

大 麥 の 三 叉 芒 の 研 究 第 2 報

長三叉芒遺伝子 K^e の変更遺伝子

高 橋 隆 平・林 二 郎

緒

言

著者の一人はさきに中国河南省の鄭州近郊で採集した有柄の三叉芒 (elevated hood) の 1 系統鄭州-5 を用い、この“長三叉芒”の遺伝を調べた。その結果、長三叉芒は無柄の並三叉芒 (normal hood) に対しては劣性、長芒に対しては半優性で、この形質が並三叉芒 K および長芒 h と複対立する遺伝子 K^e に支配されることを確めた (高橋、板野 1952)。

しかしその後同じ長三叉芒系統と別の長芒品種との雑種の F_2 において、一見上の結論と矛盾する分離を示すものがあることを見出した。それで、二つの交雑の後裔調査と若干の補足的実験を行つて、その原因を追究した。その結果によると、長芒品種には長三叉芒遺伝子 K^e の Hood 発現作用を変更するポリジーンが多少とも含まれており、長三叉芒系統との雑種中には、この変更遺伝子の多少によつて Hood の発育程度の異なる一連の系統が生じ、中には K^e をホモに持ちながら外見上ほとんど長芒と異なるものも固定され得ることを知つた。

主遺伝子の作用発現度はたいていの場合変更遺伝子の支配をうけるものと信ぜられている (Darlington and Mather 1949)。しかしその具体的な証明はことに作物では比較的少ない。したがつて、ここに得られた事実は、とくにその奇異な形態の変異と相まつて、多少とも遺伝学のおよび育種学的興味があると思われる。その結果の概要を報告する所以である。

材 料 と 方 法

この研究に主として用いた材料は二つの長芒疎穂品種、高与 (朝鮮) 在来と Coast II を母とし、これらに長三叉芒を持つ鄭州-5 を配した 2 交雑である。これら両雑種はともに F_2 以後毎代、Hood の形について著しく異つた個体や系統を生じた。その程度を表示するため各個体の全部の穂について Hood の形やその着生位置、奇形芒の出現頻度などをよく観察した上で、これらを便宜的に第 1 表および第 1 図に示すような 10 段階に区分した。

前報でも述べたように、Hood の現われ方は 1 株内でも穂により、また 1 穂の中でも小穂によつてかなり違う場合があるから、この区分法はもちろん完全、適切であるとはいへないが、このような複雑な形態のものでは止むを得ないであろう。しかし実際にはこれによつて大体所期の目的を達したように思われる。

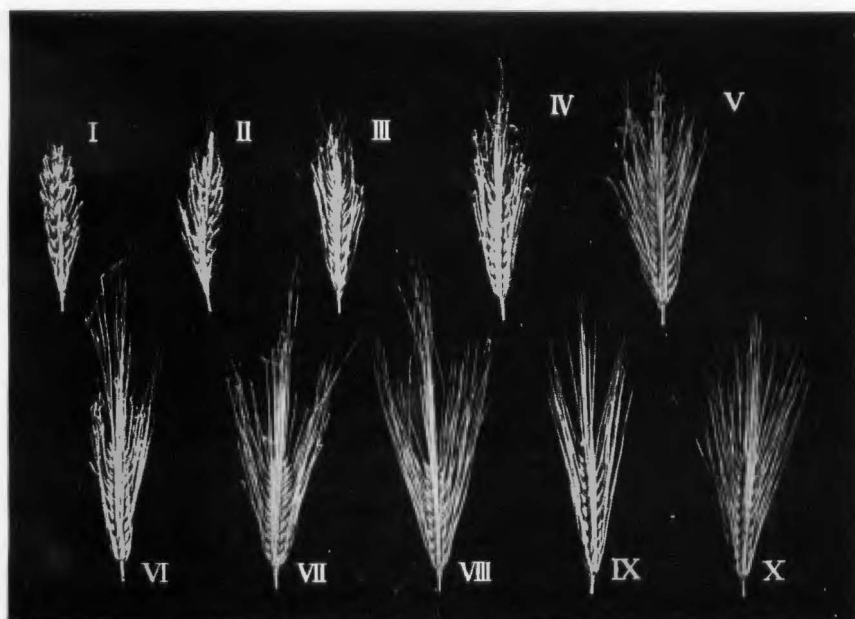
高与在来×鄭州-5 の雑種の F_2 は 439 個体を育て、そのうち、Hood 型の異なる 8 群の代表的個体 2~4 ずつ計 20 をとり、その F_3 検定を行つた。 F_4 代ではそのうち 2 系統の全部と 5 系統の一部を、またさらに F_5 代では念のためごく一部の系統を栽培した。

Coast II×鄭州-5 の雑種では、 F_2 を 514 個体、また F_3 では Hood のある個体の約 1/6 と長芒個体 10、合計 40 の系統をそれぞれ栽培した。次に F_4 世代においてはそれらのうち、 K^e につ

