

大麦の無葉耳遺伝子 (*li*) 座における“正常” 複対立遺伝子の分化

高橋隆平・林 二郎・小西猛朗・守屋 勇・平尾忠三

I. 緒 言

栽培品種の間にみられる正常形質の微小な量的差異の遺伝は育種学上からも遺伝学的にも興味ある問題である。このような形質はふつうポリジーンの支配をうけるものと推測されているが、統計遺伝学的方法是は遺伝機構について余り具体的な解答を与えない。

著者らはさきに葉耳や葉舌を缺く大麦の変異体“無葉耳”を用いてその特性の遺伝をしらべた際、交雑によってこの形質を支配する第2染色体上の *li* 遺伝子をヘテロにもつ個体が正常ホモの個体からたやすく区別できるものとその区別の困難なものがあるのを見た(高橋・山本・安田・塩尻 1952)。そして異なる交雑に由来したこれらの *li* ヘテロ個体の間には、附図 I, II に示すように、たがいに葉耳や葉舌の発育程度に明瞭な違いがあるばかりでなく、それらの発育程度に応じて葉片と稈とのなす角度(葉の着生角あるいは傾斜角)や葉舌のある部分の角度(葉舌角—後述)についても顕著に違っていることが見出された。

もともと栽培大麦品種は葉片と葉鞘との接合部、とくに葉耳や葉舌の大きさを多少異にし、この特性はときとして品種の識別に利用される。しかしこれらの両器官は形が小さい上、やや不定形であるため詳細な遺伝研究には不向である。ところが上述の葉舌角や葉の着生角は、正確とはいえないまでも、計測して量的に表示することが可能である。しかも品種間の違いは *li* ヘテロの状態にすると正常ホモの状態と違ってより顕著となる。それで多数の交雑を用いこれら両形質に関する品種間差異の遺伝機構をしらべてみた。その結果、葉舌角や葉の着生角にみられる品種間の微小な、一見連続的な変異はいわゆるポリジーンによるものではなく、主として一つの遺伝子座(*li*)に分化した“正常”複対立遺伝子系の作用に帰され、各品種はそれぞれ違った“正常”遺伝子を持つためであることが明らかになった。同時に、このような複対立遺伝子はホモのときには顕著な差を示さないが、ヘテロのときに *li* に対する優性を異にすることによって容易に識別されることを知った。ここに得た結果の概要を報告する。

この研究に当って終始多大の御助力をあたえられた松枝操嬢に深謝の意を表する。

II. 実験材料と方法

材料：本実験には葉耳と葉舌を缺く変異体“無葉耳”と世界各地産大麦品種中から任意に選んだ栽培種 112 および近縁野生種、*Hordeum spontaneum* および *H. agriocrithon*, の系統 13 が用いられた。中でも、岡育 3 号、改良坊主、コビンカタギ、コビンカタギ 4

号, 東雲, 紫裸, *Nigrinudum* などの裸麦7品種は遺伝の詳細な研究の用に供された。

既述のように葉舌角や葉の着生角に関する差異は *li* 遺伝子についてヘテロの状態のとき顕著に認められるので, 多くの場合各品種と無葉耳とを交雑した F₁ あるいは三系雑種を造り, 調査を行なった。

測定法: 最初に葉舌角の測定要領を説明しよう。附図 I-1, 2 に示すように, 葉片の緑色の部分の下縁は中肋を頂点として或る角度をもって両端へほぼ直線状に走っている。この角度を簡単のため本報ではかりに葉舌角とよぶこととした。この葉舌角の測定のためには, 附図 I-2 のように葉鞘と葉舌を除いて硫酸紙の下に敷き, 下から光をあてて, 葉緑部下端の直線状の部分の端の2つの点とその2直線が中肋と合う点とを紙上に印し, これらの3点を結んで, 分度器で測定した。

葉の着生角測定の要領は次の如くである。まず附図 I-3 のように葉の先を切った葉片を稈についたままとり, さらに測ろうとする葉片の半分を中肋に沿って除き, これを特製の定規にのせる。この定規はセルロイド製の下敷に手を加えたもので, たがい5 cm をへだてた2本の平行線とそれらに直角に交わる縦線が一侧に引かれてある。そして上側の平行線に沿って mm 単位の物指しがはりつけられている。それで葉片の中肋と稈の内縁との接する点(葉の着生点)を下の横線と縦線との交点に, また稈の内縁を縦線にそれぞれ合うようにして材料を支え, 縦線から葉の中肋が上の横線と交わる点までの距離 x を読みとると, $\tan \theta = \frac{x(\text{mm})}{50(\text{mm})}$ によって, 葉の着生角 (θ) を知ることができる。

測定葉位: 葉舌角や葉の着生角は1本の稈でも葉位によって多少異なり, また, 一定の葉位でも環境や年次によって少しずつ違ってくる。さらに, 同一雑種でも年により着生する葉数そのものに変動が起りうる。それで, この実験においてはつねに同じ圃場で一斉に栽培した材料を用い, 一定の葉位のものについて測定比較するようにした。

第 1 表 種々の品種あるいは戻し雑種の第3~9葉が示す葉舌角の
平均値と個体の標準偏差

品種あるいは系統		葉 位							
		3葉	4葉	5葉	6葉	7葉	8葉	9葉	
無 葉 耳 (P)	\bar{x}	16	14	11	18	24	21	30	
	s	4.37	2.77	2.12	3.48	3.60	3.65	4.53	
岡 育 3 号 (BC*)	\bar{x}	32	35	30	40	67	77	87	
	s	8.45	14.14	8.47	8.31	12.28	15.00	34.29	
紫 裸 (BC*)	\bar{x}	87	82	77	70	95	98	113	
	s	14.45	15.80	6.13	17.05	11.56	12.02	8.85	
<i>Nigrinudum</i> (BC*)	\bar{x}	119	117	106	92	108	117	140	
	s	11.84	10.32	6.88	6.15	10.03	7.19	9.16	
岡 育 3 号 (P)	\bar{x}	117	107	89	101	103	118	138	
	s	7.78	5.80	5.79	3.90	5.11	5.53	5.19	
紫 裸 (P)	\bar{x}	119	114	106	110	128	141	155	
	s	14.01	8.33	6.78	5.24	7.69	7.98	8.77	
<i>Nigrinudum</i> (P)	\bar{x}	140	137	132	117	113	131	137	
	s	11.62	8.28	8.10	5.28	7.23	6.19	7.03	
平 均		90.0	86.6	78.7	78.5	91.2	100.4	114.3	

