

# 麦類の出穂生理とその遺伝

## 第8報 4種の大麦春播性遺伝子の出穂期の早晩に及ぼす影響

安 田 昭 三

大麦の春播性には、劣性および優性の3種の遺伝子が関与し、世界各地の春播品種の遺伝子構成は、これら遺伝子の単独あるいは組み合わせからなる5種の遺伝子型のいずれかであることが知られている。そして、これらの遺伝子型の中には、世界各地の春播品種の中に共通的に見出される遺伝子型や、特定の地域にだけ限られて分布するものがある (Takahashi and Yasuda 1956, 高橋 1965)。こういった春播性遺伝子の規則的な地理的分布は、それらの春播性遺伝子の起源を推測させると共に、春播遺伝子型の適応性の違いを暗示する。安田 (1961, 1964) が大麦の雑種集団を用いて調べた結果では、日本国内に限られた地域でさえも春播遺伝子型によって適応性が異なることが見出されている。しかしながら、各個の春播性遺伝子や遺伝子組み合わせが、種々の環境下でどのような生理、生態的働きを示すか不明であり、適応性に対して果たすそれらの役割りは明らかでない。本研究は、このような大麦春播性遺伝子の生理、生態的作用を明らかにし、その適応的価値を知ろうとして始められたものである。はじめに、春播性遺伝子の、適応性と直接関係の深い出穂の早晩性に対する多面的作用について調査した結果を報告する。

本研究の遂行に御協力いただいた当研究所小西猛朗氏ならびに沖永康男氏に厚く御礼申しあげる。

### I 材 料 と 方 法

遺伝子の作用を正しく調べるためには、遺伝的背景を同じくし、問題とする遺伝子だけが互に異なる isogenic 系統を用いることが望ましい。そのため、第1表に掲げた早生および晩生の秋播品種、早木曾2号と大六角1号を反復親とし、それぞれ異なる春播性遺伝子を1対ずつ持つ4種の春播品種を1回親として6回の戻し交雑を行ない、それぞれ2種類の遺伝的背景を持った4種の春播系統を造った。試験には戻し交雑の後4世代自殖させ

第1表 戻し交雑に用いた大麦品種の特性

品 種 名	春秋播遺伝子構成*	春播遺伝子(型)** 簡略記号	所 属 連鎖群	早晩性	
反 復 親	早木曾2号 (秋播型)	$ShSh\ sh_2sh_2\ sh_3sh_3$		早 生	
	大六角1号 (秋播型)	$ShSh\ sh_2sh_2\ sh_3sh_3$		晩 生	
1 回 親	メッシュアリーC (春播型)	$shsh\ sh_2sh_2\ sh_3sh_3$	(sh)	4	極晩生
	印度大麦 (春播型)	$ShSh\ Sh_2^I Sh_2^I\ sh_3sh_3$	(S-2)	7	極早生
	丸実16号 (春播型)	$ShSh\ Sh_2^{II} Sh_2^{II}\ sh_3sh_3$	(S-2')	7	中 生
Sh-3 (春播型)	$ShSh\ sh_2sh_2\ Sh_3Sh_3$	(S-3)	5	極早生	

\* 下線は春播性遺伝子

\*\* 仮に簡略化した。本文中で使用

た  $B_3F_4$  を用いたが、これらの系統は質的形質について表型的には反復親とまったく同一であり、問題とする春播性遺伝子を含めた染色体部分を除いて、それぞれ反復親とは near-isogenic の関係にあるといえよう。自殖 4 代目に各春播系統と反復親との間および各春播系統間でそれぞれ交雑を行なった。そして、これらの  $F_1$  とその両親の春播系統および反復親を以下に示す環境下で育てて、各遺伝子の作用を比較した。

- 
- (1) 温室内 (15~25°C) 24 時間照明 (夜間人工照明)
  - (2) 環境制御室内\* (18°C) 12 時間照明 (人工照明)
  - (3) 戸外秋播栽培 (11 月 15 日播種)
- 

\* コイトロン K. B 型, 15000 ルックス

温室および環境制御室で行なった試験では、秋播性の反復親および後述の  $Sh_2^{II}$  遺伝子型を完全に春化するため、各系統とも試験に先立ちその催芽種子を 3°C で 40 日間の前処理した。調査は個体単位で行ない、温室及び環境制御室での試験では主稈の止葉展開日と葉数とについて、戸外栽培では株内で最初の穂が止葉の葉鞘から完全に抜け出た日を出穂日として、それぞれ記録した。

なお、二つの遺伝的背景へそれぞれ組み入れられた春播性遺伝子は、メンシュアリー C の持つ遺伝子が劣性 ( $sh$ ) で他はいずれも優性遺伝子である。これらのうち、 $sh$  と  $Sh_2^I$  および  $Sh_3$  はそれぞれ高度春播性 (I 程度) を発現し、 $Sh_2^I$  の複対立遺伝子  $Sh_2^{II}$  はやや程度の低い春播性 (II 程度) を発現することが知られている。これらの春播性遺伝子が期待どおり二つの遺伝的背景へ組み入れられているかどうかを吟味するため、各系統の催芽種子に低温処理 (3°C, 40 日間) を行ない、無処理と共に高温 24 時間照明下で育て、出穂の能否および早晚を調べた。その結果  $Sh_2^{II}$  遺伝子型系統は他と異なり、低温処理を行なうことによって 10 日以上出穂が早められ、 $Sh_2^I$  型系統との差がなくなった。したがって、これらの系統は本研究の意図に十分沿うものである。

なお、以下の本文および図表では、繁雑さをさけるため、便宜的に第 1 表に掲げた略記号で各春播遺伝子あるいは遺伝子型を表わすこととする。

## II 実 験 結 果

### 1. 春播性遺伝子の高温長日下の早晚に及ぼす影響

#### (1) 春播性遺伝子の dose の影響

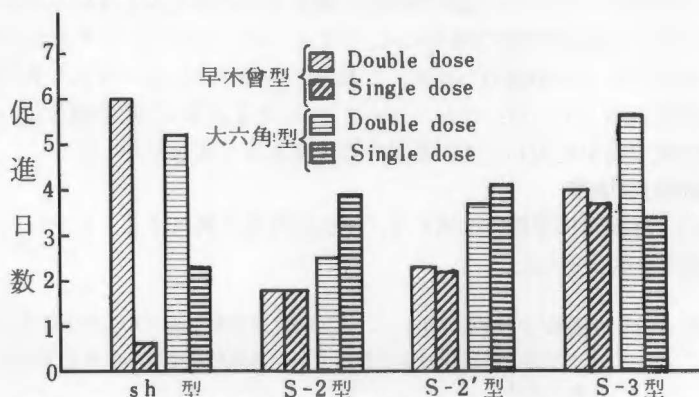
第 2 表には、4 種の春播系統とそれらの間の  $F_1$  雑種および反復親の高温長日下における平均止葉展開まで日数と葉数が示してある。この表から各遺伝子型の高温長日下における早晚の概略を知ることができるが、はじめにこれらの結果を用いて、各春播性遺伝子の dose effects を調べる。

