

オオムギにおける不斉条穂の 形質発現と遺伝

武田和義・斉藤 渉*

緒 言

オオムギ属植物の穂は、他のイネ科植物とは違って、一節に3個の小穂を着生し、中央の粒列が主列、左右の粒列が側列と呼ばれる。各小穂には1個の小花が発達し、退化した小穂軸は底刺と呼ばれる。

側列穎花の発達程度および芒の長さには多様な変異があり、種および変種を分類する指標ともなっている。側列穎花が稔実するものが六条オオムギ、側列穎花が不稔のものが二条オオムギであり、側列穎花の発達程度は主としてV(条性)遺伝子座に座乗する多数の複対立遺伝子によって支配されている。

ところでオオムギにはこのような二・六条性とは別に、側列穎花が不規則に欠落する一群の品種があり、MANSFELD (1950) はこれを *Hordeum vulgare* L. s. l. の convariety の中の *labile* (Shiem.) Mansf. と分類している。*labile* は英語では *irregulare*、日本語では不斉条と呼ばれる。

不斉条オオムギでは一般に主列粒は正常で側列穎花だけが欠落し、ほとんどすべての側列穎花が欠落する穂から、極めて稀に欠落が起こる穂まで、連続的な変異が認められる。

このような変異体はオオムギの小穂の形態形成を解析するうえで興味深い素材と考えられるが、従来、不斉条に関する研究は少なく、劣性の *lab* 遺伝子が関与すること (NÖZEL 1952)、V遺伝子が *lab* 遺伝子に対して上位性を示すこと、系統や栽培条件によって側列粒の欠落歩合が変化すること (DJALALI 1968) などが断片的に報告されているにすぎない。

著者らは当研究所大麦系統保存施設が保有する世界各地のオオムギ品種を対象に不斉条の品種変異を調査して、これがエチオピアおよび北インド、パキスタンの品種に固有の形質であることを確認し、その形質発現、環境変異ならびに遺伝性に関して一連の研究を行い、若干の新たな知見を得たので取りまとめ報告する。

謝辞：研究の全般にわたって協力された福山利範氏、トリゾミック分析に協力された林二郎氏、電子顕微鏡写真撮影の御指導をいただいた藤沢浅氏、ならびに研究の遂行にあたって御助言をいただいた高橋隆平、安田昭三、小西猛朗、守屋勇の諸氏に感謝の意を表す。

昭和62年2月12日受理

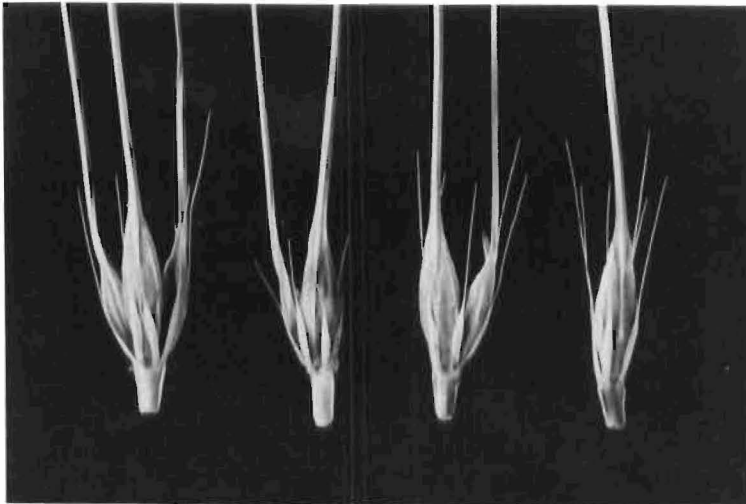
* サッポロビール株式会社 植物開発研究所

第1章 不斉条の形質発現

第1節 幼穂形成過程の観察

第1図は不斉条オオムギの穂の1節を示したものであり、左端のサンプルは左右の両側列穎花が正常に発達し、左から2番目は右側、3番目は左側の側列穎花が欠落し、右端のサンプルは両側の側列穎花が欠落している。護穎と底刺は欠落せずに残っている。

本節では、このような不斉条が形成される過程を電子顕微鏡を用いて観察した結果を示す。



Normal 'irregulare'
Fig. 1. Normal and 'irregulare' triplets of barley.

材料および方法

不斉条を発現するエチオピアの六条オオムギ14品種 (OUE 224, 227, 257, 259, 261, 262, 264, 277, 279, 624, 677, 820, 856および876) を1982年12月中旬、6号鉢に4粒づつ播種し、網室で栽培した。翌年2月上旬に15℃、日長24時間のファイトトン (昼間は自然光、夜間は白熱電球で1,000 lux程度に補光) に移して幼穂形成を開始させ、順次材料を抜取って解剖し、幼穂の発育過程を実体顕微鏡で観察した。このうち、適当なステージにある幼穂を5%グルタルアルデヒド (0.1Mリン酸緩衝液) で固定し、エタノールで脱水した後、真空金蒸着を行い、走査型電子顕微鏡で観察した。

結果および考察

側列穎花の発達過程には品種間で特に差異は認められなかった。幼穂形成過程の第Ⅷ期 (小穂分化後期) までは側列穎花の欠落部位を見分けることはできなかったが、第Ⅸ期 (穎花分化前期) になると小穂始原体の発育が停止する側列穎花が認められ (第2図)、第Ⅺ期 (穎花分化後期) ではこれが明瞭になった。これらの幼穂形成初期段階において、護穎の発達には異常が認められなかった。すなわち、不斉条オオムギでは小穂始原体の発達が早い段階で停止することによって側列穎花が欠落し、退化した小穂軸が痕跡的に残って底刺となる。また、欠落した小穂においても護穎の発達は完全であり、従って、不斉条オオムギにおいては穎花とそれを包む護穎は発育的に独立であることがわかる。

欠落穎花において小穂始原体の発達が停止する第Ⅸ期は小穂段数の決定される時期で、

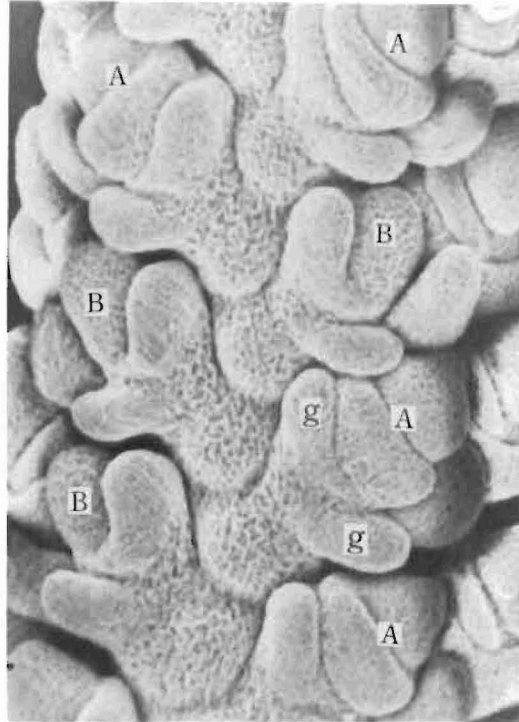


Fig. 2. Young spike of barley with lacking laterals.
 A: Developing lateral floret. B: Lacking lateral floret.
 g: Empty glume.

これ以降に分化した小穂始原体は完全な小穂まで発達しないことが多いとされる（稲村ら 1955）ので、この時期における環境条件のいかんによって側列穎花欠落の程度が変化するものと予想される。

第2節 側列穎花欠落歩合の穂内の位置による差異

オオムギの穂は中央部分から分化が進行し、穂の基部および先端部の小穂は貧弱になる場合が多い。従って、穂内の位置によって側列穎花の欠落歩合が異なる可能性があるので、本節ではこの点を解析する。

材料および方法

エチオピアの六条オオムギのうち、不斉条を発現した117品種を1981年11月中旬、圃場に畦間90cm、株間8cmで二条千鳥植えし、慣行法で栽培した。収穫後、これらの品種から各々6穂をとり、穂を上部、中部、下部にほぼ三等分してそれぞれの部位別に側列穎花の欠落数をかぞえ、 $\text{欠落穎花数} \div (\text{欠落穎花数} + \text{残存穎花数})$ で側列穎花の欠落歩合を算出した。なお、穂の基部と先端部の貧弱な1～3節は調査の対象から除外した。

欠落歩合が穂上の位置によって異なるかどうかを統計的に検定するために、側列穎花の欠落歩合が穂上の位置によって変化しないという帰無仮説に従って欠落穎花数の期待値を算出し、観察値との偏差を χ^2 によって検定した。 χ^2 が有意に大きければ均一性（独立性）の帰無仮説は否定され、穂上のいずれかの位置において欠落歩合が他とは異なると言える。

結果および考察

供試117品種の穂の位置別の欠落穎花数と残存（正常）穎花数を第1表に示した。均一性（独立性）の χ^2 の値は5%水準で有意となり、位置別の欠落歩合は上部14.0%、中部13.9%、下部15.1%で、下部でわずかに高かった。