* BC とはこれらの品種にそれぞれ無葉耳を7回交雑した +¹¹/*li* 系統。

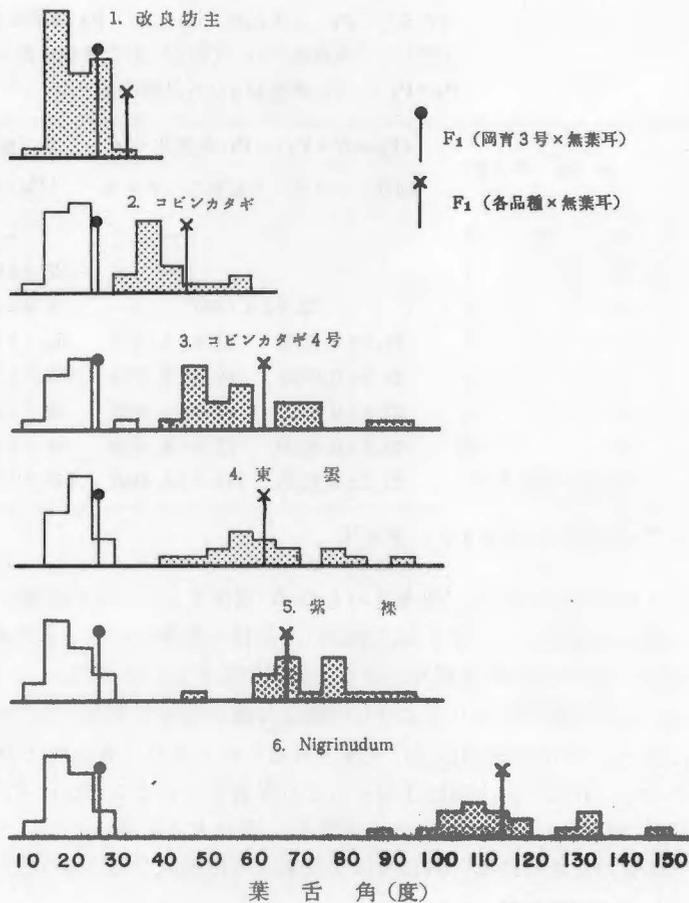
第1表には戻し交雑によって無葉耳の遺伝的背景中に岡育3号、紫裸及び *Nigrinudum* の“正常”遺伝子 li をそれぞれヘテロに持つようにした3つの系統および上掲の4品種(ホモ型)の第3葉から第9葉までの葉舌角が1例として示されている。これによると、第5、第6葉がもっとも角度が小さく、個体間変動も概して小さい。またこれらの数字から変異係数を計算してみると、第6~8葉のものが他よりも小さいことが認められた。実際には葉耳のある部分の形に歪みが少なく、かつ、ある程度形が大きいことが測定上望ましいので、一般に6~8葉について葉舌角の測定を行なった。

葉の着生角の測定比較には下位の葉よりも比較的上位のものを用いることが望ましい。下位の葉片は基部の組織が比較的軟かで、環境により着生角が変りやすいのに反し、上位のものは葉鞘部もよく発達して稈を抱き、葉片をしっかり支えているからである。この理由から本実験ではすべて止葉から数えて第2および第3番目の葉の着生角を測定に用いた。

III. 葉舌角について

1. 三系交雑実験一

予備実験の結果、無葉耳との F_1 雑種の葉舌角について顕著な差を示した7品種、岡育3号、改良坊主、コビンカタギ、コビンカタギ4号、東雲、紫裸および *Nigrinudum* を選び、これらの F_1 雑種における葉舌角の違いがこれらの品種のもつ li 座の“正常”遺伝子の作用にどの程度帰しうるかを調べるため次の三系交雑を行なった。すなわち、岡育3号を共通親としてまず最初に他の6品種との雑種をつくり、さらにこれら6つの F_1 雑種に無葉耳を交雑し、すべての個体が li ヘテロになるようにした。一方これと比較の



第1図 ヒストグラムは F_1 (岡育3号×品種1~6)×無葉耳の三系雑種個体の示した葉舌角の変異(第6葉の測定値)。各三系雑種において F_1 (岡育3号×無葉耳)型と F_1 (各品種×無葉耳)型との明瞭な分離が認められる。

ためこれら7品種と無葉耳との F_1 雑種をつくった。葉舌角の測定は各個体の第6, 第7葉について, F_1 雑種では10~20個体, 三系雑種では40個体を用いて行なった。

第1図には6つの三系雑種の葉舌角(第6葉)の個体変異と F_1 雑種の平均値が交雑別に示されている。この図に明らかなように, 改良坊主の場合を除き, 他の5つの三系雑種は頻度分布がいずれも二頂となり, 2種類の遺伝子型の分離がたやすく推測される。そしてそのうち小さい葉舌角を示す個体群はどの交雑に由来したのも大体同じくらいの値であり, 統計的に差はない。しかも若干ずれてはいるが, 岡育3号×無葉耳の F_1 雑種の値に近い。一方, もう一つの個体群は交雑によりたがいに異なった葉舌角を示しており, その値は三系交雑に用いられたそれぞれの品種と無葉耳との F_1 雑種の示す葉舌角に近いことが認められる。第2表には5つの三系雑種における葉舌角の二頂変異から区別された2つの個体群の平均角度が, 各品種と無葉耳との F_1 雑種および各品種の葉舌角の平均値と共に示されている。

第2表 岡育3号(P_2)と6品種(P_3)との F_1 雑種に無葉耳(P_1)を交雑した三系雑種において区別された2個体群の平均の葉舌角, $P_3 \times P_1$ の F_1 雑種および各品種の葉舌角

品 種 名 (P)	$(P_2 \text{岡育} \times P_3) \times P_1$ (無葉耳= li)		F_1 雑種 ($P_3 \times P_1$)	親 品 種	
	岡育ヘテロ型	各品種のヘテロ型			
1. 無 葉 耳	—	—	—	17.0±0.7071	
2. 岡 育 3 号	—	—	27.3±0.8754	110.1±3.0856	
3. 改良坊主	22.3±0.7483*		32.9±2.2056	122.9±1.5800	
	コビンカタギ	21.0±0.6282	42.4±1.7191	63.5±1.7272	116.7±1.5423
	コビンカタギ4号	21.4±0.9569	60.0±2.5714	62.3±2.4412	111.3±2.2912
	東 雲	22.5±0.8319	64.0±3.0905	62.7±2.4006	107.2±2.3513
	紫 裸	20.7±0.8556	72.3±2.5434	68.3±2.4772	105.9±1.2017
Nigrinudum	21.2±0.8326	114.4±3.4107	113.9±3.6506	142.1±2.8151	

* (改良坊主×岡育3号)×無葉耳。

この結果によると, 無葉耳のもつ li 遺伝子とヘテロの状態になったとき葉舌角にかなり顕著な差があり, 第2表に示された品種の順序にヘテロ型の角度が順次大きくなる。いままも葉舌角が li 座以外にある主働遺伝子あるいはポリゾーンに支配されるものとすれば, この実験で見られたような明瞭な分離は期待できないであろう。したがって, 葉舌角は主として li 座の遺伝子に支配されるものであり, 各品種は li に対する優性度を相当異にする“正常”対立遺伝子をそれぞれ保有していることを示す。なお第2表によると, 親品種の間には, Nigrinudum を除き, 余り大きな違いがない。このことはこれらの $+li$ がホモのときには葉舌角に及ぼす効果は大体類似していることを示している。

2. 三系交雑実験—2

前年度の結果の追試のため, 1961年には岡育3号, 改良坊主, コビンカタギ, コビンカタギ4号, 東雲および Nigrinudum の6品種相互間に交雑を行ない, 得られた15種類

の F₁ 雑種の各々に無葉耳を交雑した。これらの三系雑種の種子はどれも各 50 粒ずつ栽植し、個体別に第 7, 第 8 葉の葉舌角を測定した。ただし比較には第 7 葉の測定値のみを用いた。

これら 15 の三系雑種のうち 8 雑種では、葉舌角の個体変異が不連続の二頂頻度分布を示し、2 種類の *li* ヘテロ個体群が区別された。そして前年度の結果に徴して、それら各群の *li* 座に関する遺伝子構成を推測することができた。第 3 表には推定の各遺伝子型の葉舌角の平均値とその標準偏差が示されている。この結果によると、同じ遺伝子型と推定されたものは違った交雑から由来したにもかかわらず、大体同じ位の葉舌角を示すことがみとめられる。しかし第 3 表の下欄にみられるように、結果の分散分析を行なってみる

第 3 表 6 品種間の二面交雑の F₁ 雑種に無葉耳を交雑した 15 の三系雑種中葉舌角について二頂の不連続変異を示した 8 雑種集団において区別された各品種の *li* ヘテロ型の葉舌角の平均値とその標準偏差