第 2 表に太字で示した親系統の値は、それぞれ問題とする春播性遺伝子が、異なる遺伝的背景へホモの状態では組み入れられた場合の止葉展開まで日数である。それで、太字で示した親系統と反復親との止葉展開まで日数の差は、問題とする春播性遺伝子の double dose の効果ということができよう。一方、春播親系統と反復親との  $F_1$  から、反復親の日数を差引いた残りは single dose の効果と仮定できる。このようにしてそれぞれの遺伝

第 2 表 春播系統と反復親および春播系統同士間の雑種  $F_1$  における高温長日下の止葉展開まで日数と主稈葉数\*。斜め上欄は早木曾 2 号の遺伝的背景、下欄は大六角 1 号の遺伝的背景、太字は親系統を示す

遺伝子型	反復親	sh	S-2	S-2'	S-3
	日数(葉数)	日数(葉数)	日数(葉数)	日数(葉数)	日数(葉数)
S-3	30.6(6.0)	—	31.0(6.0)	30.2(6.1)	<b>30.3(6.0)</b> <b>31.4(6.4)</b>
S-2'	32.1(6.0)	32.8(6.1)	32.7(6.0)	<b>32.0(6.0)</b> <b>33.3(6.7)</b>	31.3(6.1)
S-2	32.5(6.1)	31.8(6.0)	<b>32.5(6.1)</b> <b>34.5(6.7)</b>	34.8(6.4)	33.2(6.5)
sh	33.2(6.6)	<b>28.3(6.1)</b> <b>31.8(7.0)</b>	35.1(7.0)	31.4(7.0)	33.6(6.9)
反復親	<b>34.3(6.8)</b> <b>37.0(7.0)</b>	34.7(6.9)	33.1(6.9)	32.9(6.8)	33.6(6.9)

\* 予じめ催芽種子を低温処理した



第 1 図 遺伝的背景を異にする 4 種の春播性遺伝子の高温長日下(催芽種子の低温処理後)における止葉展開期に及ぼす影響

子型について求めた結果を第 1 図に示した。

第 1 図にみられるように、4 種の春播性遺伝子は高温長日下でいずれも出穂を促進する働きを持っている。その傾向は二つの遺伝的背景の間で類似し、止葉展開を促進する程度は、single dose で 1~4 日、double dose で 2~6 日で、いずれも統計的に有意な値であった。これらのうち、出穂促進効果のもっとも大きいものは、double dose の場合 sh 型で、ついで S-3 型であり、複対立遺伝子 S-2 と S-2' の影響はほぼ同じであった。また、single dose と double dose の差がもっとも大きいのは sh 型で、その他の遺伝子では、1 例を除いて、dose の差があまり認められない。すなわち、S-2 や S-3 はこの条件下ではほぼ完全優性に近い行動をとる。

## (2) 春播性遺伝子間の働き合い

4 種の春播性遺伝子それぞれの間の働き合いを調べるため、つぎに各遺伝子型間の雑種  $F_1$  の高温長日下における行動を比較する。この場合、 $F_1$  の遺伝子型は 2 種の春播性遺伝子についてそれぞれヘテロの状態にある。それで遺伝子作用の大小を測る基準に中間親 (MP) を用いず、交雑に関与した二つの親系統と反復親との間の  $F_1$  の平均値 ( $MF_1$ ) を用い、 $F_1 - MF_1$  を求めた。したがって、 $F_1 - MF_1$  はそれぞれの春播性遺伝子における single

dose の効果を除いた残り，すなわち，主として春播性遺伝子間の働き合いに起因する部分ということができよう。結果を第3表に示す。

第3表 春播系統同士の  $F_1$  雑種と， $MF_1$ （各親の春播系統と反復親との雑種  $F_1$  の平均値）との間の高温長日条件下における止葉展開まで日数の差\*

交雑組合せ 遺伝的背景	sh × S-2	sh × S-2'	sh × S-3	S-2 × S-2'	S-2 × S-3	S-2' × S-3
早木曾2号型	-1.05	+0.15	—	+0.40	-0.55	-1.15
大六角1号型	+1.20	-2.40	-0.55	+1.80	-0.15	-1.95

\* ( $F_1 - MF_1$ )

第3表によると， $F_1$  と  $MF_1$  との差は早木曾2号の遺伝的背景の場合には比較的小さく，ここでは各春播性遺伝子の間に特異的な働き合いはほとんどないものと思われる。一方，大六角1号の遺伝的背景の場合には，sh と S-2'，S-2' と S-3 遺伝子間にやや強い働き合いが存在することが認められる。これら二つ働き合いはいずれも負の値，すなわち出穂促進の効果を示している。なお，sh と S-2，S-2 と S-2' 間の働き合いは正の値，すなわち出穂遅延の効果を表わしているがその値はあまり大きくない。

### (3) 遺伝的背景の影響

第4表には，春播遺伝子構成は同じで，遺伝的背景を異にするそれぞれ二つの系統間および  $F_1$  雑種間の差を示した。

第4表 春播遺伝子構成が等しく，遺伝的背景の異なる（大六角1号型と早木曾2号型）系統間および雑種  $F_1$  の高温長日下における止葉展開まで日数の差<sup>1)</sup>

遺伝子型	差の日数	遺伝子型組合せ	差の日数	遺伝子型組合せ	差の日数
反復親	2.7**	sh × 反復親	1.5**	sh × S-2'	-1.4**
sh	3.5**	S-2 × 反復親	0.6*	S-2 × S-2'	2.1**
S-2	2.0**	S-2' × 反復親	0.8**	S-2 × S-3	2.2**
S-2'	1.3**	S-3 × 反復親	3.0**	S-2' × S-3	1.1**
S-3	1.1**	sh × S-2	3.3**		

