Kazumi KAWAGUCHI: Studies on Artificial Selection of Gametophyte (pollen) in Relation to Plant Breeding in Two-rowed Barley. II. Selection of Qualitative Characters Related to the 5th Linkage Group by High Temperature Treatment of F_1 Spikelets Just before Flowering. (with English Summary, p.206)

Synopsis. In previous paper it was reported that pollen grains carrying B gene, black glume color, in two-rowed barley were selected with some ratio by the high temperature treatment of its F_1 spikelets (Bb in genotype). This was re-examined in other combinations of varietal crossings with several marker genes. It was proved that segregation ratios of genes Bb and $Trdtrd$ (third outer glume) belonging to the 5th linkage group were affected by high temperature but genes on the other linkage groups were not affected.

二条オオムギの配偶体淘汰に関する育種学的研究

II. 雑種第1代の開花直前高温処理による第5連鎖群上の形質淘汰について

川 口 数 美

(栃木県農業試験場南河内分場, 栃木県南河内町)

緒 言

雑種集団の遺伝子構成が自然淘汰によって変化することはよく知られている。この変化の原因としてある特定の遺伝子型の個体に働く淘汰がきわめて重要であることは当然であるが、理論的には配偶体とくに花粉の遺伝子型に働く淘汰もありうるのではないかと考えられる。前報(1966)では配偶体淘汰の存在を確かめるため、開花直前の F_1 の穂を高温処理して、その F_2 における質的形質の分離を同一 F_1 個体の自然受粉の場合の分離と比較した。その結果、理論分離比あるいは自然受粉の場合の分離と適合しない分離を示す形質(穎色, 遺伝子 B, b)が認められた。この原因については F_1 の高温処理によって B 遺伝子をもつ配偶体(花粉)が淘汰されたために分離がみだされたのであろうと結論した。さらに、この配偶体淘汰は穎色の B 遺伝子が直接淘汰に関与しているとすれば B 遺伝子の多面作用によるし、もし直接関与しないとすれば高温に弱い他の遺伝子がこの遺伝子と密な連鎖関係にあることによるであろうことを指摘した。

そこで、前報と別の組合せを用いて、前報と同様な配偶体淘汰が起るかどうか、その淘汰の方向が同じである

かどうか、および穎色と連鎖関係にある穂の中央列の護穎外側輪の苞の有無(Trd, trd 遺伝子, TAKAHASHI *et al*; 1953, ROBERTSON *et al*, 1955, 1965)について淘汰があるかどうかを確かめるため、本研究を行なった。なお、他の連鎖群にもこのような淘汰が生起するかをも併せて検討した。

終始、御指導して下さった農業技術研究所生理遺伝部村上寛一博士に謹んで御礼申しあげる。また、岡山大学農業生物研究所高橋隆平博士から貴重な研究材料の分譲を受けたこと、および元栃木県農業試験場中山保博士に多大な御援助を賜ったことに対し深く感謝する。

材料および方法

交配母本, F_1 養成および F_1 の処理方法 本研究に用いた材料である親品種とその F_1 の特性は Table 1 に示されている。

交配母本養成, 交配, F_1 養成および F_1 の高温処理方法などは前報とまったく同じである。親品種について本研究で目的とする形質の純度検定を行なった後、交配して F_1 種子をえた。この種子をビニルハウス内で 15 cm 鉢に 1 鉢当たり 1 粒ずつ播種し、 F_1 植物と両親品種とをともに各組合せ 5~15 個体を養成した。 F_1 個体の開

1973 年 3 月 31 日受領

Table 1. Materials and characters used in this study

Variety and F ₁ hybrid (gene symbol)	Character							
	Covered or naked seed (<i>N, n</i>)	Kernel rows (<i>V, v</i>)	Non-uzu or uzu type (<i>Uz, uz</i>)	Awn type (<i>K, k</i>)	Glume color (<i>B, b</i>)	Normal or third outer glume (<i>Trd, trd</i>)	Normal or orange lemma (<i>O, o</i>)	Long or short hair on rachilla (<i>S, s</i>)
1. Kairyo-nizyoshu	covered	two	non-uzu	normal	colorless	normal		long
2. Tester 189-1 (1 × 2) F ₁	naked covered	six two	uzu non-uzu	hood do.	black do.	third glume normal		short long
3. Kairyo-nizyoshu			non-uzu		colorless	normal		long
4. Tester 189-2 (3 × 4) F ₁			uzu non-uzu		black do.	third glume normal		short long
5. Kairyo-nizyoshu					colorless			
6. Hordeum spontaneum (5 × 6) F ₁					black do.			
7. Kairyo-nizyoshu							normal	
8. Orange Lemma (7 × 8) F ₁							orange normal	

