         | U.K.     | 2           |
| OUU725        | Comtesse        | France   | 2           |
| OUA627        | Sydney*         | Unknown  | 2           |
| —             | Betzes*         | U.S.A.   | 2           |
| —             | Hokuiku 5*      | Japan    | 2           |
| —             | Hokuiku 17*     | Japan    | 2           |

\* : Varieties crossed with normal trichome type Sanadamugi

## 実験 2. 剛毛型の遺伝子分析

A. 実験 1 で見出された葉身に剛毛を生じる 9 品種のうち 6 品種 (Table 1) を通常の毛茸を持つサナダムギと交雑し,  $F_1$  の葉身を触感で判定して剛毛型の優劣性を調べた。

B. 剛毛を生じる北育17号と通常の毛茸を持つ6系統のリンケージテスター (Table 2) との交雑  $F_2$  集団を各々150~180個体ずつ圃場に展開し, 標識遺伝子と剛毛遺伝子の分離ならびに両者の連鎖関係を解析した。各標識形質はそれぞれの適期に調査し, 剛毛型は葉身の表面の触感によって判定した。

Table 2. Segregation and linkage relation of *Ltr* with eleven marker genes in  $F_2$  populations crossed between Hokuiku 17 and six testers

| Tester | Marker genes |             | Chromosome | <i>Ltr</i> |    | +  |    | Total | $\chi^2$   |      |          |
|--------|--------------|-------------|------------|------------|----|----|----|-------|------------|------|----------|
|        | X            | x           |            | X-         | xx | X- | xx |       | <i>Ltr</i> | X    | Linkage  |
| OUL007 | <i>Li</i>    | <i>li</i>   | 2          | 94         | 28 | 29 | 11 | 162   | 0.01       | 0.07 | 0.33     |
|        | <i>V</i>     | <i>v</i>    | 2          | 93         | 29 | 25 | 15 | 162   | 0.01       | 0.40 | 2.99     |
| OUL053 | <i>O</i>     | <i>o</i>    | 6          | 82         | 28 | 30 | 8  | 148   | 0.04       | 0.04 | 0.30     |
| OUL055 | <i>K</i>     | <i>k</i>    | 4          | 84         | 31 | 28 | 7  | 150   | 0.22       | 0.22 | 0.67     |
|        | <i>Gl-3</i>  | <i>gl-3</i> | 4          | 92         | 23 | 23 | 12 | 150   | 0.22       | 0.22 | 2.85     |
|        | <i>V</i>     | <i>v</i>    | 2          | 87         | 28 | 27 | 8  | 150   | 0.22       | 0.08 | 0.03     |
| OUL087 | <i>Uz</i>    | <i>uz</i>   | 3          | 93         | 25 | 27 | 9  | 154   | 0.22       | 0.70 | 0.23     |
|        | <i>Trd</i>   | <i>trd</i>  | 5          | 78         | 40 | 28 | 8  | 154   | 0.22       | 3.12 | 2.10     |
| OUL116 | <i>Fs</i>    | <i>fs</i>   | 7          | 111        | 25 | 20 | 24 | 180   | 0.03       | 0.47 | 22.76*** |
|        | <i>S</i>     | <i>s</i>    | 7          | 114        | 22 | 14 | 30 | 180   | 0.03       | 1.45 | 47.02*** |
| OUL135 | <i>Gl-5</i>  | <i>gl-5</i> | 1          | 101        | 28 | 27 | 12 | 168   | 0.29       | 0.13 | 1.28     |
|        | <i>Br</i>    | <i>br</i>   | 1          | 99         | 30 | 28 | 11 | 168   | 0.29       | 0.03 | 0.38     |

\*\*\*: Significant at the 0.1% level

## 結果および考察

### 実験 1. 変異体の検索

調査した約2,300品種のうち, Table 1 に示す 9 品種が葉身に剛毛を生じ, 触感で判定できる程度に表面がザラザラしていた。これらの 9 品種の内訳はパキスタンの六条皮性の在来種 2 品種 (OUI677 と OUI678) ならびに, ヨーロッパおよび日本の二条皮性の改良種 7 品種であった。OUI677 と OUI678 では葉鞘の毛の有無, 粒色およびうどんこ病菌のレース IX に対する反応は異なるが, 7 種類のアイソザイムを含む多くの形質が一致していたので, 両者は血縁関係にある可能性がある。それ以外の 7 品種はいずれもビールオオムギとして育成されたものであり, 北育 5 号は北育17号の父親である。