\* 5%，\*\* 1%水準で有意

<sup>1)</sup> 差の日数=(大六角1号型-早木曾2号型)

第4表にみられるように，早生の反復親早木曾2号は晩生の反復親大六角1号より平均約3日止葉展開が早く，その差は有意であった。春播系統および  $F_1$  の場合も，1例を除いて他は全部反復親の結果と同じ傾向で，早木曾型が大六角型より早生で，その差はいずれも統計的に有意であった。なお，両背景間の差は，single dose の時小さく，double dose になると系統の場合でも  $F_1$  雑種の場合でも概して大きくなる傾向があるようである。これらの結果からみると，どの春播性遺伝子の場合にも遺伝的背景の影響は明らかであり，春播性遺伝子が早生の遺伝的背景に組み入れられると，晩生の背景に組み入れられた場合より出穂が早い。ただこの場合，遺伝子型によって両背景間の差が両反復親間の差

より小さいものがあるが、これは春播性遺伝子と遺伝的背景との働き合いに起因するものであろう。

## 2. 異なる春播性遺伝子型の光週反応の比較

種々の春播性遺伝子型間の光週反応の差異は、各春播系統やその雑種 F<sub>1</sub> を高温 12 時間日長下で生育させ、止葉展開期の早晩によって表わした。春播系統、F<sub>1</sub> 雑種および反復親の止葉展開まで日数と主稈葉数を第 5 表に示した。

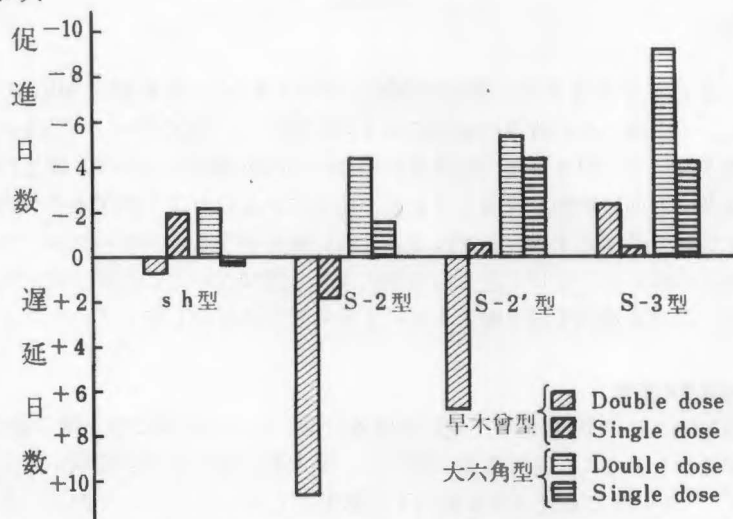
第 5 表 春播系統と反復親および春播系統同士間の雑種 F<sub>1</sub> における高温短日下の止葉展開まで日数と主稈葉数\*。斜め上欄は早木曾 2 号の遺伝的背景、下欄は大六角 1 号の遺伝的背景、太字は親系統を示す

遺伝子型	反復親	sh	S-2	S-2'	S-3
	日数(葉数)	日数(葉数)	日数(葉数)	日数(葉数)	日数(葉数)
S-3	41.3(7.0)	—	43.2(7.0)	43.6(7.1)	<b>39.5(6.5)</b> <b>47.4(7.0)</b>
S-2'	41.2(7.6)	42.6(7.3)	50.9(8.0)	<b>48.5(7.8)</b> <b>51.1(8.1)</b>	50.2(7.2)
S-2	43.6(7.6)	48.3(7.6)	<b>52.4(7.8)</b> <b>52.0(8.4)</b>	50.4(8.0)	50.6(7.2)
sh	39.9(7.4)	<b>42.5(7.8)</b> <b>54.3(8.8)</b>	52.9(8.5)	52.1(8.3)	49.4(7.2)
反復親	<b>41.8(7.7)</b> <b>56.6(9.0)</b>	56.6(9.0)	54.9(8.6)	52.2(8.7)	52.3(7.6)

\* 予め催芽種子を低温処理した

### (1) 春播性遺伝子の dose の影響

はじめに、4 種の春播性遺伝子間での高温短日下における遺伝子作用の違いを明らかにするため、前章で述べたと同じ方法で算出した春播性遺伝子の dose の効果を比較する。第 5 表を用いて算出した double および single dose における出穂促進あるいは遅延日数を第 2 図に示す。



第 2 図 遺伝的背景を異にする 4 種の春播性遺伝子の高温短日下(催芽種子の低温処理後)における止葉展開まで日数に及ぼす影響

第2図によると、前述の高温長日下の結果と異なり、短日条件下では遺伝子によって出穂を原品種（反復親）より遅延させる方向に働くものがみられる。すなわち、S-2座の複対立遺伝子 S-2 および S-2' を早木曾2号の遺伝的背景に組み入れた場合、single dose ではごく僅かであったが、double dose では7~11日止葉展開を遅らせた。これに反して、両遺伝子を大六角1号の遺伝的背景に組み入れた場合は、上とは反対に出穂が原品種より促進され、single dose では2日以上、double dose では4日以上止葉展開が早められた。これは、S-2座の春播性遺伝子と遺伝的背景との間の特異的な働き合いを示唆する。これらにくらべて、sh 遺伝子の場合にはどちらの遺伝的背景でも僅かに出穂促進の傾向を示すが、あまり明瞭ではない。また S-3 遺伝子は、とくに大六角1号の遺伝的背景の時顕著な出穂促進を示し、double dose で9日以上止葉の展開を早めた。しかし早木曾2号の遺伝的背景の場合には、促進日数が double dose で約2日で、その効果は顕著とはいえない。なお、上にも述べたが、優性遺伝子では single dose と double dose の差が、1例を除いていずれも比較的大きかった。すなわち、前章の長日下と異なり、短日下では春播性遺伝子の優性度が比較的低いものといえよう。

### (2) 春播性遺伝子間の働き合い

春播性遺伝子間の働き合いは、前章の場合と同様に、春播系統間の雑種  $F_1$  から関与する遺伝子の single dose の値を差引くことによって調べた。結果を第6表に示す。