花期に、つぎの要領で花粉淘汰のための高温処理を行ない F₂ 種子を採種した。また、対照として同時に雑種の両親についても処理を行なった。高温処理は F₁ 植物の開花期をまって、すでに開花を終わっていた穎花をすべて処理直前に切り落とし、1 株のうちの半数の穂を開花直前に 40±0.5°C の温湯に 4 分間入れて処理した。同じ株の残りの半数の穂を自然条件下で開花させ対照区（無処理）とした。したがって、処理と無処理の受粉が同一個体で行なわれたことになり、また同じ日に開花した穎花によって構成されるようにした。処理は午前 8 時から 12 時までの間に行ない、その翌日処理および無処理とも開花（受粉）しなかった穎花はすべて切り落した。

F₂ の養成 前報と同様に、F₁ の開花直前に高温処理を行なうと無処理にくらべて稔実率が低下し、F₁ 個体当りの種子数を同じにして F₂ 養成することはできなかったが、処理および無処理の種子数が同一 F₁ 個体内で同数になるように F₂ 種子を無作為に選り、F₂ に展開した。

F₂ はビニルハウス内で木箱に畑土と堆肥を 1:1 の割合に混合した土壌をつめ、6cm×6cm の間隔で 1 箱 (60×36×12cm) 当り 60 粒播種した。なお、並渦性を調査した 2 組合せは砂の培地で本葉 1 枚まで養成し、並渦性について調査したのち、前述の木箱に同様の栽植密度で移植した。いずれの組合せも発芽率および生存株率は高かった。

F₂ の形質調査 F₂ の調査形質は組合せによって異なり下記の通りであった。

(改良二条種×Tester 189-1) 皮稃性・条性・並渦性・芒型・穎色・苞の有無および底刺毛茸の長短。これらの形質は単一な遺伝子によって支配されていることが知られている (SMITH 1951; 高橋 1956)。F₁ 1 個体当りからの F₂ 養成個体数が十分多数でなかったため、F₂ 個体を全部まとめて χ^2 検定で理論比との適合度を調べ、処理の効果の有無を確かめた。

(改良二条種×Tester 189-2) 並渦性・穎色、苞の有無および底刺毛茸の長短。前の組合せと同様にして χ^2 検定を行ない処理の効果を確認した。

(改良二条種×Hordeum spontaneum) 穎色。単一な遺伝子によって支配されていることが知られているので前の組合せと同様にして χ^2 検定を行なった。

(改良二条種×Orange Lemma) 条性および穎のオレンジ色の有無。単一な遺伝子によって支配されていることが知られている (WIEBE 1968) ので前の組合せと同様にして χ^2 検定を行なった。

結 果

F₁ の穂を温湯処理してえた F₂ での形質の分離を無処理の場合と比較すると、つぎのような結果となった。

(改良二条種×Tester 189-1) : 調査 7 形質をそれぞれ 1 遺伝子雑種として扱った場合の F₂ での分離結果を

Table 2. Segregations of 7 characters in monohybrid F_2 generation in the case of high temperature treatment of F_1 spikelets just before flowering (Kairyo-nizyoshu $\times$ Tester 189-1)

Character	Phenotype	Genotype	Expected value		Observed value			
			Number of plants	Segregation ratio	Control (non-treat.)		Treatment	
					Number of plants	Probability of fitness	Number of plants	Probability of fitness
Covered or naked seed	covered naked	NN, Nn nn	260.25	3	275	0.1~0.05	271	0.2~0.1
			86.75	1	72		76	
Kernel rows	two-row six-row	VV, Vv vv	260.25	3	274	0.1~0.05	265	0.7~0.5
			86.75	1	73		82	
Non-uzu or uzu type	non-uzu uzu	$UzUz, Uzuz$ $uzuz$	260.25	3	262	0.9~0.8	258	0.8~0.7
			86.75	1	85		89	
Awn type	hood normal	KK, Kk kk	260.25	3	263	0.8~0.7	247	0.2~0.1
			86.75	1	84		100	
Glume color	black colorless	BB, Bb bb	260.25	3	263	0.8~0.7	235	0.01~**
			86.75	1	84		112	
Normal or third outer glume	normal third glume	$TrdTrd, Trdtrd$ $trdtrd$	260.25	3	253	0.5~0.3	283	0.01~**
			86.75	1	94		64	
Long or short hair on rachilla	long short	SS, Ss ss	260.25	3	257	0.7~0.5	273	0.2~0.1
			86.75	1	90		74	

** no fitness for the expected value (1% level)

Table 2に示した。皮稃性・条性・並渦性、芒型および底刺毛茸の長短の5形質については処理および無処理の観測値はともに1遺伝子雑種としての理論分離比3:1に適合し、これら5形質には処理による F_2 での分離にひずみが認められない。

しかし、穎色および苞の有無については無処理の観測値は3:1の理論比に適合しているが処理区では3:1の理論比に適合しない結果となった。穎色黒(BB と Bb)と有苞($trd\ trd$)が減少し、穎色白(bb)と無苞($Trd\ Trd$ と $Trdtrd$)が有意に増加した。

つぎに、穎色(B, b 遺伝子)および苞の有無(Trd, trd

遺伝子)に関与している遺伝子は同一連鎖群(第5連鎖群, 前報では旧表示法によったので第II連鎖群とした)に属し、組換え価は14.8%(TAKAHASHI, 1953)であることが知られているので、この2形質について2遺伝子雑種としてあつかい、 F_2 での分離を整理するとTable 3となる。