共通親 非共通親	下記の品種の <i>li</i> ヘテロ型の葉舌角					
	岡育 3 号	改良坊主	コビンカタギ	コビンカタギ 4 号	東 雲	Nigrinudum
岡育 3 号	—	—	—	48.9 ±2.2561	53.6 ±2.0961	97.5 ±3.1612
改良坊主	—	—	—	58.1 ±2.1119	57.7 ±2.2774	89.4 ±2.6296
コビンカタギ	—	—	—	—	—	101.2 ±2.0852
コビンカタギ 4 号	22.7 ±0.8913	24.5 ±0.8300	—	—	—	98.2 ±2.1181
東 雲	24.3 ±0.9467	25.8 ±0.7716	—	—	—	—
Nigrinudum	28.2 ±1.0988	29.3 ±1.1574	48.2 ±1.2861	56.3 ±2.1263	—	—
平均	25.1	26.6	48.2	54.4	55.7	96.6
異なる交雑から得た 値の間の差の有意性	**	**	—	*	no	*

* 5%, ** 1%水準でそれぞれ有意。

第 4 表 連続的変異を示した雑種集団の平均の葉舌角度の実測値と推定値

F ₁ (P ₁ × P ₂) × 無葉耳	実測値	推定値 ¹⁾	差の有意性
岡育 3 号 × 改良坊主	26.7 ± 0.7635	25.8	n. s.
岡育 3 号 × コビンカタギ	32.4 ± 1.4646	36.6	n. s.
改良坊主 × コビンカタギ	34.2 ± 1.2373	37.4	n. s.
コビンカタギ × コビンカタギ 4 号	49.6 ± 1.9459	51.3	n. s.
コビンカタギ × 東 雲	41.7 ± 1.4745	51.9	sig.
コビンカタギ 4 号 × 東 雲	47.1 ± 1.2050	55.1	sig.
東 雲 × Nigrinudum	76.0 ± 3.0461	76.1	n. s.

1) 第 3 表の平均値より推定。

と、例えば同じ岡育3号 *li* ヘテロ型でも、由来した交雑によって多少値を異にする。これは +^{li} 以外の遺伝子がこの形質に影響していることを示すものであろう。

残りの7つの三系雑種では、葉舌角に関する個体変異が連続的であって、その中にふくまれる2つの群を区別できなかった。しかしこれらの雑種集団を構成していると思われる2つの *li* ヘテロ型の平均値が第3表から推定できたので、2つの型の個体が三系雑種中に同数ずつ含まれていると仮定して各交雑の個体群の理論的な葉舌角の推定平均値を求め、これらと雑種集団の実測値とを比較した。その結果は第4表に示すとおりであって、コビンカタギ×東雲およびコビンカタギ4号×東雲の2交雑以外の5交雑では、推定の平均値と実測の平均値との間に統計的に差のないことが認められた。

つぎに上と同じ目的で、第3表に示された各品種の *li* ヘテロ型の葉舌角の平均値と標準偏差からこれら7つの雑種の理論的頻度分布を求め、実際に観察された集団の頻度分布と対比させてカイ自乗検定を行なった。その結果は第5表の如くであって、3交雑では両者の適合することが認められたが、他の4交雑では適合しなかった。この不一致の原因は(1)すでに第3表の結果について述べたように、同じ品種の *li* ヘテロ型でも違った交雑から得たもの間には葉舌角に若干有意な違いがあるにもかかわらず、それらの平均値をそのまま用いたこと、(2)雑種集団の個体数が僅少(40~50)であったこと(3)またそのため2つの型の分離の期待比(1:1)からのひずみが強く影響することや(4)葉舌角の測定がそれほど厳密正確に行なえないこと、などによるものであろう。だからこのような点を考えると、実測した集団の葉舌角の平均やその変異はむしろ期待に近いものとみてよいといえるであろう。

この結果は、前年度の試験(A)と同様に、*li* についてヘテロの個体の葉舌角の大きさが主として *li* と対立する“正常”遺伝子の種類よってきまり、普通の栽培品種は *li* に対する優性度を著しく異にする“正常”対立遺伝子を持つことを示した。なお、*li* ヘテロ個体の葉舌角は *li* 座以外の遺伝子にも僅かながら影響されることが暗示されたが、この点については次の実験を行なってさらに検討した。

3. *li* ヘテロ個体の葉舌角に及ぼす *li* 座以外の遺伝子の影響

li 座以外の遺伝子が葉舌角に及ぼす影響の程度を推知する一つの方法として、7回の戻し交雑により、岡育3号、紫裸および *Nigrinudum* の遺伝的背景を無葉耳のそれと同じにした3種類の +^{li}/*li* 系統をつくり、これらと上記3品種に無葉耳を交雑した F₁ 植物とを同時に栽植して葉舌角の比較を行なった。調査個体数は各区とも約50で反復は2回であった。測定は第6、第7葉について行ない、比較のためには両測定値の平均を用いた。

第6表 岡育3号、紫裸および *Nigrinudum* の“正常”遺伝子 +^{li} をそれぞれ保持しつつ無葉耳を7回戻し交雑した *li* ヘテロ系統と、各品種×無葉耳の F₁ 雑種との葉舌角の比較

	岡育3号	紫 裸	<i>Nigrinudum</i>
F ₁ (P×無葉耳)	28.8±0.7156	74.8±1.2269	103.7±1.1278
BC (P×7無葉耳)	37.8±0.9672	74.0±1.0407	105.8±1.1353
差	9.0**	0.8	2.1

その結果を第6表に示す。

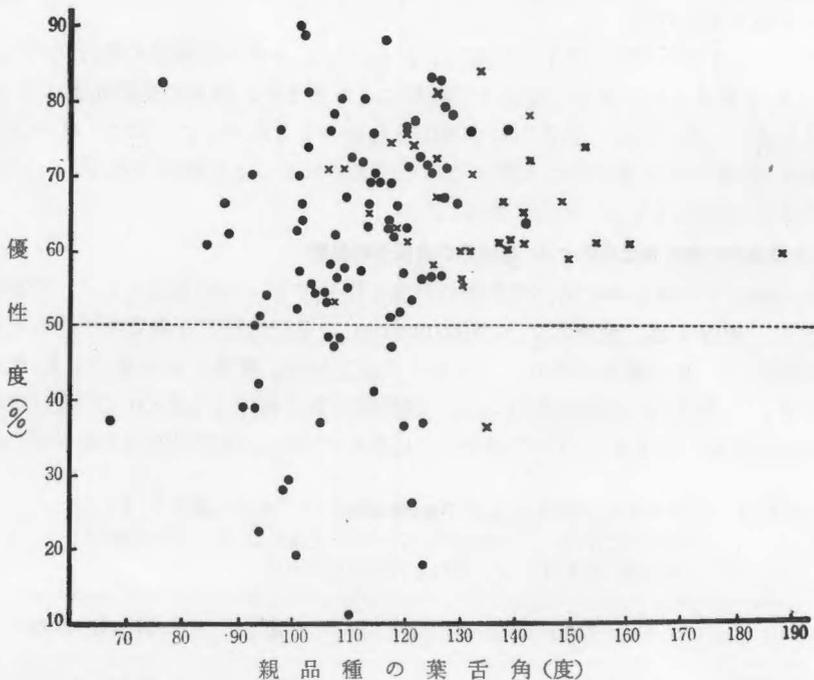
第6表によると、紫裸と *Nigrinudum* の場合は戻し雑種と F_1 雑種との間に葉舌角の大きさに差は認められなかった。しかし岡育3号の場合には F_1 雑種、すなわち、岡育3号と無葉耳の遺伝子を半分ずつ持つものが戻し雑種、すなわち無葉耳の遺伝的背景をそのまま持つものよりも約 9° 角度が小さく、両者の差は統計的にも有意であった。したがって *li* ヘテロの状態における葉舌角は *li* 座以外の遺伝子の影響を若干うけるものとみられる。それにしても、葉舌角の各品種間の差はこの表で明らかなように、 F_1 と戻し交雑との違いよりはるかに大きく、したがって $+li$ の *li* に対する優性度の違いが極めて強く影響し、*li* 座以外の遺伝子の作用はごく微弱であることはたしかである。