これらの品種の剛毛は幼苗期には通常の品種と区別し難いが, 4 ~ 5 葉期以降は触感で判別が可能となる。葉身の表裏両面に生じる毛茸 (trichome) は単細胞からなり, 通常の品種ではその鈎状部分の長さがほぼ10  $\mu$ m 程度である (Fig. 1b, 早木曾 2 号) のに対して, 剛毛型の北育17号では約40  $\mu$ m あり (Fig. 1a), この大きな鈎の部分がザラザラした触感を与え

ている。なお、剛毛型の品種においてもすべての毛茸が大型になるのではなく、70～80%の毛茸は通常の大きさであった。また、毛茸の向きは葉身の基部を向くものと先端を向くものが混在していた。

一方、*Pub* 遺伝子による長毛型では毛茸の極く一部（数パーセント）が光にかざして見ると肉眼でも認め得るほどに著しく長くなった (Fig. 1c)。今回発見された剛毛型は形態的にこれとは全く異なる変異体である。

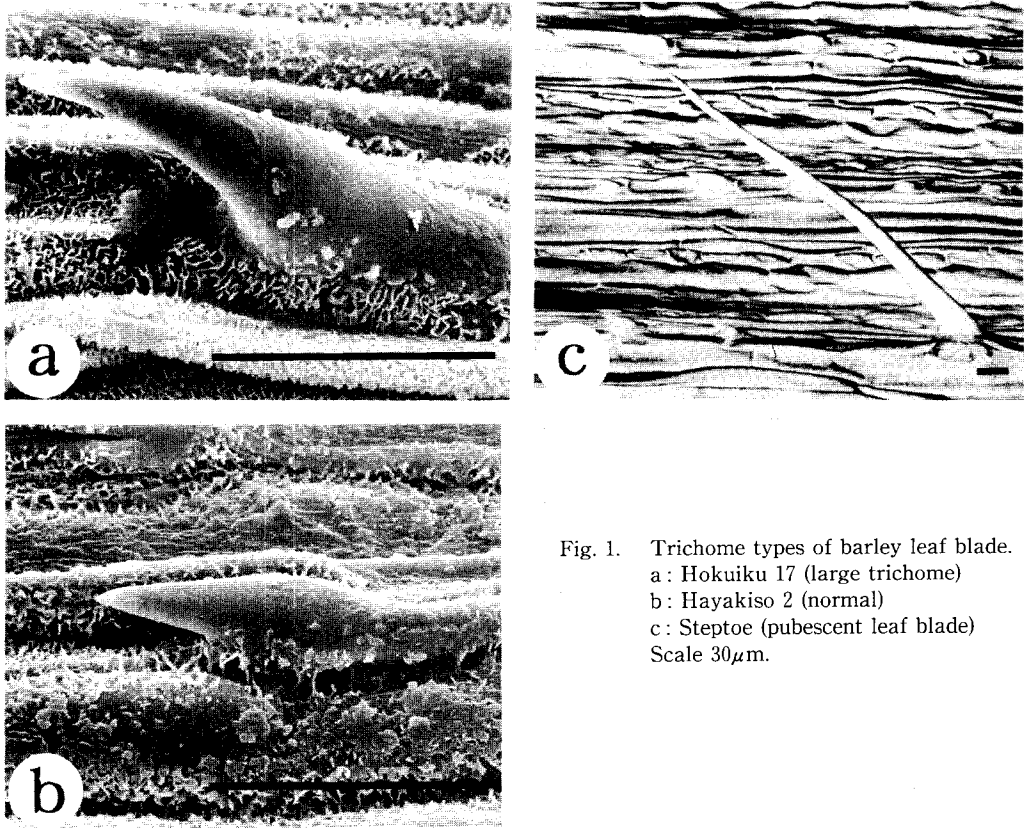


Fig. 1. Trichome types of barley leaf blade.  
a: Hokuiku 17 (large trichome)  
b: Hayakiso 2 (normal)  
c: Steptoe (pubescent leaf blade)  
Scale 30 $\mu$ m.