欠落歩合の高低によって品種を大別すると欠落歩合5%未満の65品種では χ^2 の値が0.1%水準で有意となり、位置別の欠落歩合は上部1.4%、中部1.3%、下部2.8%と、下部の欠落歩合は上・中部の2倍に達した。一方、欠落歩合5%以上の52品種では均一性の χ^2 が有意とならず、欠落歩合は穂上の位置によって変わらないことが示された。ちなみに、位置別の欠落歩合は上部29.0%、中部29.0%、下部29.8%であった。

Table 1. Chi-square test for independence of the frequency of lacked lateral spikelets in the distal, proximal and basal parts of spikes in 117 varieties with various percentage of lacked laterals

Number of laterals	Parts of spikes			Total	χ^2 (df=2)	P
	Distal	Proximal	Basal			
Lacked	1,378 (1,410)	1,365 (1,408)	1,481 (1,406)	4,224	7.05	0.05-0.02
Normal	8,436 (8,404)	8,431 (8,388)	8,303 (8,378)	25,170		
Total	9,814	9,796	9,784	29,394		
Varieties with less than 5% lacked laterals (n=65)						
Lacked	77 (98)	69 (98)	148 (98)	294	39.63	<0.001
Normal	5,243 (5,222)	5,261 (5,232)	5,162 (5,212)	15,666		
Total	5,320	5,330	5,310	15,960		
Varieties with more than 5% lacked laterals (n=52)						
Lacked	1,301 (1,315)	1,296 (1,307)	1,333 (1,309)	3,930	0.95	0.7-0.5
Normal	3,193 (3,179)	3,170 (3,159)	3,141 (3,165)	9,504		
Total	4,494	4,466	4,474	13,434		

Numerals in the parentheses indicate the expected value.

第3節 側列穎花欠落歩合の穂間の変異

側列穎花の欠落歩合の確率変動は二項分布に従うと考えられる。六条オオムギの1穂に着生する側列穎花は40粒程度であるから、欠落歩合（百分率）の穂間の変異はベルヌイの定理から、欠落歩合50%において最大で、標準偏差で8程度（ $\delta = \sqrt{\frac{pq}{k}}$ 、 δ ：標準偏差、 p ：側列穎花欠落歩合、 q ：側列穎花残存歩合、 k ：側列穎花数）であることがわかる。このように、1本の穂を対象とした場合の抽出誤差はかなり大きいので、何本かの穂を調査しなければならない。従来、遅れ穂などの貧弱な穂において欠落歩合が高いのではないかとされているので、本節ではどのような穂を調査対象とすべきかを知るために、穂の

大きさと欠落歩合の関係を解析する。

材料および方法

エチオピアの不斉条オオムギ（六条）9品種（第2表）を1981年11月中旬、圃場に畦間90cm，株間8cmで条播した。2反復を設けて各区5個体を収穫し，全穂を対象に欠落歩合を調査して欠落歩合の個体内変動（標準偏差）の品種間差異，個体内変動の大小と欠落歩合の高低の品種相関，ならびに個々の穂の大きさ（小穂段数）と欠落歩合の個体内相関などを解析した。欠落歩合の統計処理にあたっては百分率の角度変換値を用いた。

結果および考察

供試各系統の穂数，欠落歩合（角度），その個体内変異（標準偏差）を第2表に示す。穂数を十分に確保するために一列植え（疎植）としたので，各品種の穂数は15～27本と六条品種としては多く，欠落歩合の個体内変異を解析するうえで好都合であった。

第3表に示されるように欠落歩合（角度）の品種間差異は0.1%水準で有意であり，また，欠落歩合の個体内変動（標準偏差）の品種間差異も0.1%水準で有意であった。また，欠落歩合の高低と，その個体内変動の大小は無相関（ $r = -0.066$ ）であり，従って，欠落歩合の個体内変動の大小は欠落歩合の高低とは関係のない固有の品種特性と考えられた。

Table 2. Number of spikes per plant and percentage of lacked laterals and its standard deviation (S. D.) in nine 'irregulare' varieties

Variety	Spike No.	% lacked laterals ¹⁾	S. D.
OUE 257	26.3	51.7	8.43
OUE 279	24.8	36.3	8.75
OUE 259	23.3	35.2	8.01
OUE 224	22.3	34.7	8.89
OUE 227	26.4	34.5	8.37
OUE 262	14.7	31.5	6.67
OUE 261	18.3	27.3	5.28
OUE 264	20.7	19.6	7.61
OUE 277	27.3	16.3	10.59

1) : Percentage was transformed into the degree of angle.

Table 3. Analysis of variance for the percentage of lacked laterals and its standard deviation (S. D.)

Source of variation	d. f.	Mean square for	
		Percentage	S. D.
Varieties	8	212.276***	4.416***
Replications	1	3.468	0.089
Error	8	14.601	0.586

***: Significant at the 0.1% level.

次に、各々の個体内で穂の大小と欠落歩合の間に関連があるかどうかを知るために、穂の小穂段数と欠落歩合の相関関係を解析した。9品種、2反復、各5個体から合計90個の相関係数が得られたので、その頻度分布を第3図に示した。ここでは分布に正規性を持たせるために相関係数の値をZ変換している。分布図はいくぶん負の方向に片寄っているので、全体的には同一個体内でも小穂段数の少ない穂において欠落歩合が高い傾向があると言える。しかしながら、相関係数が正、すなわち小穂段数が多い穂で欠落歩合の高い個体

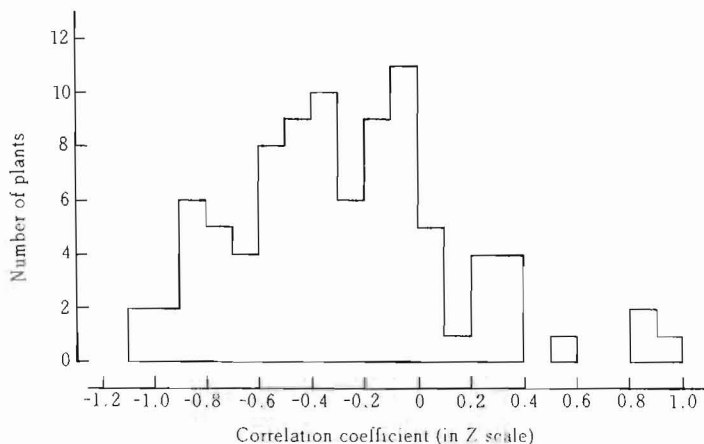


Fig. 3. Frequency distribution for the correlation coefficient between the spike size (triplet number) and the percentage of lacked laterals of the spike in total 90 plants of nine 'irregulare' varieties.

も存在し、全体として穂の大小と欠落歩合の関係はあまり密接ではない。また、各々の個体の欠落歩合と相関係数（Z尺度）との関係を見ると、第4図に示されるように、欠落歩合の低い個体において相関係数が負の大きい値を示す傾向、すなわち、欠落歩合の低い個体においては貧弱な穂ほど側列穎花の欠落が起こり易い傾向が認められた。

このように、貧弱な穂において欠落歩合が若干高まる場合があるので、調査対象は個体の全穂とするか、一部を抽出する場合には、大きさにかわりなく無作為抽出すべきであると言える。

第2章 側列穎花欠落歩合の品種変異とその安定性

第1節 欠落歩合の品種変異

従来、不齊条はエチオピアの在来品種に固有の形質と言われているので、その点を検証するために、当研究所大麦系統保存施設が保有する世界各地のオオムギ約3,000品種の側列穎花の欠落歩合を調査した。

材料および方法

1980年および1981年に圃場栽培した合計約3,000品種から各品種5穂を無作為に抽出して調査対象とした。これらの材料は両年も前年の11月中旬に畦間90cm、株間8cmで二条千鳥植えし、慣行法で栽培した。

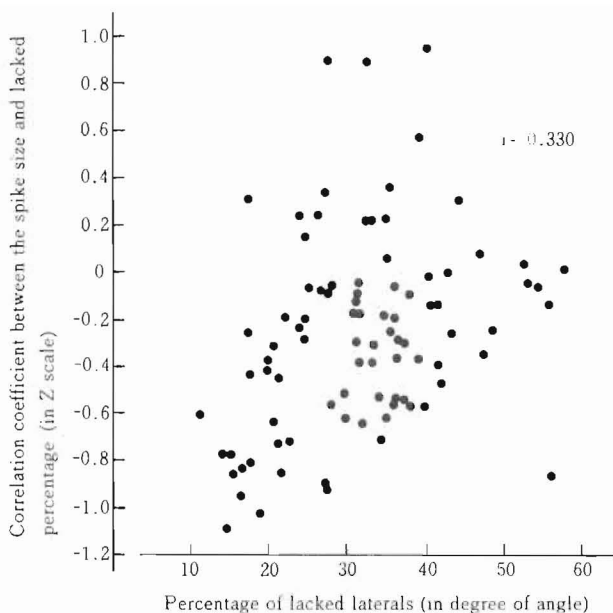


Fig. 4. Relationship between the percentage of lacked laterals of the plant and the correlation coefficient between the spike size and percentage of lacked laterals of the spike.