Table 3にみられるように、穎色および苞の有無について独立に遺伝する2遺伝子雑種として扱った場合、処理・無処理とも理論比9:3:3:1に適合しない結果がえられた。無処理では穎色黒で無苞($B-Trd$)および穎色白で有苞($b-trd$)が減少し、穎色黒で有苞($B-trd$)

Table 3. Segregations of glume color and normal or third outer glume in dihybrid F_2 generation (Kairyo-nizyoshu $\times$ Tester 189-1)

Phenotype		Genotype	Number of expected plants		Number of observed plants	
Glume color	normal or third outer glume		Independent (9:3:3:1)	Joint segregation (recombination value 14.8%)	Control (non-treat.)	Treatment
black	normal	$B-Trd$	195.19	175.40	170	173
	third glume	$B-trd$	65.06	84.85	93	62
colorless	normal	$b-Trd$	65.06	84.85	83	110
	third glume	$b-trd$	21.69	1.90	1	2
Probability of fitness		Independent			<0.001**	
		Recombination value 14.8%			0.8~0.7	
					0.01~0.001**	

** no fitness for the expected value.

および顕色白で無苞 (*b-Trd*) が増加している。前に述べたように両遺伝子間の組換え価は 14.8% であることが知られているので、この値を用いて適合性を検定した。

その結果、無処理の分離は組換え価の理論分離比とよく適合したのに対して、処理の分離は適合しなかった。すなわち、組換え価から求めた理論値および無処理の観測値にくらべて、処理の F_2 の分離では顕色黒で有苞 (*B-trd*) が減少し、顕色白で無苞 (*b-Trd*) が増加している。なお、無処理および処理から求めた組換え価はそれぞれ 10.4% および 15.4% であった。表には示さなかったが両組換え価に対する適合性は無処理の場合いずれにも適合したが、処理の場合いずれにも適合しなかった。

さらに、処理で分離にひずみが認められた顕色および苞の有無と、ひずみが認められなかった他の 5 形質 (皮稈性・条性・並渦性・芒型および底刺毛茸の長短) とは連鎖関係がなく、独立に遺伝することが知られているので、これら 5 形質と顕色あるいは苞の有無を含む独立に遺伝する 2 遺伝子雑種としてあつかい、 F_2 での分離を

Table 4-a. Segregations of 5 characters and glume color in dihybrid F_2 generation (Kairyo-nizyoshu × Tester 189-1)

5 characters with glume color	Genotype	Number of observed plants	
		Control	Treatment
Covered or naked seed	<i>N-B</i>	211	183
	<i>N-b</i>	64	88
	<i>n-B</i>	52	52
	<i>n-b</i>	20	24
Probability of fitness		0.3~0.2	0.01~0.001**
Kernel rows	<i>V-B</i>	209	176
	<i>V-b</i>	65	89
	<i>v-B</i>	54	59
	<i>v-v</i>	19	23
Probability of fitness		0.5~0.3	0.02~0.01*
Non-uzu or uzu type	<i>Uz-B</i>	203	179
	<i>Uz-b</i>	59	79
	<i>uz-B</i>	60	56
	<i>uz-b</i>	25	33
Probability of fitness		0.7~0.5	0.01~0.001**
Awn type	<i>K-B</i>	205	174
	<i>K-b</i>	58	73
	<i>k-B</i>	58	61
	<i>k-b</i>	26	39
Probability of fitness		0.5~0.3	<0.001**
Long or short hair on rachilla	<i>S-B</i>	196	179
	<i>S-b</i>	61	94
	<i>s-B</i>	67	56
	<i>s-b</i>	23	18
Probability of fitness		1.0~0.9	0.01~0.001**

*, ** no fitness for the expected value (2% and 1% level, respectively)

整理すると Table 4-a, -b となる。

④ 顕色と 5 形質との関係 Table 4-a にみられるように無処理では 2 遺伝子雑種の理論比に一応適合したが、処理ではいずれも理論比と適合しない結果となり、つぎのような傾向が認められた。

顕色と皮裸性 処理区では理論数にくらべて、顕色白の皮粒 (*N-b*) および裸粒 (*n-b*) の個体が増加し、顕色黒の皮粒 (*N-B*) および裸粒 (*n-B*) は減少している。**顕色と条性** 処理区では理論数にくらべて顕色白の 2 条 (*V-b*) および 6 条 (*v-b*) の個体が増加し、顕色黒の 2 条 (*V-B*) および 6 条 (*v-B*) は減少している。**顕色と並渦性** 処理区では、理論数および無処理の観測値にくらべて顕色白の並性 (*Uz-b*) および渦性 (*uz-b*) の個体が増加し、顕色黒の並性 (*Uz-B*) および渦性 (*uz-B*) は減少している。**顕色と芒型** 処理区では、理論数にくらべて顕色白の冠芒 (*K-b*) および長芒 (*k-b*) の個体が増加し、顕色黒の冠芒 (*K-B*) および長芒 (*k-B*) は減少している。**顕色と底刺毛茸の長短** 理論数より顕色白の長毛 (*S-b*) の個体が増加し、顕色黒の長毛 (*S-B*)

