

坊主オオムギの分類と遺伝の研究

第2報 坊主品種の遺伝分析 1

高橋 隆平*・林 二郎

坊主オオムギはすべての側列花が完全に稔実する点で六条種と見なされる。しかしその多くは側列花に芒を欠き、たまに短芒あるいは中芒をつける種類もあるが、いずれも主列芒に比し異常に短い点で普通の六条型と区別される。そして、坊主品種には主列の芒長に関し著しい変異が認められる。

坊主オオムギの芒長の遺伝研究はわが国で初めて Ikeno (1917) により行われ、その後も多くの研究が国の内外で報告されている。しかし最近の25年は全くこの種の研究報告がなく、しかも現在までに詳細な研究対象となった芒型の種類はごく限られている。従って今後の研究に俟つべきものが多い。なお Engledow (1921, 1924) や Schulte (1955) その他が実験的にも示しているように、坊主オオムギの芒の伸長は格別に環境の影響を強くうけるようである。ために、同名の材料を取扱っているに拘わらず、研究者により記載が多少とも異なり、遺伝研究結果の結論にも若干の違いを生じているように思われるものがある。従って、坊主オオムギ品種の芒の変異全般にわたる遺伝様式を明確にするには多くの材料について可なり組織的な研究を必要とする。

本報では、最初に坊主オオムギの芒型の遺伝に関する既報の結果を整理して紹介し、含まれる若干の問題点を指摘する。ついで、著者らの得た遺伝実験の結果を述べ、とくに坊主品種の芒穂型を決定する遺伝子と条性遺伝子との関係を論ずる。なお、今後の研究の参考資料として、二つの予備的実験の結果をも記述しておく。

従 来 の 研 究

最も多く遺伝解析の行われた坊主オオムギの種類は主・側列とも無芒あるいはごく短芒 (awnletted) のもので、主列長芒・側列無芒型がこれに次ぐ。その他の芒型の研究はごく少ない。

1. 主列長芒・側列無芒型—(nudihaxtoni) について

Glinyany (1937) は六条裸麦の1変種 nudihaxtoni と三叉芒の六条品種との雑種の $F_2 \sim F_4$ における行動から、不完全優性の単一遺伝子 N が側列芒の発育を抑制することを明らかにした。Leonard (1942) も同名の品種を片親にした数交雑の F_2 と F_3 世代の調査

昭和57年8月26日受理

* 岡山大学名誉教授

により、同様な結果を得、その遺伝子を lr と名づけた。この遺伝子はヘテロ ($Lrlr$) の状態では側列芒の抑制が不完全である点からみて、むしろ不完全優性遺伝子というべきであろう。氏は $lrlr$ は六条遺伝子 vv が存在するときのみ作用を発現するという。なお、Robertson ら (1944) は *Englawnless* のもつ二条の主列芒抑制遺伝子 lk が Vv と完全連鎖していることを示し、さらに lk はこの lr と複対立していると述べている。

2. 主・側列無芒型について

Park (1923) は完全無芒あるいは側列無芒・主列短細芒の品種 *Arlington awnless* と六条・三叉芒品種との交雑の F_2 と F_3 について調べ、不完全優性の S 遺伝子が三叉芒や長芒 (H と h) の発現を抑制することを認めた。Litzenberger and Green (1951) も同名の品種を用い芒の遺伝を調べた。その結果、この品種は本来側列無芒・主列短芒型で、不完全優性の lr_1 遺伝子がこの特性を発現し、これと第4染色体上の短芒遺伝子 lk_3 との共存により、主・側列とも完全無芒となると結論した。しかし、 lk_4 (第1染色体上の短芒遺伝子 lk_2 に当たる。Eslick and Hockett 1967) は lk_3 のような作用はないという。Schulte (1955) も同名の *Arlington awnless* を用い芒の遺伝解析を行っている。この系統は主列芒長が2~30 mm で、*var. harlani* として記載されているが、その特性は単一の不完全優性遺伝子 lk により支配されるとした。この *Arlington awnless* という品種は倉敷で秋播したときも、年次により主・側列の芒が全く伸びないことや可なり伸長することがあることからみて、上述の3研究の材料の記載の違いは遺伝的原因というより、おそらく実験環境の差によるものであろう。

主・側列無芒についての遺伝研究は *Arlington awnless* 以外の数品種についても行われている。Schulte (1955) は日本原産と推測されている密穂の完全無芒系統、*var. dunder-beyi* を西アナトリアから得て、これと六条長芒の3品種との雑種の F_2 と F_3 における分離を調べた。その結果、本系統の無芒性は側列無芒・主列尖頭 (*gespitzt*) をもたらす上述したのと同じ lk 遺伝子と短芒遺伝子 h との共存によるとした。この h は稈や穂軸節間を多面的に短縮する作用や、掲載の写真からみても uz 遺伝子と推定される。さらに、Schulte は中国の育成品種で、側列無芒・主列尖頭の *Wong* が上述の2品種のもつ遺伝子と相同の lk を持つことを示した。Åberg and Wiebe (1946) によると、*Wong* は主列芒0~7 cm、側列0~3 cm と記載されているが、当倉敷でも、この品種の芒長にこの程度の年次間変動がみられる。