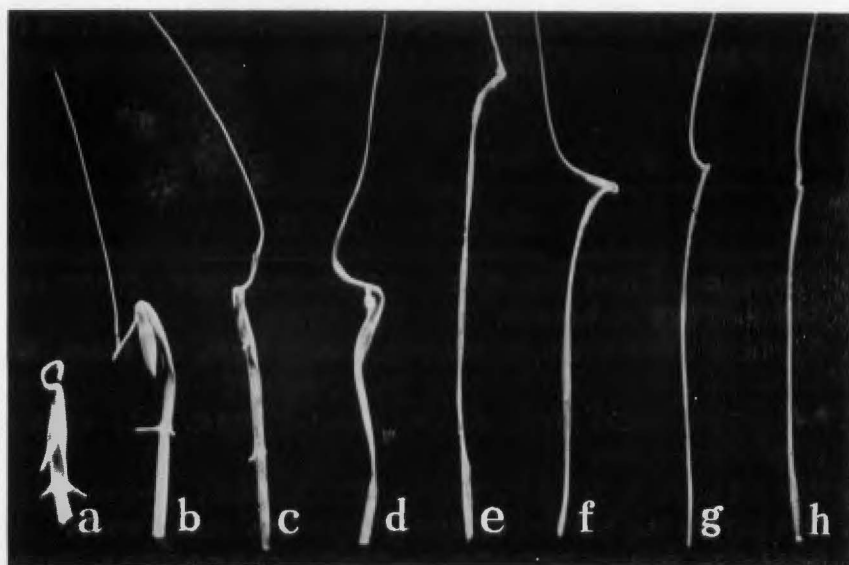
いてホモで、かつ、Hood 型の変異の状況の違つた 4 系統の全個体を植えた。さらに、F₅ 代ではそのうちもつとも変異の大きかつた系統群 5 のうち、1 系統の全部と、各系統の中央値に近い型の子孫とを栽培した。

第 1 表 Hood 型 の 分 級 基 準

級	Hood (芒) の 状 態
I.	外穎並三叉に類似, Hood の内, 外穎よく発達, 翼やや小 (第 2 図 a)。無柄乃至 1 cm, Hood 上の芒ごく細く, 0.5~1cm.
II.	鄭州-5 に類似, Hood の内穎は外穎部の約半分, 翼小 (第 2 図 b)。柄は 1~2cm, Hood の芒 2~3 cm.
III.	Hood の外穎部やや長く, 内穎部は小, 翼ほとんどなし (第 2 図 c)。柄は 3~4 cm, 芒は 2~5 cm でやや細い。
IV.	Hood はさらに退化し (第 2 図 d), 柄は 5 cm 内外, 芒はやや太く, 3~5 cm.
V.	Hood は相当退化し, 上部のみ少しく廣がる。柄は 5~7 cm, 芒太く 3~5 cm.
VI.	Hood は著しく退化し, 上部は強く彎曲, 1~2 cm 下方にときに小突起あり, 芒は正常芒に似てやや短。
VII.	普通芒に近いが, 全穀にやや短く, ほとんどすべての芒には小突起あるいは小さい袋状の附属物あり (第 2 図 e~h)。
VIII.	VII と大体同じであるが, 約半数の芒だけに小突起あり。
IX.	1 穂中 1~数個の袋状膨曲と小突起のある芒あり。他は普通芒。
X.	1 穂中 1~数個の芒だけにごく小さい突起あるいは強いねぢれを生ず, 他は普通芒。



第 1 図 Hood 型 I ~ X の代表的な穂



第 2 図 Hood の部分の發育の変異

次に, Coast II との雑種から由来した系統 5 と 10 の F_4 に現われた長芒および IX 型の個体をそれぞれ一つだけ選んで, 次のような交雑を行い, その F_1 および F_2 代の調査を行った.

Coast-5 (長芒) × 高与-9 (II 型); Coast-5 (長芒) × スミレモチ (長芒)

Coast-10 (IX 型) × 高与-3 (II 型); Coast-10 (IX 型) × スミレモチ (長芒)

〃 × 夏大根麦 (長芒)

また, Coast-5 との雑種 F_5 代の長芒型とスミレモチとの相反交雑の F_1 については Hood の発現頻度とその形の変異を詳しく調査した.

実 験 結 果

(1) 高与在来と鄭州-5 との雑種

この雑種は, さきに報告した夏大根麦との雑種と同様, F_2 世代で Hood を持つ個体と長芒個体とを 3 : 1 の比に分離した. F_2 および F_3 と F_4 のヘテロ系統における両型の分離は第 2 表に示した通りで, 観察数は単因子分離としての期待数とよく一致することが認められた. したがって, 長三叉芒の発現には一つの主遺伝子 K^e が関与しているものと思われる.