Table 4-b. Segregations of 5 characters and normal or third outer glume in dihybrid F_2 generation (Kairyo-nizyoshu × Tester 189-1)

5 characters with third outer glume	Genotype	Number of observed plants	
		control	treatment
Covered or naked seed	<i>N-Trd</i>	200	220
	<i>N-trd</i>	75	51
	<i>n-Trd</i>	53	63
	<i>n-trd</i>	19	13
Probability of fitness		0.3~0.2	0.05~0.02
Kernel rows	<i>V-Trd</i>	201	215
	<i>V-trd</i>	73	50
	<i>v-Trd</i>	52	68
	<i>v-trd</i>	21	14
Probability of fitness		0.3~0.2	0.05~0.02
Non-uzu or uzu type	<i>Uz-Trd</i>	190	206
	<i>Uz-trd</i>	72	52
	<i>uz-Trd</i>	63	77
	<i>uz-trd</i>	22	12
Probability of fitness		0.9~0.8	0.05~0.02
Awn type	<i>K-Trd</i>	185	196
	<i>K-trd</i>	78	51
	<i>k-Trd</i>	68	87
	<i>k-trd</i>	16	13
Probability of fitness		0.2~0.1	0.01~0.001**
Long or short hair on rachilla	<i>S-Trd</i>	183	234
	<i>S-trd</i>	74	39
	<i>s-Trd</i>	70	49
	<i>s-trd</i>	20	25
Probability of fitness		0.5~0.3	<0.001**

** no fitness for the expected value.

および短毛 (*s-B*) は減少している。

⑤ 苞の有無と5形質との関係 Table 4-b にみられるように無処理では2遺伝子雑種の理論比に一応適合しているが、処理では理論比との適合性がかなり低い結果となり、つぎのような傾向が認められた。

苞の有無と皮裸性 処理区も理論比に一応適合[†]しているが、処理によって無苞の皮粒 (*N-Trd*) の個体が増加し、有苞の皮粒 (*N-trd*) および裸粒 (*n-trd*) は減少している。苞の有無と条性 処理区も理論比に一応適合しているが、処理によって無苞の2条 (*V-Trd*) および6条 (*v-Trd*) の個体が増加し、有苞の2条 (*V-trd*) および6条 (*v-trd*) は減少している。苞の有無と並渦性 処理区も一応適合しているが処理によって無苞の並性 (*Uz-Trd*) および渦性 (*uz-Trd*) の個体が増加し、有苞の並性 (*Uz-trd*) および渦性 (*uz-trd*) は減少している。苞の有無と芒型 処理によって理論数および無処理の観測値にくらべて無苞の冠芒 (*K-Trd*) および長芒 (*k-Trd*) の個体が有意に増加し、有苞の冠芒 (*K-trd*) および長芒 (*k-trd*) が有意に減少している。苞の有無と底刺毛茸の長短 処理によって無苞の長毛 (*S-Trd*) の個体が有意に増加し、有苞の長毛 (*S-trd*) は有意に減少している。

以上のように顔色あるいは苞の有無と他の5形質を2形質ずつ組合せて2遺伝子雑種として扱った場合でも、

処理区では顔色白と組合された形質 (*N-b*, *n-b*; *V-b*, *v-b*; *Uz-b*, *uz-b*; *K-b*, *k-b*; *S-b*) および無苞と組合された形質 (*N-Trd*; *V-Trd*, *v-Trd*; *Uz-Trd*, *uz-Trd*; *K-Trd*, *k-Trd*; *S-Trd*) は理論数より増加し、顔色黒と組合されたもの (*N-B*, *n-B*; *V-B*, *v-B*; *Uz-B*, *uz-B*; *K-B*, *k-B*; *S-B*, *s-B*) および有苞と組合されたもの (*N-trd*, *n-trd*; *V-trd*, *v-trd*; *Uz-trd*, *uz-trd*; *K-trd*, *k-trd*; *S-trd*) は減少する傾向がえられた。

以上の結果を整理すると(改良二条種×Tester 189-1)の無処理では7形質について1遺伝子雑種として扱った場合理論分離比に適合した。また、2遺伝子雑種として扱った場合、顔色 (*B-b*) と苞の有無 (*Trd-trd*) とは連鎖関係にあり、無処理の観測値は理論分離比に適合した。

しかし、開花直前に高温処理すると7形質のうち顔色 (*B-b*) および苞の有無 (*Trd-trd*) の2形質について分離比にひずみが生じた。顔色黒 (*B*) あるいは有苞 (*trd*) の個体が減少し、白あるいは無苞の個体が増加することが1遺伝子雑種として扱った場合には明瞭であり、2遺伝子雑種として扱った場合でもその傾向は一致した。

(改良二条種×Tester 189-2) : 並渦性・顔色・苞の有無および底刺毛茸の長短の4形質について調査し、それぞれ1遺伝子雑種として扱った場合の F_2 での分離結果を Table 5 に示した。