Myler (1942) は安定した完全無芒性を示す系統 *Awnless C.I. 5631* を片親とした4交雑についてその特性の遺伝を調べ、側列無芒・主列ごく短芒 (*awnletted*) をもたらす lk と、短芒遺伝子 lk_1 との共存によることを示した。なお、これらの雑種の分離世代において区分された疎穂型と密穂型は写真から推定すると並・渦遺伝子によると考えられるが、渦遺伝子が芒長に及ぼす影響については全く触れていない。

以上は完全無芒性が1遺伝子あるいはそれと1短芒遺伝子との共存により発現されることを示した結果であるが、Ikeno (1917, 1925) は完全無芒品種“のげなし”の特性が側列芒だけを抑制する不完全優性遺伝子 II と2つの劣性遺伝子 aa と ee との共存によることを示した。なお、この研究で *nudihaxtoni* と同じような側列無芒・主列長芒が $IIAAEE$ 遺伝子型により発現されることを記している。

3, そ の 他

三宅・今井(1922)は側列無芒の数品種と六条の全芒(普通)品種との交雑の F_2 ではいずれも側列無芒型と全芒型と両者の中間型が 1:1:2 の比に分離することから、側列芒抑制遺伝子 I の関与することを推定した。そしてある種の交雑の F_2 では完全無芒は 1/64 (3 劣性)、また無芒×二条長芒の F_2 では 1/256 (4 劣性) だけ現れると述べているが、詳細な記述はない。このほか、ある坊主品種の側列短芒性は側列無芒の I 遺伝子に対し単劣性の i' に支配され、これは側列長芒(普通の六条)の i 遺伝子に対しても劣性である。したがって、この複対系における優性の順位は I (側列無芒) $> i$ (側列長芒) $> i'$ (側列短芒) であるという。

赤藤(1947, 1948)は芒穂型の異なる多くの坊主品種や普通の長芒品種の相互間に多数の交雑を行い、雑種分離世代における芒穂型の分離状況の解析の結果、主・側列の芒長を異なる程度に抑制する 4 種類の坊主遺伝子 I_1, I_2, I_3 , および I_4 (i =正常芒)を含む複対系列の存在を確かめた。そしてこの複対遺伝子のほか、不完全優性の芒長増勢遺伝子 N_1 と N_2 や軟芒化作用を伴う M 遺伝子がオオムギの芒長を支配することを明らかにし、とくに各遺伝子の主列および側列の芒長に対する支配価(長芒型からの短縮量)および遺伝子相互の働き合いの状況を精査した。ここでは 4 種の坊主型系統 b~e の芒型決定に与かる I 系列の 4 遺伝子 $I_1 \sim I_4$ の各々がホモ状態にあるとき、標準の長芒型 $a(ii)$ 品種の主列および側列芒長を抑制する長さの推定量だけを Table 1 に示した。なお、赤藤はこのうち I_2 は Ikeno (1925) のいう I 遺伝子と同じものであると推定している。

Table 1. A list of the estimated reducing effects of the four inhibitory allelic factors $I_1 \sim I_4$ in homozygous conditions on the lengths of central and lateral awns. This was summarized from the genetic study made by Shakudo (1947, 1948)

Description of awn type	Alleles	Name of variety	*Length of central awn (cm)	*Length of lateral awn (cm)
a. standard or ordinary long awn type	$i i$	Taishō-mugi	—	—
b. lateral awn slightly short	$I_1 I_1$	Zukko	-0.164 ± 0.444	-2.514 ± 0.984
c. laterally awnless (centrally long awned)	$I_2 I_2$	Honagashiro	-1.912 ± 0.133	-12.892 ± 0.224
d. laterally awnless (central awn short)	$I_3 I_3$	Murasaki Hadaka	-4.536 ± 0.288	-11.630
e. completely awnless	$I_4 I_4$	**intermedium haxtoni (?)	-13.230 ± 0.326	-12.077 ± 0.430

* Reduced length of awn from that of the standard (a type) variety.

** Arlington awnless may be its correct name.

実験材料と方法

遺伝実験は 3 種類行った。Table 2 には最初の実験に用いた 5 品種(系統)の特性を示した。(1), (2), (3)の系統はいずれも赤藤(1947, 1948)がその実験に用いたもの

を後年 京都大学農学部育種学教室から譲り受けたもので、その芒型からみて(1)穂長白は $I_2 I_2$, (3)丹波白1号は ii 遺伝子を持つものとみなされる。(2)の系統は穂長白と同じ芒形を意味する *H. intermedium haxtoni* の名がつけられていたものであるが、それは主・側列ともほとんど無色であり、赤藤が $I_4 I_4$ をもつことを報告していることからみて、この変種名が誤記によるものと推定された。そして、この系統は、当研究所へ米国から導入した Arlington awnless に酷似し、かつ、それとの交雑の F_1 と F_2 で両親とは異なる形を示す個体を生じなかったため、本報ではこの系統を Arlington awnless と改称した。

Table 2. Characteristics of the materials used for the first experiment

No.	Name of variety	Latin name	Characteristics
1.	Honagashiro*	<i>montanum</i> ($\Rightarrow$ <i>haxtoni</i>)	six-rowed, centrally long (102mm) awn, laterally awnless
2.	Arlington awnless*	<i>tonsum</i>	six-rowed, awnless in both central and lateral spikelets
3.	Tanbajiro 1*	<i>hybernum</i>	six-rowed, centrally (110 mm) and laterally long awned
4.	E. 36	<i>deficiens</i>	central spikelets long-awned, laterals much reduced
5.	inerme 23	<i>inerme</i>	two-rowed, central spikelets awnless

* Used by Syakudo (1947, 1948), and received later from Kyoto University.