第 3 表の一番左の列には, F_2 における種々の Hood 型の頻度を示したが, これによると, その変異の中は I ~ VII までであつて, 長芒型以外には VII 以下の弱い程度のはまったく見出されなかつた. しかしこの場合 Hood 型に関する頻度分布は概して連続的で, $K^e K^e$ 型と $K^e k$ 型の区別は困難であつた. F_3 試験の結果では, I 型のみが $K^e K^e$ で II ~ VII 型はすべてヘテロであり, 長芒型はどれも長芒として純殖した. この結果によると, F_2 における三つの遺伝子型の数は 1 : 2 : 1 の分離としての適合度がやや低い. もつとも, F_3 と F_4 代のヘテロ系統では, Hood の表現の強い個体と弱い個体と長芒個体が大体はつきりと分れていて, その分離比は 1 : 2 : 1 の理論比と適合していることが認められた. だから, これらの結果はさきに夏大根麦と鄭州-5 との雑種につ

第 2 表 高与在来×鄭州-5 の F_2 と, F_3 および F_4 のヘテロ
系統における長三又芒と長芒との分離

世	代	長三又芒	長芒	計	χ^2 *	P
F_2	観察	数	316	123	439	
	理論	数	329.25	109.75	439	2.1328 0.2~0.1
F_3	観察	数	334	118	452	
	理論	数	339	113	452	0.2948 0.7~0.5
F_4	観察	数	833	312	1145	
	理論	数	858.75	286.25	1145	3.0884 0.1~0.05

* 3 : 1 の分離として

第 3 表 高与在来×鄭州-5 の F_2 および F_3 における種々
の Hood 型の頻度 (%)

F ₂		F ₃	Hood 型											長芒
型	頻度 %	系統番号	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X		
I	20.0	{ 1*	8	92										
		{ 2	6	77	17									
		{ 3		97	3									
		{ 4	3	91	6									
II	6.8	{ 5		38	13			3	22				25	
		{ 6*	9	9	6	20	17	20					20	
III	12.8	{ 7*		16	3	6	3	13	13	16			31	
		{ 8*		16	11		3	19	22	3			27	
IV	12.5	{ 9		11	8		11	22	31	3			14	
		{ 10*	19	5	3		5	24	14				30	
V	9.6	{ 11*		11	11			5	22	3	14	5	30	
		{ 12	3	8	8			11	11	22	14		22	
VI	9.6	{ 13	3	17				3	11	20	11		34	
		{ 14*		3	21		3	3	3	12	9	3	44	
VII	0.7	{ 15		3	22	3		3	3	8	32	8	19	
		{ 16	3	9	6	6	3	3	15	21	15		21	
		{ 17*			3	17	3			3	13	37	23	
長芒	28.0	{ 18											100	
		{ 19											100	
		{ 20											100	

* F_4 代調査に用いた系統.

いて得た知見を裏書きするものといえよう。

しかしながら、雑種分離世代に現われた各個体の Hood の形態の変異は、 K^e 遺伝子のホモ、ヘテロだけで説明するには少し大き過ぎる。また変異の中は世代とともに大きくなる傾向がある。すなわち、 F_2 世代における K^eK^e 個体は I, K^ek 個体の変異は II~VII であったが、 F_3 世代では K^eK^e 型の変異の中は I~V, K^ek のは III~X の 8 段階にわたっている。 F_4 代ではさらにそれが大きくなり、 K^eK^e 型の変異は I~VII, K^ek のは IV~X となっている。なお、さらに興味があるのは、第 3 表にも見られるように、 F_2 で Hood の発達の強い型 (I, II など) の次代では K^eK^e および K^ek の双方とも概して比較的強い Hood を持つ個体が多く生じ、前代で弱い Hood の発育を示した系統の次代は全般的に Hood の発育が悪い傾向がある。

F_4 代においては、2つの F_3 系統 (6, 7) の子孫の全部と 6つの系統 (1, 8, 10, 11, 14, 17) の K^eK^e 個体の全部を植えて、それらの Hood 型の変異をしらべた。第 4 表には F_4 代

第 4 表 高与在来×鄭州-5の F_4 数系統の Hood 型の平均的指数 (説明本文)

F_2	F_3 世 代 (K^eK^e)				F_3	系統 6 (Ⅱ)		系統 7 (Ⅲ)	
	I	Ⅱ	Ⅲ	Ⅳ		K^eK^e	K^ek	K^eK^e	K^ek
I	1.38*	1.93*	—	—	I	1.33*	—	—	—
Ⅱ	1.33	1.54	—	—	Ⅱ	1.54*	—	1.77*	—
Ⅲ	—	1.88	1.75	—	Ⅲ	1.27	5.61	1.37*	—
Ⅳ	1.66	1.83	—	—	Ⅳ	1.20	5.52	1.14	6.48
V	—	2.12	2.89	—	V	1.57	7.00	1.11	6.33
Ⅵ	—	2.49	2.88	—	Ⅵ	1.14	7.00	1.18	6.52
Ⅶ	—	—	3.53	3.67	Ⅶ	—	—	1.38	6.90
					Ⅷ	—	—	3.00	7.52