Table 5. Segregations of 4 characters in monohybrid F_2 generation in the case of high temperature treatment of F_1 spikelets just before flowering (Kairyo-nizyoshu×Tester 189-2)

Character	Phenotype	Genotype	Expected value		Observed value			
			Number of plants	Segregation ratio	Control (non-treat.)		Treatment	
					Number of plants	Probability of fitness	Number of plants	Probability of fitness
Normal or uzu type	normal uzu	<i>UzUz</i> , <i>Uzuz</i> <i>uzuz</i>	440.25	3	460	0.1~0.05	451	0.5~0.3
			146.75	1	127		136	
Glume color	black colorless	<i>BB</i> , <i>Bb</i> <i>bb</i>	440.25	3	458	0.1~0.05	433	0.5~0.7
			146.75	1	129		154	
Normal or third outer glume	normal third glume	<i>TrdTrd</i> , <i>Trdtrd</i> <i>trdtrd</i>	440.25	3	422	0.1~0.05	437	0.8~0.7
			146.75	1	165		150	
Long or short hair on rachilla	long short	<i>SS</i> , <i>Ss</i> <i>ss</i>	440.25	3	429	0.3~0.2	451	0.5~0.3
			146.75	1	158		136	

Table 5 にみられるように処理および無処理の観測値は4形質とも理論比 3:1 に一応適合しこれらの形質は統計的には処理による F_2 での分離にひずみが認められなかった。しかし、処理における分離個体数は、理論数および無処理の観測値にくらべて顔色黒 (*BB* と *Bb*)

が減少して顔色白 (*bb*) が増加、苞の有無では無処理の観測値にくらべて有苞 (*trdtrd*) が減少し、無苞 (*TrdTrd* と *Trdtrd*) が増加していることが注目された。

つぎに、顔色 (*B*, *b* 遺伝子) および苞の有無 (*Trd*, *trd* 遺伝子) の2形質について2遺伝子雑種として扱い、 F_2 での分離を整理すると Table 6 となる。

[†] この研究シリーズの有意水準は2%である。

Table 6. Segregations of glume color and normal or third outer glume in dihybrid F_2 generation (Kairyo-nizyoshu $\times$ Tester 189-2)

Phenotype		Genotype	Number of expected plants		Number of observed plants	
Glume color	normal or third outer glume		Independent (9:3:3:1)	Joint segregation (Recombination value 14.8%)	Control (non-treat.)	Treatment
black	normal	<i>B-Trd</i>	330.19	296.71	295	287
	third glume	<i>B-trd</i>	110.06	143.54	163	146
colorless	normal	<i>b-Trd</i>	110.06	143.54	127	150
	third glume	<i>b-trd</i>	36.69	3.21	2	4
Probability of fitness		Independent			<0.001**	<0.001**
		Recombination value 14.8%			0.2~0.1	0.9~0.8

** no fitness for the expected value.

Table 6 にみられるように独立に遺伝する 2 遺伝子雑種として扱った場合、両処理とも理論比に適合しない結果がえられた。すでに、両遺伝子間の組換え価は 14.8% であることが知られているので、この値を用いて適合性を検定した結果、両処理ともよく適合した。しかし、実際の分離個体数については、処理区では穎色黒で無苞 (*B-Trd*) および有苞 (*B-trd*) が無処理の観測値より減少し、穎色白で無苞 (*b-Trd*) および有苞 (*b-trd*) が増加している。なお、無処理および処理から求めた組換え価はそれぞれ 11.7% および 15.6% であり、この両組換え価に対しても処理および無処理の分離はよく適合した。

(改良二条種 $\times$ *Hordeum Spontaneum*) : 穎色について調査し、 F_2 での分離結果を Table 7 に示した。Table 7 にみられるように処理および無処理とも理論比 3:1

に適合し処理による F_2 での分離にひずみが認められない結果となった。しかし、処理における分離個体数は理論数および無処理の観測値にくらべて、わずかではあるが穎色黒 (*BB* と *Bb*) が減少、穎色白 (*bb*) が増加し、上記 2 組合せの場合と同じように穎色黒が減少する傾向を示した。

(改良二条種 $\times$ Orange Lemma) : 条性および穎のオレンジ色の有無について調査し、 F_2 での分離結果を Table 8 に示した。Table 8 にみられるように処理および無処理とも理論比 3:1 に適合し、処理による F_2 での分離にひずみが認められない結果となった。

以上、改良二条種 $\times$ Tester 189-1, 改良二条種 $\times$ Tester 189-2, 改良二条種 $\times$ *Hordeum Spontaneum* および改良二条種 $\times$ Orange Lemma の 4 組合せで、 F_1 の高温

Table 7. Segregations of glume color in monohybrid F_2 generation in the case of high temperature treatment of F_1 spikelets just before flowering (Kairyo-nizyoshu $\times$ *Hordeum spontaneum*)