4. “正常” 遺伝子 $+li$ の優性度の変異および正常ホモの状態における葉舌角との関係

1962年には栽培品種と若干の野生大麦をふくむ125の品種あるいは系統とそれら各品種に無葉耳を交雑して得た F_1 雑種とをそれぞれ10個体ずつ栽培し、各個体の主稈の第7、第8葉の葉舌角を測定した。

いま第7、第8葉の平均値を用い、親品種と F_1 雑種の葉舌角の相関係数を求めたところ $+0.704^{**}$ となった。これは正常ホモの状態における葉舌角の大きいものほど無葉耳との F_1 雑種の葉舌角もやはり大きい傾向のあることを示している。

しかし各品種の持つ“正常”遺伝子 $+li$ の作用力を比較しようとする場合、 F_1 の葉舌角の絶対値を基礎にしたものよりも、*li* に対する優性の程度をあらわす *relative potence*



第2図 各品種の持つ“正常”遺伝子 $+li$ の葉舌角に関する優性度(%)と親品種の葉舌角との関係。黒丸は六条品種、×印は二条(野生種をふくむ)品種。

を用いた方がよいであろう。この優性度はふつう $(F_1 - MP) / \frac{1}{2}(P_2 - P_1)$ であらわされるが、ここでは便宜上完全優性のときの値が100%、中間親と同じときが50%となるように、各品種の優性度を $(F_1 - P_1) / (P_2 - P_1) \times 100$ によって計算した。ここに P_1 は無葉耳の、また P_2 は各品種の葉舌角をあらわす。このようにして得た値と各品種の葉舌角との相関を計算すると +0.189 となり、両形質間にほとんど関連のないことが見出された。この結果は F_1 と P_2 との相関が比較的高かったことからみるとむしろ当然のことといえよう。

さて、 $+^{ii}$ の ii に対する優性度と P_2 との関係を図示した第2図によると、この実験に用いた品種の持つ $+^{ii}$ 遺伝子は ii に対し完全優性に近いものから中間程度(50%)の優性度を示すものが多いが、それよりも優性度が低いものも相当数あって、その変異は著しく大きい。すなわち、栽培大麦品種の ii 座には、優性度を異にする多数の遺伝子が分化していることが明らかに認められる。

ところで、第2図によると、各品種の示す葉舌角の間にもかなり大きな変異が認められる。しかしこの品種間変異のすべてが各品種のもつ $+^{ii}$ 遺伝子がホモのときの葉舌角への効果をあらわしているものとはいえない。いまこの調査材料について調べてみると、第2図にも明らかのように、二条品種は六条品種より葉舌角の大きいものが多く、その平均値の差は 22.3° にも及び、統計的にも有意である。これは二条品種の持つ $+^{ii}$ 遺伝子と六条品種の持つ $+^{ii}$ 遺伝子との作用力の違いというよりも、条性遺伝子の葉舌角に及ぼす多面的効果の違い、あるいは葉舌角に影響する ii 座以外の遺伝子についてこれらの2群の品種が著しく異なっているためであろうと推測される。なお、このほかに、二・六条品種群内において葉舌角に若干影響する $+^{ii}/+^{ii}$ 以外の遺伝子の存在も推測される。この点については次の項で検討することとする。

5. ホモの状態における異なる“正常”遺伝子および条性遺伝子の葉舌角に及ぼす影響

実験結果のC項で述べた実験材料の後代から、品種“無葉耳”の遺伝的背景を共有する、岡育3号、紫裸および *Nigrinudum* の $+^{ii}/+^{ii}$ 系統を育成し、各30個体の葉舌角の平均値相互間および各原品種のそれとの比較を試みた。結果は第7表に示すとおりである。

第7表 3品種のもつ $+^{ii}/+^{ii}$ に無葉耳の遺伝的背景を持つ戻し雑種
3系統と親品種との葉舌角の比較

	岡育3号	紫 裸	<i>Nigrinudum</i>
親 品 種	100.7±1.7400	121.2±2.2745	134.9±1.3355
戻 し 雑 種	95.5±1.4333	118.6±1.3515	126.0±1.0046
差	5.2	2.6	8.9**

この結果によると、同じ無葉耳の遺伝的背景においても *Nigrinudum* のもつ $+^{ii}/+^{ii}$ 遺伝子はもっとも葉舌角を大きくし、ついで紫裸のが僅かにこれより小さく、岡育3号のそれは *Nigrinudum* のよりも 30° 近くも小さい葉舌角しか作らない。したがって、少なくともこれら3品種の持っている $+^{ii}$ 遺伝子は、 ii ヘテロの状態においてはもちろんのこ

と、ホモの状態においても異なる葉舌角を造るものであって、これらは明らかに複対立の関係にあることを示す。

つぎに同じ表で同時栽培した親品種の葉舌角と比較してみると、戻し雑種の示す角度と大きな違いがない。しかし *Nigrinudum* の場合には親品種の方が戻し雑種より約9°大きく、有意な違いを示した。この結果は *li* 座以外の遺伝子が、ごく僅かではあるが、 $+^{li}/+^{li}$ 型の葉舌角に影響することを示すものであろう。

Nigrinudum という品種は二条型であり、無葉耳を戻し交雑したものは完全な六条型である。また前項で述べたように、二条品種は六条品種よりも葉舌角がかなり大きい。これらの事実は条性遺伝子そのものが多面的作用として葉舌角にも影響するのかも知れないという考えへと導く。それでこの点を明らかにするため、二条性で葉舌角の大きい *Nigrinudum* を片親にし、六条性で葉舌角中位の東雲（紫裸と同程度の品種）および角度のもっとも小さい岡育3号をそれぞれ他の親として交雑した F₂ 雑種個体各々約350を親品種と共に栽培して、条性の分離をしらべ、同時にこれらの雑種個体の第6、第7葉の葉舌角を測定した。その結果は第8表にとりまとめて示されている。

第8表 共通親 *Nigrinudum* と東雲および岡育3号との交雑の F₂ で分離した二条、中間および六条型の平均の葉舌角

	<i>Nigrinudum</i> × 東雲 (1)	<i>Nigrinudum</i> × 岡育3号 (2)	(1) — (2)
二 条 型	127.5 ± 1.0468	116.5 ± 1.4303	11.0**
中 間 型	125.3 ± 0.8906	114.2 ± 0.7106	11.1**
六 条 型	124.1 ± 1.1428	110.7 ± 1.8949	13.4**

東雲: 107.5 ± 1.3771; 岡育3号: 100.3 ± 1.0791; *Nigrinudum*: 134.0 ± 1.2963

この結果によると、両雑種とも六条型 (*vv*) 個体の葉舌角がもっとも小さく、続いて中間型 (*Vv*) が僅かにこれより大きく、二条 (*VV*) 型がもっとも大きい葉舌角を示している。しかし、各遺伝子型間の平均値の差はいずれもごく僅かであって統計的に有意でなかった。したがって、条性遺伝子 *Vv* の葉舌角に及ぼす影響は、よしあるとしてもごく僅かなものであると結論される。それで二条大麦品種が一般に六条品種よりも葉片と葉鞘の接合部の発達がよく、葉舌角も大きいということは、条性そのものと直接的な関連があるのではなく、両品種群が、これらの形質を支配する遺伝子に関して偶然的な偏りを持っていることに主として基因すると解釈すべきであろう。