前述のように、基部および先端部において側列穎花発達程度が判定できないほど貧弱な1～3節を除いて側列穎花の欠落数を数え、 $\text{欠落穎花数} \div (\text{欠落穎花数} + \text{残存穎花数})$ で欠落歩合を穂ごとに算出し、5穂の平均値を品種の値とした。欠落歩合の統計処理にあたっては百分率の角度変換値を用いた。一般に、小穂段数は六条品種では20段、二条品種では30段程度なので、それぞれ200～300の側列穎花が調査の対象となった。

結果および考察

不斉条オオムギはエチオピアならびに北インド・パキスタンに局在していた。エチオピアの品種では二条オオムギにも側列穎花の欠落が認められ、不斉条は二・六条の条性とは無関係とみられたが、六条品種の方が側列穎花欠落の判定が容易なので、以下の解析には六条品種のみを対象とした。

1981年に調査したエチオピアの六条オオムギ218品種における欠落歩合の品種変異を第5図に示す。欠落歩合は0～85%まで変異し、多少とも欠落の認められたものは218品種中121品種(調査対象の56%)であった。欠落歩合が5%以下の品種が多く、欠落歩合100%、すなわち、側列が完全に欠落する品種は見出されなかった。

残りの97品種では側列穎花の欠落が認められなかったが、前述のように調査の対象とされた側列穎花は六条品種では200個程度にすぎないから、欠落歩合が極めて低い場合には、正常品種と不斉条品種を判別するのは困難である。

1982年に調査した1981年とは別のエチオピアの六条オオムギ212品種の側列穎花欠落歩合の品種変異を第6図に示す。1981年の材料と、1982年の材料は保存品種を3等分した各1/3にあたり、第6図に示される品種変異は第5図に示される品種変異と良く似ていた。欠

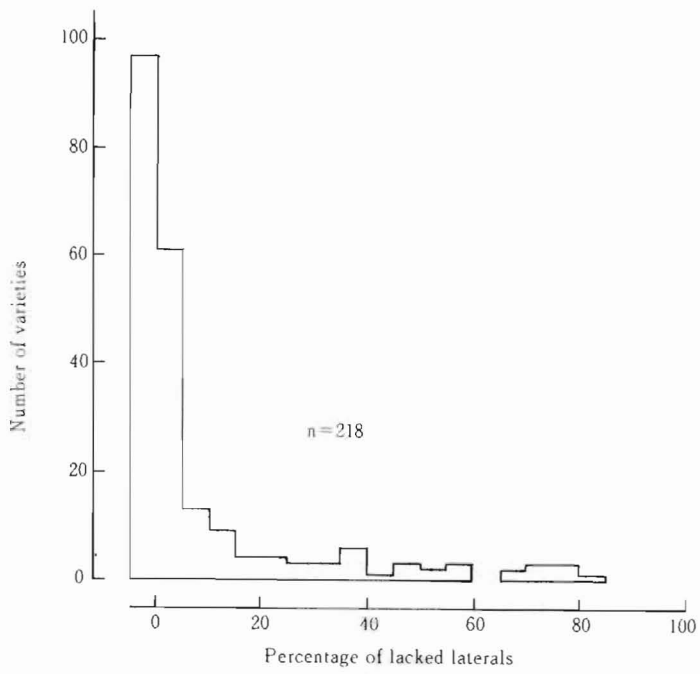


Fig. 5. Varietal variation for the percentage of lacked laterals in the Ethiopian six-rowed varieties evaluated in 1981.

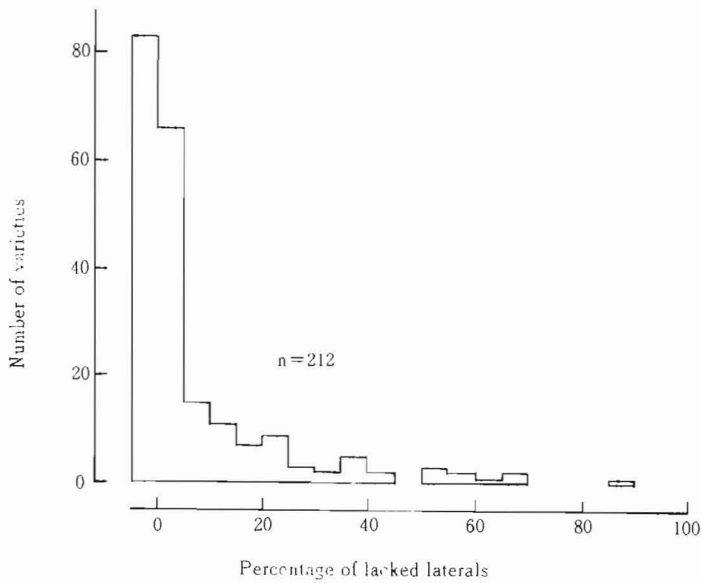


Fig. 6. Varietal variation for the percentage of lacked laterals of the Ethiopian six-rowed varieties evaluated in 1982.

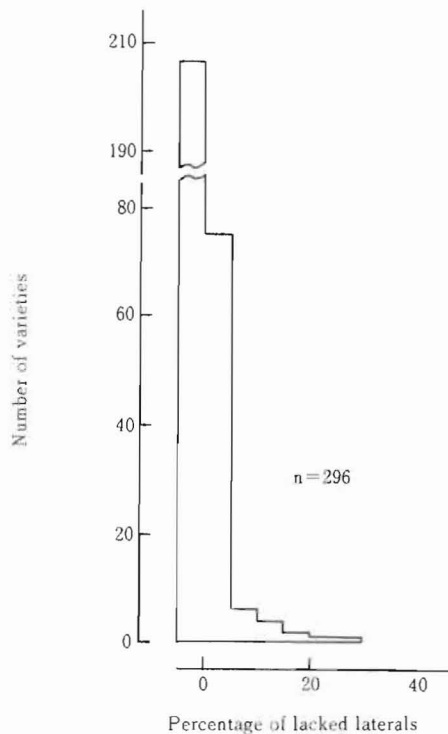


Fig. 7. Varietal variation for the percentage of lacked laterals in the North India-Pakistani six-rowed varieties.

落歩合の品種変異は0~90%に及び、調査対象の61%、129品種で多少とも側列穎花の欠落が認められた。残りの83品種では側列穎花が欠落しなかったが、このうち18品種は後述する春播栽培条件では多少とも側列穎花の欠落が認められた。これらの品種は遺伝的性質としては不斉条であるが、欠落歩合が低いために、ここでは欠落穎花が認められなかったものと考えられる。その他の65品種は春播栽培条件でも側列穎花の欠落は認められなかった。

比較的最近、WITCOMBEらによって北インド・パキスタン地域から集められた六条オオムギ296品種の側列穎花欠落歩合を1982年に調査し、その結果を第7図に示す。エチオピアの品種群とは違って、欠落歩合が30%以上の品種は見出されず、また、欠落の認められた品種は全体の30% (89品種) にすぎなかった。

このように、不斉条オオムギはエチオピアおよび北インド・パキスタン地域に局在しており、それ以外の地域では見出されなかった。1981年および1982年に調査したエチオピアの六条品種における欠落歩合の品種変異は相互に類似しており、合計430品種のうち247品種 (58%) で多少とも側列穎花の欠落が認められた。欠落歩合の品種変異は0~90%と広範囲であったが、欠落の認められた品種の約半数で欠落歩合は5%未満であった。

北インド・パキスタンの品種とエチオピアの品種が系譜的にどのような関係にあるのかは、現在のところ不明であるが、両地域の間位置するイラン、イラク、アフガニスタン

などの品種には不斉条が見出されないので、エチオピアと北インド、パキスタンの不斉条品種が仮に共通のものであれば、アラビア海をはさんで、ソマリア半島とインド北西部の間に何らかの交流があったとも考えられる。ただし、後述（第4章第2節）するように、両者の欠落歩合の播種期に対する反応は明らかに異なっていた。

エチオピアにおける不斉条品種の分布はそのほぼ全域にわたっており、不斉条はエチオピアの在来品種に普遍的な変異体とみられる。近代的な農業では、二条と六条の中間のような不斉条オオムギは淘汰されると考えられるが、エチオピア全土に近年まで不斉条オオムギが存在したことは、エチオピアの農民が不斉条の存在を意識しなかったか、あるいは不斉条が栽培上何らかの有利性を持っていることを示唆する。

第2節 側列穎花欠落歩合の年次間相関

前節において北インド・パキスタンおよびエチオピアの品種群に不斉条が存在し、側列穎花の欠落歩合は連続的な変異を示すことが明らかにされた。頻度分布図からみて、欠落歩合は量的遺伝子に支配される品種特性であろうと考えられる。そこで、年次を変えて材料を栽培し、年次間相関によって欠落歩合の安定性を評価した。

材料および方法

1975年にエチオピアの六条オオムギ485品種を対象に側列穎花欠落歩合を調査した結果（林ら未発表）と、前節の1981年および1982年の結果との年次間相関を計算した。

材料はいずれも前年の11月中旬、圃場に畦間90cm、株間8cmで二条千鳥植えし、慣行法で栽培した。欠落歩合の調査方法は前節と同様であるが、1975年には主稈および第1次分げつの穂が調査対象とされた。