第6表 春播系統同士の  $F_1$  雑種と、 $MF_1$ （各親の春播系統と反復親との雑種  $F_1$  の平均値）との間の高温短日条件下における止葉展開まで日数の差\*

交雑組合せ 遺伝的背景	sh × S-2	sh × S-2'	sh × S-3	S-2 × S-2'	S-2' × S-3	S-2' × S-3
早木曾2号型	+6.55	+1.45	—	+8.50	+0.75	+2.35
大六角1号型	-2.85	-2.30	-5.05	-3.15	-3.00	-2.05

\* ( $F_1 - MF_1$ )

第6表によると、早木曾2号の遺伝的背景の下では  $F_1$  の止葉展開は  $MF_1$  より常に遅れるのに反し、大六角1号の背景の場合には  $F_1$  は  $MF_1$  より常に早い。すなわち、非対立遺伝子間の働き合いが、早生の遺伝的背景の場合には出穂遅延の方向に、晩生の遺伝的背景では出穂促進の方向に影響を及ぼしており、前述の高温長日下の結果と多少異なる。なお、早木曾2号型では遺伝子組合せによって高い値を示すものがあったが、大六角1号型の場合にはその値が2~5日で組合せ間に大きな差はない。これは、大六角1号の遺伝的背景では、各春播遺伝子間の働き合いによる効果がほぼ同じ位だということを示すのであろう。

### (3) 遺伝的背景の影響

4種の春播系統とその  $F_1$  雑種の、遺伝的背景の違いによる早晩の差を第7表に示した。第7表にみられるように、両反復親の間では、早木曾2号の止葉展開期が大六角1号より約15日早い。この差は前述の高温長日下の結果にくらべてずっと大きい。各遺伝子型間の差も、1, 2の場合を除き他はいずれも早木曾型が大六角型より早く、その差は有意であった。しかしながら、各春播遺伝子型における両背景間の差は反復親間の差にくらべ



第 7 表 春播遺伝子構成が等しく、遺伝的背景の異なる(早木曾 2 号型と大六角 1 号型)系統間および雑種 F<sub>1</sub> 間の高温短日下における止葉展開まで日数の差<sup>1)</sup>

遺伝子型	差の日数	遺伝子型組合せ	差の日数	遺伝子型組合せ	差の日数
反復親	14.7**	sh × 反復親	16.7**	sh × S-2'	9.5**
sh	11.8**	S-2 × 反復親	11.3**	S-2 × S-2'	-0.5
S-2	-0.4	S-2' × 反復親	11.0**	S-2 × S-3	7.4**
S-2'	2.6**	S-3 × 反復親	11.0**	S-2' × S-3	6.6**
S-3	7.9**	sh × S-2	4.6**		

\*\* 1%水準で有意

<sup>1)</sup> 差の日数=(大六角1号型-早木曾2号型)

て概して小さく、雑種の場合には single dose (春播系統×反復親)にくらべて double dose (春播系統および春播系統間雑種の F<sub>1</sub>)のとき小さくなる傾向がみられる。これは春播性遺伝子あるいは遺伝子組合せと遺伝的背景との特異的な働き合いの存在を暗示するものであろう。しかしとにかく、高温短日下における遺伝的背景の差は顕著で、高温長日下と同様、早生の遺伝的背景に春播性遺伝子を組み入れた場合は晩生のそれに組み入れたときより常に出穂が早いということは結論できよう。

(4) 短日による出穂遅延率

大麦の品種の間には、短日によって出穂が著しく遅延する純長日型、日長の長短によって出穂の早晚があまり左右されない光過的に中性の型およびこれらの中間型が存在する(高橋, 安田 1960)。4種の春播性遺伝子の作用にこういった差異があるかどうかをつぎに確かめた。第8表には、短日による止葉展開の遅延率、すなわち短日下と長日下の止葉展開まで日数の差を、長日下の日数で除し100倍した値を示した。

第8表にみられるように、両反復親の間では早木曾2号の遅延率が大六角1号のそれよりずっと小さい。これと同様な傾向は春播系統やその雑種 F<sub>1</sub> でも認められ、早木曾2号

第8表 親系統および F<sub>1</sub> 雑種における止葉展開期の短日による遅延率\*

	遺 伝 子 型	早木曾型 遅延率	大六角型 遅延率
親 系 統	反 復 親	21.9	52.7
	sh	50.2	70.8
	S-2	61.2	50.7
	S-2'	51.6	53.5
	S-3	30.4	51.0
F <sub>1</sub> 雑 種	sh × 反復親	20.2	63.1
	S-2 × 反復親	34.2	65.9
	S-2' × 反復親	28.3	58.7
	S-3 × 反復親	35.0	55.7
	sh × S-2	51.9	50.7
	sh × S-2'	29.9	65.9
	sh × S-3	—	47.0
	S-2 × S-2'	55.7	44.8
	S-2 × S-3	39.4	52.4
S-2' × S-3	44.4	60.4	
1 回 親	メッシュアリー-C(sh)	148.9	
	印度大麦(S-2)	32.8	
	丸実16号(S-2')	58.3	
	Sh-3 (S-3)	35.0	

\* 遅延率 =  $\frac{(\text{短日下の止葉展開まで日数}) - (\text{長日下の止葉展開まで日数})}{\text{長日下の止葉展開まで日数}} \times 100$

の遺伝的背景のものは大六角1号のそれより概して小さな値を示す。同じ遺伝的背景の系統間およびF<sub>1</sub>間では、1, 2を除いて、とくに各遺伝子型の間で著しい差異はないようである。したがって、この結果からは、各春播性遺伝子の間に出穂の早晚性に関して短日に対する感受性に大きな差はないとみなすことができよう。なお、第8表に参考までに掲げた1回親の結果によると、劣性春播性遺伝子 sh のみを持つメンシュアリーCの短日遅延率は148.9で他にくらべて著しく大きい。この品種は純長日型であることが知られている。しかしながら、sh 遺伝子を早木曾2号や大六角1号の遺伝的背景に組み入れた場合遅延率はそれほど大きくならない。すなわち、sh 遺伝子は純長日性の性質を持つとはいきれない。