この比較調査に用いた2交雑は、*Nigrinudum* を共通親とし、東雲および岡育3号をそれぞれ片親としたものであるが、東雲は岡育3号よりも葉舌角が平均7°も大きい。だから、いまもしこの差が親品種の持つ $+^{li}$ の作用力の違いによるものとすれば、東雲との雑種は岡育3号との雑種よりも若干葉舌角が大きくなることが予期される。事実はこの予想の通りであった。すなわち第8表に示されているように、二条、中間および六条のどの個体群においても、東雲との雑種の方が岡育3号との雑種よりも約11°葉舌角が大きかった。

以上述べた諸実験の結果は、大麦品種間に分化している $+^{li}$ 遺伝子が主として葉舌角

の大きさを支配し、そしてホモのときより、ヘテロのときに遺伝子作用の強さの違いを著しく顕著にあらわすことを示した。

したがって、これらの遺伝子は同位対立遺伝子に類似した複対立遺伝子であるとみなすことができるかもしれない。しかし、 $+^{li}$ 以外の遺伝子も若干葉舌角に影響することが示されており、また同じ遺伝的背景における多くの $+^{li}$ 遺伝子のホモおよびヘテロ状態における作用比較を行っていないから、これらの遺伝子群をはっきりと定義することはできなかった。

6. li 座にある“正常”複対立遺伝子の地理的分化

第9表には葉舌角を調査した品種の持つ $+^{li}$ の li に対する優性度の変異が各産地別に示されている。この表において、優性度 100% は完全優性で、50% のときは中間親の値に相当する。この結査によると、日本と中国の品種には優性度の低い、すなわち F_1 雑種が劣性親の無葉耳に近い角度を示す品種が多い。しかしその他の地域の品種はたいてい半優性 (50%) 以上のものから成っている。そして、二条野生種、*H. spontaneum*, もまたこれらと大体同じ程度の優性度を示している。このように東アジアの地域にだけこのような特殊の遺伝子を持つ品種が分化していることは興味がある。

第9表 地域別大麦品種の葉舌角に関する優性度の比較

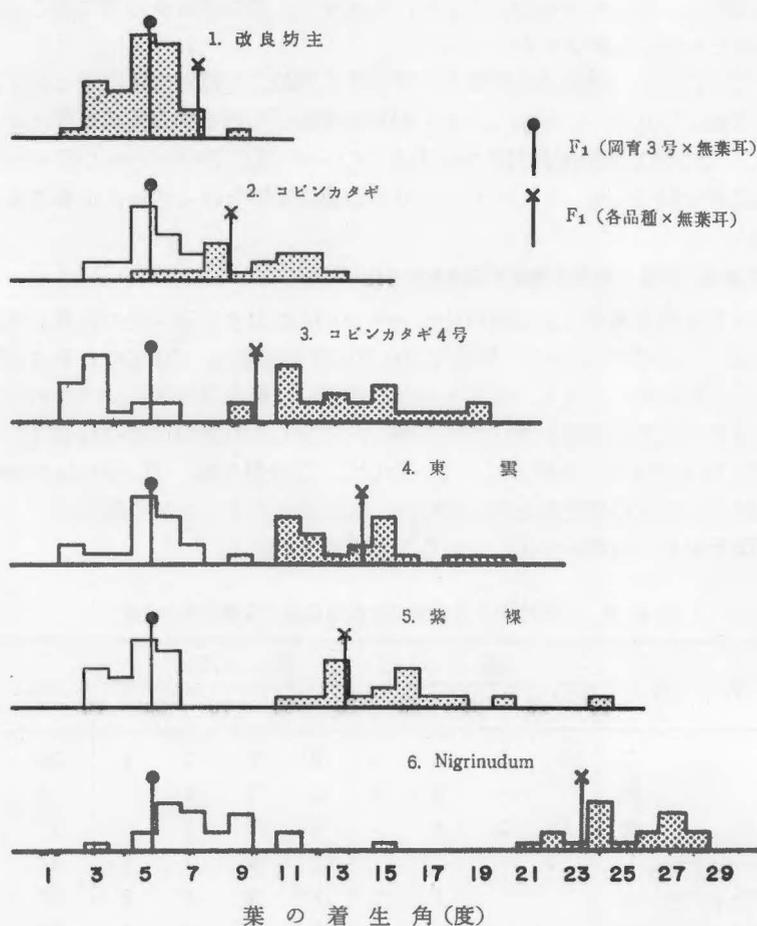
地 域 別	優 性 度 (%)									n	\bar{x}
	10	20	30	40	50	60	70	80	90		
日 本	2	1	3	5	9	7	2	1		30	52.7
朝 鮮				2	1	3	1	1		8	53.9
中 国	1	3	1			3	1	1		10	43.6
印度・ネパール・チベット						2	8	3	4	17	71.0
西南アジア・トルコ			1	1		3	4	7	1	17	64.9
欧 州・ロシア						6	6	6	1	19	65.7
エチオピア							3	7	1	11	73.0
<i>H. spontaneum</i>				1		3	5	2	1	12	64.8
計	3	4	7	8	29	35	29	9		124	

IV. 葉の着生角について

1. 三系交雑実験

葉の着生角の測定は既述の葉舌角の調査に用いたのと同じ材料について行った。そしてそれらの結果もまた大体同じ要領で整理した。最初に、岡育3号と他の6品種、すなわち、改良坊主、コビンカタギ、コビンカタギ4号、東雲、紫裸および *Nigrinudum* との F_1 雑種に無葉耳を交雑した三系雑種に関する結果を述べる。

第3図には各三系交雑別に個体の葉の着生角の変異と F_1 (品種×無葉耳) 雑種の平均値とが示されている。これは、第1図に示した葉舌角に関する場合と大体同じで、コビンカタギ4号、東雲、紫裸および *Nigrinudum* との雑種ではいずれも変異が不連続の二頂分布曲線を示し、それぞれ2つの遺伝子型がたやすく区別できる。これに反し、改良坊主やコ



第3図 ヒストグラムは F_1 (岡育3号×品種1~6)×無葉耳の三系雑種個体の示した葉の着生角の変異。各三系雑種において F_1 (岡育3号×無葉耳) 型と F_1 (各品種×無葉耳) 型との明瞭な分離が認められる。

ピンカタギとの雑種の場合は単頂分布である。しかし後者では変異の幅が広く、そして葉舌角の大きさや葉耳、葉舌の外観に基づいて2つの群を判別することが可能であった。第10表にはこのようにして区別された各三系雑種における2群の葉の着生角の平均値とその標準偏差とが示されている。

第10表と第3図によると5交雑において分離した葉の着生角の小さい群はどれも岡育3号の持つ $+li$ と li とのヘテロ個体から成る群であり、それらは大体岡育3号×無葉耳の F_1 雑種と同じ位の平均を持つことが認められる。同様に、他の多少とも着生角の大きい個体群はそれぞれの品種の $+li$ と li とのヘテロの個体群であることがたやすく推定できる。なお、改良坊主と岡育3号との三系雑種では、各親品種と無葉耳との F_1 雑種