Character	Phenotype	Genotype	Expected value		Observed value			
			Number of plants	Segregation ratio	Control (non-treat.)		Treatment	
					Number of plants	Probability of fitness	Number of plants	Probability of fitness
Glume color	black	<i>BB, Bb</i>	144	3	148	0.7~0.5	140	0.7~0.5
	colorless	<i>bb</i>	48	1	44		52	

Table 8. Segregations of kernel rows and normal or orange lemma in monohybrid F_2 generation in the case of high temperature treatments of F_1 spikelets just before flowering (Kairyo-nizyoshu $\times$ Orange Lemma)

Character	Phenotype	Genotype	Expected value		Control (non-treat.)		Treatment	
			Number of plants	Segregation ratio	Number of plants	Probability of fitness	Number of plants	Probability of fitness
Kernel rows	two-row	<i>VV, Vv</i>	204.75	3	199	0.8~0.7	213	0.5~0.3
	six-row	<i>vv</i>	68.25	1	74		60	
Normal or orange lemma	normal	<i>OO, Oo</i>	204.75	3	206	1.0~0.9	206	1.0~0.9
	orange	<i>oo</i>	68.25	1	67		67	

処理でその F_2 の分離比に異常がみられない形質としては皮裸性・条性・並渦性・芒型・底刺毛茸の長短および穎のオレンジ色の有無であった。穎色および苞の有無には改良二条種×Tester 189-1 の組合せで分離比に明瞭な異常が認められ、他の2組合せでは統計的に有意ではなかったが、それぞれの表現型の増減の方向は改良二条種×Tester 189-1 と同じ傾向であった。

考 察

前報において、配偶体淘汰の有無を確かめるため、開花直前の F_1 の穂を高温処理して、その F_2 における質的形質の分離を同一 F_1 個体の対照受粉（無処理）の場合の F_2 分離と比較した結果、高温処理後受粉の F_2 では理論分離比と適合しない分離を示す形質（穎色、遺伝子 $B-b$ ）があることを報告し、この原因については高温処理によって、 B 遺伝子をもつ配偶体（花粉）が淘汰されたことによると結論した。配偶体淘汰は穎色の B 遺伝子が直接淘汰に関与しているとすれば B 遺伝子の多面作用によるし、もし直接関与しないとすれば高温に弱い他の遺伝子が、この遺伝子と密な連鎖関係にあることによるであろうことを指摘した。

本研究は前報とは別の組合せを用いて、前報と同様な配偶体淘汰が起るかどうかが、その淘汰の方向が同じであるかどうかを確かめるために行なわれた。さらに、穎色に関与する遺伝子が属する連鎖群以外でも、このような淘汰が起るかどうかにについて検討した。

従来、皮裸性 (N -皮粒, n -裸粒, 第1連鎖群), 条性 (V -2条, v -6条, 第2連鎖群), 並渦性 (Uz -並性, uz -渦性, 第3連鎖群), 芒型 (K -冠芒, k -長芒, 第4連鎖群), 穎色 (B -黒色, b -白色, 第5連鎖群), 苞の有無 (Trd -無苞, trd -有苞, 第5連鎖群), 穎のオレンジ色の有無 (O -白色, o -オレンジ色, 第6連鎖群) および底刺毛茸の長短 (S -長毛, s -短毛, 第7連鎖群) などは単一な遺伝子によって支配されていることが知られている (SMITH 1951; 高橋 1956; WIEBE 1968)。これらの遺伝子を含む組合せを材料として選び、これらの形質の F_2 での分離について検討した。

その結果、無処理の場合は4組合せのいずれでも F_2 の分離は理論分離比に適合した (Table 2, 5, 7, 8)。また、穎色 ($B-b$) と苞の有無 ($Trd-trd$) とは連鎖関係にあることがわかった (Table 3, 6)。

一方、 F_1 の開花直前に高温処理を行なった場合、皮稜性・条性・並渦性・芒型・穎のオレンジ色の有無および底刺毛茸の長短はいずれも無処理の場合と同様に F_2 で理論分離比に適合した。このことは、これらの形質に

関係する遺伝子は高温処理によって配偶体淘汰をほとんど受けないことを示している。

しかし、穎色および苞の有無については1遺伝子雑種として扱った場合、穎色黒 (遺伝子型 BB, Bb) および有苞 ($trdtrd$) が減少し、穎色白 (bb) および無苞 ($TrdTrd, Trdtrd$) が明瞭に増加することが改良二条種×Tester 189-1 の組合せで確かめられ、他の2組合せ (改良二条種×Tester 189-2 および改良二条種×Hordeum Spontaneum) でも統計的には理論分離比に適合したが、形質分離の増減の方向は前の組合せと同じであった。このことは、前報の改良二条種×Tridax の組合せの淘汰をうけた形質が属する連鎖群およびその方向と完全に一致している。さらに、改良二条種×Tester 189-1 の組合せについて、穎色 ($B-b$) と連鎖関係にある苞の有無 ($Trd-trd$) について2遺伝子雑種として検討した結果、 B 遺伝子および trd 遺伝子をもつ花粉は高温処理で同じ程度に淘汰される結果となり、 B 遺伝子の第5連鎖群の淘汰が一層明瞭となった (Table 4-a, -b)。