* F_2 では K^eK^e 型のみ

における K^eK^e および K^ek と推定される 個体群の Hood 型の平均的指数をそれぞれの 系統の F_2 および F_3 世代における階級別に示されている。第 4 表の左半に示された所によると、 F_4 代における各系統の平均指数は F_3 世代の値のみならず、さらにその前代 (F_2) における値にも関連があることが見られる。

いま、便宜的ではあるが、Hood 型の区分が等間隔に行われたものと仮定して、 F_3 および F_4 で分離してきた K^eK^e 型および K^ek 型の系統別平均の指数を求め、これらの F_2 あるいは F_3 への回帰係数、 F_2 と F_3 との相関係数および K^eK^e と K^ek との相関係数を計算して第 5 表にとりまとめて示した。

第 5 表によると、 F_3 あるいは F_4 系統の K^eK^e および K^ek の両型とも F_2 、あるいは F_3 への回帰は有意で、これらの相関も相当高いことがわかる。 K^eK^e の回帰係数は K^ek 型のそれに比し小さい。これは F_2 あるいは F_3 代におけるヘテロ個体の Hood 型指数ほどに K^eK^e 型の値の開きが大きくなるためである。なお、 F_3 あるいは F_4 系統における K^eK^e と K^ek との相関はいずれもかなり高いことが認められた。これらの事実は F_2 あるいは F_3 の個体間に見られる Hood の発育程度の違いの遺伝性が高いことを示している。したがって、Hood の発育程度の差異は K^e 遺伝子のホモ、ヘテロのみならず、この遺伝子の作用を強め、あるいは弱める若干の変異遺伝子に

第5表 高与在来×鄭州-5のF₂, F₃およびF₄の
種々の型の間における回帰と相関

	回帰係数	相関係数
F ₂ とF ₃ のK ^e K ^e 型	+0.258*	+0.670*
F ₂ とF ₄ のK ^e k型	+0.638**	+0.860**
F ₃ のK ^e K ^e とK ^e k	—	+0.792**
F ₃ とF ₄ のK ^e K ^e 型	+0.268**	+0.513**
F ₃ とF ₄ のK ^e k型	+0.368**	+0.638**
F ₄ のK ^e K ^e とK ^e k	—	+0.565**

* 2%, ** 1% (有意水準)

支配されているものと見なされる。また雑種の後代になるほど極端に弱い Hood の発育を示す個体や系統のあらわれてきたことは主としてこうした変更遺伝子の組かえによるものと解釈される。

(2) Coast II と鄭州-5 との雑種

この雑種の行動は高与在来との雑種とは一見かなり違っている。第6表に示すように、F₂ 世代で長芒個体が全体の41%, また、Hood を持つ個体のうちその発育の悪い VIII, IX, X 程度の個体が80%にも達しており、VII 以上のものはごく僅かずしか現われてこない。変異はまったく連続的で、しかも著しく長芒側に片よっている。

第6表 Coast II×鄭州-5のF₂およびF₃系統における種々の Hood 型の頻度(%)

雑種世代 (系統番号)	Hood 型										長芒	$\bar{x} \pm s$
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X		
F ₂	1.1	2.5	3.3	2.5	3.1	2.3	2.5	8.7	7.1	25.0	41.4	
F ₃ I (1)	22.5	47.5	30.0									2.08±0.7299
II (2, 3)		13.2	23.5	30.8	10.2	17.6	4.4					4.09±1.4114
III (4, 5)	1.4	7.1	55.7	4.2	7.1	4.2	10.0	14.2	14.2	25.7	5.7	7.43±2.7904
IV (6, 7)			4.1	13.6	10.9	19.1	17.8	8.2	5.4	12.3	8.2	6.90±2.3043
V (8, 9)			1.3		4.1	9.7	30.5	38.8	8.3	6.9		7.53±1.2556
VI (10, 11)			2.8	8.5	8.5	11.4	30.0	14.2	10.0	14.2		7.11±1.8846
VII (12, 13)					2.7	5.4	10.9	34.2	23.2	23.2		8.40±1.2664
VIII (14—17)	3.0	5.1		4.4	3.0	2.2	6.6	8.8	8.1	22.9	35.5	8.70±2.8647
IX (18—21)	0.7	4.5	3.0	3.7	3.0	2.2	3.7	6.0	4.5	22.4	46.3	9.09±2.7733
X (22—31)		0.3	0.9	0.9	0.9	1.8	3.0	5.1	4.8	18.4	63.7	10.14±1.6226

このF₂ 個体の中から、長芒10個体とHood を持つ個体の約1/6, 30個体とを任意的にとり、それらの次代検定を行った。第6表にはF₂ の各階級別に、F₃ における種々のHood 型の頻度を示したが、これを一見して明らかなことは、F₂ においてI~VIIのHood 型を示した個体は2, 3の例外を除き、長芒個体を析出しない。なおIII, IVの階級のものから出た長芒型はF₄ 代で、どれも相当数Hood 個体を分離した。だから、I~VII程度のF₂ の個体のほとんどすべては

