

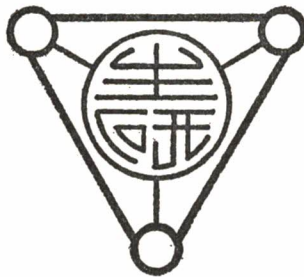
M. Feldman

Takumi TSUCHIYA 1958. Studies on the trisomics in barley, I. Origin and the characteristics of primary simple trisomics in *Hordeum spontaneum* C. Koch. (With English résumé, p. 84). *Seiken Zihô* No. 9: 69-86.

大麦三染色体植物の研究 I

第一次三染色体植物7型の起原と特性

土 屋 工



Reprinted from SEIKEN ZIHÔ, Report of the
Kihara Institute for Biological Research

No. 9, Dec. 1958

財団法人 木原生物学研究所 生研時報 第9号 別刷
昭和33年12月30日発行

Takumi TSUCHIYA 1958. Studies on the trisomics in barley, I. Origin and the characteristics of primary simple trisomics in *Hordeum spontaneum* C. Koch. (With English résumé, p. 84). *Seiken Zihô* No. 9: 69-86.

大麦三染色体植物の研究 I

第一次三染色体植物 7 型の起原と特性¹⁾

土 屋 工

木原生物学研究所

I. 緒 言

大麦は遺伝学的にもっともよく研究された植物の一つであり、連鎖群の研究も著しく進んでいる (ROBERTSON, WIEBE & IMMER 1941; ROBERTSON, WIEBE & SHANDS 1947, 1955; 長尾および高橋 1946; SMITH 1951; 高橋 1956 a, b)。著者は三染色体植物を用いて大麦の染色体と連鎖群の関係を研究する目的を以て、1949 年以来三染色体植物の作出とその細胞遺伝学的研究を行ってきた。早生ゴールデンメロンの低三倍体 ($2n=20, 3x-1$) の後代にえられた三染色体植物についてはすでに報告したが (土屋 1950, 1952a, c), その後これらの植物は事故のために絶滅した。この報告では新たに作出された *Hordeum spontaneum* C. Koch var. *transcaspicum* VAY. の三染色体植物に関する研究の結果をのべる。

大麦の三染色体植物については従来 2, 3 の断片的な報告があるだけで、あまり詳しく研究されなかった。最近 RAMAGE (1955) はかなり詳細な研究結果を発表しているが、これは X 線による相互転座ヘテロ個体の後代にえられたものであり、第三次三染色体植物について主としてのべられたものである。第一次型についても記述されているが著しく稔性が低いので何等かの異常を有するものと考えられる。著者がえた三染色体植物は同質三倍体の自殖または二倍体との交雑の後代にえられたものであり、著しい染色体異常は認められず稔性は極めて高い。また用いた材料は野生植物であり多くの形質について優性遺伝子を有しいわゆる野生型を示し、かつ栽培種にくらべて遺伝学的にきわめて安定な種である。したがってここにえられた三染色体植物は細胞学的にも遺伝学的にも著しい異常はないものとみて差支えあるまい。しかも理論的に期待される 7 型のすべてを含んでおり、大麦三染色体植物の一つの標準型と考えられるのでその特性をのべて将来の研究に資したいと思う。

本研究は恩師国立遺伝学研究所長木原均博士の御指導のもとに行われたものである。ここに謹んで感謝を捧げる。またこの研究については京都大学教授西山市三博士および岡山大学大原農業生物研究所教授高橋隆平博士から種々有益な御助言と御教示を賜りかつ原稿の御校閲をいただいた。記して心からの感謝を捧げる。なお本研究の一部は文部省科学研究費によって行われたものである。

1) 文科研論文 課題番号 10771 および 407132

II. 材料および方法

この研究に用いた植物は大麦の野生二条種 *Hordeum spontaneum* C. Koch var. *transcaspicum* VAV. である。実験に供した三染色体植物は同質四倍体と二倍体との交雑からえられた同質三倍体（土屋 1953, 1958a）の後代にえられた。植物は鉢植または圃場に栽培したものについて観察した。測定された形質は必ずしもすべて同一年次の同一材料によるものではないが、それぞれの形質についてはすべて同一栽培条件の材料において同一年に観察および測定を行った。染色体研究には根端または花粉母細胞を用いて著者の方法（土屋 1957）によるアセトカーミンおしつぶし法で観察した。花粉稔性はうすめたアセトカーミンで染色した花粉粒の核の発達程度と細胞質の状態を参照して調査した（土屋 1952 a, b 参照）。

III. 実験 結 果

A. 三染色体植物の作出

大麦で三染色体植物を人為的にえた例は少い。McLENNAN and BURNHAM (1948) は部分的不対合を示す 1 突然変異系統 (long chromosome, *lc*) の次代において、また BURNHAM *et al.* (1954), HAGBERG (1954) および RAMAGE (1955) らは X 線による相互転座ヘテロ個体の次代に三染色体植物をえたが、その出現頻度はきわめて低く (Tab. 8 参照), 後者の場合は多く第三次型であった。これに比して同質三倍体の後代には相当高い頻度で第一次型三染色体植物がえられる (Tab. 1; 土屋 1950, 1952 a 参照)。

同質三倍体の次代植物の染色体数とその出現頻度を Table 1 に示した。これによると $3x$ の自殖では $2n=15$ を示す三染色体植物が 45%, $3x \times 2x$ の次代には 53% えられている。両者を合計すると総数 126 個体の約 47% (59 個体) が三染色体植物であり, $3x$ 次代の種々の

Table 1. Chromosome constitution of progenies from autotriploid wild barleys of *Hordeum spontaneum transcaspicum*

Chromosome number (2n)	3x × selfed (%)		3x × 2x (%)		Total (%)	
14	20	(20.8)	9	(30.0)	29	(23.0)
14+1f*	2	(2.1)	0	—	2	(1.6)
15	43	(44.8)	16	(53.3)	59	(46.7)
15+1f*	3	(3.1)	0	—	3	(2.4)
16	19	(19.8)	3	(10.0)	22	(17.5)
17	5	(5.2)	1	(3.3)	6	(4.8)
18	1	(1.0)	0	—	1	(0.8)
19	0	—	0	—	0	—
20	0	—	0	—	0	—
21	1	(1.0)	0	—	1	(0.8)
25	1	(1.0)	0	—	1	(0.8)
Not identified	1	(1.0)	1	(3.3)	2	(1.6)
Total	96	(99.8)	30	(99.9)	126	(100.0)

* fragment.

染色体数を有する植物中でもっとも出現頻度が高い。この値は KERBER (1954) が $3x$ 雑種の次代にえた 52% および著者が早生ゴールデンメロンの低三倍体 ($2n=20, 3x-1$) の次代でえた値とほとんど等しい (土屋 1950, 1952 a 参照)。

上にのべた 59 個体の三染色体植物は形態的に明らかに異なる 7 型に区分された。これらの 7 型は主として外部形態的特徴によって Table 2 に示されたように名づけられた。同質三倍体の次代における 7 型の出現頻度は年次により、また $3x$ の自殖、 $3x \times 2x$ によって異なる (Tabs. 1, 2)。もっとも出現率の高いのは Pale (27.2%) であり、Robust と Pseudo-normal はともにもっとも低く約 7% であるが、その差はトマト (RICK & BARTON 1954) や *Nicotiana sylvestris* (GOODSPEED & AVERY 1939) にみられるものほど著しくはない。

第一次三染色体植物はこの外 double trisomics および triple trisomics からもえられた。その出現状況を Table 2 の一部に示した。すなわち double trisomics 8 個体および triple trisomic 1 個体の自殖または二倍体との交雑次代に 7 型のすべての第一次型がえられた。その頻度は Bush がもっとも低く 1 回、Semi-erect が 2 回、その他の 5 系統ではいずれも 3 回現われている。

Table 2. Frequency of 7 types of primary simple trisomics which appeared in the progeny of autotriploids and double and triple trisomic plants

Type of trisomics	From autotriploid progeny			From double and triple trisomics	Grand total
	1953	1954	Total		
Bush	5 (20.8)	3 (8.6)	8 (13.6)	1 (5.6)	9 (11.7)
Slender	3 (12.5)	8 (22.9)	11 (18.6)	3 (16.7)	14 (18.2)
Pale	6 (25.0)	10 (28.6)	16 (27.2)	3 (16.7)	19 (24.7)
Robust	2 (8.3)	2 (5.7)	4 (6.8)	3 (16.7)	7 (9.1)
Pseudo-normal	1 (4.2)	3 (8.6)	4 (6.8)	3 (16.7)	7 (9.1)
Purple	3 (12.5)	6 (17.2)	9 (15.3)	3 (16.7)	12 (15.6)
Semi-erect	4 (16.6)	3 (8.6)	7 (11.8)	2 (11.1)	9 (11.7)