このように前報と同じ B 遺伝子が本研究の組合せでも淘汰を受け、さらに B 遺伝子と同一連鎖群に属することが確かめられた trd 遺伝子が淘汰をうけていることは、高温処理に弱い遺伝子がこの連鎖群に存在しているものと考えられる。その位置については調査個体数が少ないことと、淘汰をうけやすい遺伝子をもつ花粉のすべてが淘汰されるのか、その一部が淘汰されるのかはわからないが、つぎのように考えられる。

配偶体淘汰に関与する遺伝子 (仮に G_s とする; G_s , 淘汰を受けやすい; gs , 淘汰されない; G_s-gs は配偶体にだけ働く gametophyte factor とする) を仮定し、 G_s をもつ花粉が淘汰されるとすれば、 B 遺伝子とこの G_s 遺伝子との2遺伝子雑種の場合の花粉の遺伝子型はつぎの4種類であるが、そのうちの2種類は G_s 遺伝子をもつため淘汰 (k を花粉の受精力とする) を受ける。また、 B 遺伝子に対する G_s の組換え価を p とすれば花粉の遺伝子型の頻度はつぎのとおりである。

$G_s B : k(1-p)$ G_s をもつため淘汰 (受精力 $0 \leq k < 1$) される。

$G_s b : kp$ G_s をもつため淘汰 (受精力 $0 \leq k < 1$) される。

$gs B : p$ 淘汰されない。

$gs b : (1-p)$ 淘汰されない。

胚珠での淘汰がまったくなければ、 F_2 での穎色の分離は、黒 (BB, Bb) と白 (bb) が、 $p(1-k)+2k+1:1-p(1-k)$ に出現する。したがって、穎色 (B と b) との組換え価 (P_B) は最尤法によって

$$L = a \log \{p(1-k) + 2k + 1\} + b \log \{1 - p(1-k)\}$$

a を BB と Bb の出現頻度, b を bb の出現頻度とする。

$$\frac{a}{p(1-k) + 2k + 1} - \frac{b}{1 - p(1-k)} = 0$$

$$P_B = \frac{2bk - a + b}{(k-1)(a+b)}$$

Gs をもつ花粉がすべて淘汰 ($k=0$) されたとすれば $P_B = 123/347 = 0.354$ となり, B 遺伝子との組換え価は 35.4% となる。

また, trd 遺伝子との組換え価 (P_{trd}) も同様な計算で $P_{trd} = 0.369$ となり, trd との組換え価は 36.9% となる。

なお, 前報での高温処理による分離は黒: 白が 367: 154 であったので, この組合せからの B 遺伝子との同様な組換え価は 40.9% である。

以上のような B と Gs 遺伝子との組換え価の推定は前述したように Gs 遺伝子をもつ花粉のすべてが淘汰される場合成立するもので, Gs 遺伝子をもつ花粉のすべてが淘汰されないならば Gs との組換え価はさらに小さくなる。このことは Gs 遺伝子をもつ花粉が遺伝的にある割合だけ淘汰されるという仮定も含まれるが, 物理的な面から考えても温湯処理の場合, 熱の伝導は葯の外側から内部の花粉に伝わっていくのであろうし, また温湯処理を受けた穎花の状態がすべての穎花で同じであったとは考えられないから, 同一遺伝子の花粉が温湯処理によって同一の条件を与えられたとは考えにくい。さらに, 他の遺伝子との働き合いも考えられるので, Gs 遺伝子をもつ花粉も淘汰されなかったものが含まれている可能性もある。

Tridax あるいは Tester 189-1 の温湯処理後の稔実率は改良二条種と差がないことから (いままで試験した範囲の結果) F_1 植物体上の Gs 遺伝子をもつものがすべて淘汰されるとは考えにくい。したがって, さきに Gs 遺伝子をもつ花粉のすべてが淘汰されたと仮定した組換え価は Gs 遺伝子の組換え価の最大値であり, 花粉の受精力 (k) が大きくなれば組換え価も小さくなる。したがって, B 遺伝子の多面作用ということも考えられるし, また trd -(Gs)- B の関係にあることも考えられよう。

以上のことから, 結局 Gs 遺伝子の組換え価は B 遺伝子に対して 0~35.4% および trd 遺伝子に対して 0~36.9% の範囲にあると推定される。

なお, 本研究における前報の方法にしたがった B 遺伝子および trd 遺伝子をもつ花粉の淘汰率を求めればそれぞれ 45.1% および 41.6% となる。

このように, 開花時の環境 (本研究では温度) をかえ

ることによって第5連鎖群にある特定の遺伝子をもつ花粉が淘汰されることを確かめたが, 第5連鎖群には当然農業上の実用形質に関する遺伝子も含まれているので, これらの遺伝子が平行して淘汰されると判断される。農業上の実用形質についても花粉淘汰の影響を受けるかどうかさらに検討をすすめ育種を行なう場合留意する環境条件を見出すとともに, この淘汰をうける環境条件を積極的に育種の場合にとり入れ, 集団を望ましい方向に展開していくことなどの可能性についても今後検討を続けたい。