交雑は(1)と(2)の坊主品種と条性および芒の特性の異なる3品種(3), (4)および(5)との間に行った。得られた6交雑のうち、(5) *inerme* 23との2交雑については F_2 個体のすべてについて遺伝子型確認のため F_3 検定を行った。しかし、(3)丹波白1号と(4) E. 36 との4交雑の場合は F_2 個体の表現型調査後、区分された3群の表現型のうち、両親と同型と見なされた個体群から各20を、またヘテロ型と推定された群からは30をそれぞれ抽出して F_3 検定を行った結果に基づき F_2 の遺伝子型数を推定した。

第2の遺伝実験は、上述した *H. intermedium haxtoni* の系統中に混在していた、側列芒長17~20 mm, 主列芒長約50 mm の一見半芒様形態を示す個体を主材料としてその芒型の遺伝分析を行った。この材料を HIIH と仮称する。遺伝実験に供用した品種(系統)名と特性は Table 3 に示した。交雑は HIIH を片親として、7~13にわたる二条や六条の長芒品種や種々の坊主品種との間に行い、 F_2 における芒穂型の分離を調べた。

第3実験は異なる芒の発育を示す坊主品種の特性遺伝の概要を把握し、同時にどのような品種が短芒遺伝子を含むかを推知する目的で計画した。そのため、側列無芒であるが、主列芒長については22 mm から73 mm にわたる一連の変異を示す坊主品種11と、側列芒長が20~32 mm で、主列芒長92 mm 以上を示す、いわゆる半芒型の3系統の計14系統を選び、これらと六条長芒品種夏大根麦との間に交雑を行い、それらの F_2 における芒穂型の分離を調べた。供用品種名は後に Table 6 に示す。

Table 3. Characteristics of the materials used for the second experiment

No.	Name of variety	Latin name	Characteristics
6.	HIH-short-awn		six-rowed, covered, lax spike, short-awned
7.	Natsudaikon-mugi	<i>hybernum</i>	six-rowed, covered, lax, long-awned
8.	Nigrinudum	<i>nigrinudum</i>	two-rowed, naked, lax, long-awned
9.	Minn. 90-5	<i>erectum</i>	two-rowed, covered, dense, long-awned
10.	Ishikawa Bozu	<i>dundar-beyi</i>	six-rowed, covered, completely awnless very dense spike
11.	Paisha-Tayeh 1	<i>tonsum</i>	six-rowed, covered, completely awnless, lax spike
12.	Ohara Bozu	<i>harlani</i>	six-rowed, naked, uzu type, dense spike centrally medium long-awn, laterally awnless
13.	Hayakiso 2	<i>harlani</i>	six-rowed, covered, dense spike, centrally medium long-awned, laterally awnless

実 験 結 果

1. 第1実験—穂長白と Arlington awnless の芒穂型の遺伝

2種類の側列無芒品種(1)穂長白(主列長芒)と(2)Arlington awnless(主列も無芒)に、(3)丹波白1号(普通六条長芒)、(4)E. 36(deficiens 長芒)および(5)inerme 23(二条完全無芒)の3品種をそれぞれ交雑して得た6種類のF₁雑種の主・側列の芒長と穎花の特性をTable 4Aに示した。本表から次のことが指摘される。(1)穂長白のもつ遺伝子は丹波白およびE. 36の主列芒長に影響しないが、丹波白とのF₁で側列芒長を半減し、一方E. 36の側列花を二条型に近い、退化した無芒穎と化する。(2)Arlington awnlessのもつ遺伝子は丹波白およびE. 36の主列芒長を若干短くし、同時に側列花の芒の発育を著しく抑制する。しかし、側列穎花の発育に関しては、六条遺伝子*v*と同じく、普通六条の丹波白の側列花の形には全く影響せず、E. 36のもつ*V'*との共存で二条型の側列花に近い形を生じる。(3)inerme 23のもつ遺伝子(おそらく*lk*)は両坊主品種の主列芒を完全に抑制し、側列花の発育に関しては二条遺伝子*V*と同じように、*V-v*(ヘテロ)型の形をもたらす。

つぎに、これら6交雑のF₂における芒穂型の分離状況を調べ、さらにF₃検定を行ってF₂における各遺伝子型数の推定を行った。結果をTable 4Bに示す。この調査において、Arlington awnlessとの交雑の場合は、F₂における両親の型を示す個体と上述のF₁型個体の識別は比較的容易で、その分類はF₃検定結果と完全に一致した。しかし、主列長芒・側列無芒の穂長白との雑種、とくにこれとE. 36(deficiens 長芒)やinerme 23(二条無芒)とのF₂雑種の場合は、F₁雑種型個体と親型(deficiensや二条)との区別は側列花の発育の僅かな差に基づいて行わなければならないため、F₂の表現型では正確に行えず、F₃検定による補正を必要とした。何れにしても、Table 4Bに示すように、6種の交雑の何れの場合も、両親型とF₁雑種型とは1:1:2の比に分離したことが認められた。