上に示したように (Tabs. 1, 2), 大麦では同質三倍体およびその次代の double trisomics および triple trisomics から第一次型三染色体植物をえることは比較的容易であり、また前述したところから明らかなように 7 型が繰返しえられている。このことは、ここにえられた三染色体植物がすべて異なる型に属することを示すものである。

B. 三染色体植物の特性

多くの他の植物と同様、大麦においても三染色体植物は過剰染色体の存在によって植物体各部に種々の特異性を表わす。したがって二倍体と三染色体植物の区別も容易であり、また過剰染色体のちがいによって 7 種類の三染色体植物相互の間の識別も困難ではない。いま 1953 年にえられた 24 個体の第一次型植物の資料を主としてその後の結果を参照し、各三染色体植物の特性をのべる。

1953 年の 24 個体の諸形質を測定した結果を Table 3 に示した。これらの植物の大まかな特徴および Table 4 に示した測定結果から、これらの植物は種々の点において共通の特性ま

Table 3. Comparison of various characters of 24 simple trisomics derived originally from 4 autotriploid plants

Trisomic	Plant habit in early stage of growth	Culm length (cm)	Leaf			Ear		Stoma ²⁾ length	Pollen fertility
			Length (mm)	Width (mm)	Index ¹⁾ (l/w)	Abnormality	Shape	Abnormality	
Bush-1	Bushy growth with narrow and dark green leaves	—	180	9	20.0	Fused leaves	Short		94.5
" -2	"	37	161	8	20.1	"	"		98.2
" -3	"	—	180	9	20.0	"	"		96.2
" -4	"	37	170	9	18.9	"	"		—
" -5	"	40	187	9	20.7	"	"		98.6
Slender-1	Bushy growth; slenderness in all parts	60	226	9	25.1	Very narrow, drooping	Slender		94.1
" -2	"	58	221	9	24.5	"	"		92.8
" -3	"	57	208	8	26.2	"	"		97.1
Pale-1	Semi-spreading; pale and extremely twisted leaf tip	65	183	11	16.6	Pale, drooping			72.3
" -2	"	60	200	10	20.0	"			73.4
" -3	"	54	184	11	16.7	"			69.9
" -4	"	58	193	11	17.5	"			73.4
" -5	"	55	159	9	17.6	"			—
" -6	"	50	160	10	16.0	"			—
Robust-1	Robust growth; wide and dark green leaves with wavy margins	54	204	15	13.6	Dark green; Margins wavy	Long		88.6
" -2	"	45	182	14	13.6	"	"		96.6
Pseudo-normal-1	Nearly normal but small; inversely twisted leaves	57	183	11	16.6	Inversely twisted	Short		93.6
Purple-1	Semi-spreading; robust growth	56	210	15	14.0	Wide, coarse, dark green			—
" -2	"	68	227	17	13.3	"			96.8
" -3	"	58	223	15	14.8	"			96.1
Semi-erect-1	Semi-erect; small with short and narrow leaves	54	190	12	15.8	Coarse, short and erect	Short		—
" -2	"	45	176	10	17.6	"	"		96.6
" -3	"	—	160	10	16.0	"	"		96.5
" -4	"	54	190	10	15.8	"	"		—
Diploid	Spreading type	86	223	13	16.8				99.6

1) The ratio of length/width. 2) 1=2.08 μ

Table 4. Measurements of various organs of trisomic plants (1954-1958)

Type of trisomics	Characters measured															
	Culm		Leaf ¹⁾		Ear		Awn length (cm)	Seed			Empty glume length (mm)	Rachilla axis length (0.1 mm)	Stoma length ³⁾			
	Length (cm)	Dia- meter (mm)	Length (mm)	Width (mm)	Index ²⁾	Length (cm)		Length rachis (cm)	No. of spikelet per ear	Den- sity				Length (mm)	Width (mm)	Thick- ness (mm)
Bush	38.0	2.9	175.4	8.8	20.0	7.1	6.2	17.5	2.8	15.0	13.0	2.60	1.84	22.6	27.1	25.4
Slender	58.3	2.4	218.3	8.7	25.3	8.6	7.9	26.4	3.3	13.3	11.0	2.40	1.67	15.7	28.8	19.5
Pale	57.0	3.6	179.8	10.3	17.7	10.0	9.3	29.0	3.1	11.2	10.0	2.85	1.93	15.4	8.6	24.2
Robust	49.5	4.2	193.0	14.5	13.3	11.2	10.3	28.0	2.7	15.1	12.0	2.60	1.40	16.0	24.9	22.9
Pseudo-normal	57.0	3.3	183.0	11.0	16.6	7.8	6.8	24.0	3.5	10.9	9.9	2.56	1.74	13.7	19.2	24.9
Purple	60.7	4.0	220.0	15.7	14.0	9.3	8.6	24.0	2.8	15.2	11.0	3.50	2.20	22.8	29.9	24.5
Semi-erect	51.0	3.1	179.0	14.0	12.8	8.6	7.3	17.6	2.4	10.1	13.0	3.10	2.00	20.2	31.6	23.4
Diploid (Control)	85.5	3.5	215.0	13.1	16.4	9.8	8.9	27.0	3.0	17.0	12.0	3.20	2.30	17.6	26.0	24.9

1) The leaf just below the flag-leaf.

2) The ratio of length/width.

3) $1=2.08 \mu$

たは近似の値を示す 7 群に分けられることが知られた。とくに葉形指数, 穂形, 葉および穂または小花の異常などは異なる群の間では著しく異なるが, 同一群内の個体間ではほとんど差異がみられない。すなわち Table 3 に示されたように Slender-1~3 の 3 個体はいずれも最大の葉形指数と最小の気孔長によって特徴づけられており, Bush-1~5 の 5 個体は縫合葉, 穂形異常, 葯の退化 (後述) および矮性である点で共通である。Pale-1~6 の 6 個体は淡緑色で下垂した葉, 小さい止葉, 低い花粉稔性など共通の特性を有する。その他の型においても同一の型に属する個体は程度の差はあるが種々の形質について共通の特性をもつことが知られた。このようにして分けられた 7 群の後代およびその後新しくえられた結果をも参照して 7 型の特性を記述すれば次のようである (Plates I~III, Tab. 9 参照)。

1. *Bush*:—7 型中もっとも著しい形態的特性を有し, 器官に現われる異常の程度も甚だしい。芽生第一葉は短くとくに巾がせまく濃緑色を呈し, 二倍体にみられる捻転がほとんどおこらない。この特性は純粋種においても雑種においてもきわめて明瞭であるから, 芽生初期の第一葉展開時に容易に二倍体と区別できる (Plate I, b)。芽生または分けつの第一ないし第二葉の葉縁が縫合していわゆるネギ葉となる場合がしばしばみられる。分けつ最盛期に著しい叢状を呈する点で *Slender* と共に特徴的である。生長期の葉は芽生同様巾狭く長さも短い。葉形指数 (長さ/巾) は二倍体に比して大きい。稈長, 穂長は短い (Plate II, A b) 芒はほとんど標準に近い長さである (Plate II, B b)。この型に属する植物はすべて穂および小花に異常がみられる, すなわち中央列小花の一部が多数に分岐して 1 節に多くの場合不稔の退化した小花が数個つく (multiple or compound spikelets)。さらに正常に発達した中央列小花のうち約 33% は 1 または 2 個の葯が退化している (Tab. 5)。しかし正常に発達した葯では花粉稔性はきわめて高く良好花粉は 97% を越える (Fig. 1 b)。種子稔性も高い。

Table 5. Variation of the number of anthers per floret of a trisomic type, Bush

Plant no.	Number of anthers per floret						Total number of florets observed
	3		2		1		
		%		%		%	
Bush-1	79	(60.8)	51	(39.2)		0	130
" -2	92	(71.9)	35	(27.3)	1	(0.8)	128
" -3	91	(66.9)	43	(31.3)	2	(1.5)	136
" -4	28	(63.6)	14	(31.8)	2	(4.6)	44
" -5	90	(70.9)	37	(29.1)		0	127
Total	380	(67.3)	180	(31.9)	5	(0.9)	565

2. *Slender*:—植物体の各器官は細長であり分けつ最盛期には *Bush* と同様叢状を呈する。生長最盛期以後葉鞘および葉耳は濃い赤紫色を示す。葉は著しく細く葉形指数は 7 型中最大 (25.0) であり, そのうえ葉が薄いために甚だしく下垂する。気孔長はもっとも短かい。芒と種子は著しく短く細い (Plate II, B c; Plate III, A c, B c, C c, D c, E c)。

3. *Pale*:—*Bush*, *Slender* とともに明瞭に他と区別されうる特性を有する。茎葉とも全体淡緑色であり葉は先端が特に捻転し下垂する (Plate I, d)。止葉は他よりやや小さく雑種では特に著しい。穎および葉は薄く柔かい。芒は短く細い (Plate II, A d, B d; Plate III, A d)。