結果および考察

1975年に調査された欠落歩合の品種変異を第8図に示す。欠落歩合は0～70%の変異を示し、1981年および1982年の結果（第5図および第6図）と類似していたが、不斉条を発現した品種は全体の28%（137品種）で、1981年および1982年の約1/2であった。

第5図および第6図に示した品種変異と第8図に示した品種変異の相違は、0～5%の階級に属する品種の頻度が後者では前者の1/2に過ぎない点にあり、もし、この階級に属する品種の頻度が前者並であれば、不斉条を発現する品種数はこの場合も全体の約半数になる。1975年の調査対象は穂長や穂密度を調べるために大型の穂が選ばれた。第1章第3節で明らかにしたように、欠落歩合が極く低い場合、欠落は強勢な穂では起きないので、大型の穂だけを調査対象とした1975年の調査では、欠落歩合の極く低い品種において欠落歩合が過少評価されたものと考えられる。

欠落歩合の安定性を評価するために、1975年と1981年に共通に調査した品種群の年次相関を第9図、1975年と1982年の年次相関を第10図に示す。両年共に欠落歩合が0の品種を含めると、相関係数が過大に評価されるので、これらの相関図では両年共に0と判定された品種を除いてある。

1981年あるいは1982年には側列穎花の欠落が見られても、1975年には欠落歩合0と判定された品種が多数あり、前述の品種変異の相違に関連した推論が支持された。

1975年と1981年の年次相関は0.787 ($n=87$)、1975年と1982年の年次相関は0.871 ($n=103$)と、いずれも0.1%水準で有意であり、欠落歩合は栽培年次が異ってもかなり安定

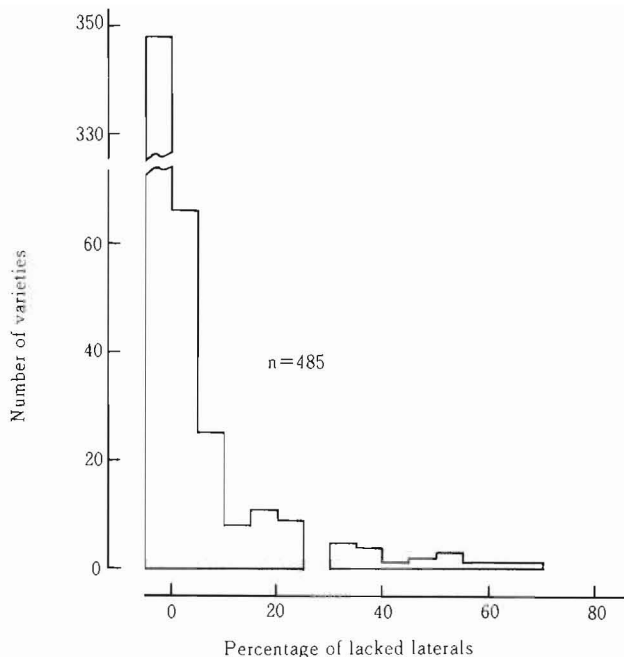


Fig. 8. Varietal variation for the percentage of lacked laterals of the Ethiopian six-rowed varieties evaluated in 1975.

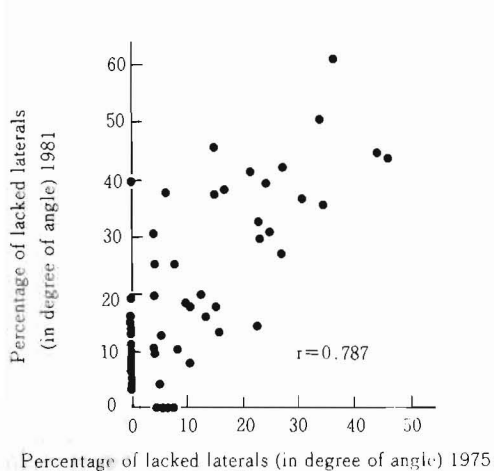


Fig. 9. Correlation between the percentage of lacked laterals of the Ethiopian 'irregulare' varieties evaluated in 1975 and 1981.

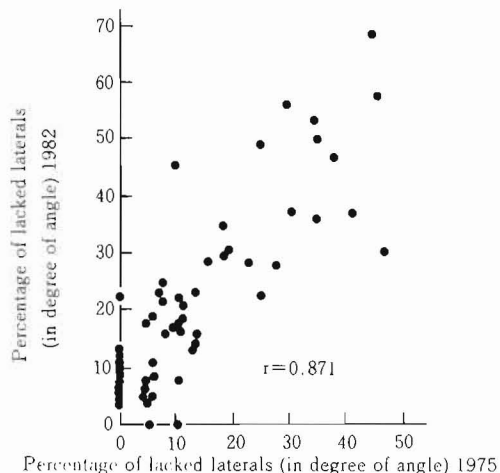


Fig. 10. Correlation between the percentage of lacked laterals of the Ethiopian 'irregulare' varieties evaluated in 1975 and 1982.

していることが示された。この相関係数は遺伝率の一つの目安と見ることができるので、欠落歩合は、かなり遺伝率の高い形質と考えられる。

第3節 側列穎花欠落歩合の作期間相関

前節では、側列穎花欠落歩合が栽培年次を変えても、かなり安定して発現される形質であることを明らかにした。そこで不斉条を発現する多数の品種を秋播栽培と春播栽培で養

成し、欠落歩合の作期間相関を調べた。

材料および方法

1982年に秋播調査したエチオピアの六条オオムギ（第6図）と同一の品種を3月下旬に春播し、秋播した材料と同様に側列穎花の欠落歩合を調査した。播種密度などは秋播栽培と同一とした。

結果および考察

エチオピアの品種はいずれも春播性であり、3月中旬に播種した材料は正常に生育したが、生育期間が短いために1株穂数ならびに小穂段数がいくぶん少なく、また出穂は2～3週間遅れた。

側列穎花欠落歩合の品種変異を第11図に示す。なお、212品種中2品種は発芽不良で調査から除外された。春播した場合にも全体の約60%（126品種）で多少とも側列穎花の欠落が認められ、欠落歩合の品種変異は秋播した場合（第6図）と近似していた。

春、秋播共に不斉条が見出されなかった65品種を除く145品種における春播区と秋播区の欠落歩合の相関を第12図に示す。播種期間の相関係数は0.788と高いが、春播区において欠落歩合の高まる品種が多かった。

春播区においては生育期間が短縮するために穂が貧弱になり、また出穂期が遅れて気温が高くなるために登熟条件も悪化する。このようなストレス条件下で側列穎花の欠落歩合が高まる品種が多いことは、光合成産物のシンク・ソースバランスの観点からも興味深い。

第3章 側列穎花欠落歩合の環境変異

第1節 各種環境要因の影響

前章では側列穎花欠落歩合は栽培年次を変えても安定な品種特性であることを示した

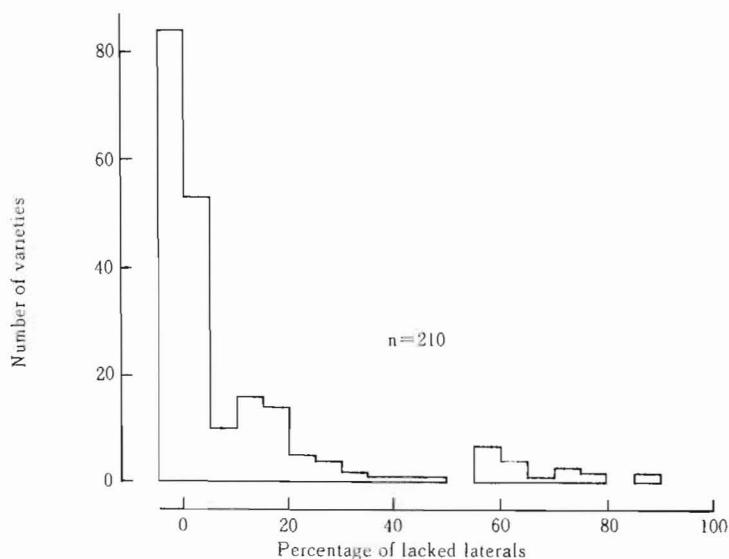


Fig. 11. Varietal variation for the percentage of lacked laterals of the Ethiopian six-rowed varieties (spring sown)

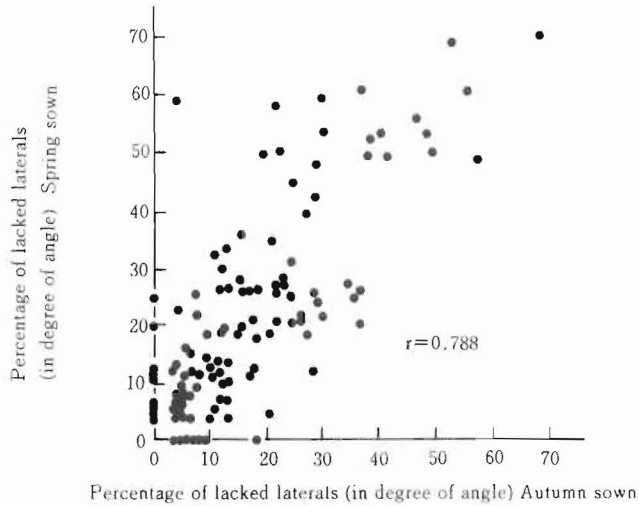


Fig. 12. Correlation between the percentage of lacked laterals of autumn and spring sown Ethiopian 'irregulare' varieties.