### 3. 戸外秋播栽培下の早晚に及ぼす影響

春播系統とその雑種 F<sub>1</sub> の戸外秋播栽培下における出穂期は、3回反復の乱塊法を用いて調べた。第9表には出穂期に関する分散分析表を示した。

第9表 戸外秋播出穂期に関する分散分析表

変 動 因	自由度	平 方 和	平均平方	F <sub>0</sub>
反 復	2	4.040	2.020	5.45**
遺 伝 子 型	26	3622.091	139.311	極大**
親 系 統 : F <sub>1</sub>	1	14.747	14.747	39.86**
親 系 統 内	7	1412.756	201.822	極大**
{ 遺 伝 的 背 景 間	{ 1	{ 180.950	{ 180.950	{ // **
{ 早 木 曾 型 内	{ 3	{ 593.050	{ 197.683	{ // **
{ 大 六 角 型 内	{ 3	{ 638.756	{ 212.919	{ // **
F <sub>1</sub> 内	18	2194.588	121.922	// **
{ 遺 伝 的 背 景 間	{ 1	{ 318.329	{ 318.329	{ // **
{ 早 木 曾 型 内	{ 8	{ 687.256	{ 85.907	{ // **
{ 大 六 角 型 内	{ 9	{ 1189.003	{ 132.111	{ // **
誤 差	52	19.240	0.370	
全 体	80	3645.371		

\*\* 1%水準で有意

第10表 戸外に秋播栽培した春播系統と反復親および春播系統同士の間  
の雑種 F<sub>1</sub> における出穂期。\* 斜め上欄は早木曾2号の遺伝的背景、  
下欄は大六角1号の遺伝的背景、太字は親系統を示す

遺 伝 子 型	反復親	sh	S-2	S-2'	S-3
S-3	14.0	—	14.7	13.3	<b>9.9</b> 14.8
S-2'	24.1	24.0	26.7	<b>26.2</b> <b>29.7</b>	17.6
S-2	24.1	25.2	<b>27.7</b> <b>30.1</b>	29.0	17.5
sh	22.7	<b>22.8</b> <b>33.9</b>	31.2	30.4	19.2
反 復 親		<b>32.8</b>	<b>31.2</b>	<b>30.0</b>	18.1

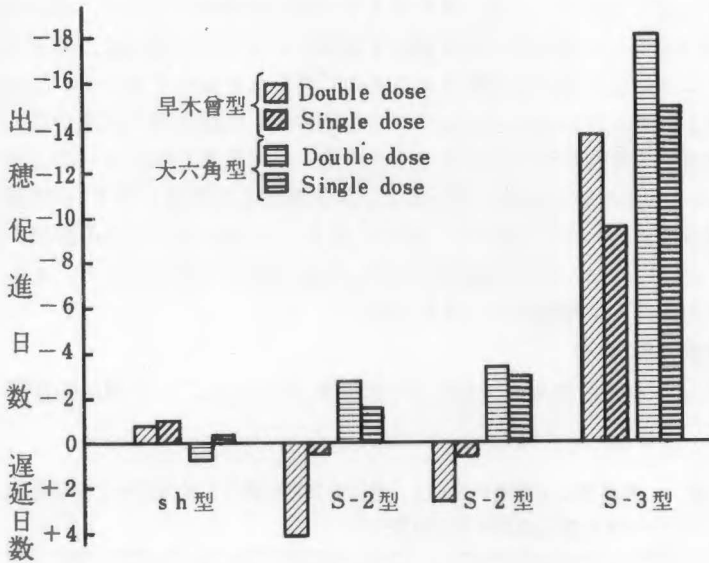
\* 4月1日からの日数で表わす



第9表によると、反復間に多少の差は認められるが、各遺伝子型間の差はそれ以上に明瞭である。そして、親系統（ホモ型）の場合でも、また  $F_1$  雑種（ヘテロ型）の場合でも遺伝的背景の違いによる差は明らかであり、しかも同じ遺伝的背景内でも春播遺伝子型によって早晩に違いがあることが認められる。第10表には、春播系統とその雑種  $F_1$  の平均出穂期を示したが、分散分析の結果は各遺伝子型間の平均値の違いによく表われている。

(1) 春播性遺伝子の dose の影響

戸外出穂期についても、前章と同様、春播性遺伝子の dose による出穂促進あるいは遅延効果を調べた（第3図）。



第3図 遺伝的背景を異にする4種の春播性遺伝子の戸外秋播出穂期に及ぼす影響

第3図にみられるように、S-3 遺伝子の出穂促進効果はもっとも顕著で、single dose で10~15日、double dose で14~18日原品種より出穂が早められた。そして大六角1号の遺伝的背景のとき促進効果が大きい。これに反して、劣性春播性遺伝子 sh の場合は、遺伝的背景によって多少傾向を異にしたが、その効果はごく少ない。S-2 座の複対立遺伝子 S-2 および S-2' の場合は、遺伝的背景によって傾向をまったく異にし、早木曾型の場合は出穂を遅延させ、大六角型の場合は促進させた。ただし、出穂遅延は、single dose ではほとんど認められないが、double dose では3~4日でこれは統計的に有意であった。このように、S-2 座の遺伝子の場合、遺伝的背景によって遺伝子の効果が反対の方向に表現されたことは、前述した高温短日下の早晩で認められたこととまったく同じである。

(2) 春播性遺伝子間の働き合い

4種の春播性遺伝子間の働き合いの様相は前章の場合と同様に  $F_1$ - $MF_1$  によって調べた。結果を第11表に掲げた。

第11表によると、大六角1号の遺伝的背景の場合は、各春播性遺伝子間の働き合いが  $MF_1$  より出穂を早める方向に現われていることが認められる。これは前章の光週反応

第 11 表 春播系統同士の  $F_1$  雑種と、 $MF_1$  (各親の春播系統と反復親との雑種  $F_1$  の平均値) との間の戸外秋播栽培下における出穂期の差\*

交雑組合せ 遺伝子型	sh × S-2	sh × S-2'	sh × S-3	S-2 × S-2'	S-2 × S-3	S-2' × S-3
早木曾 2 号型	+1.80	+0.60	—	+2.60	-4.35	-4.75
大六角 1 号型	-0.85	-1.50	-6.25	-1.65	-7.20	-6.45

\* ( $F_1 - MF_1$ )