底刺はきわめて短くときにはほとんど認め難い (Plate III, E d)。この型の植物は芽生の第 1, 2 葉の先端が甚だしく捻転するために容易に二倍体と区別できる (Plate I, A d)。

4. *Robust*:—幼植物の茎は太く葉は広く濃緑色を呈し、かつ葉縁は波状を呈し植物体は一見強剛にみえる (Plate I, e)。種子はやや小形である。穎はきわめて柔かい。芽生初期に二倍体と区別することは困難であるが、分けつ最盛期には容易に識別できる。芒の長さは二倍体とほとんど等しい (Plate II, B e)。

5. *Pseudo-normal*¹⁾:—形態的に二倍体にもっともよく似ているが (Plate I, f), 植物体はやや斜立 (Semi-spreading) することによってほぼ区別できる。しかし、芽生の第 1 葉時から全生長期を通じて葉縁が外側に反転し、したがって葉の捻転も外側に向っておくというきわめて明瞭な特徴によって容易に他と区別できる。また概して植物は小形である。芒長 (Plate II, B f) および護穎は 7 型中最小である (Plate III, D f)。

6. *Purple*:—分けつ期の草勢はやや斜立している。茎は太く、葉は厚く、広く、剛くかつ濃緑色を呈し、植物は一見強剛の感を与える。止葉の中央部に多くは小ジワがみられる。葉鞘および葉身とくに裏面の赤紫色が著しい。出穂時芒の先端が展開せず一束にまとまる傾向がある。底刺は長く、底刺毛は短く (Plate III, E g), 外穎の縁につよくまきこまれているために通常は見え難い (Plate III, C g)。種子はやや広く短くかつ背面中央に縦の突起が見られる。護穎は著しく長い (Plate III, D g)。

7. *Semi-erect*:—植物体はやや小形である。葉は短く堅くほとんど下垂しない。穂は短く、粒着は疎である (Plate II, A h) から穂あたりの粒数は少い (Tab. 4)。花部器官は芒を除きすべて大形であり、穎は堅く、蒴、種子 (Plate III, C h), 底刺 (Plate III, E h) などとは他の三染色体植物および二倍体に比べて大きい。芒は短い (Plate II, B h)。植物は分けつ時にほぼ直立するので *Semi-erect* と名づけられた。分けつ数少くかつ根の発達是一般によくない。

以上述べたところから明らかなように、ここにえられた 7 型の三染色体植物はそれぞれ顕著な特徴によって識別されうる。しかし、特性の発現部位、発現時期、その程度などはそれぞれの型によって異っている。*Bush*, *Slender*, *Pale*, *Pseudo-normal* および *Semi-erect* の 5 型は芽生第 1 葉、第 2 葉に見られる顕著な特性によって早期にたやすく二倍体と区別できる。*Purple* と *Robust* は芽生初期の鑑別はやや困難であるが、分けつ期になれば容易に独得の特徴を表わす。またこれらの特徴はいろいろの変異をもつ栽培種との雑種においてもほぼ同様に表現されるので遺伝学的研究にも好都合である。ともあれ、植物の全生育期を通じてそれぞれ特有の形質を示すから 7 型の識別は容易である (Tabs. 3, 4 および Plates I~III 参照)。

C. 稔性および発芽歩合

一般に三染色体植物は過剰染色体のために稔性が低下する。大麦においても従来報告された例では、著者による早生ゴールデンメロンの一部の場合を除き、高い不稔性を示している。ここにえられた *Hordeum spontaneum transcaspicum* の第一次三染色体植物においては、年次、個体間の差はみられるが、花粉稔性はきわめて高く (Fig. 1 b~h), 種子稔性もおおむね良好である。もっともよく調査を行った 1953 年の 24 個体の花粉稔性を他の形質の測定値とと

1) 1954 年の第 26 回日本遺伝学会大会では *Normal* として発表したが (土屋 1954), 木原博士の御教示に従って *Pseudo-normal* と改めた。

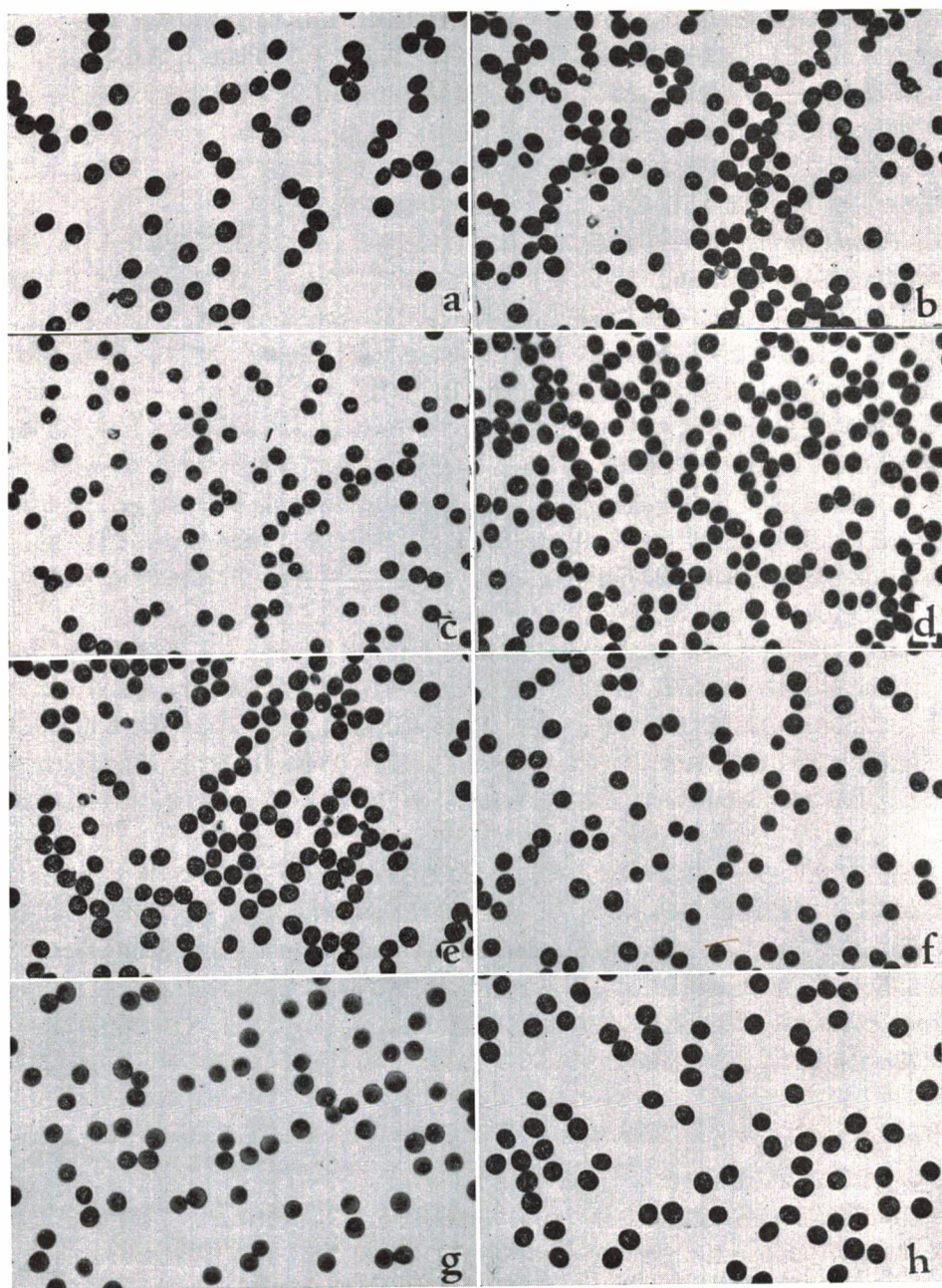


Fig. 1. Pollen grains of diploid and trisomics in *H. spontaneum transcaspicum*.
a, Diploid. b, Bush. c, Slender. d, Pale. e, Robust. f, Pseudo-normal.
g, Purple. h, Semi-erect.