この結果から次のことが指摘できる。穂長白の穂の特性である主・側列穎果の完全稔性

Table 4. Results of the first experiment with the six crosses indicated
(A) Spike characters of the F_1 plants

δ	1. Honagashiro (ϕ)		2. Arlington awnless (ϕ)	
	central spikelet	lateral spikelet	central spikelet	lateral spikelet
3. Tanbajiro 1	long awn, fertile	middle long awn fertile	awn 60-80 mm long, fertile	tipped awn~30 mm, fertile,
4. E. 36	long awn, fertile	awnless, palea size as in 2-rowed form	awn short, fertile	awn very short, palea smaller than that of 2-rowed form
5. inerme 23	awnless, fertile	awnless, palea $V-v$ hetero type	awnless, fertile	awnless, partly fertile, $V-v$ hetero type

(B) Segregation of F_2 genotypes

Crosses			Number of F_2 genotypes			Total	χ^2	P
P_1	$\times$	P_2	P_1 type	F_1 type	P_2 type			
Honagashiro	$\times$	Tanbajiro 1	61	138	68	267	0.670	0.8-0.7
"	$\times$	E. 36	138	229	104	471	5.267	0.1-0.05
"	$\times$	inerme 23*	112	210	93	415	1.800	0.5-0.3
Arlington awnless	$\times$	Tanbajiro 1	135	260	128	523	0.207	0.95-0.9
"	$\times$	E. 36	151	330	147	628	1.682	0.5-0.3
"	$\times$	inerme 23*	85	177	85	347	0.141	0.95-0.9

* F_3 progeny test was performed for all the F_2 individuals, but in the other four crosses a part of the F_2 plants were used for F_3 test.

(六条性)と主列長芒・側列無芒という形質は単一の半優性遺伝子に同時に支配されることを示す。同様に Arlington awnless の特性である主・側列可稔性と主・側列無芒性も単一の半優性遺伝子による。そして、これは2種類の遺伝子が v (六条長芒), V^1 (deficiens 長芒) および lk (二条無芒) の3遺伝子と対立しており、この実験の範囲では主・側列穎果の稔性(いわゆる条性)と芒型と間に組換え現象は認められなかった。したがって、2種の坊主遺伝子と3種の条性遺伝子 v , V^1 , lk とは同一遺伝子座にあると推論された。

2. 第2実験—HIHの芒型の遺伝について

京都大学から受領した“H. intermedium haxtoni”と名づけられた系統中には、前述した Arlington awnless に該当する主・側列無芒個体のほかに、それよりも若干主・側列の芒が伸びた“半芒”型の個体を混じていた。それで、これが、赤藤(1947, 1948)の確認した芒長抑制遺伝子系列のうちの何れを持っているかを調べる目的で、ここで HIH と名づけた半芒型個体と Table 3 にかかげた芒長や穂型の異なる7品種との間に交雑を行った。Table 5 にはそれらの交雑から得た F_1 と F_2 世代における芒穂型の分離状況を示した。

Table 5 で、まず、長芒の六条型品種夏大根麦との雑種についてみると、 F_1 は完全な

Table 5. Spike characteristics of F_1 and F_2 phenotypes appeared in the seven crosses of a short-awned var. HIH, with 3 long-awned (upper) and 4 laterally awnless (lower) cultivars

HIH (short-awned) crossed with	Awn length of F ₁		F ₂ phenotypes				Total	χ ²	P
	central	lateral	Two-rowed		Six-rowed				
			long	short	long	short			
Natsudaikon Mugi	long	long	—	—	131	54	185	1.732	.2-.1
Nigrinudum	long	—	76	21	23	9	129	0.750	.9-.8
Minn. 90-5	long	—	169	55	54	19	297	0.092	>.99
Ishikawa Bozu	short	no	312*		0	105	417	0.007	.95-.9
Paisha-Tayeh 1	short	no	246*		68	17	331	1.227	.7-.5
Ohara Bozu	med. long	no	199*		43	23	265	3.403	.2-.1
Hayakiso 2	med. long	no	196*		40	24	259	5.292	.1-.05

* Six-rowed, laterally awnless type.

長芒六条型となり、 F_2 で長芒六条と、HIH に類似の六条短芒型とが 3:1 の比に生じた。したがって、HIH の芒の特性は単劣性の短芒遺伝子の 1 種によるものであり、ふつう不完全優性を示す坊主遺伝子の種類によるものではないことがわかる。また、二条長芒の Nigrinudum や Minn. 90-5 との交雑では F_1 の主列芒は二条親と同じく長芒となり、ただその側列花は V- η ヘテロ型で、部分可稔性を示した。 F_2 では二条型と六条型のそれぞれの群で長芒と短芒型が分離し、その分離比は 9:3:3:1 に適合した。したがって、HIH の短芒遺伝子は条性とは独立の遺伝をすることが認められた。