摘 要

1) 二条オオムギの F_1 個体の穂を高温処理すると, 穎色黒の B 遺伝子をもつ花粉がある比率で淘汰されることを前報とは別の F_1 組合せで追試するとともに, 穎色以外の質的形質についても配偶体淘汰があるかどうかを検討した。

2) 第5連鎖群にある穎色黒の B 遺伝子をもつ花粉は F_1 の穂を 40°C の温湯で 4 分間処理すると淘汰されることを確認するとともに, B 遺伝子と同じ連鎖群にある有包遺伝子 trd も淘汰されることを確かめた。なお, 配偶体淘汰に関与する遺伝子 Gs を想定して, trd - B と Gs の連鎖関係を推定した。

3) 第5連鎖群以外の連鎖群にある本研究で対象とした質的形質については配偶体淘汰はみられなかった。

引用文献

- 川口数美 1966. 二条オオムギの配偶体淘汰に関する育種学的研究 I. 雑種第1代の開花直前高温処理による質的形質の淘汰. 育種 16: 113~120.
- ROBERTSON, D. W., G. A. WIEBE and R. G. SHANDS, 1955. A summary of linkage studies in barley: Supplement II, 1947~1953. Agron. J. 47: 418~425.
- ROBERTSON, D. W., G. A. WIEBE, R. G. SHANDS and A. HAGBERG, 1965. A summary of linkage studies in cultivated barley, Hordeum Species: Supplement III, 1954~1963. Crop Sci. 5: 33~43.
- SMITH, L., 1951. Cytology and genetics of barley. Bot. Rev. 17.
- TAKAHASHI, R., J. YAMAMOTO, S. YASUDA and Y. ITANO, 1953. Inheritance and linkage studies in barley. Ohara Inst. Landw. Forsch. Ber. 10 (1): 29~52.
- 高樹隆平 1956. オオムギの遺伝子記号. 遺伝学ハンドブック 193~198, 技報堂, 東京.
- WIEBE, G. A., 1968. Genetics. Barley: Origin, Botany, Culture, Winterhardiness, Genetics, Utilization, Pests. Agricultural Handbook No. 338: 105~111, Agricultural Research Service U.S. DEPARTMENT of AGRICULTURE.

Summary

In previous paper (1966) it was reported that pollen grains carrying *B* gene, black glume color, in two-rowed barley were selected with some ratio by high temperature treatment of its F_1 spikelets just before flowering. This was re-examined in other F_1 combinations in the present paper. Materials and characters used in this study are shown in Table 1. Two of the eight marker genes, *Bb* (glume color) and *Trdtrd* (third outer glume) belong to the 5th linkage group, while the others belong to the separate linkage groups (1~4 and 6~7).

To induce heat selection of pollen grains, some ears of F_1 plants were immersed in warm water of $40 \pm 0.5^\circ\text{C}$ for 4 minutes immediately after the removal of flowered florets. The other ears of the same plants were left untreated as checks. Only florets just flowered in 24 hours after the heat treatment were allowed to set seed, the other florets being cut off. The F_2 segregation ratios of marker characters in treated progenies were compared with the ones in the untreated progenies.

Segregation ratios of the 6 characters, *i. e.* covered or naked seed (*Nn*), number of kernel rows (*Vv*), non-uzu or uzu (*Uzuz*), hood or normal awn (*Kk*), normal or orange lemma (*Oo*) and long or short hair on rachilla (*Ss*), in F_2 generation agreed with the expected values in both cases of treatment and control (Tables 2, 5, 7 and 8). Therefore, it was concluded that there was no gametophyte selection by the high temperature treatment in these

6 characters which were controlled by the genes belonging to the separate linkage group each other, the 1st, 2nd, 3rd, 4th, 6th or 7th.

However, in the case of the characters related to the 5th linkage group, glume color (*Bb*) and normal or third outer glume (*Trdtrd*), the segregation ratios in heat treated progenies significantly deviated from the normal segregation ratios.

The segregants with colorless glume (*bb*) and non-third outer glume (*TrdTrd* and *Trdtrd*) increased significantly in F_2 generation derived from the treated F_1 plants, while those with black glume (*BB* and *Bb*) and third outer glume (*trdtrd*) decreased. This phenomenon observed in this study agreed with the previous paper (Tables 2, 5 and 7). From these results the author concluded that pollen grains carrying *B* gene and *trd* gene belonging to the 5th linkage group were selected by the high temperature treatment of F_1 spikelets. The lethality ratios of pollen grains carrying *B* gene and *trd* gene were calculated to be about 45 and 42%, respectively, in the case of (Kairyo-nizyoshu $\times$ Tester 189-1).

The existence of gametophyte gene, *Gs*, which is susceptible to high temperature and linked with *B* and *trd* genes on chromosome No. 5 was suggested in the discussion.

K. KAWAGUCHI

Tochigi Agricultural Experiment Station, Division
of Minamikawauchi, Minamikawauchi, Tochigi