K^e についてホモであつたと推測される。一方、 F_2 で VIII~X の Hood を示した個体はいずれも F_3 で 30~60% の長芒個体を生じており、これらは K^e についてヘテロであつたと思われる。なお、この表では、2 乃至数系統の調査結果を一緒にして示したが、 F_2 で Hood 型の同じであつた系統間にも若干の差があり、ことに F_2 で X 程度の Hood を示した個体の子孫では、あらゆる Hood 型個体を分離した系統から、長芒個体のみを生じたものまで、その間種々の程度のものが現われた。なお、 F_2 で長芒であつた 10 系統のうち 3 は VIII~X 程度の Hood 型個体を生じ、長芒型にも kk のほかに少くとも $K^e k$ の遺伝子構成を持つ個体が含まれていたことを示した。いま F_2 の長芒個体中にこの割合で $K^e k$ 型が含まれていたとすると、 F_2 世代における Hood と長芒の比は大体 3:1 に近い。次に同じ第 6 表において、Hood の發育程度に関し F_2 と F_3 との関係をみると、両者の間には密接な関連があることがわかる。すなわち K^e をホモに持つと推測された F_2 個体の中でも Hood の發育程度の高い (I, II) ものから次代によく Hood の發育した個体を、また VI, VII 程度のものからは Hood の發育の悪い個体を、さらに中間の F_2 個体からは中間程度の個体が多く生じた。なお、中間型系統の変異性はその他の系統のものより大きいことがわかる。その状況は表の右端に示した平均値と標準偏差からも容易に理解されるであろう。 $K^e K^e$ 型の 13 系統について、 F_3 の F_2 への回帰係数を計算すると $+0.794^{**}$ となつた。これは Hood の發育程度の差異の遺伝性が相当高いことを示すものといえよう。

F_3 の系統 1 (I), 5 (III), 10 (VI), 13 (VII) の全部および 17 (IV) の長芒個体はさらに F_4 代検定を行つた。第 7 表にはその結果の一部を、簡単のため、 F_3 の各階級別平均値と標準偏差で示した。ちなみに、これらの系統はいずれも K^e についてホモであると推定されるものである。

第 7 表によると、この判定が肉眼鑑定だけによつて行われたにもかかわらず、 F_3 における Hood の發育程度と F_4 系統の平均指数との間に比較的高い相関があるように見える。実際に、 F_4 80 系

第 7 表 Coast II × 鄭州-5 の F_4 および F_5 代における 2, 3 系統群の Hood 型指数

前代 Hood 型	F_4 世 代						F_5 世 代					
	系統群 5			系統群 10			系統群 13			系統群 5-1 (A)*		
	$\bar{x}$	$\pm$	S	$\bar{x}$	$\pm$	S	$\bar{x}$	$\pm$	S	$\bar{x}$	$\pm$	S
I	1.00	± 0		—	—		—	—		1.48	± 0.5111	
II	3.54	± 2.5926		—	—		—	—		3.81	± 2.1671	
III	3.37	± 1.8009		3.21	± 1.5206		—	—		5.48	± 1.9139	
IV	5.48	± 2.3173		8.22	± 1.4873		—	—		6.14	± 1.6406	
V	5.44	± 2.7502		6.82	± 1.5630		6.61	± 1.7705		6.44	± 0.6612	
VI	4.87	± 2.3035		7.09	± 1.5398		6.96	± 0.6547		7.11	± 1.1275	
VII	5.74	± 3.0823		7.89	± 1.8822		7.76	± 1.4337		6.55	± 1.2996	
VIII	6.38	± 2.6748		8.07	± 2.4479		7.63	± 1.8401		7.54	± 1.0394	
IX	8.06	± 1.9374		7.33	± 1.2919		7.84	± 1.4617		—	—	
X	9.72	± 1.0445		9.57	± 1.3723		9.27	± 1.0339		9.38	± 1.1531	
長 芒	10.17	± 0.7019		—	—		—	—		—	—	

* (A) は系統群 5 の 1 系統全部の、また (B) は違つた各系統の平均に近い個体の F_5 代の平均 Hood 指数と標準偏差。

統について、F₃ への回帰係数を計算すると +0.847** となり、Hood の發育程度の遺伝性が極めて高いことを示している。なお各階級における変異性は系統群や系統により異なり、系統 5 のように中間の階級のもの (III) は、系統 13 (VII) のような極端なものよりも大きいようである。そして各系統群の間にも、これと同様の傾向のあることが認められる。これは、中間程度の系統 (群) が他のものよりも変更遺伝子をより多く含むことを示すものと解釈されうるかも知れない。