次に、坊主品種との 4 交雑についてみると、 F_1 では何れも側列無芒となったが、主列芒長について無芒型の親、石川坊主や白沙一大治 1 との F_1 は短芒、また中長芒型の大原坊主や早木曾 2 号との F_1 雑種は長芒となった。これらの F_2 世代では側列無芒型と普通の六条（側列有芒）型とは何れも 3:1 の比に分離し、側列芒発育を抑える単一の遺伝子が坊主品種にそれぞれ含まれていることがわかった。

しかし側列無芒個体群内ではいずれの交雑でも主列芒長に関して変異が大きく、群内における芒型の細区分は困難で、 F_3 以降の後代調査が必要であることが認められた。これと異なり、普通六条（側列有芒）型分離個体群では、石川坊主との雑種以外ではいずれも長芒型と短芒型の分離が判然と認められ、およそ 3:1 の比に現われた。なお興味があるのは、石川坊主との F_2 雑種ではすべてが短芒型で、全長芒の個体は 1 個体も生じなかったことである。このことはおそらく石川坊主に HIH のもつ短芒遺伝子と同じ遺伝子が含まれているためと解釈される。

3. 第 3 実験—短芒遺伝子を含む坊主品種の検出

第 3 実験は、どのような芒型の坊主品種が、いわゆる“坊主”遺伝子のほかに短芒遺伝子を含むかを知る目的で行った。材料として、Table 6 に示すように、主列と側列芒長について一連の変異のある 14 の坊主品種を選び、これらに普通六条長芒の夏大根麦を交雑し、各品種および F_1 雑種の示す主列および側列芒長を測定した。続いて、 F_2 世代における坊主型個体および普通六条型個体群における長芒および短芒の分離の状況を調査した。

Table 6. Segregation in F_2 generation of different awned type plants in the crosses of fifteen "bozu" varieties differing in central and lateral awn lengths with a long awned six-rowed variety Natsudaikon-mugi

Parental "Bozu" variety	Awn length		F ₂ phenotypes			Total	χ ²	P
	central	lateral	"Bozu" type	Normal type				
				long- awn	short- awn			
Sakaiwa Rokkaku 27	21.5 (5-36)	0.7(0-7)	210	44	26	280	5.505	.1-.05
Covered 5 (Haemi, Korea)	30.8(13-43)	1.0(0-3)	180	43	10	233	1.621	.5-.3
Nagashiki	38.6(29-52)	0.6(0-4)	235	42	19	296	4.059	.2-.1
Rokkaku	62.2(54-71)	1.7(0-10)	168	34	8	210	3.426	.2-.1
Hayakiso 2	57.5(37-87)	0.1(0-3)	202	71	0	273	0.148	.8-.7
Bo-ochi	65.4(47-96)	0.3(0-4)	188	53	0	241	1.163	.3-.2
Jugmabori	68.5(45-90)	3.9(0-16)	207	57	0	264	1.636	.3-.2
Ikei 4	70.7(39-108)	3.9(0-17)	198	70	0	268	0.179	.7-.5
Jungbori	72.2(51-92)	1.6(0-7)	167	68	0	235	1.942	.2-.1
Okayama	72.9(37-108)	1.5(0-4)	201	66	0	267	0.011	.95-.9
Seungmaeg 2 (Hwangyan, Korea)	73.3(52-92)	0.02(0-1)	385	143	0	528	1.222	.3-.2
Ikei 13	92.2(70-113)	20.3(0-65)	165	41	0	206	2.854	.1-.05
Ikei 10	94.5(88-104)	32.3(8-52)	274	79	0	353	1.293	.3-.2
Zairai Junkei 84	105.8(83-115)	26.3(10-58)	147	36	0	183	2.770	.1-.05

Table 6 に示された結果によると、どの交雑の F_2 でも坊主型と普通芒の六条型とが 3:1 の比に分離したことが認められ、従って、どの坊主品種も側列芒の發育を抑制する "坊主" 遺伝子 1 対を保有することが推知される。

ところで、14 交雑中 10 交雑では普通芒個体はすべて長芒型のみであったが、表の最初に記された 4 品種、坂井輪六角 27、皮麦-5 (韓国海美産)、長敷および六角、との交雑では、普通芒型の中で長芒のほかに短芒の個体の分離が認められ、個体数が少ないので明確ではないが、大体長芒:短芒の分離比は 3:1 であると推定される。なお、これら 4 品種の特性をみると、主列芒長が 21.5~62.2 mm と、他の 10 品種に比して概して短かいことがわかる。したがって、早木曾 2 号のような例外もあるが、大体主列芒長 60 mm 以下の坊主品種には劣性短芒遺伝子を含む可能性があるものと推定できる。

考 察

第 1 実験では主列長芒・側列無芒型の坊主品種穂長白と、主・側列ともほとんど無芒型の坊主品種 Arlington awnless を用いてそれらの芒穂型の遺伝をしらべ、両品種の特性はそれぞれ 1 つの不完全優性の遺伝子により決定されることを確かめた。そして、それらの遺伝子とともに v (六条普通の長芒)、 V' (deficiens 長芒) および lk (二条の主列無芒遺伝子) と複対立することを示す結果を得た。