の結果と同じ傾向である。一方、早木曾 2 号の遺伝的背景の下では、遺伝子組合せによって働き合いが著しく異なり、S-3 遺伝子が関与していない場合は、働き合いがごく小さいかあるいは多少とも出穂を遅延させる方向に現われる傾向がある。S-3 遺伝子と他の春播性遺伝子との働き合いはいずれもすこぶる強力で、出穂促進の効果が著しい。これは早木曾 2 号の遺伝的背景の時ばかりでなく大六角 1 号の背景の時もまったく同様である。実際に第 10 表の各平均値を比較してみると、S-3 系統と反復親との  $F_1$  の出穂期は、S-3 型と他の春播遺伝子型の  $F_1$  とほとんど同じである。すなわち、戸外出穂期に関する限り、S-3 遺伝子の作用は他の非対立遺伝子に対してほぼ完全上位であるといえるだろう。この事実は遺伝的背景とは無関係のようである。

### (3) 遺伝的背景の影響

第 12 表には、春播系統およびそれらの雑種  $F_1$  について二つの遺伝的背景の間の差を示した。

第 12 表 春播遺伝子構成が等しく、遺伝的背景の異なる系統間および雑種  $F_1$  間の戸外秋播出穂期の差の日数<sup>1)</sup>

遺伝子型	差の日数	遺伝子型組合せ	差の日数	遺伝子型組合せ	差の日数
反復親	9.4**	sh × 反復親	10.1**	sh × S-2'	6.4**
sh	11.1**	S-2 × 反復親	7.2**	S-2 × S-2'	3.7**
S-2	2.4**	S-2' × 反復親	5.9**	S-2 × S-3	2.8**
S-2'	3.5**	S-3 × 反復親	4.1**	S-2' × S-3	4.3**
S-3	4.9**	sh × S-2	6.0**		

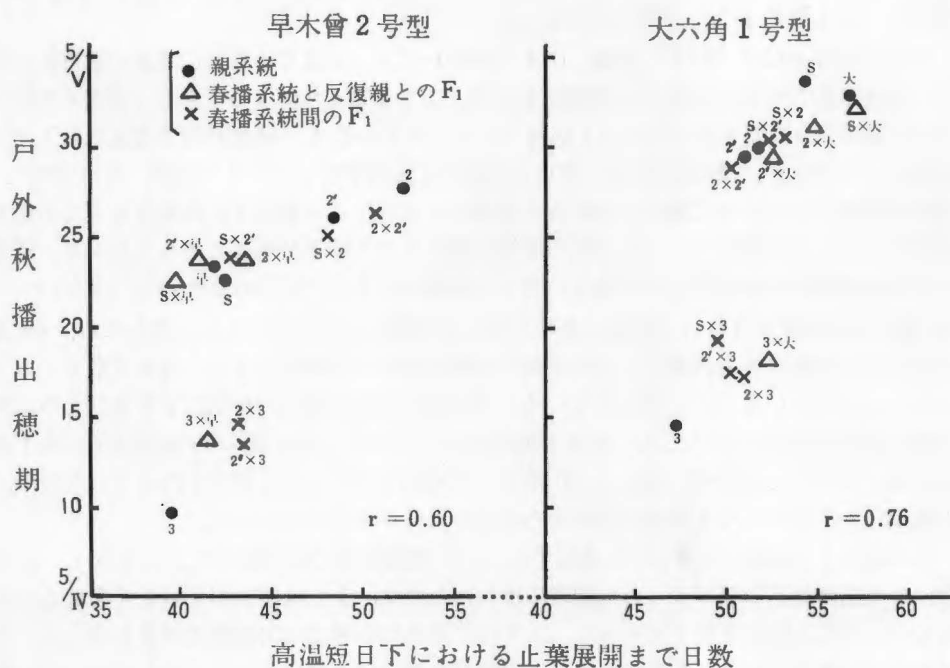
<sup>1)</sup> 差の日数=(大六角 1 号型-早木曾 2 号型) \*\* 1%水準で有意

第 12 表によると、早生の反復親早木曾 2 号は大六角 1 号より平均 9 日以上出穂期が早い。そして、春播系統および雑種  $F_1$  もこれとまったく同じ傾向で、早木曾型のものが大六角型より常に出穂が早い。これらの差はいずれも統計的に有意である。なお、第 12 表によると、sh 遺伝子をホモあるいはヘテロに持つ系統や雑種は、両背景間の差が概して大きい傾向がある。これは主として sh 遺伝子の作用が戸外出穂期では強く発現されないためかもしれない(第 3 図参照)。また優性遺伝子が 2 個、つまり double dose の場合には、両背景間の差は比較的小さくなる傾向がみられる。これらの結果からつぎのように結論できよう。遺伝的背景の影響は戸外秋播栽培の出穂期についても顕著であり、遺伝的背景

景による早晩の順序が春播遺伝子によって逆転するようなことはみられない。しかし、遺伝子型によって両背景間の差が大きいものや小さいものがあつた。これは、春播性遺伝子と遺伝的背景との間の特異的な働き合いを示唆するものであろう。

#### (4) 戸外出穂期と光週反応との関係

戸外に秋播した大麦や小麦品種の出穂期の早晩ともっとも密接な関係を持つ内的要因は、光週反応（春化後高温短日下の出穂期）であることは既によく知られている（高橋，安田1958, Yasuda and Shimoyama 1965）。それ故つぎに、各春播性遺伝子の両条件下の反応を直接比較する。春播系統および雑種  $F_1$  の戸外出穂期と高温短日下の止葉展開期との関係を第4図に示した。



第4図 春播系統、反復親およびそれらの雑種  $F_1$  の戸外秋播栽培下と高温12時間照明下（催芽種子の低温処理後）における出穂期の関係（早：早木曾2号，大：大六角1号，S：Sh，2：S-2，2'：S-2'，3：S-3）

第4図にみられるように、戸外秋播出穂期と高温短日下の止葉展開期との間には、どちらの遺伝的背景の下でもかなりの正の相関がある（早木曾型： $r=0.60$ ，大六角型： $r=0.76$ ）。すなわち、高温短日下で早生の遺伝子型は、戸外秋播栽培下でも早生であることを示す。しかしながら、各遺伝子型の行動を調べてみると、どちらの遺伝的背景の下でもS-3遺伝子を含む1群とこれを含まない1群とに大きく分かれる。すなわち、S-3系統およびこれと他の遺伝子型との雑種は、高温短日下でも戸外でも常に他より早く出穂しその差はごく大きい。このことは既に述べたとおりであるが、S-3遺伝子の作用が高温短日あるいは戸外秋播といった条件下で他にくらべて頗る強力に発揮されることを示す。そして、S-3遺伝子を含まない遺伝子型群内では、高温短日下と戸外栽培下の出穂期の相関は