もに Table 3 に示し、更に各型の平均値を発芽歩合とともに Table 6 に示した。

Table 6. Fertility and germination percentage of seeds in 7 primary simple trisomic types

Type of trisomics	Pollen fertility	Seed fertility				Germination percentage		
		self	open	$(2x+1) \times 2x$	$2x \times (2x+1)$	self	$(2x+1) \times 2x$	$2x \times (2x+1)$
Bush	97.2	63.2	72.1	74.8	100.0	90.0	80.1	100.0
Slender	94.7	61.9	71.0	62.7	100.0	60.0	76.1	87.5
Pale	72.3	78.0	88.5	79.2	95.8	92.8	89.5	73.9
Robust	92.6	87.5	90.3	87.8	96.9	48.3	83.5	93.3
Pseudo-normal	93.6	81.0	91.0	61.8	100.0	72.0	86.4	100.0
Purple	96.5	79.6	72.4	79.7	—	73.3	55.0	—
Semi-erect	96.6	82.2	81.2	81.2	97.0	72.5	70.1	84.4
Average	91.9	76.2	80.9	75.3	98.2	72.7	78.7	89.7
Diploid	99.6	95.2	—	—	—	93.2	—	—

花粉稔性は一般に著しく良好であった。Pale に属する個体を除きすべて 90% を越え、二倍体とはほぼ等しい (Tabs. 3, 6; Fig. 1 a~h)。とくに、著しい葯の退化がみられた Bush においても、充分発達した葯では花粉稔性はきわめて高く平均 97.2% であった (Tabs. 3, 6; Fig. 1b)。Pale では全個体ともやや低く平均 72.3% であった (Fig. 1d)。この場合不良花粉の大部分は 2 核状態で発達が止ったものである。

種子稔性は花粉稔性に比して一般にやや低いが従来考えられていたよりはるかに高い。1954 年の調査では自花受粉の場合、最低の Slender でも約 62% であり、最高の Robust では 88% を示した。1958 年はすべての系統においてさらに高い種子稔性がえられた (Tab. 6)。二倍体の花粉を交配した場合でも Pseudo-normal の最低 62% から Robust の最高 88% までの値を示した。また自花受粉および二倍体による受粉のいずれにおいても、ほとんどすべての系統において完全稔性の穂がえられた。Pale は花粉稔性が低いにもかかわらず種子稔性は高い。このことは胚嚢形成は比較的正常に行われることを示すものであろう。

二倍体に三染色体植物の花粉を交配した場合の着粒はほとんど完全である。すなわち Pale で 96%, Robust と Semi-erect は 97%, Bush, Slender および Pseudo-normal では 100% であり平均して 98.2% の高率である。

従来報告された大麦の三染色体植物はほとんどが自然発生のもので、または X 線照射による相互転座ヘテロ個体の後代にえられたものであり、一般に著しい稔性の低下がみられた。特に X 線処理後代にえられたものでは系統によってほとんど完全不稔である (HAGBERG 1954; RAMAGE 1955; Tab. 9 参照)。上に示したように著者が今回えた三染色体植物はいずれもかなり高い種子稔性を有し、完全稔性を示す穂もみられた。このような差異が用いた材料の品種差によるものか、発生の起原のちがいによって生ずるものかは今後の研究によって明らかにしたい。

三染色体植物の発芽歩合は稔性とともに Table 6 に示した。発芽は一般に良好であり、自殖で 72~93%, 二倍体との交雑種子で 55~90% を示し、平均は前者で 73%, 後者で 79% で

ある。また $2x \times (2x+1)$ でも発芽はきわめてよく、Pale の 74% から Bush と Pseudo-normal の 100% までの値を示し、平均は 90% である。

このように種子稔性が高く発芽歩合も高いことは、多数の後代を必要とする遺伝学的研究にとってはきわめて好都合である (土屋 1956, 1958 b, c; 土屋, 林および高橋 1957)。

D. 三染色体植物の後代における出現頻度

三染色体植物の過剰染色体は花粉を通じて後代に伝わらないことが多く (*Datura* その他), 主として卵細胞を通じて伝わるが, その割合は植物の種類によって異り, また三染色体植物の異なる系統間でも差がみられる (LESLEY 1928; RICK & BARTON 1954 によるトマト; BLAKESLEE & AVERY 1938 その他による *Datura* など)。

大麦では三染色体植物の自殖の場合, 純粋種では 21.9% (Slender) から 33.1% (Bush), 雑種 F_1 の次代には 18.6% (Slender) から 35.1% (Robust) の割合で三染色体植物が生じたが, 系統により, 個体により, 年次により, また遺伝学的状態によって出現頻度は異っていた。二倍体の花粉を交配した場合, 最低は Pseudo-normal の 9.8% であり, 最高は Slender の 27.5% である。平均は 21.0% を示した。

自殖の次代についてみると 3 型では純粋種にくらべて雑種において三染色体植物の出現頻度が高いが, 前者の平均 28.8% に対して後者では 28.1% でほぼ等しい。しかし $(2x+1) \times 2x$ の次代ではやや異り, 自殖で最高の出現率を示した Robust がわずかに 11.3% のきわめて低い値を示した。また Pseudo-normal は雑種の次代に 34.2% であったものが, $(2x+1) \times 2x$ では 9.8% で最低であった。Bush と Pale は常に出現率が高い。

二倍体に三染色体植物の花粉を交配した場合, Purple を除く 6 型のいずれにおいても次代に三染色体植物は出現しなかった (Purple については実験を行っていない) (Tab. 7)。この実験でえられた数は少いが, 大麦では花粉によって過剰染色体は伝わらないかまたはきわめてわずかに伝わるものであろう。

以上の結果を一括して Table 7 に示した。これらの結果と Table 2 に示された結果とを比較すると, 三染色体植物の後代における出現頻度と同質三倍体の後代におけるおのおのの型の

Table 7. Frequencies of transmission of the extra chromosome

Type of trisomics	Frequency (%) of trisomic plants in progenies of			
	homo. selfed	F_1^* selfed	$(2x+1) \times 2x^{**}$	$2x \times (2x+1)$
Bush	33.1	27.3	24.9	0
Slender	21.9	18.6	27.5	0
Pale	26.6	25.6	27.2	0
Robust	28.7	35.1	11.3	0
Pseudo-normal	29.5	34.2	9.8	0
Purple	22.2	34.5	17.4	—
Semi-erect	31.3	30.1	24.5	0
Average	28.8	28.1	21.0	0

* F_2 generation from trisomic F_1 hybrids.

** A total of F_1 of trisomics $\times$ linkage testers and trisomics $\times$ normal diploids.

出現頻度との間には相関はないことが知られる。すなわち、Pale は同質三倍体の次代においては 27.2% で最高の出現率を示し、純粋種の自殖次代には 26.6% でほぼこれと等しい。しかし Robust は純粋種の自殖次代には 28.7% であったが、3x の次代には 6.8% の出現率で 7 型のうち最低である。Pseudo-normal は 3x 次代に最低の出現率を示したが自殖次代には 29.5% の高率であった。

RAMAGE (1955) は種子の大きさと三染色体植物の出現率の関係を研究して小粒の場合は中粒、大粒よりも多く生ずることを見出した。著者も三染色体植物の種子が大きさや形態によって 2 型に分けられることを見出し、しかも小粒からはきわめて高い頻度で三染色体植物が生ずることを知ったが、これについては別に報告するつもりである。

三染色体植物の後代において出現率が高いことは遺伝学的研究にとって好都合であり、これによって容易に研究が進められた (土屋 1956, 1958c その他)。

IV. 考 察

三染色体植物の起原としては従来、1) 正常二倍体からの偶発、2) ある三染色体植物からこれと異なる型の三染色体植物の偶発、3) 染色体不対合個体の後代に発生、4) 放射線処理後代とくに相互転座ヘテロ個体の後代に発現、5) 三倍体の後代に発現する場合などが知られている。1)~4) の方法による場合一般に三染色体植物の発現頻度が低い(Tab. 8 参照)、3) では不対合遺伝子による種々の障害があり (GOODSPEED & AVERY 1939 による *Nicotiana sylvestris*; RICK & BARTON 1954 のトマトなど参照)、4) では放射線による微小な不可視的構造変化などのために著しい稔性低下を伴う (RAMAGE 1955 参照)。

著者は大麦の 1 品種早生ゴールデンメロンの低三倍体 ($2n=20$, $3x-1$) の次代においてきわめて高い頻度 (約 43%) で三染色体植物をえた (土屋 1949, 1950, 1952a)。ついで 1953 および 1954 の兩年にわたり、野生二条種 *Hordeum spontaneum transcasicum* の同質三倍体 (TSUCHIYA 1953, 1958a) の後代において多数の三染色体植物をうることができた (土屋 1954; Tabs. 1, 2)。また KERBER (1954) も 2, 3 の雑種性三倍体の次代に三染色体植物をえた。大麦における三染色体植物の起原と出現頻度を Table 8 に示した。この表から明らかなように、大麦では三倍体を利用することによってもっとも能率よく三染色体植物がえられている。

同質三倍体の後代には $2n=15$ の個体のほかに $2n=16, 17, 18$ その他の異数体が高い頻度で出現し、これらはかなり高い稔性を有するから (土屋、未発表) その後代にも多数の simple trisomics が期待されるが、事実すべての型に属する多数の三染色体植物がえられた (Tab. 2)。同質三倍体の後代にえられた三染色体植物はいずれも形態的に異なる 7 型に分けられた。上述の double および triple trisomics からえられた simple trisomics もすべて 7 型のいずれかに属することが知られた (Tab. 2)。