第 10 表 岡育 3 号 (P_2) と 6 品種 (P_3) との F_1 雑種に無葉耳 (P_1) を交雑した三系雑種において区別された 2 群の平均の葉の着生角、 $P_3 \times P_1$ の F_1 雑種および各品種の着生角

品 種 名 (P)	$(P_2 \text{岡育} \times P_3) \times P_1$ (無葉耳)		F_1 雑種 ($P_3 \times P_1$)	親 品 種	
	岡育ヘテロ型	各品種のヘテロ型			
1. 無 葉 耳	—	—	—	0.7±0.1008	
2. 岡 育 3 号	—	—	5.3±0.3116	17.9±0.6218	
3. $\left\{ \begin{array}{l} \text{改 良 坊 主} \\ \text{コビンカタギ} \\ \text{コビンカタギ 4 号} \\ \text{東 雲} \\ \text{紫 裸} \\ \text{Nigrinudum} \end{array} \right.$		5.0±0.2387*	7.8±0.5756	20.6±0.8411	
		5.3±0.2602	9.5±0.5630	9.1±0.4593	17.5±0.3726
		3.4±0.3412	13.5±0.5897	10.2±0.6389	21.3±0.6443
		5.2±0.3867	14.0±0.6155	14.6±0.6513	21.7±1.0332
		4.8±0.2500	15.3±0.7401	13.9±0.9249	25.8±0.7962
	7.6±0.3516	24.9±0.5083	23.8±1.1538	23.7±1.3642	

* (改良坊主×岡育 3 号)×無葉耳.

の葉の着生角に差が余りないために、2 つの変異が重複したものとみることができる。これらの諸結果は、第 1 図と第 2 表に示した葉舌角に関する結果とよく一致しており、したがって li ヘテロ個体の葉の着生角の差もまた主として $+li$ 遺伝子の li に対する優性度の違いによってきまることが示すものといえよう。しかし第 10 表において異なる交雑に由来した岡育 3 号のヘテロ型の平均値には $3.4^\circ \sim 7.6^\circ$ の変異があって、交雑によるその違いは統計的にも有意であった。同じ材料について調べた葉舌角ではこのような違いが認められなかったことからみると、この形質は葉舌角よりも li 座以外の遺伝子あるいは環境による影響をより強くうけることを暗示する。

2. li ヘテロ型の葉の着生角に及ぼす遺伝的背景の影響

第 11 表には岡育 3 号、紫裸および Nigrinudum に無葉耳をそれぞれ 7 回戻し交雑して得た $+li/li$ 型とこれら 3 品種と無葉耳との F_1 雑種の示す葉の着生角の平均値が示されて

第 11 表 岡育 3 号、紫裸および Nigrinudum と無葉耳との F_1 雑種 ($+li/li$) とこれらの品種の遺伝的背景を無葉耳のそれと入れかえた $+li/li$ 系統との葉の着生角

	岡 育 3 号	紫 裸	Nigrinudum
F_1 ($P \times$ 無葉耳)	9.5±0.3040	23.5±0.4686	31.7±0.3438
戻し雑種 ($P \times 7$ 無葉耳)	6.3±0.3603	23.7±0.3708	34.1±0.3335
差	3.2**	0.2	2.4**

いる。この結果によると紫裸の場合は遺伝的背景を入れかえてもほとんど葉舌角に差を示さなかったが、岡育 3 号と Nigrinudum の場合には両者の差が有意であった。したがって li 座以外の遺伝子が li ヘテロ個体の葉の着生角に僅かながら影響するものと推測される。しかし、同じ表において、交雑に用いた親品種が異なると遺伝的背景が同じでも葉の

着生角は著しく異なり、 $+^{ii}$ の ii に対する優性度の違いの影響がその他の遺伝子の影響よりもはるかに大きいことを同時に推知することができる。

3. 種々の品種の葉の着生角および品種×無葉耳の F_1 雑種の着生角との関係

葉舌角については全部で125品種を用いこの関係をしらべたが、葉の着生角は災害のため45品種だけしかデータが得られなかった。いまこれらの品種の葉の着生角と無葉耳との F_1 の示す着生角との相関をしらべたところ、 $+0.696^{**}$ となり、親品種の葉の着生角が大きいものほど F_1 雑種の角度も大きくなる傾向が認められた。

しかしさきにも述べたように、 F_1 雑種の値は問題の“正常”遺伝子の変異遺伝子に対する優性度のみならず親品種のもつ遺伝的背景の影響をもうける。そこで $+^{ii}$ の ii に対する優性度を既述の要領で計算し、これと親品種の示す葉の着生角との相関をしらべてみた。その結果は -0.081 となり、両者の間にまったく関連のないことがわかった。ここに、調査した品種のもつ $+^{ii}$ 遺伝子の ii に対する優性度は30%から100%までの開きがあり、60~80%の品種が多かった。一方各品種の葉の着生角には $17^\circ \sim 41^\circ$ の変異があった。

4. ホモの状態における異なる“正常”遺伝子および条性遺伝子の葉の着生角に及ぼす影響

戻し交雑法によって無葉耳の遺伝的背景中に岡育3号、紫裸および *Nigrinudum* の $+^{ii}$ 遺伝子をそれぞれホモに組み入れた3系統各30個体について葉の着生角を測定し、この値をそれぞれの親品種の着生角と比較した。

第12表 無葉耳の遺伝的背景中に $+^{ii}$ をホモに入れた3種の戻し雑種系統と親品種との葉の着生角。(1)は1965年(2)は1964年の結果

	岡育3号	紫裸	<i>Nigrinudum</i>
親品種	(1) 24.3 ± 0.9195	30.6 ± 1.4314	26.1 ± 3.5916
	(2) 26.6 ± 0.2817	30.0 ± 0.2984	35.8 ± 0.5811
戻し雑種系統	(1) 34.7 ± 0.5389	40.0 ± 2.6972	44.6 ± 3.8280

第12表に示されたその結果によると、岡育3号や紫裸の場合は約 10° 、*Nigrinudum* の場合は 18° も戻し雑種の方が親より大きくなっている。このことは無葉耳のもつ遺伝的背景がこれら3品種のもつ遺伝的背景よりも葉の着生角を大きくすることを示すものと考えられる。一方、これら3つの戻し交雑系統間では岡育3号、紫裸および *Nigrinudum* の順に $5 \sim 6^\circ$ ずつほど葉の着生角が大きくなっており、これはそれぞれの品種の持っていた $+^{ii}$ がホモの状態において葉の着生角に及ぼす作用力の違いを示すものと考えられることができる。

この測定に用いた材料は、世代促進を行なって少しく正常播種期から遅れてまいたものであるから、さらに追試を行なう必要があるかも知れない。親品種の角度は前年約60個体について調べた結果があるので、参考のため同じ表に示されているが、この方は *Nigrinudum* の着生角が 10° 近く大きく、しかも標準偏差も少ない。しかし他の2品種については大差を認めなかった。

次にさきの項で示した測定結果から二条品種と六条品種の葉の着生角の平均値の比較を行なったところ、二条は六条よりも 7.2° 角度が大きく、その差は1%水準で有意であっ

第 13 表 *Nigrinudum* (共通親) と東雲および岡育 3 号との交雑の F_2 で分離した二条, 中間および六条型個体群の平均の葉の着生角

	個体数	<i>Nigrinudum</i> × 東雲	個体数	<i>Nigrinudum</i> × 岡育 3 号
二条型 (VV)	96	31.1 ± 0.5380	83	30.3 ± 0.6711
中間型 (Vv)	163	32.1 ± 0.3132	162	31.4 ± 0.5145
六条型 (vv)	100	31.1 ± 0.5056	70	32.9 ± 0.9978