さらに高まり（早木曾型： $r=0.95$ ，大六角型： $r=0.87$ ），春播性遺伝子の多面作用が両条件下の出穂の早晩に同じように現われていることを暗示する。また，この結果は，はじめに述べた高温短日下と戸外秋播栽培下の出穂の早晩がごく密接な関係にあるということをよく裏づけるものである。

### III 考 察

本研究では，種々の環境下の早晩性に対する大麦の春播性遺伝子の多面的作用を，遺伝的背景を出来るだけ等しくした材料を用いて調べた。その結果，春播性遺伝子の作用は，環境によって著しく異なった反応を示し，しかもその反応は遺伝子によってまた遺伝的背景によっても異なることが明らかになった。

劣性春播性遺伝子 sh は，高橋，山本（1951）によってはじめ日長に非常に敏感ないわゆる感光性的な性質を発現する春播性遺伝子として発見されたものである。実際に本研究で sh 遺伝子の給源として用いた 1 回親メンシュアリー C は，純長日性で高温長日下では出穂がごく早い，短日になると著しく遅延する性質を持っている（高橋，安田 1960）。遺伝的背景を入れかえて調べた本研究の結果によると，この遺伝子が高温長日下で出穂を促進させることは確かで，しかも他の春播性遺伝子より作用が顕著である。しかし，短日や戸外秋播栽培の条件下では早晩性に対する影響がほとんどみられなかった。すなわち，sh 遺伝子は高温長日という特定の条件下でだけ早晩性に寄与するものと思われる。sh 遺伝子は元来東亜よりも西域に，しかも他の春播性遺伝子と組合わさった遺伝子型として主として分布していることが知られている。我が国の大麦品種で sh 遺伝子を含むものは外国系の品種に限られていたが，近年育成されたビール用二条大麦に sh 単因子型が若干みられる。このような分布に関して sh 遺伝子が適応上どのような利点を持っているのか，出穂期だけについての本研究の結果からは今のところよくわからない。

S-3 遺伝子も高温長日下で sh 遺伝子について出穂促進の作用を示した。しかし，この遺伝子の出穂促進効果をもっとも顕著に現われたのは，上とは環境のまったく異なる人為あるいは自然の短日条件下であった。とくに戸外栽培の場合に出穂促進効果が著しく，この遺伝子が組み入れられることによって出穂が 2 週間以上早められた。すなわち，S-3 遺伝子は高温短日下および戸外秋播栽培下の出穂期に対して多面的にしかも相当強力で極早生性を発現するものといえよう。なお S-3 遺伝子についてのもう一つの特徴は，とくに戸外出穂期の場合，他の春播性遺伝子に対しほぼ完全に近い上位性を示したことである。これらの結果からみると，S-3 遺伝子は春播性遺伝子というより，強力な早生遺伝子として実用的に使用できるものと思われる。

本研究で用いた S-3 遺伝子の給源は sh，S-2 および S-3 遺伝子をあわせ持つ北欧の春播品種 Tammi である。Tammi は極早生品種であり，その極早生性は本研究の結果から推測すると S-3 遺伝子由来のものと考えられる。しかしながら，チベットやエチオピアの品種で S-3 遺伝子を持つもの（いずれも S-2 S-3 の 2 因子型。まだ S-3 単因子型は未発見）の戸外出穂期は必ずしも早くない。したがって，上で示した S-3 遺伝子の極早生性は S-3 遺伝子とごく密接に連鎖した遺伝子によるということも考えられる。この証明は本実験の材料ではむづかしい。

S-2 座の優性春播性遺伝子 S-2 および S-2' は上述した 2 遺伝子に比べて作用が著しく異なった。すなわち、高温短日や自然条件下では、早生品種の遺伝的背景へ組み入れられた場合には原品種に比べて出穂を遅延させ、晩生品種の遺伝的背景に組み入れられた場合には出穂を促進した。これは複対立遺伝子 S-2 と S-2' の両者ともまったく同じ傾向であった。S-2' 遺伝子は完全春化のために低温処理を必要とするものであるが、上述の結果からみると、S-2 と S-2' 遺伝子の作用の違いは春化のための低温処理要求性だけといえるようである。なお、S-2 座の春播性遺伝子についてももう一つ指摘したいことは、高温短日や戸外条件下で示す優性程度が遺伝的背景によって異なったことである。早木曾型の場合は single dose と double dose の間の効果の差がごく大きく、大六角型の場合は dose による差は小さかった。この理由は今のところよくわからない。しかしながら、春播品種育成上もし戸外の出穂期を問題とするならば、S-2 座の春播性遺伝子は、これを組み入れる遺伝的背景によって原品種より早生になったりあるいは晩生になったりするわけであるからその点についての配慮が必要であろう。

安田 (1961, 1964) は、大麦の雑種集団を気象条件の異なる 4 地で集団栽培を続け、春、秋播型個体に対する自然淘汰の影響を調べた。その結果によると、関東以南の地域では春播型個体が集団中で優位をしめたが、その中でもっとも頻度の高い遺伝子型は S-2 型であった。また、高橋、安田によれば、東亜の春播性大麦のほとんど全部が S-2 を持ちしかも我が国在来の春播品種は S-2 1 因子型である。さらに、欧州でも地中海沿岸の地域の春播品種の中に S-2 単子型が多い。こういった事実は S-2 遺伝子が適応上何らかの有利な働きを持っているためと考えられていたが、上で指摘したような S-2 遺伝子の他と異なる作用があるいはその 1 因であるのかもかもしれない。