同質三倍体の後代には各種の型に属する三染色体植物が多数えられるだけでなく、大部分の個体は染色体異常を示さない。著者のえた三染色体植物はほとんどすべて第一次型であった (土屋 1950, 1952a, c, 1954, 未発表)。この事実は同質三倍体の後代にえられた三染色体植物

摘 要

野生二条大麦の 1 種 *Hordeum spontaneum* C. Koch var. *transcaspicum* Vav. の同質三倍体の後代において多数の三染色体植物をえた。本報告は主としてその純粋系統についての研究の一部であり、結果を要約すると次のようである。

1. 同質三倍体の自花受粉および $3x \times 2x$ の次代に多数の第一次三染色体植物をえた。出現頻度は年次、交雑組合せによって異なる。三倍体の自花受粉の後代では 45%, $3x \times 2x$ からは 53%, 平均 47% の第一次三染色体植物がえられた。二倍体の出現率は平均 23% であった。

2. 第一次型三染色体植物は形態的、生理的諸特性によって 7 型に分けられ、それぞれ Bush, Slender, Pale, Robust, Pseudo-normal, Purple および Semi-erect と名づけられた。これらはそれぞれ植物体各部に明瞭な特徴を現わし、これによって二倍体ともまた 7 型相互とも容易に区別できる。

3. 第一次型三染色体植物はまた double および triple trisomics からもえられ、そのすべてが上述した 7 型のいずれかに属することが知られた。

4. 三染色体植物の花粉稔性は Pale (72.3%) を除ききわめて高く平均 91.9% であり、93% (Robust) から 97% (Bush) の間の変異を示した。種子稔性も高く自花受粉で 62% (Slender) から 88% (Robust), $(2x+1) \times 2x$ で 62% (Pseudo-normal) から 88% (Robust), $2x \times (2x+1)$ では 96% (Pale) から 100% (Bush, Slender, Pseudo-normal) の変異を示した。

5. 発芽率も一般に良好である。自花受粉の場合 48% (Robust)~92% (Pale), $(2x+1) \times 2x$ では 55% (Purple) から 90% (Pale), $2x \times (2x+1)$ では 84% (Semi-erect) から 100% (Pseudo-normal) の変異がみられた。

6. 三染色体植物の次代における出現頻度 (transmission rate) は純粋種、雑種および自花受粉、二倍体との正逆交雑によって異なる。純粋種の自花受粉では 21.9% (Slender) から 33.1% (Bush) の変異を示し、7 型の平均は 28.8% である。雑種の後代では純粋種とほぼ等しく 18.6% (Slender) から 35.1% (Robust), 平均 28.1% である。 $(2x+1) \times 2x$ では Pseudo-normal がもっとも低く (9.8%), Slender がもっとも高い (27.5%)。 $2x \times (2x+1)$ では三染色体植物は全くえられない。したがって過剰染色体は花粉によっては伝わらないことが知られた。

7. 三染色体植物の次代における出現頻度と同質三倍体の後代におけるそれぞれの型の出現頻度とは相関関係をもたない。

8. 大麦における三染色体植物の起原と作出、それらの特性、7 型の独立性などについて考察した。

引 用 文 献

- BLAKESLEE, A. F. and BELLING, J. 1924. Chromosomal mutations in the Jimson Weed, *Datura stramonium*. Jour. Hered. 15: 195-206.
 — and AVERY, A. G. 1938. Fifteen-year breeding records of $2n+1$ types in *Datura stramonium*. Carnegie Inst. Wash. Publ. 501: 315-351.
 BURNHAM, C. R. 1946. A gene for "long" chromosomes in barley. Genetics 31: 212-213.
 —, WHITE, F. H. and LIVERS, R. 1954. Chromosome translocations in barley. Proc. 9th Intern. Cong. Genetics, Bellagio, Caryologia, Suppl. VI: 1171 (Abst).
 —, — and — 1954. Chromosomal interchanges in barley. Cytologia 19: 191-201.

- and HAGBERG, A. 1956. Cytogenetic notes on chromosomal interchanges in barley. *Hereditas* **42**: 467-482.
- GOODSPEED, T. H. and AVERY, P. 1939. Trisomic and other types in *Nicotiana sylvestris*. *Jour. Genet.* **38**: 381-458.
- HAGBERG, A. 1954. Cytogenetic analysis of erectoides mutations in barley. *Acta Agric. Scand.* **4**: 472-490.
- 1958. Cytogenetik einiger Gerstenmutanten. *Züchter* **28**: 32-36.
- and TJIO, J. H. 1950. Cytological localization of the translocation point for the barley mutant erectoides 7. *Hereditas* **36**: 487-491.
- HAKANSSON, A. 1953. Endosperm formation after 2x, 4x crosses in certain cereals, especially in *Hordeum vulgare*. *Ibid.* **39**: 57-64.
- KATTERMANN, G. 1939. Sterilitätsstudien bei *Hordeum distichum*. *Zeits. Ind. Abst. Ver.* **77**: 63-103.
- KERBER, E. R. 1954. Trisomics in barley. *Science* **120**: 808-809.
- LESLEY, J. W. 1928. A cytological and genetical study of progenies of triploid tomatoes. *Genetics* **13**: 1-43.
- 1932. Trisomic types of the tomato and their relation to the genes. *Ibid.* **17**: 545-559.
- MCCLINTOCK, B. 1929. A cytological and genetical study of triploid maize. *Ibid.* **14**: 180-222.
- MCLENNAN, H. A. 1947. Cytogenetic studies of a strain of barley with long chromosomes. Thesis (MS), Univ. Minn. 37pp. (Typed).
- and BURNHAM, C. R. 1948. Cytogenetic studies of "long chromosome" barley. Abst. paper presented at Amer. Soc. Agron. Meet., Fort Collins, Colorado, 1948.
- NAGAO, S. and TAKAHASHI, M. 1946. Genetics of barley. (Jap.) pp. 92.
- RAMAGE, R. T. 1955. The trisomics of barley. Ph. D. thesis, Univ. Minn.
- RHOADES, M. M. 1933. An experimental and theoretical study of chromatid crossing over. *Genetics* **18**: 535-555.
- RICK, C. M. and BARTON, D. W. 1954. Cytological and genetical identification of the primary trisomics of the tomato. *Ibid.* **39**: 640-666.
- ROBERTSON, D. W., WIEBE, G. A. and IMMER, F. R. 1941. A summary of linkage studies in barley. *Jour. Amer. Soc. Agron.* **33**: 47-64.
- , ——— and SHANDS, R. G. 1947. *Idem.* Suppl. I, 1940-1946. *Ibid.* **39**: 464-473.
- , ———, ——— 1955. *Idem.* Suppl. II, 1947-1953. *Agron. Jour.* **47**: 418-425.
- SMITH, L. 1941. An inversion, a reciprocal translocation, trisomics, and tetraploids in barley. *Jour. Agri. Res.* **63**: 741-750.
- 1951. Cytology and genetics of barley. *Bot. Rev.* **17**: 1-51.
- TAKAHASHI, R. 1956a. Gene symbols of barley (*Hordeum vulgare* L. *sensu lato*). Handbook of Genetics. Gihodô, Tokyo. pp. 193-198.
- 1956b. Chromosome maps of barley (*Hordeum vulgare* L. *sensu lato*). *Ibid.* p. 247.
- TJIO, J. H. and HAGBERG, A. 1951. Cytological studies on some X-ray mutants of barley. *Ann. Aula Dei* **2**: 149-167.
- and LEVAN, A. 1950. The use of oxyquinoline in chromosome analysis. **2**: *Ibid.* 21-64.
- TSUCHIYA, T. 1949. On a hypo-triploid barley. (A prel. report) (Jap.) *Jap. Jour. Genet.* **24**: 106-107.
- 1950. Some notes on the progeny of a hypo-triploid barley. (A prel. report) (Jap.) *Ibid.* **25**: 230.
- 1952a. Cytogenetics of a hypo-triploid barley and its progeny. (Jap. with Eng. résumé) *Mem. Beppu (Women's) Univ.* **2**: 19-42.
- 1952b. Cytogenetic studies of a triploid hybrid plant in barley. (Jap. with Eng. résumé) *Seiken Zihô* **5**: 78-93.
- 1952c. Nucleolus-chromosome relationship in barley. (Jap. with Eng. summary) *La Kromosomo* **12-13**: 484-489.