この両坊主品種は赤藤 (1947, 1948) が主側列芒長の遺伝実験に供用したものの後代で

あり、われわれが本実験で得た結果は、赤藤の報告とは表現の要領については著しく異なるが、その内容（表現型）についてはよく一致しているといえる。従って、穂長白の芒型支配遺伝子を $I_2 I_2$, Arlington awnless のそれを $I_4 I_4$ とみなすことができる。ことに両者は複対立遺伝子とされているから、遺伝子記号命名規約によれば $I^2 I^2$ と $I^4 I^4$ とすべきであり、以下この記号を用いることにする。

ところで、従来の研究の項で述べたように、この両坊主型の遺伝については、赤藤（1947, 1948）以前にもまたそれ以後にも研究が行われ、しかも相同検定を行うことなく、それぞれ異なる遺伝子記号が与えられている。それらを要約すると次表の如くである。この表

芒 型	材 料	遺 伝 子	研 究 者
主列長芒・ 側列無芒	nudihaxtoni	N	Glinyany (1937)
	nudihaxtoni	lr	Leonard (1942)
	穂 長 白	I^2	赤 藤 (1947)
	(Nogenashi)	$I(+A+E)$	Ikeno (1917)
主側列とも 無芒	Arlington awnless	S	Park (1923)
	Arlington awnless	$lr_1 + lk_5^*$	Litzenberger & Green (1955)
	Arlington awnless	lk	Schulte (1955)
	Arlington awnless	I^4	赤 藤 (1947)
	($\approx$ H. intermed. haxtoni)		
	dundar beyi	$lk + h^*(=uz)$	Schulte (1955)
	Wong	lk	Schulte (1955)
	Awnless C. I. 5631	$lk + lk_1^*$	Myler (1942)
	Nogenashi	$I + a^* + e^*$	Ikeno (1925)

* 全短芒遺伝子

で、主列長芒・側列無芒型の場合、長芒六条に対し不完全優性の 1 遺伝子で同じような表現型を与える点から、どの研究者もおそらく同じ遺伝子を取扱っているものと推定してよいと思われる。一方、主・側列無芒型については、単一の坊主遺伝子、あるいはそれと短芒遺伝子が 1 つあるいは 2 つ共存して発現される場合があり、すべての坊主遺伝子が同じであるとはいえない。しかし、Park の S や Schulte の lk は赤藤の I^4 と同じ遺伝子を取扱っていると考えてよいかも知れない。この考えの当否については問題があることは否めないが、現時点においては止むを得ない推定といえるであろう。

さて、この前提にたつて、どのような遺伝子記号を与えるべきかの問題が生じるが、それに先だち、各坊主遺伝子相互間、および坊主遺伝子と条性遺伝子との関係について考察の必要がある。

三宅・今井（1922）や赤藤（1947, 1948）は側列芒や主列芒の発育抑制に与かる若干の坊主遺伝子はいずれも複対立していることを報告している。われわれも多くの坊主品種相互間交雑の F_1 や F_2 ではいずれの個体も側列芒が発育せず、それらの坊主遺伝子が同一遺伝子座にあることを示唆する結果を得ている。

坊主遺伝子と条性遺伝子 (v , V , V^1 など) との関係についての研究は少ない。一般に、坊主遺伝子の研究は六条の長芒または三叉芒品種と坊主品種との雑種を用いて行われ、坊

主遺伝子を普通芒六条の側列芒や主列芒を抑制する遺伝子と見なすものが主で、条性遺伝子そのものとの関係には余り深い考慮が払われていなかった為である。それでも2, 3の報告中に次のような、含意の多少異なる見解のあることが指摘できる。第1は Leonard (1942) の報告で、坊主品種 nudihaxtoni の遺伝子構成を $lr\ lr\ vv$ とし、 $Lr\ lr$ は普通芒の六条 vv に特異的に働く遺伝子であると述べている。なお、この品種と二条品種との交雑の F_2 と F_3 試験を行っているが、条性と lr との関係については全くふれていない。しかるに、Robertson ら (1944) は、Leonard が $Lr\ lr$ と Vv とが完全連鎖していることを見出したと述べている。また、三宅・今井 (1922) も、種々の坊主品種と二条長芒型品種との交雑の F_2 分離の観察から、条性遺伝子と芒の抑制遺伝子（坊主遺伝子）とは完全連鎖していると述べている。この問題に接近する方法として、二条無芒（inerme 型）系統と六条長芒品種との交雑について研究するのは有効である。Schulte (1955) はこの種の交雑の F_2 をしらべ、無芒遺伝子対 $Lk\ lk$ と条性遺伝子対 Vv との間に、僅かながら親品種と異なる組換え型の出現を認めた。しかるにその結論として $Lk\ lk$ と Vv は完全連鎖しているとし、組換え型個体の出現が実験における過誤（他殖）によることを暗示する記述が行われている。Robertson ら (1944) は Englawless（二条無芒）と六条長芒の3品種との交雑の詳細な研究から、無芒遺伝子対 $Lk\ lk$ と条性遺伝子 Vv とが完全連鎖していることを示した。そして、この $Lk\ lk$ と、Leonard の明らかにした側芒抑制遺伝子 $Lr\ lr$ とは複対立するものと考えられると述べている。一方、われわれは本実験で、“坊主” 遺伝子が条性遺伝子 v, V^1 や二条無芒遺伝子 lk と複対立することを示す結果を得た。もっとも、完全連鎖といい、複対立といっても、各交雑組合せにおける雑種分離の結果そのものは全く異なるものではない。