岡育 3 号: 23.6 ± 0.4126; 東雲: 25.9 ± 0.4245; *Nigrinudum*: 32.1 ± 0.5502

た。そこで、二条品種 *Nigrinudum* に東雲あるいは岡育 3 号をかけた F_2 雑種中に分離した二条, 六条および中間型個体群のそれぞれの平均値を求めて、条性遺伝子が葉の着生角に対し多面的作用をもつかどうかをしらべてみた。結果は第 13 表に示されているとおりで、例えば二条種 *Nigrinudum* は六条種岡育 3 号より約 8° 大きいにかかわらず、 F_2 の二条型と六条型との間にはまったく差が認められなかった。それゆえ、条性遺伝子あるいはこれに近く座位する遺伝子は葉の着生角に強く影響しないと考えてよいであろう。

最後に、渦性品種は並性品種より葉が一般に鋭角についていることが認められているので、これが果して並渦遺伝子の影響によるかどうか、*Nigrinudum* × 岡育 3 号の F_2 で分離した並渦個体についてしらべてみた。その結果は第 14 表に示すとおりで、渦性の方が並性よりも明らかに葉が立ち気味であることを示した。

第 14 表 *Nigrinudum* × 岡育 3 号の F_2 における並渦型の葉の着生角

	個体数	葉の着生角
並性	315	31.5 ± 0.3897
渦性	84	25.2 ± 0.5120
差		6.3**

V. 葉舌角と葉の着生との関係

3 品種と無葉耳との F_1 雑種や 2 つの親品種の葉片と葉鞘の接合部を示した附図 I, II をみると、葉舌角が小さくなるにつれ葉片の基部が稈を強く抱合する形をとり、葉の着生角もおのずから小さくなるようにみえる。また今までに述べた諸実験の結果は、葉舌角も葉の着生角もともに h 座の“正常”遺伝子に主として支配され、遺伝的にも密接な関連のあることを推測させた。

いま、葉舌角と葉の着生角を測定した 45 の親品種およびそれらの品種と無葉耳との F_1 雑種のデータを用い両形質の相関をしらべたところ第 15 表の結果が得られた。

第 15 表 葉舌角と葉の着生角との相関係数

親品種	0.503**
F_1 雑種	0.641**
優性度	0.648**

これらの相関係数は非常に大きいものとはいえない。しかし両形質はそれぞれ $+$ 座以外の遺伝子の支配をもうけることが知られており、品種間のこうした遺伝子についての構成の違いが、環境変異などとともにこの相関を多少とも減じたとも考えることもできる。この点を考慮に入れるとこの相関は、遺伝実験の結果とともに、葉舌角と葉の着生角がとも

に $+i$ 遺伝子の同時的支配をうけることを示すものと解釈することを許すであろう。

この結論は $+i$ について変異のない純系、あるいはそれのごく少ない品種間雑種では両形質間の相関が低くなることを当然予期させる。事実、岡育3号、東雲および *Nigrinudum* の3品種各60個体について計算した両形質の相関係数はそれぞれ -0.079 、 -0.084 および $+0.028$ でごく低かった。この場合、最初に述べたように、もし葉舌角の大小が葉の着生角に構造的に影響するものとするれば、品種内でも多少の相関が期待されるのであるが、これらの材料では同一葉位のものについて測定したのでないから、よしあるとしても、この材料では構造的な関連性の程度を推知できなかった。

つぎに、岡育3号×*Nigrinudum* の F_2 世代で分離した並性六条および並性二条の個体それぞれ70および81について、同様に2つの形質間の相関をしらべ0.209および0.283**を得た。この雑種の両親、岡育3号と *Nigrinudum* はそれらのもつ $+i$ 遺伝子がホモの条件においても両形質に及ぼす作用力を異にしており、これらの遺伝子の分離の効果が両形質の相関を純系の場合よりも少しく高めたものとみられる。

VI. 考 察

連続的変異を示す量的形質の遺伝に関する知識は Mather (1949) によって拓かれたポリジーン概念に基づく統計的分析法によって著しく進歩した。作物育種の分野でも、量的形質の重要性のために、この線に沿った多くの研究が当然行なわれた。しかしこの方法は問題の形質が一つの交雑内に含まれる多くのポリジーンに支配されることを前提にして統計的に調べるのであるから、ここに取り扱ったような品種間の微小な差がいわゆるポリジーンとは違った遺伝機構によって生じるということを解明することはむずかしい。

この実験では、たまたま劣性変異体無葉耳との F_1 雑種において葉舌角や葉の着生角の品種間差異が著しく顕著であることを利用して、多くの交雑を同時に比較することにより、両形質が品種間に分化した i 座の“正常”遺伝子の支配をうけることを明らかにした。

このような遺伝子群の検出には、ここで用いたような特殊な材料を用いるとか、遺伝的背景を調整した上で、特殊環境にあわせ、あるいは、種々の処理を行なって精細な実験を行なうことによりはじめて明らかにできるものである。作物などでは形が大きく、生育期間が長いのでこのような処理が困難であるから、この種の例が少ないのは当然のことといわねばならない。この実験はかなりの年月をかけて行なったものであるが、しかもなお“正常”遺伝子がホモの状態での程度の作用を示すかについては、3つの品種だけについてしかくわしく調べられておらず、したがって多くの品種の間に分化した“正常”遺伝子の性質を明確に定義することができなかった。

しかし、1遺伝子座に少しく能力の異なる複対立遺伝子あるいはホモの状態では可視的差異を示さないが、能力あるいは反応を異にする同位対立遺伝子が分化していることは遺伝的によく研究された *Drosophila* やその他の生物ではかなり多く見出されている (Spencer 1938, Timofeeff-Ressovsky 1932, その他)。Stern と Schaeffer (1943) は自分らの研究や他の研究の諸結果から、普通の条件では差がないが、生育環境とか遺伝的条件を変えると反応がそれぞれ異なり、また、別の形質への影響(多面的効果)の質あるいは量についても違いを示す同位対立遺伝子の分化が野生型遺伝子にも、突然変異遺伝子にも、ごく普通に起っているものと推測している。そしてさらに、自然界には多くの同位対

立遺伝子について違った組み合わせを持つ、表型的に同じような遺伝子型が極めて多量に生じ得ることを指摘している。Waddington (1957) は、それ自体表型的効果を持たず、大きな変異遺伝子あるいは強い環境的刺戟によって作られる異常な発育過程に対する場合のほか働きのない変更遺伝子 (specific modifiers) というものは従来しばしば仮定されてはきたが、そうしたものが特別に存在するとは考えられない。そして同位対立遺伝子こそは変異遺伝子の存在や特定の強い環境刺戟の場面でいわゆる変更遺伝子の役割りを果すものであると述べていることは十分注目されてよいと思う。

葉耳や葉舌の大小、葉舌角の差異などの持つ生理学的な意義についてはいまのところまったく知るところがない。しかし同化器官である葉片の受光態勢は作物の生産上重要であり、角田 (1964) は水平配置をとる薄い葉片が少肥・疎植に、また立ちぎみの厚い葉をもつものは多肥・密植条件にそれぞれ適することを指摘している。著者ら (1964) は渦性大麦が並性大麦に比し肥料反応の大きいことを知ったが、この実験でも渦遺伝子は並遺伝子よりも葉の着生角を小さくする作用を持つことを示した。また日本や中国の大麦品種は他の地域のものよりも比較的葉舌角が小さく、したがって葉の着生角も小さい品種が多いことを見出した。このような葉舌角や葉の着生角に關与する複対立遺伝子の地理的分化は、上に述べた理由から、肥培管理あるいは生育期間の長短 (春播、秋播栽培) などと直接關連があり、自然および人為淘汰の結果として生じたものでないかとも推測される。この種の問題についてはさらに研究を進めたいと考えている。