- 1953. Some notes on autotriploid barley. (Jap., Abst.) Jap. Jour. Genet. **23**: 189.
- 1954. Trisomics in barley. (Jap., Abst.) *Ibid.* **29**: 179.
- 1956. Studies on the relationships between chromosomes and genetic linkage groups in trisomic barley. (Jap., Abst.) *Ibid.* **31**: 313-314.
- 1957. A simple method for chromosome studies. (Jap.) Kagaku Ôita **6**: 1-27.
- 1958a. Studies on cross compatibility of diploid and tetraploid barleys, I. Seed development in reciprocal crosses between diploids and induced autotetraploids. Bot. Mag. Tokyo **71**: 48-52.
- 1958b. Karyotype studies of barley—A collective review. (Jap.) La Kromosomo **37-38**: 1294-1312.
- 1958c. Genetic studies in trisomic barley, I. Relationships between trisomics and genetic linkage groups of barley. Jap. Jour. Bot. **17**: 14-28.
- , HAYASHI, J. and TAKAHASHI, R. 1957. Further studies on the relationships between trisomics and the genetic linkage groups in barley. Abst. comm. 22 Ann. Meet. Bot. Soc. Japan, held at Tokyo, p. 8.

Résumé

Observational and experimental studies were made of the primary simple trisomic plants of a wild two-rowed barley species. The results are summarized as follows:

1. A total of 59 simple trisomic plants were originally obtained in the autotriploid progenies of *Hordeum spontaneum* C. Koch var. *transcaspicum* Vav. (Tabs. 1, 2). A number of similar trisomics were also obtained in the progenies of double and triple trisomic plants which were derived from the autotriploids as the siblings of simple trisomics (Tab. 2).

2. The simple trisomics which appeared in the autotriploid progenies were the most frequent among the various chromosomal types; 47 percent were simple trisomics, 23 percent diploids, 18 percent double trisomics, 5 percent 17-chromosome plants, and 18-, 20- and 25-chromosome plants occurred 1 percent each (Tab. 1).

3. According to their morphological characteristics the simple trisomics were classified into the following seven groups (cf. Tabs. 3, 4):

1) *Bush*: Most distinctive and abnormal type among all the seven trisomics; bushy and dwarf habit with narrow, short and dark green leaves, frequent occurrence of fused leaves, multiple or compound spikelets, and degeneration of one or two anthers (Tab. 5) are characteristic traits of this type. The empty glumes are longest of all trisomics (Plate III, A b, B b, D b).

2) *Slender*: Slenderness in all parts is a characteristic of this type; the leaves are very narrow, thin and drooping and the caryopses are small with short and slender awns (Plate II, B c, Plate III, A c, B c, C c, D c). The length of stomata is the shortest of all trisomics (Tabs. 3, 4).

3) *Pale*: The characteristic trait is a pale color especially of the leaves which are thin and drooping; flag-leaf is very small; most distinctive is the tiny rachilla

(Tabs. 3, 4; Plate III C d, E d), about $1/4-1/3$ of the diploid.

4) *Robust*: Robust habit at the tillering stage characterizes this type; the wide, thick and dark green leaves (cf. Tabs. 3, 4) have wavy margins and the thin seeds (cf. Tab. 4) have rather wide and long awns (Tab. 4; Plate II, A e, B e, III, A e).

5) *Pseudo-normal*: This type closely resembles the normal diploid but is somewhat smaller; the most distinctive character is the inversely twisted leaves (Tab. 3); the seeds are small (Tab. 4; Plate II, A f, C f), empty glume and rachilla are relatively short (Plate III, A f, B f, D f, E f).

6) *Purple*: This type is distinguishable by its robust and coarse appearance in later stage of growth; the leaves are thick, wide, coarse and dark green; the seeds have long and coarse awns (Plate II, A g, B g, III, A g), the empty glumes are coarse and very long (Plate III, A g, B g, D g).

7) *Semi-erect*: Plant habit is semi-erect with relatively short stem, short, wide, coarse and straight leaves (cf. Tabs. 3, 4), short and lax spikes (Plate II, A h) and large seeds with short and coarse awns (Plate II, B h, III, A h, C h). Empty glumes and rachilla are relatively coarse and long (Plate III, D h, E h).

4. The seven types of the primary simple trisomics are, as mentioned above, readily distinguished from the normal diploid and also from each other by their distinctive traits (Tabs. 3~5, Plates I~III).

5. All the trisomic types show surprisingly high pollen fertility (93~97%), with the exception of Pale which has a relatively low fertility (72%) (Fig. 1). About 27 percent of the pollen grains of Pale degenerated at one or two nuclear stages but well stained by diluted aceto-carmin (Fig. 1 d).

6. Seed fertility is also relatively high in all seven types though it varies with year, type and also selfings or crosses with diploids (Tab. 6).

7. Germination of seeds is rather good in all types; 60~90 percent when selfed and 55~90 percent in $(2x+1) \times 2x$. In $2x \times (2x+1)$ the germination is also very good with an average of 90 percent, ranging from 74 to 100 percent (Tab. 6).

8. Rate of transmission of the extra chromosome is fairly high in the seven types and varies with the trisomic type; on the average it is 28.8 percent, ranging from 21.9 to 33.1, and 28.1 percent (18.6~35.1) in selfed homozygotes and F_1 hybrids, respectively; 21 percent (9.8~27.5) in $(2x+1) \times 2x$. No transmission was observed through pollen as shown in Table 6.

9. From the high frequency of trisomic plants in the autotriploid progenies it may be said that in barley the autotriploids are one of the best sources of primary simple trisomics (Tabs. 1, 8).

10. The seven trisomic types here obtained may be used for cytogenetic studies owing to the conspicuous effects of the extra chromosomes on the phenotype, their

rather high fertility, good germination percentage, and also relatively high transmission rates (cf. TSUCHIYA 1956, 1958).

11. Several outstanding characteristics of seven primary simple trisomic types obtained by the present author (TSUCHIYA 1954) and RAMAGE (1955) from different sources are comparatively presented in Table 9. Extreme differences in some characters especially in the seed fertility between two stocks were pointed out.

Explanation of Plates I-III

PLATE I

Typical seedlings of diploid and seven primary simple trisomic types of *Hordeum spontaneum* C. KOCH var. *transcaspicum* VAV. at early seedling stage.

- (a) Diploid. (b) Bush. (c) Slender. (d) Pale. (e) Robust.
(f) Pseudo-normal. (g) Purple. (h) Semi-erect.

The designation of (a) Diploid (h) Semi-erect is used in all plates, Pl. I-III.

PLATE II

Spike characters of diploid and trisomics.

- A. Spikes of diploid and trisomics. (Purple is not typical but somewhat shorter) $\times 0.5$.
B. Spikelet triplets of diploid and trisomics. $\times 0.6$.

PLATE III

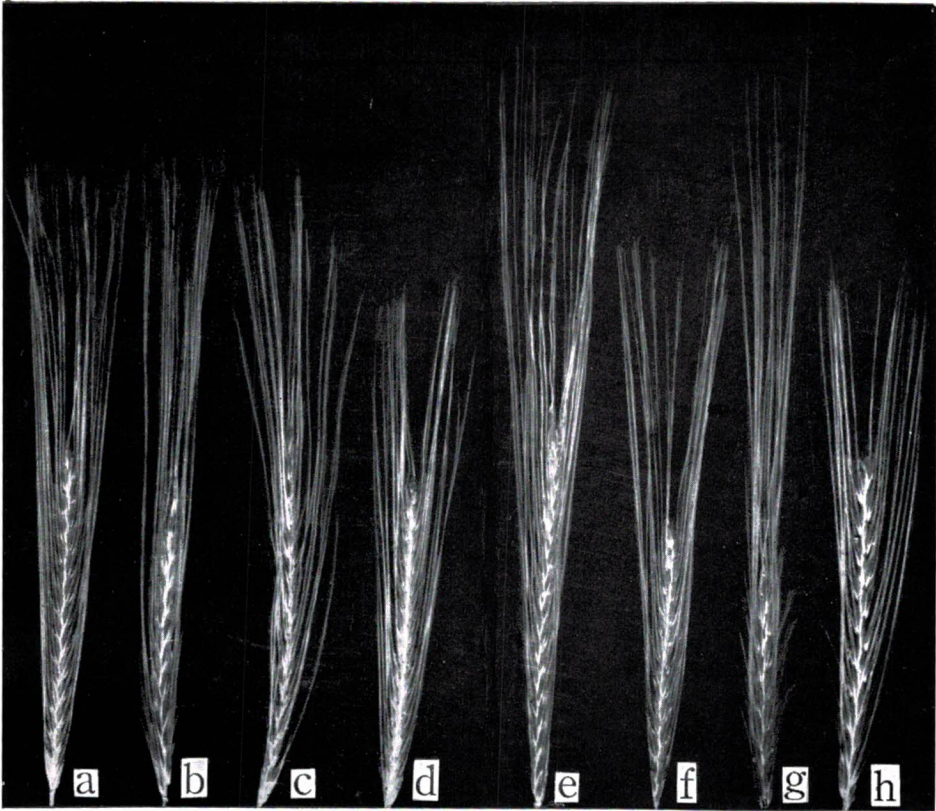
Spikelet characters of diploid and trisomics.