が、秋播区よりは春播区で欠落歩合の高まる品種が多く、欠落歩合は環境条件によっても変化することが示唆された。そこで、施肥量、播種期ならびに栽植密度を変えて欠落歩合を調査し、どのような環境要因が欠落歩合に影響するかを解析した。

材料および方法

エチオピアの不斉条オオムギ9品種 (OUE 224, 227, 257, 259, 261, 262, 264, 277 および279) を6種類の条件 (第4表) で圃場栽培し、側列穎花の欠落歩合を調査した。

標準区は1981年11月中旬に畦間90cm, 株間8cmで二条千鳥植えし、慣行法で栽培した。無肥料区は全く施肥せず、一方、多肥区の施肥量は標準区の2倍とした。疎植区は1条植えとし、密植区は3条植えとして中央列の材料を調査した。春播区は標準区と同一の密度、施肥量で1983年3月中旬に播種した。各栽培条件に2反復を設けた。各区から5個体を抜き取って各個体から5穂を無作意に抽出し、前述の方法で欠落歩合を調査した。欠落歩合の統計処理にあたっては百分率の角度変換値を用いた。

結果および考察

各処理区 (栽培条件) における側列穎花欠落歩合の平均値を第4表に示す。分散分析の結果、品種、処理ならびに品種と処理の相互作用はいずれも0.1%水準で有意と認められ

Table 4. Mean percentage of lacked laterals in nine varieties grown in six different conditions

Growing conditions	% lacked laterals ¹⁾
Heavy fertilizer	29.6
Dense planting	29.7
Standard	31.4
Sparse planting	31.7
No fertilizer	36.8
Spring sown	47.4

1) : Percentage was transformed into the degree of angle.

Table 5. Analysis of variance for the percentage of lacked laterals in nine varieties grown in six, five and four different conditions

Source of variation	A		B		C	
	d.f.	M. S.	d.f.	M. S.	d.f.	M. S.
Varieties	8	1,470.64***	8	1,055.90***	8	704.98***
Conditions	5	850.91***	4	156.23***	3	21.26
Var. × Cond.	40	45.95***	32	17.15	24	6.53
Replications	1	22.28	1	20.50	1	28.46
Error	53	11.62	44	12.72	35	11.51

A: All six conditions as shown in Table 4. B: Excepting spring sown plot. C: Excepting spring sown and no-fertilizer plots. ***: Significant at the 0.1% level.

た (第5表)。

表4表に示されるように、春播区において欠落歩合が最も高いので、これを除いて分散分析を試みると、処理の効果(平均平方)は $\frac{1}{2}$ 以下に減少するが、なお0.1%水準で有意であった。そこで、次に欠落歩合の高い無肥料区を除くと、第5表に示されるように、処理の効果はもはや統計的に有意とならなかった。すなわち、側列穎花の欠落は密植、疎植ならびに多肥の条件では標準区と変わらないが、春播および無肥料の条件では有意に高まることが明らかにされた。

第2節 栄養生長期間の長さの効果

前節において、欠落歩合を最も高める処理(栽培条件)は春播であった。春播処理がオオムギに与える主な効果は栄養生長期間の短縮と出穂期の遅延に伴う生殖生長期の高温である。そこで本節では側列粒の欠落歩合に対する栄養生長期間の長さの効果解析する。

材料および方法

エチオピアの不斉条オオムギ15品種(OUE 224, 227, 257, 261, 262, 264, 277, 279, 624, 677, 820, 856, 876, 877および878)を播種期をかえてポット栽培し、栄養生長期間を変化させて欠落歩合を調査した。

材料は1982年12月13日から2週間ごとに4回催芽播種して網室で養成し、1月31日から15℃、日長24時間のファイトトロン(昼間は自然光、夜間は白熱電球で1,000 lux程度に補光)に移した。6号鉢に3個体を養成し、施肥量は三要素各0.6gとした。1区1ポットとして2反復を設けた。分けつ数が少なかったので主稈および一次分けつのすべて(2~4本)を調査対象として前述の方法で欠落歩合を調査した。

結果および考察

一般にエチオピアのオオムギ品種は春播性で低温要求性は無いから、長日処理だけで花芽(幼穂)形成を誘導できる。従って、本実験の材料は遅く播種した区ほど栄養生長期間が短縮した。

第6表に示されるように、1月10日および1月24日播区では、12月13日および12月27日播区に比べて欠落歩合が高かったので、栄養生長期間が短いと欠落歩合が高まるといえる。従って、光合成産物のシンク・ソースバランスからみて、栄養生長が貧弱な場合に多数の側列穎花を退化(欠落)させることは、不斉条オオムギの適応的な戦略と考えることもできる。

Table 6. Mean percentage of lacked laterals in 15 varieties grown in four different sowing times

Sowing date	13. Dec.	27. Dec.	10. Jan.	24. Jan.
% lacked laterals ¹⁾	25.4	24.4	43.6	43.0

1): Percentage was transformed into the degree of angle.

第3節 幼穂形成期における高温処理の効果

春播処理がオオムギに与えるもう一つの効果は出穂期の遅延に伴う生殖生長期の高温である。また、第1章第1節で明らかにしたように、側列粒が欠落するかどうかは幼穂形成の第Ⅷ期（小穂分化後期）以前の早い時期に決っているとみられる。そこで本節では幼穂形成期における高温ストレスの効果を解析した。

材料および方法

エチオピアの不斉条オオムギ13品種（OUE 224, 227, 257, 259, 262, 264, 277, 279, 624, 677, 820, 856および876）をポット栽培し、幼穂形成の各時期に高温処理を与えて欠落歩合を調査した。

材料は1982年12月20日に催芽播種し、6号鉢に3個体を養成した。施肥量はポットあたり三要素各0.6gとし、1区1ポットで2反復を設けた。材料は網室で養成し、1月31日から15℃、日長24時間のファイトトロンに移した。高温処理は25℃5日間とし、1月27日から4日ごとに6処理区を設け、対照区は終始15℃とした。夜間の照明、調査方法などは前節と同様である。

結果および考察

各高温処理区における欠落歩合の13品種の平均値を第7表に示す。長日処理開始後8～12日目からの高温処理（Ⅴ，Ⅵ区）は無処理区に比べて欠落歩合を明らかに高める反面、長日処理開始前後における高温処理（Ⅰ，Ⅱ区）は欠落歩合をむしろ低下させることが注目される。長日処理開始4日目ならびに16日目からの高温処理（Ⅲ区ならびにⅣ区）では無処理区と比べて差異が認められなかった。

これらは、幼穂形成の比較的初期に高温に敏感なステージがあり、その時期における高温処理によって側列穎花の欠落歩合が高まることを示唆する。その点をより明確にするために、供試13品種を出穂期によって早、中、晩に分け、それぞれの品種群ごとに高温処理時期別の欠落歩合の推移を示したのが第13図である。これによれば、高温ストレスに敏感な時期が中・晩生品種群ではⅣ～Ⅴ区であるのに対して、早生品種群ではⅢ～Ⅳ区と4日程早く、従って、高温ストレスに敏感な時期は穂の発育段階からみると、早晩生にかかわりなく一定であることが強く示唆される。

第1章第1節の電子顕微鏡観察によると、側列穎花が欠落するかどうかは第Ⅸ期（穎分化前期）には見分けがつくので、個々の側列穎花が退化するかどうかは第Ⅷ期（小穂分化後期）以前のかかなり早い時期に決定されていると考えられる。このような穎花形成の初期の過程において不斉条オオムギの側列小穂の発達が高温ストレスによって阻害され、欠落歩合が高まるのであろう。

Table 7. Mean percentage of lacked laterals in 13 varieties grown under six different treatments with high temperature

Duration of treatment (days before or after spike initiation)	% lacked laterals ¹⁾
I. -4~1day	17.0
II. 0~5 day	17.3
III. 4~9 day	30.4
IV. 8~13 day	45.9
V. 12~17 day	44.1
VI. 16~21 day	33.0
VII. Control	31.4

1): Percentage was transformed into the degree of angle

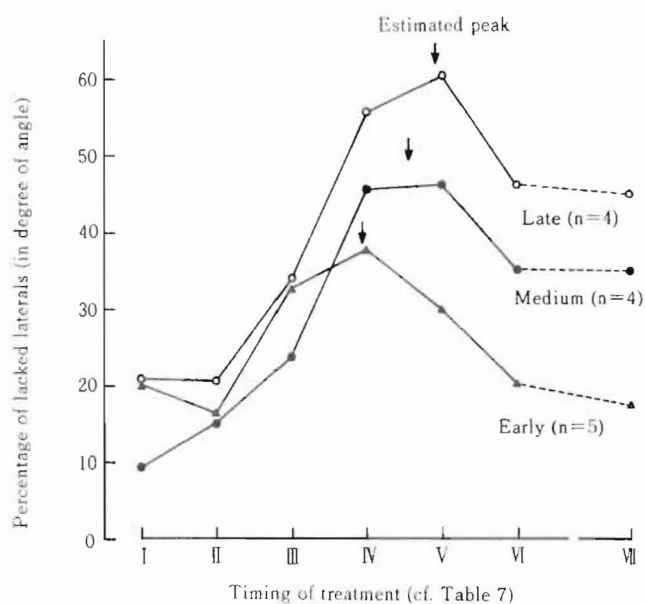


Fig. 13. Effect of the high temperature treatment during spike formation stage in early, medium and late heading 'irregulare' varieties.