さて、われわれは本文中で、屢々ははっきりした定義を与えずに“坊主” 遺伝子という表現を用いたが、これには二通りの考え方がありうる。第一は、従来多くの研究者がとってきた考えで、この遺伝子はたんに六条種がふつう発現する側列や主・側列芒の伸長を抑制する作用をもつ芒遺伝子であるとする。第二は、この“坊主” 遺伝子自体が坊主品種特有の芒や小穂を発現する、すなわち、主・側列の小穂の完全な稔性をもたらし、同時に側列芒あるいは主・側列芒の伸長を抑制するものと考ええるものである。その何れの場合も六条遺伝子 v は主・側列小穂の稔実化と芒長の伸長作用を持つことを前提としている。それで“坊主遺伝子” が条性遺伝子と複対立するとすれば、 lr とか lk という対立遺伝子が同一遺伝子座の v の作用の一部を調整するということはありえない。従って lr や lk が v と同じく穎花と芒の発育を同時支配するという第2の考えの方が合理的であるといえる。この基礎から、坊主遺伝子を $V-v$ 遺伝子系列の中に加え、それにふさわしい遺伝子記号を与えることとし、従前の記号を次の如く改めることを提唱する。

穂長白の I^2 (赤藤 1947, 1948) や nudihaxtoni の lr (Leonard 1942) を v^{lr} , また Arlington awnless の I^4 (赤藤, 1947, 1948) や lk (Schulte 1955) などを v^{lk} とする。

さらに、これに倣って、Englawless の lk (Robertson ら 1944) や本研究に用いた inerme 23 のもつ二条無芒遺伝子を V^{lk} とする。

摘 要

坊主オオムギは側列芒が主列芒より異常に短かい1群の六条品種であるが、それらの品種間には主列や側列の芒長に大きい変異がある。そのうち若干の種類についてはすでに詳細な遺伝研究があるが、われわれは坊主ムギの変異全般の遺伝様式を総合的に理解するため、この研究を始めた。本報では今までに行った3つの実験結果を取扱う。

第1実験は Table 2 の5品種のうち、赤藤(1947, 1948)の供試した坊主品種、(1)穂長白(主列長芒、側列無芒)と(2)Arlington awnless(主・側列とも無芒)を片親に、条性と芒型の異なる他の3品種と交雑し、それらの F_2 と F_3 における芒穂型の特性の分離を調べた。それらの F_1 雑種は何れも概して両親の中間の芒穂型を示したが、 F_3 世代で両親と同じ型を示す固定型とヘテロの分離型とが1:1:2の比に分離することが認められ、両親の芒と穂(条性)の特性の組換え型は全く生じなかった(Table 4 A, B)。従って、2坊主品種はともに不完全優性の1遺伝子を持ち、(1)穂長白のは I^2 (赤藤)や lr (Leonard 1942)と、また(2)Arlington awnlessのは I^4 (赤藤)や lk (Schulte 1955)と同じ遺伝子と推定された。さらに両遺伝子とも六条長芒(v)、deficiens 長芒(V^d)および二条無芒(Robertson ら1944の lk)と複対立するものと見なされた。その結果、坊主遺伝子はその品種の特性である側列可稔(六条)性と同時に側列や主・側列の芒長抑制作用を発現するものとし、(1)の品種の遺伝子記号として v^{lr} 、(2)の品種の記号として v^{lk} を用いることを提唱した。さらに、二条で無芒の遺伝子は V^{lk} とした。

第2実験では半芒型系統HIHとの F_2 雑種の分離調査から、その側列短芒・主列中芒という特性は単劣性遺伝子によるもので、坊主品種の一つ石川坊主はこの短芒遺伝子を含むことを知った(Table 5)。さらに第3実験では14の坊主品種と長芒六条品種との F_2 雑種における芒型の分離調査から、側列無芒で、主列芒長20~60 mmの4品種は何れも1つの劣性短芒遺伝子を含むことを知った(Table 6)。なお、第2、第3実験の結果は供試した坊主品種がすべて単一の坊主遺伝子を保有することを示した。それらの遺伝子の芒長への作用の解明は今後の研究を必要とする。

文 献

- Åberg, E. and Wiebe, G. A. 1946. Classification of barley varieties grown in the United States and Canada in 1945. Tech. Bull. No. 907, U. S. D. A. Agricultural Res. Service.
- Engledow, F. L. 1921. Inheritance in barley, II. The awn and the lateral florets. J. Agr. Sci. 11: 159-196.
- Engledow, F. L. 1924. The awn and lateral florets (continued). Fluctuation; a linkage; multiple allelomorphs. J. Genet. 14: 49-87.
- Eslick, R. F. and Hockett, E. A. 1967. Allelism for awn length, $lk2$, in barley (*Hordeum* species). Crop Sci. 7: 266-267.
- Glinyany, N. P. 1937. Inheritance of awns and furcas in crosses between *Hordeum vulgare* var. *nudihaxtoni* × *H. vulgare* var. *trifurcatum*. Bull. Appl. Bot. Gen. & Plant-Breed. Ser. II. 7: 355-376.