- A. Basal part of spikelet triplets, showing the difference in awn dentation. $\times 1.0$.
B. The lateral spikelets and the empty glumes. $\times 1.0$.
C. Comparison of seed size and rachilla length. $\times 1.25$.
D. Empty glumes. $\times 1.2$.
E. Rachilla. $\times 4.0$.

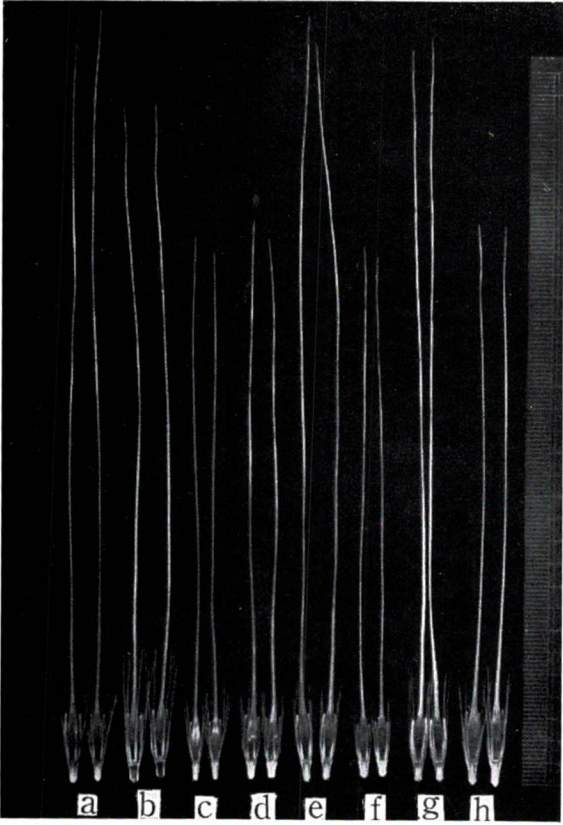


T. TSUCHIYA: Studies on Trisomis in Barley, I.