第4節 肥料三要素の効果

第1節において、無肥料条件で欠落歩合が高まることを明らかにした。そこで本節では肥料三要素のうち、どの成分が欠落歩合を支配しているかを解析する。

材料および方法

エチオピアの不斉条オオムギ12品種 (OUE 224, 227, 257, 259, 261, 262, 264, 277, 279, 820, 877および878) を肥料三要素の組合せを変えてポット栽培し、欠落歩合を調査した。

材料は1982年12月下旬、6号鉢に催芽播種し、1ポットに3個体を網室で養成した。施肥量はポットあたり三要素各々0または1gとし、三要素の組合せで8通り (2^3) の施

肥区を設けた。窒素と加里は半量を1月中旬に分施した。1区1ポットとして2反復を設けた。欠落歩合の調査方法等は前節と同様である。

結果および考察

各処理区における欠落歩合の平均値を第8表に示す。品種ならびに処理の効果はいずれも0.1%水準で有意であった(第9表)。次に、処理効果を窒素、リン酸、加里の主効果とそれぞれの相互作用に分割してみると、窒素とリン酸の主効果は0.1%水準で有意であるのに対して加里の効果は有意でなく、また、窒素とリン酸、および窒素とリン酸と加里の相互作用が有意と認められた。第8表の処理区は欠落歩合の低い順に並べてあるので、窒素とリン酸が同時に与えられると欠落歩合が顕著に低下し、それ以外の肥料条件では欠落歩合が高まるのが理解される。本実験では加里の効果が認められなかったが、DJALALI (1968) もドイツにおける研究で、加里は側列穎花欠落歩合に影響しないと報告している。

第9表によると、品種と処理の相互作用も0.1%水準で有意であり、肥料条件に対する欠落歩合の反応は品種によって様々であることが示唆された。そこで、個々の品種の反応性をFINLAYとWILKINSON (1963)の方法に従って各処理区の平均値に対する個々の品種の値の回帰係数によって評価したところ、回帰係数は0.46から1.34まで品種によって大きな変異を示した。欠落歩合の高低と反応の大小の組合せによって欠落歩合が安定して低い品種(OUE 261)、安定して高い品種(OUE 820)、肥料条件に対して敏感に反応する品種(OUE 227)などが区別できた(第14図)。

Table 8. Mean percentage of lacked laterals in twelve varieties grown in eight fertilizer conditions

Fertilizer	NPK	NP	N	NK	K	P	None	PK
% lacked laterals ¹⁾	23.5	25.4	43.5	49.6	51.8	53.7	56.2	57.6

1): Percentage was transformed into the degree of angle.

Table 9. Analysis of variance for the percentage of lacked laterals in twelve varieties grown in eight fertilizer conditions

Source of variation	d. f.	*M. S.
Varieties	11	1,959.966***
Fertilizer	7	4,383.338***
N	1	18,012.551***
P	1	5,027.637***
K	1	39.006
NP	1	6,748.103***
NK	1	67.284
PK	1	0.333
NPK	1	788.454**
Var. × Fert.	77	75.363***
Error	96	27.378

** , ***: Significant at the 1% and 0.1% levels, respectively.

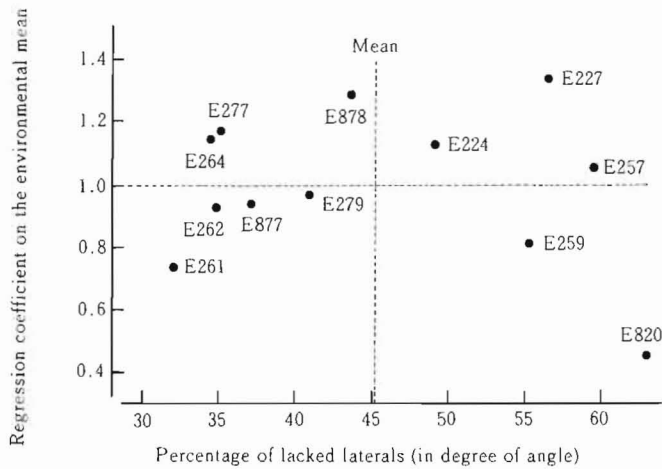


Fig. 14. Scatter diagram of the varieties for percentage of lacked laterals and regression coefficient of the variety on the environmental mean.

第4章 不斉条の遺伝性

すでに明らかにされたように、不斉条の発現は all or none ではなく、側列穎花の欠落歩合には連続的な変異が認められる。著者ら（武田，斉藤，未発表）はエチオピアの不斉条オオムギ（六条）品種間のダイヤレル分析によって側列穎花の欠落歩合の遺伝性を解析し、複数の量的遺伝子が関与することを明らかにした。本章では不斉条オオムギ品種と正常品種の交雑実験によって不斉条そのものの遺伝様式を解析する。

従来、不斉条の遺伝に関しては、劣性主働遺伝子 *lab* (NÖTZEL 1952) あるいは *l* (BREITENFELD 1957) が関与すること、および条性遺伝子 *V* が *lab* 遺伝子に対して上位性を示すこと (DJALALI 1970) などが報告されているが、十分な遺伝解析が行われているとは言い難い。また、本来は不斉条であっても側列穎花の欠落歩合が極めて低い個体は“正常”と判定される場合があるので、不斉条の遺伝様式を解析する際には、不斉条個体の頻度が低目に評価される傾向があることに留意しなければならない。

材料および方法

1. F₁における不斉条の発現

エチオピアの不斉条オオムギ（六条）4品種と世界各地の正常六条オオムギ8品種の間で第10表に示す16組合せの交雑を行い、F₁種子を1983年11月中旬、圃場に播種し、慣行法で栽培した。各組合せから3～5個体を抜き取り、全穂を対象として側列穎花の欠落を調査した。なお、F₁と共に両親品種を栽培し、形態、出穂期等を調査して、自殖したと見られるF₁個体は厳密に取除いた。

2. F₂における不斉条の分離

エチオピアならびに北インド・パキスタンの不斉条オオムギ（六条）品種に正常品種‘早木曾2号’を共通親として交雑した18のF₂集団（第11，12表）を供試した。

材料は1982年11月中旬に各組合せのF₂ 400粒を圃場に催芽播種し、慣行法で栽培した。また、同一の材料を催芽し、3℃で20日間春化处理した後、1983年3月下旬に各組合せ200粒づつを春播栽培した。いずれも両親品種を5~10個体、同様に栽培した。

完熟後、全個体を抜き取り、穂数が3本以下の貧弱な個体を除いて、不斉条の調査を行った。調査にあたっては、各個体の全穂を調べて1粒でも欠落の認められた個体は不斉条と判定した。なお、前章におけると同様に、穂の先端と基部にあつて側列穎花発達の不完全な数節は調査の対象から除いた。また、春播区においては鳥害が甚しく、調査個体数が減少したので、個体数が100以下になったF₂ 集団は分離比の解析から除外した。

不斉条の親品種については5個体から各5穂を無作為抽出し、欠落歩合を調査した。

3. トリゾミック分析

H. spontaneum nigrum (二条) をベースとする7種類のトリゾミック植物と側列粒欠落歩合の高いエチオピアの六条品種 OUE 671のF₂を1983年12月中旬、アルミ製の苗箱に播種、育苗し、1984年2月中旬に2倍体とトリゾミック個体を判別して圃場に移植した。

出穂後に全個体を抜き取って二条型(ヘテロ型を含む)と六条型に群別し、全穂を対象として側列穎花の欠落を調査し、前述のF₂ 個体の場合と同様に不斉条を判定した。

1984年にも同様にF₂を播種、育苗して1985年2月中旬に圃場に移植し、前年と同様の調査を行った。1984年調査の材料は、7種類のトリゾミックス中、Bush型(第1染色体)とPurple型(第6染色体)を欠いたが、1985年調査の材料は7種類がすべて揃っていた。

結果

1. F₁における不斉条の発現

不斉条品種と正常品種のF₁ 個体において不斉条を発現した穂の頻度と、それらの穂における側列粒欠落歩合を第10表に示した。

OUE 671は7種類の正常品種と交雑され、そのうち4組合せのF₁で不斉条が発現した。F₁ 個体中の不斉条穂の頻度は組合せによって最高28%であり、不斉条の穂における側列穎花欠落歩合は1.8~4.8%であった。OUE 662は5組合せ中3組合せ、OUE 820は3組合せ中1組合せで不斉条を発現した。OUE 855とOUU 033を片親とするF₁は正常であった。このように、16交雑組合せ中8組合せのF₁で低率ながら側列穎花の欠落が認められ、不斉条が劣性形質とは言えないことが明らかにされた。