摘 要

この研究では大麦品種の間にみられる葉舌角 (葉片の葉緑部下縁の角度) や葉の着生角 (葉片と稈のなす角一傾斜角) に関する一見連続的な変異の遺伝を取扱った。これらの両形質に關する品種間の違いは突然変異体 “無葉耳” との F_1 雑種において著しく顕著に認めうるという特性を利用し、変異体の持つ li 遺伝子についてヘテロになるよう仕組んだ若干の三系雑種、2, 3の isogenic 系統および 125 品種と無葉耳との F_1 雑種などを材料として調査を行なった。得られた結果は大略次のように要約される。

(1) 大麦の葉舌角も葉の着生角もともに li 座にある “正常” 対立遺伝子に主として支配決定されるが、並・渦遺伝子やその他の遺伝子にも若干影響される。

(2) 第2染色体上の li 座には数多くの複対立遺伝子が分化しており、たいていの品種はそれぞれ違った遺伝子を保有している。これらの複対立遺伝子の葉舌角や葉の着生角に及ぼす作用の違いはホモの場合より li とヘテロの場合にとくに顕著である。ある “正常” 遺伝子 $+li$ は li に対しほぼ完全な優性を示し、またあるものは無葉耳に近い表現型を示す F_1 を与え、他はこれらの中間の優性度を示す。

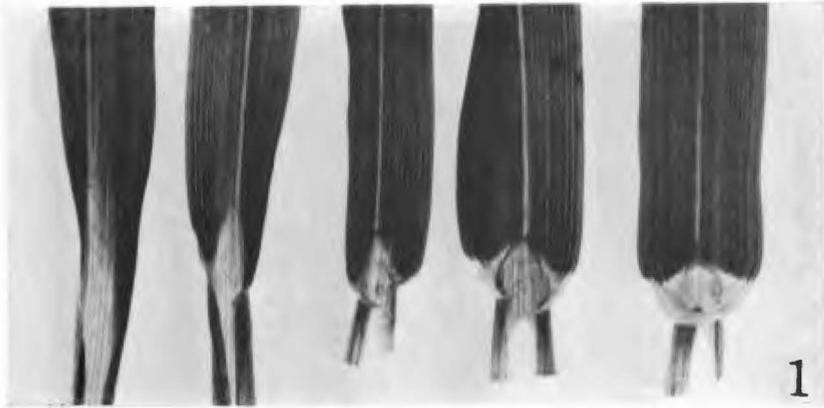
(3) 多くの栽培品種や *Hordeum spontaneum* の系統の持つ $+li$ は中程度以上の優性度を示すが、日本や中国の品種にはとくに優性度の低い $+li$ を持つものがある。

(4) このような複対立遺伝子の分化の意義について若干の考察を行なった。

文 献

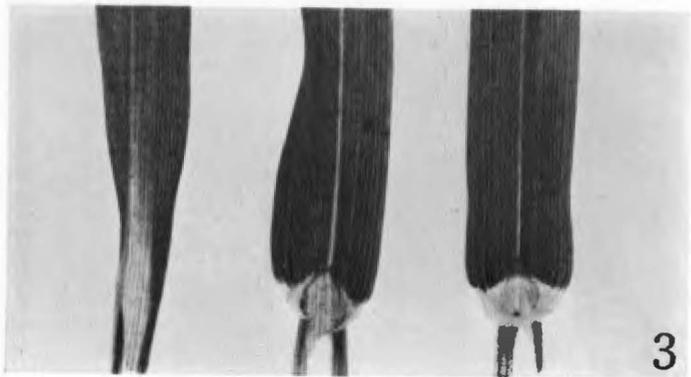
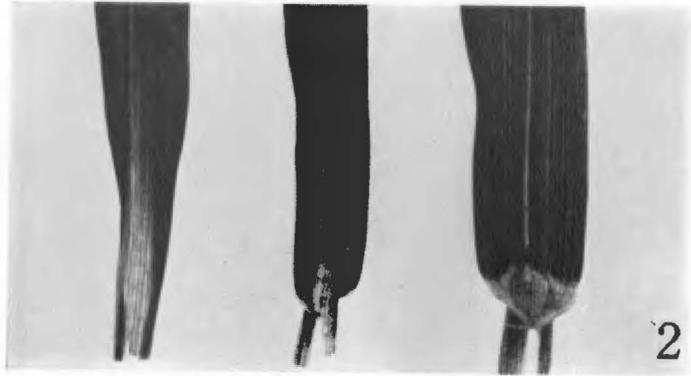
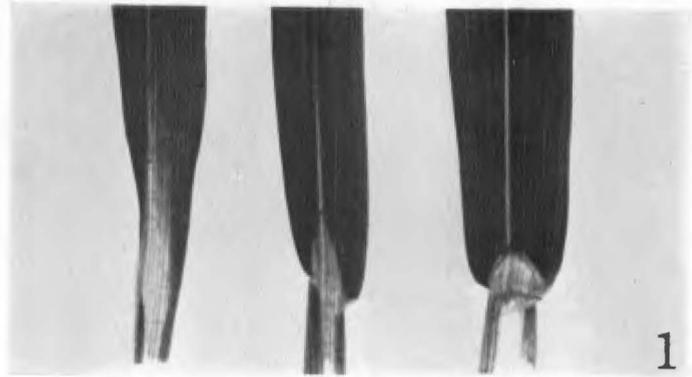
Leonard, W. H., Mann, H. O. and Powers, L. 1957. Partitioning method of genetic analysis applied to plant-height inheritance in barley. Colorado Agr. Expt. Sta. Tech.

- Bull. No. 60, pp. 24.
- Mather, K. 1949. Biometrical genetics, Methuen, London.
- Spencer, W. P. 1938. Multiple alleles at the bobbed locus in populations of *Drosophila hydei*. Genetics 23 (1) 170.
- Stern, C. and Schaeffer, E. W. 1943. On wild-type iso-alleles in *Drosophila melanogaster*. Proc. National Acad. Sci. Washington 29 : 361—367.
- Takahashi, R. 1964. Genetic studies on geographical distribution of barley varieties with special reference to uzu or semi-brachytic forms. Ber. Ohara Inst. landw. Biol. 12 (2) 217—220.
- 高橋隆平, 山本二郎, 安田昭三, 塩尻勇. 1952. オオムギにおける連鎖関係の研究, 特に第 I, 第 II 連鎖群の遺伝子について. 農学研究 40 (3) 131—136.
- Timofeeff-Ressovsky, N. W. 1932. Verschiedenheit der "normalen" Allele der white-Serie aus zwei geographisch getrennten Populationen von *Drosophila melanogaster*. Biol. Zentralbl. 52 : 468—476.
- 角田重三郎, 1964. 作物品種の多収性の研究. 日本学振会, 東京.
- Waddington, C. H. 1957. The strategy of the genes. Allen & Unwin, London.



附図 I (1) 葉片と葉鞘との接合部の比較 (葉耳, 葉舌の発育の違いに注意)
 (2) 葉舌角測定のため, 葉鞘, 葉舌などを除いた状態
 (3) 葉の着生角の差異比較

いずれも 左から "無葉耳"; 岡育 3 号, 紫裸および *Nigrinudum* と
 無葉耳との F_1 ; 右は *Nigrinudum* (P)



附図 II (1) 岡育3号, (2) 紫裸, (3) *Nigrinudum* の葉片
 と葉鞘の接合部
 いずれも左は無葉耳, 右は親品種, 中央はその F_1