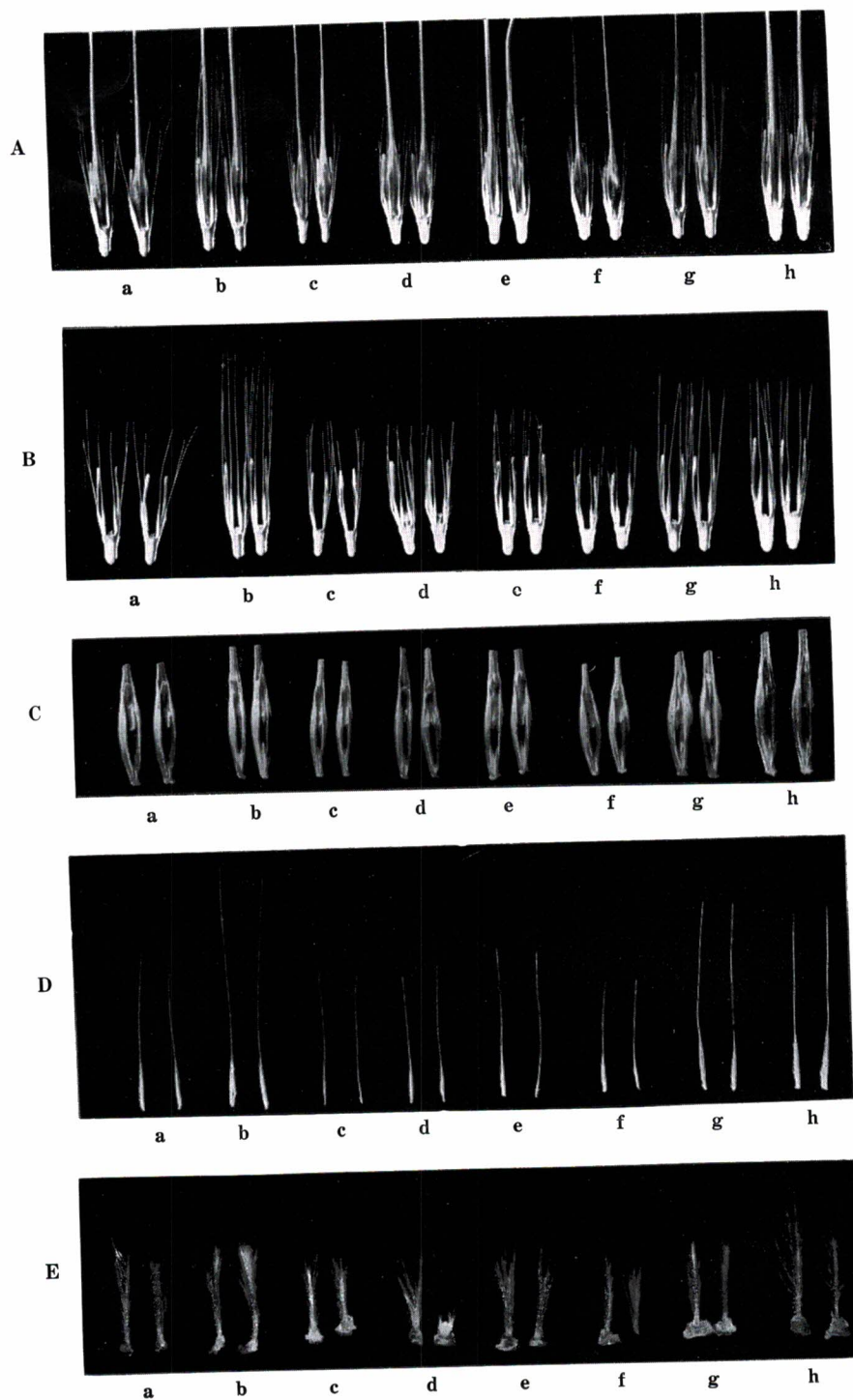
A



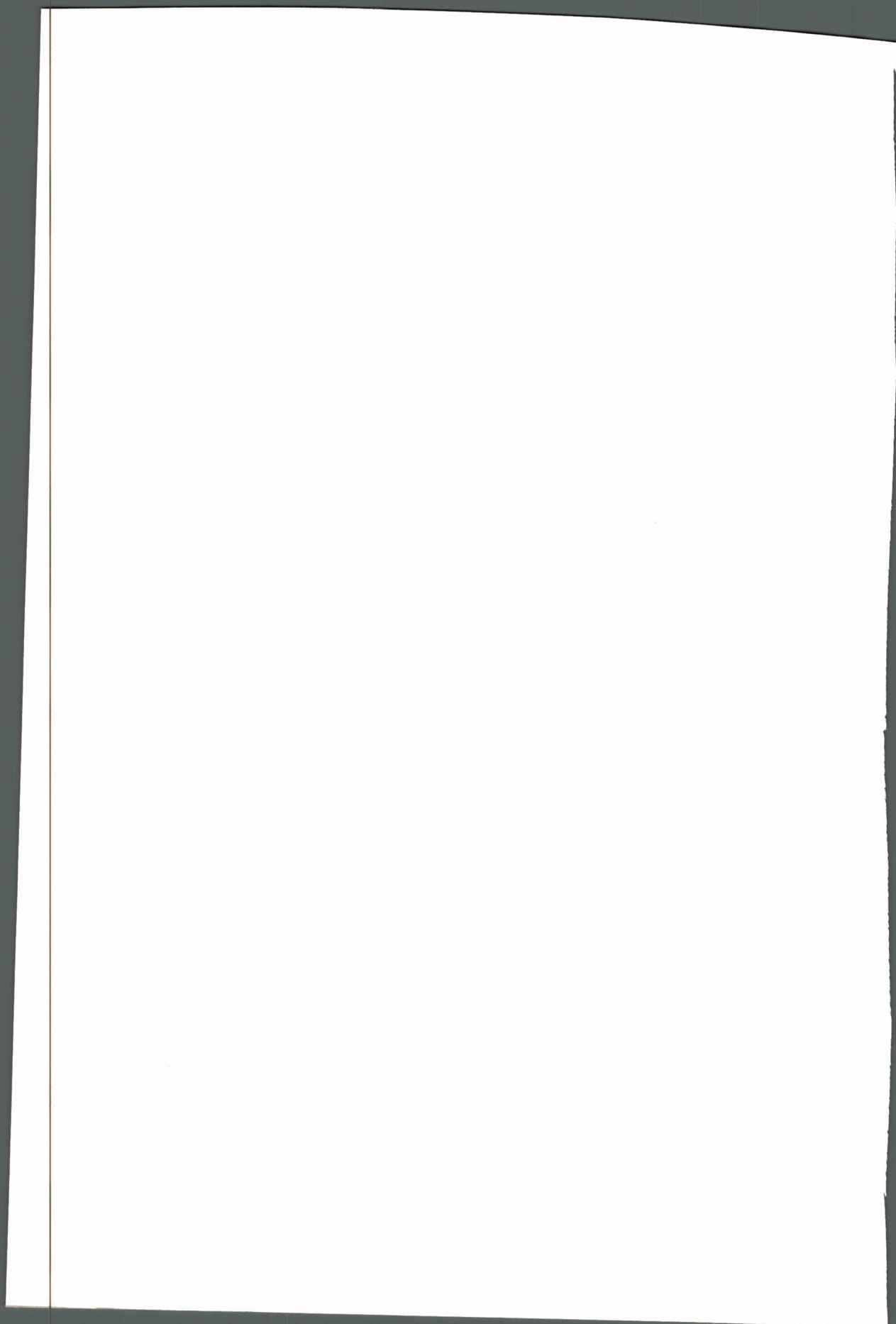
B

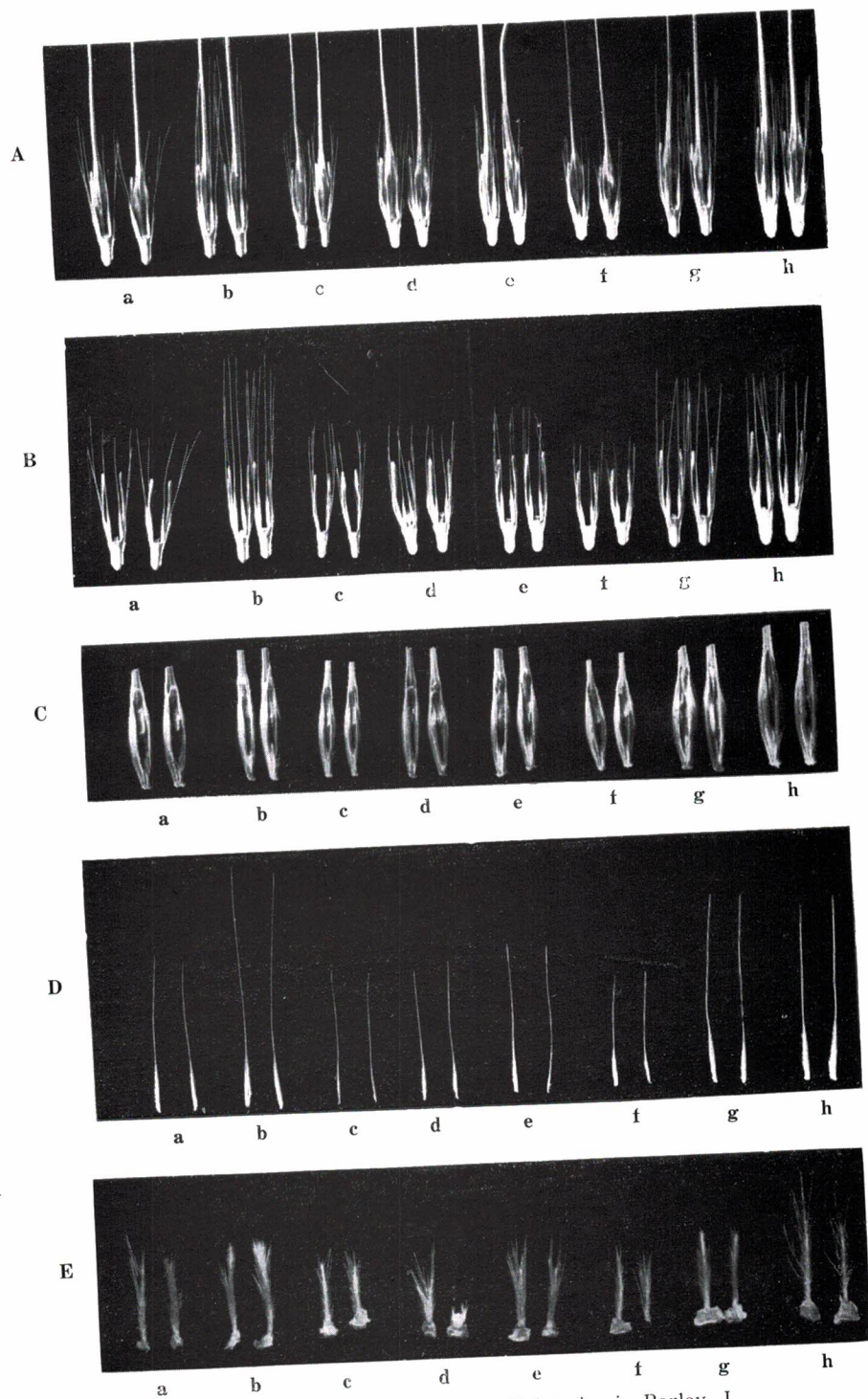


T. TSUCHIYA: Studies on Trisomics in Barley, I.

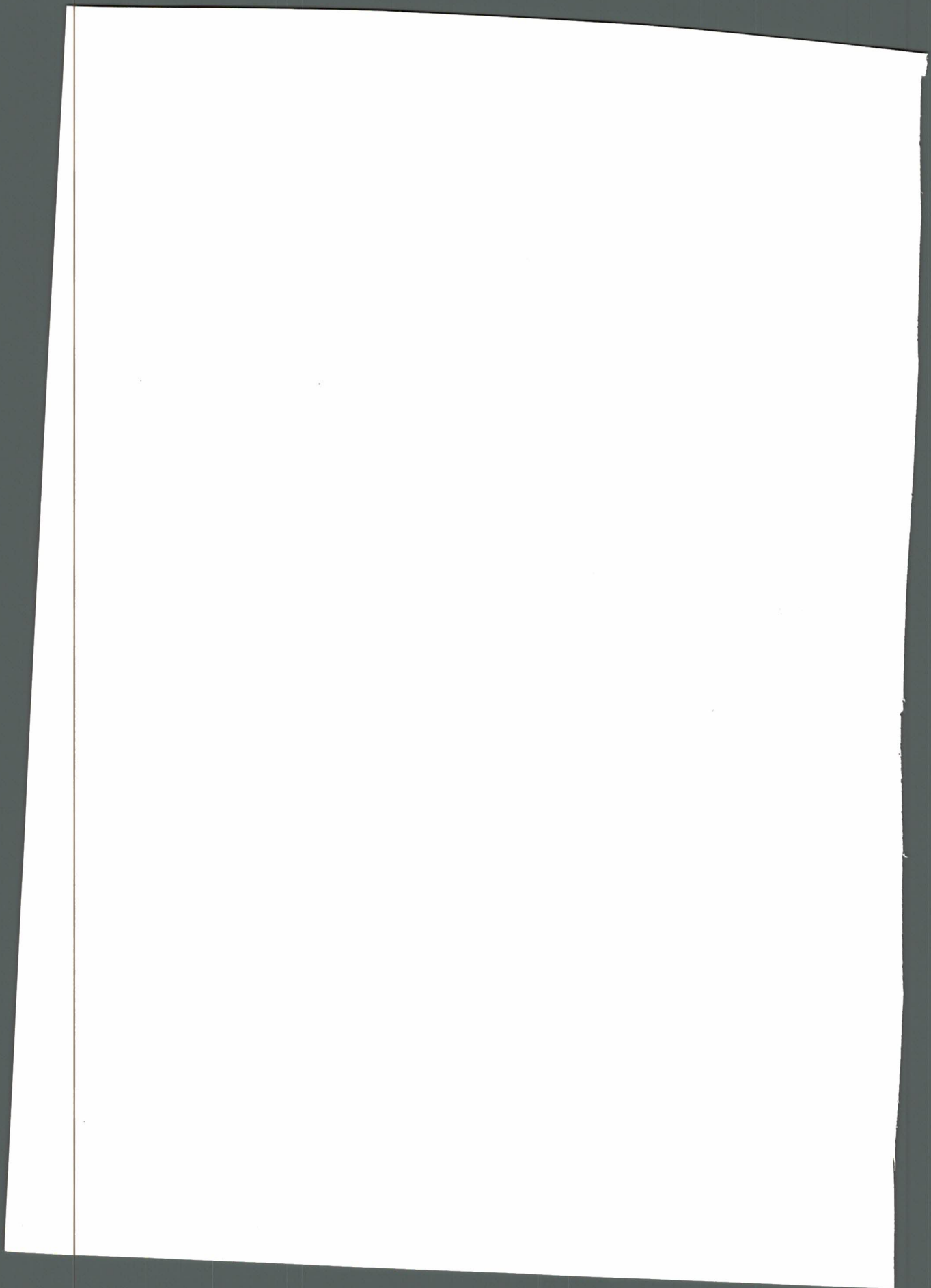


T. TSUCHIYA: Studies on Trisomics in Barley, I.





T. TSUCHIYA: Studies on Trisomics in Barley, I.



PRINTED BY
KOKUSAI BUNKEN INSATSUSHA
SHINJUKU-KU TOKYO