一方、正常親の側からみると、OUC 006とのF₁は3組合せとも不斉条を発現し、逆に、OUT 108とのF₁は2組合せとも不斉条を発現せず、正常親の遺伝的背景によっても不斉条発現の程度が異なることが示された。

2. F₂における不斉条の分離

各F₂ 集団における不斉条個体の分離頻度を第11表および第12表に示した。

まず、第11表に示されるエチオピアの不斉条品種と‘早木曾2号’のF₂における不斉条の分離をみると、秋播栽培では11集団中6集団で劣性1因子によって期待される分離比(3:1)に適合し、全体としても3:1の分離比に適合した。ただし、欠落歩合の極めて低い個体は“正常”と判定されていることを考え併せると、実際分離頻度は劣性1因子による25%よりは高いとみななければならない。また、分離比の異質性は高い水準で有意と認められ、組合せによっては何らかの変更遺伝子が関与している可能性が示された。

Table 10. Expression of 'irregulare' in 16 F₁ combinations between normal and 'irregulare' varieties

Cross combination	% irregulare spikes	% lacked laterals
OUE 671×OUC 006	27.8	3.8
〃 ×OUC 054	4.2	1.8
〃 ×OUN 024	17.9	4.8
〃 ×OUI 012	0	0
〃 ×OUT 108	0	0
〃 ×OUU 033	5.6	3.6
〃 ×OUL 135	0	0
OUE 622×OUJ 088	2.0	6.8
〃 ×OUC 006	12.5	4.2
〃 ×OUI 012	1.3	1.9
〃 ×OUT 108	0	0
〃 ×OUU 033	0	0
OUE 820×OUJ 088	0	0
〃 ×OUC 006	18.4	3.1
〃 ×OUI 012	0	0
OUE 855×OUU 033	0	0

更に、春播栽培においては、親品種の欠落歩合が明らかに高まり、F₂集団における不斉条個体の頻度も高まって、50%を越える組合せも認められた。3:1の分離比と対比すると、9組合せ中5組合せで不斉条個体が過多となって不斉条が劣性1因子に支配されるという仮説は否定された。

次に、第12表に示される北インド・パキスタンの不斉条品種と「早木曾2号」のF₂集団における不斉条の分離頻度をみると、秋播栽培では13-59%と幅広い変異を示しており、これらの分離頻度を1個の劣性遺伝子で説明することは困難である。なお、これらの組合せでは親品種の欠落歩合が低く、F₂個体の欠落歩合も低かったので、多くの不斉条個体が「正常」と判定されている可能性がある。

一方、春播栽培の場合は、エチオピアの不斉条品種とは逆に、親品種の欠落歩合が低下し、F₂集団における分離頻度も明らかに低下した。

なお、いずれのF₂集団においても、不斉条親品種並に欠落歩合の高い分離個体は極めて稀であった。

3. トリゾミック分析

7組合せのF₂集団における不斉条個体の分離頻度を第13表に示す。もし、不斉条が1個の主働遺伝子に支配されているならば、7種類のトリゾミックス中6種類で3:1の分離比が得られ、仮に独立の2因子に支配されているならば7種類中5種類で2因子型(9:7, 13:3または15:1)に相当する分離比が得られると期待される。しかしながら第13表に示される結果はそれらのいずれにも合致せず、遺伝子構成はもっと複雑であることが示唆された。すなわち、2倍体部分では、2年間の平均で、トリゾミックスによって49-78%の分離頻度が得られ、特定の染色体に主働遺伝子が座乗している徴候は認められな

Table 11. Segregation for 'irregular' character in F₂ populations crossed between Ethiopian 'irregular' varieties and a normal variety 'Hayakiso-2'

Female p.	Autumn sown				Spring sown			
	% of p. ¹⁾	Normal	'irreg'.	χ^2 (3:1)	% of p. ¹⁾	Normal	'irreg'.	χ^2 (3:1)
OUE 876	37.7	258	82	0.14	57.0	70	102	107.94***
OUE 833	34.0	265	119	7.35**	51.4	122	68	11.80***
OUE 579	30.7	192	128	38.40***	70.9	69	49	17.19***
OUE 227	29.4	258	75	1.09	50.2	96	29	0.22
OUE 521	29.3	150	46	0.25	—	—	—	—
OUE 856	28.6	250	69	1.93	56.2	123	49	1.12
OUE 834	18.7	259	70	2.43	—	—	—	—
OUE 877	16.8	246	92	0.89	48.5	114	74	20.68***
OUE 863	15.3	263	65	4.70*	46.7	84	64	26.27***
OUE 878	12.2	188	44	4.51*	52.0	93	44	3.70
OUE 253	1.5	307	63	12.54***	3.5	119	46	0.73
Total	—	2,636	853	0.57	—	890	525	110.54***
χ^2 for heterogeneity				73.66***	79.10***			

1): Percentage of lacked laterals in 'irregular' parent (in degree of angle)

*, **, ***: Significant at the 5%, 1%, and 0.1% levels, respectively.

Table 12. Segregation for 'irregular' character in F₂ populations crossed between North India-Pakistani 'irregular' varieties and a normal variety 'Hayakiso-2'

Female p.	Autumn sown			Spring sown		
	% of p. ¹⁾	Normal	'irreg'.	% of p. ¹⁾	Normal	'irreg'.
OUI 217	29.7	147	210	0	89	16
OUI 131	17.6	242	114	0	129	5
OUI 139	15.1	248	92	0	151	9
OUI 181	13.5	189	63	0	124	20
OUI 146	10.4	218	112	0	120	8
OUI 120	5.3	341	51	0	123	3
OUI 132	4.5	249	50	0	115	11
Total	—	1,634	692	—	641	71

1): Percentage of lacked laterals in 'irregular' parent (in degree of angle).

かった。また、トリゾミック部分における不斉条個体の分離頻度は第3染色体および第1染色体の10%前後から第5染色体および第6染色体の約90%まで大きな変異を示し、やはり特定の染色体に少数の主働遺伝子が座乗している場合の分離様式とは大きく異なった。

不斉条個体の分離頻度を2倍体部分とトリゾミック部分で比較すると、第1染色体、第3染色体、第4染色体および第7染色体ではトリゾミック部分において不斉条個体の頻度が低く、第2染色体、第5染色体および第6染色体では逆にトリゾミック部分において頻

Table 13. F₂ segregation for 'irregulare' character in seven types of trisomics

Chromosome	Year	Diploids			Triploids		
		Normal	'irreg.'	'irreg.' Total	Normal	'irreg.'	'irreg.' Total
1	'85	62	97	0.61	54	10	0.16
	'84	—	—	—	—	—	—
2	'85	94	134	0.59	11	43	0.80
	'84	117	74	0.39	15	35	0.70
3	'85	114	191	0.63	106	16	0.13
	'84	102	125	0.55	106	3	0.03
4	'85	30	175	0.85	31	48	0.61
	'84	59	147	0.71	31	27	0.47
5	'85	94	168	0.64	7	67	0.91
	'84	80	83	0.51	5	44	0.90
6	'85	49	165	0.77	8	97	0.92
	'84	—	—	—	—	—	—
7	'85	65	176	0.73	90	26	0.22
	'84	79	127	0.62	47	23	0.30

Table 14. Frequency of 'irregulare' plants in *V*- and *vv* genotypes in seven types of trisomics

Chromosome	Year	Diploids		Triploids	
		<i>V</i> -	<i>vv</i>	<i>V</i> -	<i>vv</i>
1	'85	0.56	0.85	0.11	0.29
	'84	—	—	—	—
2	'85	0.56	1.00	0.80	— (0/0)
	'84	0.38	1.00	0.70	— (0/0)
3	'85	0.57	0.81	0.13	0.13
	'84	0.39	0.98	0.01	0.08
4	'85	0.83	0.96	0.64	0.46
	'84	0.63	1.00	0.30	0.93
5	'85	0.58	0.90	0.88	1.00
	'84	0.37	0.89	0.87	1.00
6	'85	0.73	0.92	0.92	0.95
	'84	—	—	—	—
7	'85	0.68	0.90	0.16	0.38
	'84	0.50	0.91	0.26	0.53

度が高く、7本の染色体のすべてに不斉条の発現を促進、あるいは抑制する因子が存在することが示唆された。

更に、F₂集団を二条型（ヘテロ型を含む）と六条型に分けて不斉条個体の分離頻度を示すと第14表のように、2倍体部分ではいずれも六条型において不斉条個体の頻度が明らかに高く、二条型よりも六条型で不斉条が発生し易いことが示された。一方、トリゾミッ

ク部分では不斉条個体の頻度が二条型と六条型で接近し、むしろ前述のトリゾミックの型による不斉条個体の分離頻度の差異が明瞭に示された。

なお、このトリゾミック分析においても、OUE 671並に欠落歩合の高い分離個体は極めて稀であり、OUE 671には欠落歩合を高める多数の劣性遺伝子が集積していることが示唆された。