以上個々の春播性遺伝子について述べたが、最後に春播性遺伝子の適応性への寄与についてその多面的作用や遺伝的背景との関係から 1, 2 の補遺を行なう。

大麦の祖先型は種々の理由で秋播型と推測されている (高橋, 1965)。これから少なくとも数種の春播性遺伝子が新生分化し今日まで残存したのは、単に秋播性から春播性への生理的変化だけでなく、むしろ本研究で得られたような出穂期などに対する春播性遺伝子の多面的作用が適応上有利に働いたものと考えられる。Tsai and Oka (1965) はイネの早生遺伝子の多面的作用を調べ、早晩に関与する遺伝子が生産形質に顕著な影響を及ぼすことを確かめている。なお、大麦の特定形質を発現する単 1 の遺伝子の多面的作用が遺伝的背景によって異なることは、高橋ら (1961) による渦性遺伝子あるいは Wells (1962) の条性遺伝子の例などでよく知られている。Oka (1964) や高橋 (1965) は遺伝子と遺伝的背景との調和という点について強調しているが、早晩性のような生理的形質に現われる多面的作用を問題とする場合には、とくに遺伝子と遺伝的背景との働き合いを重視しなければならないだろう。本研究の場合、遺伝的背景として選んだ 2 種の反復親は早晩性について顕著な差を有するものであった。したがって、出穂期に関する限り、早晩性遺伝子または遺伝子群が遺伝的背景として主として関与し、それらと春播性遺伝子との働き合いの結果が前述したように表現されたのかもかもしれない。詳しいことは今後の研究にまつものである。

本研究で用いた材料は、4 種の春播性遺伝子をそれぞれ別個に 2 種の遺伝的背景に組み入れた単遺伝子型の系統とそれらの雑種 F<sub>1</sub> である。したがって世界各地の春播品種の中

で見出されるような、春播性遺伝子をホモの状態で2対あるいは3対持つ遺伝子型についての諸環境下の反応については明らかでない、これらについては稿を改めて報告する予定である。

## 摘 要

大麦春播性遺伝子の適応的価値を知るため、適応性ととくに関係の深い出穂の早晩性に対する春播性遺伝子の多面的作用を調べた。すなわち、座を異にする春播性遺伝子  $sh$ ,  $Sh_2^I$  および  $Sh_3$  (本文中ではそれぞれ  $sh$ , S-2, S-3) と  $Sh_2^I$  の複対立遺伝子  $Sh_2^{II}$  (S-2') とを、戻し交雑によって秋播性で早生および晩性の2種の遺伝的背景に組み入れ、反復親に対してそれぞれ4種の near-isogenic 系統を造った。これらの春播系統と反復親および春播系統間の雑種  $F_1$  を用い、高温24時間照明、高温12時間照明および戸外秋播栽培下における出穂の早晩を調べた。結果はつぎのように要約される。

1) 劣性春播性遺伝子  $sh$  は、遺伝的背景とは関係なく高温長日下で出穂を促進させる働きを持つ。しかし、single dose ではその効果はごく僅かであった。また、高温短日下や戸外秋播栽培下では、早晩性にほとんど寄与しなかった。なお、雑種  $F_1$  の行動からみて、ヘテロの状態では他の非対立遺伝子との間に特異的な働き合いはないものと思われる。

2)  $Sh_3$  遺伝子は、高温短日下および戸外秋播栽培下で出穂期を早める働きを示した。とくに戸外秋播栽培下では出穂促進作用が顕著であり、この条件下では他の春播性遺伝子に対してほぼ完全に近い上位を示す。なお、出穂促進は dose が増加するとさらに顕著となった。

3)  $Sh_2^I$  遺伝子は、上とは多少趣を異にし、高温短日下や戸外秋播栽培下では、早生の遺伝的背景に組み入れられた場合は出穂を原品種(反復親)より遅延させ、晩生のそれに組み入れられた場合は出穂を促進させた。ただし出穂遅延は double dose のとき顕著で single dose ではほとんど認められなかった。

4)  $Sh_2^I$  の複対立遺伝子  $Sh_2^{II}$  は、春播性の発現程度がやや低く(II程度)、 $Sh_2^{II}$  型系統の止葉展開期は  $Sh_2^I$  型系統にくらべて高温長日下では10日以上遅れた。しかし春化すると諸環境下におけるその行動は、 $Sh_2^I$  遺伝子とほとんど違いがなかった。

5) 遺伝的背景の違いはどの環境下でも明瞭にあらわれ、早生の遺伝的背景を持つ系統や雑種は晩生のそれより常に出穂が早かった。しかし、両背景間の差には春播遺伝子型によって大小があり、春播性遺伝子と遺伝的背景との間の働き合いの違いが推測された。

6) 非対立春播性遺伝子間の働き合いも遺伝的背景によって異なる場合があり、高温短日条件下では他より明瞭だった。

## 文 献

1. Oka, H. I. 1964. Some considerations on gene mutations and the genetic background. Gamma Field Symp. No. 3: 1-11.
2. 高橋隆平. 1965. 大麦品種の遺伝的分化と地理的分布. 「育種学最近の進歩」6: 18-32.
3. 高橋隆平・林 二郎・守屋 勇・下山 博. 1961. 渦性遺伝子の大麦生産形質に及ぼす影響. I.



遺伝子の多面的作用と遺伝的背景. 農学研究 49(2): 67—87.

4. 高橋隆平・山本二郎. 1951. 麦類の出穂生理とその遺伝. I. 大麦における“感光性”の遺伝及び連鎖. 農学研究 40(1): 13—24.
5. Takahashi, R. and Yasuda, S. 1956. Genetic studies of spring and winter habit of growth in barley. Ber. Ohara Inst. landw. Biol. Okayama Univ. 10(4): 245—308.
6. 高橋隆平・安田昭三. 1958. 大麦における出穂期の遺伝機構と選抜の問題. “植物の集団育種法研究” 44—64, 養賢堂, 東京.
7. 高橋隆平・安田昭三. 1960. 麦類の出穂生理とその遺伝, 第5報. 大麦品種の光週性と温度との関係. 農学研究 47(4): 213—228.
8. Tsai, K. H. and Oka, H. I. 1965. Genetic studies of yielding capacity and adaptability in crop plants. 1. Characters of isogenic lines in rice. Bot. Bull. Acad. Sinica 6(1): 19—31.
9. Wells, S. A. 1962. Effect of the *v* locus on yield of adapted barley varieties. Canad. J. Pl. Sci. 42(1): 169—173.
10. 安田昭三. 1961. 大麦雑種集団の出穂期に及ぼす自然淘汰の影響. 農学研究 49(2): 93—119.
11. Yasuda, S. 1964. Experimental studies on natural selection for time of heading and its inner factors in some barley hybrid populations. II. Genotypic constitutions of selection lines derived from the populations grown at different locations. Ber. Ohara Inst. landw. Biol. 12(2): 197—215.
12. Yasuda, S. and Shimoyama, H. 1965. Analysis of internal factors influencing the heading time of wheat varieties. Ber. Ohara Inst. landw. Biol. 13(1): 23—38.