- Ikeno, S. 1917. Étude génétique sur les arêtes d'une a race de l'orge a six rangs. Bot. Mag. Tokyo. 31 : 263-267.
- Ikeno, S. 1925. Ein Vererbungsversuche über die Grannen bei Gerste. Jap. J. Bot. 2 : 189-207.
- Leonard, W. H. 1942. Inheritance of reduced lateral spikelet appendages in the nudihaxtoni variety of barley. J. Amer. Soc. Agron. 34 : 211-221.
- Litzenberger, S. C. and Green, J. M. 1951. Inheritance of awns in barley. Agron. J. 43 : 117-123.
- 三宅驥一, 今井喜孝 1922. おおむぎの遺伝に関する研究. 第1報. 植物学雑誌 36 (422) 25-38.
- Myler, J. L. 1942. Awn inheritance in barley. J. Agr. Res. 65 : 405-412.
- Park, J. B. 1923. Inheritance of lemma appendages in cultivated barley. Anat. Record 26 : 384.
- Robertson, D. W., Immer, F. R., Wiebe, G. A., and Stevens, H. 1944. The location of two genes for mature plant characters in barley in linkage group I. J. Amer. Soc. Agron. 36 : 66-72.
- Schulte, H. K. 1955. Untersuchungen zur Genetik und zur physiologischen Funktion der Granne bei der Gerste. Z. Pflanzenzüchtg. 34 : 157-196.
- 赤藤克巳. 1947. 大麦の芒長遺伝とその遺伝因子の量的支配に関する研究. 京都大農学部育種教室業績. 83頁. (騰写刷).
- 赤藤克巳. 1948. 量的遺伝の研究. 第4報. B大麦(a) 芒長の遺伝と其遺伝因子の量的支配価に關係する研究 1. 芒長抑制因子並びに N_1 , N_2 及び M 因子の量的支配価に就いて. 遺伝学雑誌 23 (5-6) : 85-90.
- 高橋隆平, 林 二郎, 守屋 勇, 安田昭三. 1982. 坊主オオムギの分類と遺伝の研究 第1報. 芒型の変異と分類. 農学研究 60 : 13-24.

Studies on Classification and Inheritance of Barley Varieties Having Awnless or Shorter-awned Lateral Spikelets (Bozu Barley)

II. Mode of inheritance of spike characteristics of bozu barley.—I

Ryuhei TAKAHASHI and Jiro HAYASHI

Summary

Previous investigations have shown that a group of six-rowed barley cultivars with awnless or shorter-awned laterals (bozu barley) varied considerably in the lengths of their central awns. A series of studies has also been made to elucidate the genetic system controlling the awn variation of bozu cultivars. This paper presents the results of three genetic experiments.

The first experiment was planned to reconfirm the genetic results shown by Syakudo (1947, 1948) for two bozu varieties, Honagashiro and Arlington awnless, and especially to find out the relationship among the genes responsible for spike and awn

characters of these bozu vars with the alleles vv , V^tV^t , and $lklk$ for six-rowed, deficient and two-rowed-awnless conditions, respectively. The two bozu vars were crossed each to three varieties which were numbered 3, 4 and 5 in Table 2, and segregation of awn and spike characters was investigated in their F_2 and F_3 generations of the six crosses. The F_1 plants derived from the six crosses could be regarded to be almost intermediate as to spike and awn characters between the respective parental vars (Table 4A). In each of the F_2 generations, there appeared only those plants very similar to their respective parents (P_1 and P_2) or to the F_1 , without any recombinant form which has awn and spike characters involved in the different parents. The number of F_2 genotypes, as determined by the F_3 progeny test, proved to fit well to a $1(P_1):2(F_1):1(P_2)$ segregation ratio in all cases (Table 4B).

These results suggest that both alleles (presumably identical with I^2 and I^4) involved in Honagashiro and Arlington awnless, respectively, determine not only the specific awn types but also fertility of lateral florets (six-rowedness), and further that they are allelic to vv , V^tV^t and $lklk$ for two-rowed-awnlessness by Robertson et al. (1944). Based on the facts thus disclosed, and also on careful comparison of our results with those presented by several other authors who used similar materials, the following new gene symbols were proposed:

v^{tr} (Honagashiro) for I^2 (Syakudo 1948) and lr in nudihaxtoni (Leonard 1942)

v^{tk} (Arlington awnless) for I^4 (Syakudo 1948) and lk (Schulte 1955)

V^{tk} (inerm 23) for lk in Englawless (Robertson et al. 1944)

In the second experiment a genic analysis was made using seven crosses with a six-rowed cultivar, HIH, which was laterally short-awned and centrally medium-long awned, and hence looked like a kind of bozu variety. The results indicated that the awn type characteristic of HIH was due to a single recessive gene, and that the said gene was involved also in an awnless bozu cultivar, Ishikawa bozu (var. *dundar-beyi*).

The third experiment was done to elucidate what kind of bozu vars generally involves short-awned gene besides some kind of bozu gene. Fourteen bozu vars differing in central awn length ranging from 20 to 100 mm, as listed in Table 6, were crossed to a long-awned six-rowed var, Natsudaikon Mugi, and the F_2 segregation in these crosses was studied. A single recessive gene for the short awn was proved to be involved only in those bozu vars having a central awn as short as 60 mm or less.