考 察

従来、不斉条には劣性主働遺伝子 *lab* が関与する (NÖZEL 1952) と言われていたが、本研究の範囲では不斉条品種と正常品種の F_1 16組合せ中 8 組合せで不斉条が発現し (第10表)、不斉条が劣性形質とは言えない場合のあることが明らかになり、 F_1 において不斉条が発現するかどうかは組合せの遺伝的背景によって決まるとみられた。

F_2 世代においても不斉条個体の割合は劣性 1 因子によって期待される 25% よりも多い場合がしばしばあり、これは不完全優性遺伝子の存在を示唆する。

エチオピアの不斉条品種を片親とした場合は、親品種の側列穎花欠落歩合ならびに F_2 集団中の不斉条個体頻度が秋播条件よりも春播条件で高かったが、北インド・パキスタンの不斉条品種を片親とした場合は、逆に秋播条件において不斉条が発現し易かった (第11, 12表)。正常親品種はいずれも '早木曾 2号' で共通であるから、エチオピアの不斉条品種または北インド・パキスタンの不斉条品種を交雑親にした場合に栽培条件 (播種期) に対する反応が相違することは、両者の不斉条に関与する遺伝子が異なるか、あるいは両者の遺伝的背景が大きく異なることを示唆する。第2章第1節で明らかにしたように、両地域の間位置するアフガニスタン、イラン、イラクなどの品種には不斉条が見出されないことから考えて、エチオピアと北インド、パキスタンの不斉条オオムギは系譜的にかなり異なるとみるのが妥当であろう。

前章までに明らかにしたように、不斉条の発現は all or none ではなく、不斉条品種における側列穎花の欠落歩合は連続的な変異を示すので、欠落歩合が極めて低い場合には正常型との区別をつけ難いことが不斉条の遺伝解析を困難にしている。それを回避する 1 つの方法は、側列穎花欠落歩合の極めて高い遺伝的背景を持った品種を交雑親に用いることであるが、正常品種が側列穎花欠落歩合に関してどのような遺伝的背景を持つかを事前に知ることはできない。従って、不斉条の遺伝子分析にあたっては、不斉条そのものを発現する遺伝子と、その欠落歩合を支配する変更遺伝子を同時に取りあつかっていることに留意しなければならない。

著者ら (武田, 斉藤 未発表) は不斉条品種間のダイアレル分析によって、欠落歩合の変異には 6 対以上の量的遺伝子が関与し、欠落歩合の高い方向が劣性であることを明らかにした。本章のトリゾミック分析においても 7 種類のトリゾミックスのすべてにおいて 2 倍体個体とトリゾミック個体で不斉条の発現頻度が異なり、従って、不斉条の発現にはかなり多数の遺伝子が直接または間接に関与していることが示唆された。また、いずれの F_2 集団においても、親品種並に欠落歩合の高い分離個体は極めて稀であり、欠落歩合の高い遺伝子型は多数の劣性遺伝子を集積していることが示唆された。

不斉条品種がエチオピアと北インド・パキスタン地域に局在することからみて、不斉条の発現が量的遺伝子だけによっているとは考え難く、主働遺伝子の存在を想定しなければ

ならないが、本研究の範囲では、それが劣性1因子である可能性はほとんどないとみられる。また、トリゾミック分析の過程で、二条型よりも六条型において不斉条個体の頻度が高いことは認められたが(第15表)、二条型において不斉条が発現しないという、完全な意味での上位性ではなかった。

このように、不斉条の発現、すなわち側列穎花が欠落するかどうかは主働遺伝子のみによって支配される単純な遺伝形質ではなく、多数の量的遺伝子も関与していることが明らかにされた。言いかえると、側列穎花の発達という生殖に関与する重要な形態形成のプロセスはかなり複雑な遺伝子系によって完成されているのであろう。

摘 要

オオムギ属植物の穂では各節に3個の小穂が着生し、各小穂に1個の小花が発達する。側列穎花の発達程度および芒の長さには条性遺伝子(V_c)群に支配される顕著な変異が認められ、これが種や変種の分類基準ともなっている。一方、これとは別に、側列の一部の穎花が不規則に退花・欠落する不斉条(irregulare)品種が存在する。

この不斉条の形質発現と遺伝性を解析するために本研究を実施し、以下の諸点を明らかにした。

1. 退花・欠落する側列穎花では幼穂形成の第Ⅷ期～第Ⅸ期までに花器の分化が停滞、護穎と底刺が残って内・外穎と花器は完全に退化する。
2. 欠落は穂内の部位に関係なく不規則に起こる。
3. 欠落歩合の高い品種では個体内のいずれの穂でも欠落が起こるが、欠落歩合の低い品種では、貧弱な穂ほど欠落が起き易い傾向がある。
4. 不斉条品種はエチオピアおよび北インド・パキスタン地域に局在している。欠落歩合はエチオピア品種群では最高90%、北インド・パキスタン品種群では最高30%程度であり、欠落歩合の年次間相関ならびに作期(春播と秋播)間相関は0.7～0.8である。
5. エチオピアの不斉条品種では栄養生長期間を短縮するか、幼穂形成の初期に高温条件を与えると欠落歩合が高まり、そのため、秋播よりも春播した場合に欠落歩合が高い。
6. 肥料三要素のうち、窒素または燐酸を欠くと欠落歩合が高まるが、加里の効果は明らかでない。
7. 不斉条は、従来言われているように完全劣性ではなく、場合によっては不完全優性とみられ、多数の変異遺伝子が関与する複雑な遺伝性を示す。また、条性遺伝子Vの上位性も完全ではなく、二条型にも不斉条が認められる。

引 用 文 献

- BREITENFELD, C. 1957. Genetische Untersuchungen zur Phylogenie und Systematik der *intermedium*- und *labile*-Gersten. Z. Pflanzenzuchtg. 38: 275-312.
- DJALALI, M. 1968. Untersuchungen über die Expressivität und Penetranz des labile-Merkmals der Gerste (*Hordeum vulgare* L.). Diss. Fak. Landbau, Berlin, TU, D 83 Nr. 253.
- FINLAY, K. W. and WILKINSON, G. N. 1963. The analysis of adaptation in a plant breeding

- programme. Aust. J. Agric. Res. 14 : 742-754.
- 稲村宏・鈴木幸三郎・野中舜二, 1955 麦類の幼穂分化過程の調査基準 農業改良技術資料 第62号 1-16.
- MANSFELD, R. 1950. Das morphologische System der Saatgerste *Hordeum vulgare* L. s. l. Züchter 20 : 8-24.
- NÖTZEL, H. 1952. Genetische Untersuchungen an rötgeninduzierten Gerstenmutagen. Kühn-Arch. 66 : 72-132.

Character Expression and Inheritance of 'Irregulare' Spike in Barley

Kazuyoshi TAKEDA and Wataru SAITO

Summary

There is a group of cultivars of barley (*Hordeum vulgare* L. s. l.) classified as 'irregulare (labile)' whose lateral florets are deformed and reduced to rachilla in some spikelets. This type of barley has been known to be distributed in Ethiopia. Several researchers have reported that the 'irregulare' character is controlled by a recessive gene *lab* which is hypostatic to the gene *V* (two-rowed). However, so far, no clear evidence to support the single gene control of the 'irregulare' character has been obtained by our experiment. Moreover, the degree of expression of 'irregulare' character, which is indicated here as percentage of lacked laterals, shows remarkable variation among varieties. Therefore, the character 'irregulare' must be analyzed quantitatively as well as qualitatively.

Our analysis of the character expression and inheritance of 'irregulare' spikes in barley revealed the followings:

Some lateral spikelets interrupted the development of the florets at a very early stage of spikelet formation (VIII to IXth stage), while the rachilla and empty glumes of the spikelet developed normally.

The percentage of lacked laterals was similar in every part of a spike, viz. lack of laterals occurred irregularly in a spike.

In the varieties with a high percentage of lacked laterals, the frequency of lack was similar in every spike of the plant, while it was higher in small spikes than in large spikes in varieties with a low percentage of lacked laterals.

The 'irregulare' varieties were distributed not only in Ethiopia but also in the North India-Pakistan district. The percentage of lacked laterals varied from 0 to 90% in Ethiopian varieties, and 0 to 30% in North India-Pakistani varieties. Cor-

relation coefficient of percentage of lacked laterals between growing years or seasons was as high as 0.7–0.8.

When the vegetative growth period was restricted, or the temperature at spikelet formation stage was high, the percentage of lacked laterals increased significantly. Thus, the spring-sown plants lacked laterals more frequently than the autumn-sown plants. Deficient supplies of N and/or P remarkably increased the percentage of lacked laterals, while deficiency of K alone had a slight effect.

Cross experiments and trisomic analysis revealed that (a) the 'irregulare' character was controlled by recessive or incomplete dominant gene(s), not by a single recessive gene as reported earlier, (b) many minor genes modified the inheritance of 'irregulare', and (c) *Vv* locus was partially epistatic to the 'irregulare', but the 'irregulare' developed in the two-rowed genotypes as well as in the six-rowed genotypes.