系統群 5 の F₅ 世代をしらべて、同様に各系統の平均の Hood の發育度と標準偏差を求めた。この場合、F₄ の 1 系統 (II 程度) 全部 (A) と、各系統の平均に近い個体のみを選抜したもの (B) と二様の試料を用いた (第 7 表)。結果は、大体 F₃ と F₄ の場合と同じように、両世代における Hood の發育度に平行的な関係のあることを示した。F₅ の F₄ への回帰係数は +0.787** であった。なお、この世代においては標準偏差が F₄ 代におけるよりもかなり小さくなつていて、固定度の高まつたことを暗示した。

以上を要するに、Coast II との雑種は高与在来のそれよりも F₂ およびその後の世代において個体や系統の Hood 型の変異がはるかに大きく、しかも Hood の發育程度の差の遺伝性は顯著であつた。したがつて、Coast II は高与在来よりも K^e 遺伝子の発現力を弱める変更遺伝子を数多く持つものと推測することができる。

(3) 試 験 交 雑

上述の雑種後裔調査によつて、K^e の作用発現を変更する遺伝子群があることが推知できたが、これを裏付けるため若干の試験交雑を行つた。

まず、Coast II×鄭州-5 の F₄ 代で系統群 5 の中から析出した長芒型個体 (C-5-長) の次代植物 6 個体と長芒裸麦品種スミレモチ 6 個体との間に造つた 12 の正逆交雑の結果について述べる。この系統群 5 はさきに K^eK^e 型であると推定されたものであるが、系統 C-5-長の F₆ では、全個体の 80% がまつたく Hood の徴候を示さず、全体の穂のうちで 2.5 % だけが、1～2 本の芒だけにごく小さい突起を生ずる程度のものであつた (第 8 表)。一方、スミレモチは K^e 遺伝子を持たない長芒品種であるが、これは別の実験で、長三又芒品種と交雑すると F₁ でかなり強

第 8 表 C-5-長芒型とスミレモチ各 6 個体間の正逆交雑 F₁ 個体における Hood 発現状況

	スミレモチ×C-5-長				C-5-長×スミレモチ				C-5-長芒 個 体	
	1穂当りの数		全小花 当り %	穂数 %	1穂当りの数		全小花 当り %	穂数 %	穂数 %	個体 %
	g. h 型*	f 型*			g. h 型*	f 型*				
(1)	1.82	0.39	3.12	75.5	2.99	1.06	5.73	86.7	4.0	30
(2)	1.23	0.19	2.02	61.1	2.32	0.62	4.19	86.7	2.8	28
(3)	1.09	0.28	1.95	70.5	1.42	0.34	2.49	77.3	1.8	16
(4)	1.71	0.39	2.97	78.4	1.39	0.43	2.58	76.2	2.6	16
(5)	1.90	0.36	3.20	74.8	1.79	0.38	3.07	75.4	1.7	12
(6)	1.03	0.27	1.83	71.9	1.15	0.21	1.93	69.0	2.3	18
平均	1.46	0.31	2.52	72.0	1.84	0.51	3.66	78.6	2.5	20

* 第 2 図参照

い Hood を生じることが知られている。

両者の F_1 雑種は全部で 150 個体以上に及んだが、これらの個体は例外なくどれかの穂に小さい突起あるいは小形の Hood を着ける芒があることが見出された。なお、第 8 表に示すように全体として全く Hood のない穂は 40~13%，平均 24%位で、小突起を生ずる芒は一穂当たり平均 1.5~1.8 本、小さい Hood 様の附属物を持つものは 0.3~0.5 であつた。この傾向は正逆交雑とも大差がなかつた。このように、この F_1 雑種では Hood の程度が親系統 C-5-長よりも強くなつてゐる。この結果は F_1 個体がすべて $K^e k$ であることを示しており、したがつて一方の親 C-5-長は予期の如く、 $K^e K^e$ であるが、その発現を弱める変異遺伝子を多く含んでいたため長芒の表現型を示したことを実証するものといえる。

次に C-5 および C-10 系統の F_4 個体中から選んだ長芒型および IX 型の個体を母として、高与在来×鄭州-5 の F_4 代に分離してきた II 程度の個体および長芒品種、スミレモチと夏大根麦、の 3 つを父として 6 交雑を行つた。ただし、このうち、C-5-長×夏大根麦の交雑は成功しなかつた。これらの F_1 雑種の Hood の形は次の如くで、一つの例外を除き大体一樣な外観を示した。