## 実験2. 剛毛型の遺伝子分析

剛毛型の6品種と通常型のサナダムギを交雑した $F_1$ はいずれも剛毛型を示し、剛毛型が優性と見られた。

北育17号と6系統のリンケージテスターを交雑した $F_2$ における剛毛型の分離 (Table 2) は全体として730:232で、優性遺伝子に支配される場合の期待分離比721.5:240.5に良く一致した ( $\chi^2=0.40$ ,  $P=0.5-0.7$ )。この主働遺伝子を *Ltr* (large trichome) と名づける。この *Ltr* と各標識遺伝子の連鎖関係を解析すると、第1～第6染色体に所属する9種類の標識遺伝子 (marker genes) とは独立であることが示され、一方、第7染色体に所属する *fs* (fragile stem, 鎌不要) および *s* (short-haired rachilla, 底刺短毛) との間で独立性が否定された。そこで北育17号 (*Ltr*, *Fs*, *S*)  $\times$  OUL116 (*ltr*, *fs*, *s*) の $F_2$ 180個体を対象として *Ltr*, *fs* およ

びsの間で組換え価を計算してみると*Ltr*と*fs*は28.7%, *Ltr*と*s*は21.8%, *fs*と*s*は16.7%の組換え価で連鎖しているとみられた(Table 3). 第7染色体上におけるこれら3遺伝子の配列をFig. 2に示す.

Table 3. Linkage relationship of *Ltr* with *fs* (fragile stem) and *s* (short rachilla hairs) in  $F_2$  populations from the cross Hokuiku 17 x OUL116

| Genes                  | X-Y- | X-yy | xxY- | xxyy | Total | $\chi^2_L$ | Recombination value (%) |
|------------------------|------|------|------|------|-------|------------|-------------------------|
| <i>Ltr</i> : <i>fs</i> | 111  | 25   | 20   | 24   | 180   | 22.76***   | 28.7 $\pm$ 4.1          |
| <i>Ltr</i> : <i>s</i>  | 114  | 22   | 14   | 30   | 180   | 47.02***   | 21.8 $\pm$ 3.6          |
| <i>fs</i> : <i>s</i>   | 115  | 16   | 13   | 36   | 180   | 76.48***   | 16.7 $\pm$ 3.1          |

\*\*\* : Significant at the 0.1% level

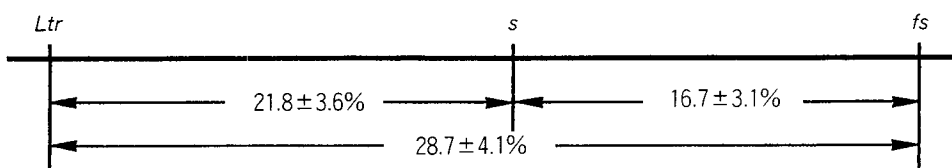


Fig. 2. Linkage relationship among *Ltr*, *s* and *fs* on chromosome 7.

なお、調査した約2,300品種のうち、わずか9品種(0.4%)だけが剛毛型であったことは、これが比較的新しい突然変異であるか、適応度(fitness)の低い変異体であることを意味する。植物の生育を見る限り、剛毛型の適応度が低いとは考えられないが、立毛の状態で葉身がまとわりつく感じが強いので、農家や育種家に嫌われて、改良品種には導入され難い形質かもしれない。

従来、第7染色体に所属する標識遺伝子は*fs*(鎌不要), *nld*(細葉矮性), *mt-2*(汚れ葉-2)などのように適応度の低い形質や,*r*(滑芒)や*s*(底刺短毛)のように出穂するまでは判定できない形質,*sh-2*(春播性-2)のように特別な条件を与えなければ発現しない形質など使い難いものが多かったが、今回発見された*Ltr*は幼苗期を除いていつでも判定が可能で、連鎖分析に好適な標識遺伝子である。

## 摘 要

岡山大学資源生物科学研究所大麦系統保存施設が保有するオオムギのうち約2,300品種を対象として、葉身の表面に生じる毛茸(trichome)の変異体を検索した。

- 1) 2,300品種のうち9品種(0.4%)が葉身の表面に剛毛を生じた。
- 2) 通常の品種では毛茸の鉤状部分の長さが約10 $\mu$ mであるのに対して剛毛型の品種では約40 $\mu$ mであった。*Pub* 遺伝子による長毛はこれよりはるかに長く、剛毛型とは明らかに異なった。
- 3) 剛毛型は優性の1遺伝子(*Ltr*, large trichome)に支配されており、連鎖分析の結果

果，第7染色体に *Ltr-s-fs* の順に配列されることが明らかになった。

**キーワード：**オオムギ，毛茸，連鎖分析

## 引 用 文 献

- Kinoshita, T. 1984. List of genes and genetic stocks. Rice Genet. Newsl. 1: 28-47.
- Wolfe, R. I. and Franchowiak, J. D. 1991. Multiple dominant and recessive marker stocks in spring barley. Barley Genet. Newsl. 20: 117-121.