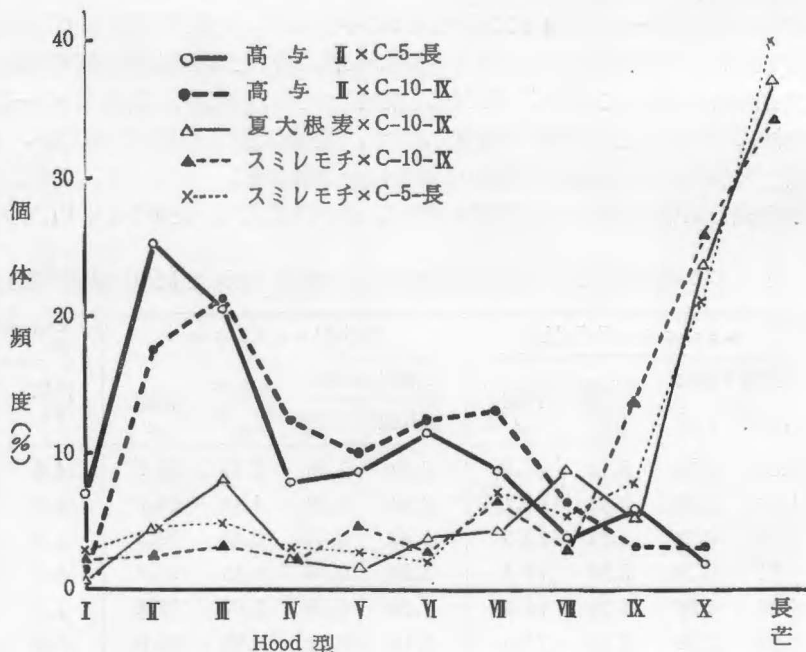
F_1 (高与 II×C-10-IX)II~III

F_1 (高与 II×C-5-長)III~IV と VI~VII に分離 (前者を F_2 試験に供用)

F_1 (夏大根麦×C-10-IX) ...IX

F_1 (スミレモチ×C-10-IX) ...IX

F_1 (スミレモチ×C-5-長) ...X



第 3 図 Hood の発現度のこく弱い 2 系統 (C-5-長芒および C-10-IX) とこく強い系統 (高与-II) および長芒品種との F_2 雑種に現われた種々の Hood 型個体の頻度 (%)。

これら5雑種のF₂世代における各Hood型の頻度は第3図に示した。第3図によると、高与-IIとの2交雑は、ともに長芒個体をまったく析出しない。これはC-10-IXおよびC-5-長芒個体がどちらも K^e についてホモであつたことを示すものと解してよい。また、Hood型がI-Xの範囲にわたつて広く変異しているのは、両親に別々に集積されていた K^e のHood発現力を変更する多くの遺伝子の組かえによるものであろう。なお、これらの雑種のF₁のHoodは両親の間ではなく、若干強い方向に傾いていたが、F₂においてもHoodの強い型の頻度が弱いもののそれよりも明らかに高い。長芒品種、スミレモチおよび夏大根麦、との雑種のF₁は $K^e k$ であると推定されるから、変更遺伝子がなければ、当然長三又芒と長芒とが3:1の比に分離する筈である。ところが実際には、長芒型が34%以上で、しかもHoodの弱いIX、X型が大部分を占めている。なお、I-VIII程度のものはほぼ同数ずつ分離してきている。この2つのF₂雑種の頻度分布は第6表のCoast II × 鄭州-5のF₂のそれと酷似している。したがつてF₄代のC-5-長やC-10-IX個体には鄭州-5から遺伝された $K^e K^e$ 遺伝子のほかにCoast IIの持っていたHoodの発現を弱める変更遺伝子の大部分を受けついでおり、一方夏大根麦やスミレモチには本来鄭州-5の持っていたと同一ようなHoodを強める変更遺伝子群を保有していたものといえるであろう。

考 察

Fung (1947) は長三又芒の遺伝分析は困難であるが、種々の結果を総合して、この形質が並三又芒および長芒に対する遺伝子とともに劣性の少くとも二つの重複遺伝子によると推定している (Smith 1951 による)。しかしこの推論は著者らの見解と異なる。高橋と板野 (1952) は、まさにこの実験に用いた鄭州-5と夏大根麦その他の雑種の遺伝分析を行い、これが並三又芒および長芒の遺伝子、 K と k 、に複対立する K^e に支配されることを確かめた。そして、本実験においても高与在来との交雑ではこれが長芒に対し単優性であること、またCoast IIとの雑種においても、後裔調査の結果同様の推定をなし得ることが示された。したがつて、この材料に関する限り、この形質が K^e 遺伝子に主として支配されていることには疑いの余地がない。

ところで長三又芒の発現の程度は主遺伝子 K^e のヘテロ、ホモによつて異なるばかりでなく、別の変更遺伝子群の支配をも受けるものであり、したがつて、Hoodの発育程度を異にする系統が固定され得ることが示された。このように複雑な形態的変異は、他の可測的な形質と異つて、統計的分析に不向きであるから、関与遺伝子数やその作用のしかたの詳細を明らかにし得なかつたが、関与遺伝子数はかなり多く、かつ、これらの変更遺伝子には優性を示すものがあることも推測された。この変更遺伝子群は K^e の存在なしには何等の作用をも示さないから、いわゆる specific modifiers であるといえる。

並三又芒遺伝子 K の作用発現は長芒遺伝子の存在を条件とすることが知られている。短芒遺伝子と共存する場合には三又芒がまったく現われないこともあり、またときとして、著しく退化したHoodのできることもある (高橋、山本、安田 1953, その他未発表)。側列無芒遺伝子 (Ir) も側列Hoodの発現を抑えることが報告されている (Glinyany 1937 その他)。なお、並三又芒と長芒との雑種分離世代において、長三又やHoodの外穎内に凹入した個体が生ずることはしばしば観察されるところであつて、これらは、環境条件のみによる変異ではなく、 K に対する変更遺伝子の存在を推定させる。したがつて、 K よりも作用力の弱い K^e 遺伝子がより顯著に他の微小遺伝子の支配を受けやすいことは容易に推測される。

変更遺伝子の例は大麥において他に 2, 3 報告がある。Hallqvist (1953) は或る virescens 遺伝子の発現力がヘテロの状態にある別の virescens 遺伝子により弱められて、albino 類似の幼苗を生ずることを報告している。また、高橋、山本、安田 (1953) は柱頭分枝の發育を抑えて半不稔化する u_4 遺伝子がポリチーンの支配をうけ、そのため u_4u_4 個体の稔実率が正常の個体に近いものから 20 % 近いものまで生ずることを見、また高橋、安田 (1956) は春播性遺伝子の作用が別の遺伝子群によつて変更され、春播性程度が若干変ることを報告した。

こうした変更遺伝子や優性度変更遺伝子に関する詳細な研究は動物においてはかなり多い。中でも、Dunn と Charles (1937), Dunn (1937) のマウスにおける白斑の遺伝、Mather (1940) の agouti に対する優性度変更遺伝子 umbrous の例はよく知られている。

長三又芒という形質は実用上とくに重要なものではない。しかし突然変異した遺伝子の作用を変更する微小な specific modifiers が種々の品種に保有されていて、特定の変更遺伝子が集積された場合には主遺伝子の作用をほとんど抑制して正常化する現象は育種上興味がある。何となれば、栽培植物に多くとり入れられている劣性変異は多かれ少なかれその生育や生産力に不利な影響を与えるものと見られるが (Harlan ら 1940), その作用を変更する微小遺伝子を集積することによつてこうした影響を除き得ることを暗示するからである。

摘

要

中国河南省鄭州近郊で採集した長三又芒を持つ 1 系統鄭州-5 と 2 種の長芒品種との雑種を用い、長三又芒の遺伝、とくにその形質発現を変更する遺伝子について調べ、次の結果を得た。

- (1) 長三又芒の発現は、一つの主遺伝子 K^e によることが再確認された。
- (2) 長三又芒の発現の程度は主遺伝子 K^e のホモ、ヘテロによつて異なるばかりでなく、その作用を強めあるいは弱める specific modifiers の多少によつて異なる。
- (3) したがつて雑種分離世代では、Hood の発現程度の異なつた一連の個体が現われ、交雑組合せによつては正常の単因子分離を示さないことがある。
- (4) なお、Hood 発現を弱める変更遺伝子を集積することによつて K^e をホモに持ちながら長芒型と異ならないような型も固定されることが実験的に証明された。

文

献

- Darlington, C. D. and Mather, K., 1949, The elements of genetics. pp. 446, London.
- Dunn, L. C., 1937, Studies on spotting patterns. II. Genetic analysis of variegated spotting in the house mouse. Genetics 22 : 43—64.
- Dunn, L. C. and Charles, D. R., 1937, Studies on spotting patterns. I. Analysis of quantitative variations in the pied spotting of the house mouse. Genetics 22 : 14—42.
- Glinyany, N. P., 1937, Inheritance of awns and furcas (hoods) in crosses between *Hordeum vulgare* var. *Nudihaxtoni* × *Hordeum vulgare* var. *trifurcatum*. Bull. Appl. Bot. II, 7 : 355—376.
- Hallqvist, C., 1953, Change of dominance in different genic environments. Hereditas 39 : 236—240.

Harlan, H. V., Martini, M. L. and Stevens, H., 1940, A study of methods in barley breeding. Tech. Bull. U. S. Dept. Agric. 720 : pp. 25.

Mather, K., 1940, Unbrous, a case of dominance modification in mice. Jour. Genet. 40 : 229—241.

Smith, L., 1951, Cytology and genetics of barley. Bot. Rev. 17 (3) 133—202.

高橋隆平, 板野彌寿夫, 1952, 大麦の三叉芒の研究, 第1報. 長三叉の遺伝. 農学研究 40 (2) 57—60.

高橋隆平, 山本二郎, 安田昭三, 1953, 柱頭異常に基づく大麦の半不稔性の遺伝. 農学研究 41 (2) 19—28.

Takahashi, R. and Yasuda, S., 1956, Genetic studies of spring and winter habit of growth in barley. Ber. Ohara Inst. f. landw. Biol. 10 (4) 225—308.