

密 穂 大 麦 の 研 究 第 1 報

密穂遺伝子 l の農業形質に及ぼす影響

高橋隆平・林 二郎・守屋 勇

中国山地から日本にわたる東アジア地域の栽培大麦品種は顕著な形態的変異に富み、Vavilov (1926) はこの地域をアビシニア・エリトリアと共に、大麦の多様性（遺伝子）中心の一つであるとした。わが国の大麦の品種にみられる穂や芒の形態変異の多様性は、以前から日本の農学者や遺伝学者の注目を引き、武田 (1917) はそれらの合理的な分類方式を提案し、竹崎 (1927) は3対のメンデル性対立遺伝子 Ee , Aa , Hh が8種の主要芒穂型を決定することを明らかにした。著者らもまた、これらの変異が大麦の遺伝、育種上極めて重要であることを考え、とくに渦性、裸性、密穂性、短芒、側列無芒などを支配する遺伝子とその連鎖関係や種々の形態的特性への多面的作用あるいは地理的分布の状況などについて調査を行ってきた (Takahashi, 1951, 1964, Takahashi *et al.* 1953)。

しかしこのような遺伝子が多くの栽培品種中とりこまれている生態的理由や育種の意義を明らかにするためには、それぞれ問題の対立遺伝子以外の遺伝子群、いわゆる遺伝的背景を同じくする同質遺伝子系統対を育成し、異なる環境あるいは栽培条件下で比較・栽培し、その遺伝子対が生産力や生態に関連ある諸形質にどのような影響があるかを調べる必要がある。並渦性 (Uz , uz)、皮裸性 (N , n)、芒の長短 (Lk_2 , lk_2) および条性 (V , v) についてはすでに同質遺伝子系統対を育成して、この種の研究を行ない、その結果を報告した (高橋ら 1962 a, b, 1975, 林ら 1972)。その後さらに穂の疎密性 (L , l) と並渦性 (Uz , uz) について異なる遺伝子組合せを持つ4種の同質遺伝子系統を戻し交雑法によって育成し、2カ年にわたり試験した。ここにその結果をとりまとめ、渦遺伝子との比較の下に、とくに密穂遺伝子 (l) の農業諸形質に及ぼす作用について報告することとした。

材 料 と 方 法

この実験の材料は並・疎穂 (Uz , L)、並・密穂 (Uz , l)、渦・疎穂 (uz , L) および渦・密穂 (uz , l) の4遺伝子型で、同じ遺伝的背景を持ついわゆる同質遺伝子系統組である。これらの系統は、1958年米国の加州大学の Suneson 氏から受領した並性・疎穂皮麦の1系統 (来歴不詳) から選んだ雄性不稔個体を1回親とし、関東地方に多く栽培されている関取の1系統 (長野県産) を反復親として連続7回の戻し交雑を行なった上で得たものである。1回親に雄性不稔個体を選んだ理由は、一方では雄性不稔遺伝子をもつ関取を育成する為であって、この実験材料の育成目的とは直接関係がない。最初の交雑は1959年春に行なったが、反復親が両劣性 (uz と l) であったから、毎代戻し雑種のうちで並・疎穂型の個

体を選んで授粉を行なった。その際母本に対して特別の選択を加えなかった。7回の戻し交雑の後、自殖させてその F_2 代で $UzUz LL$, $UzUz ll$, $uzuz LL$ および $uzuz ll$ の4種の遺伝子組合せのホモ系統を無作為に1つずつ選び実験材料とした。なお、戻し交雑回数が十分でなかったので、 $uzuz ll$ 型系統として反復親の関取を用いず、同じ F_2 の両劣性型の1系統を使用した。

栽培試験は1969~70年および1970~71年（以下簡単のため70年度、71年度とかく）の両作季に行なった。両年とも試験区としては、幅90cmの畦に条播栽培した普通植区と、8cm間隔の千鳥形に1本植した区とを設け、ともに4反復のラテン方格法の試験区配置とした。なお普通植区の場合は各区面積を5m²（畦幅90cm、長さ5.5m）、また1本植区では1畦1区に40個体を栽植した。

農業形質の調査は両年とも次の要領によって行なった。普通植区については成熟直後各区において任意の4カ所の稈長と50cm畦間の穂数をしらべ、それらの平均値を求めた。また各区の両隣と接する各15cmを除く全畦の粒収量および脱粒乾燥したものの1000粒重（4~5試料の平均）を調べた。一方、1本植区では成熟後採取した30個体について、個体当りの平均収量、平均穂数、および各個体の標準穂の稈長を測定した。そして各個体からとった標準穂について穂長、1穂花数、穂密度（穂軸節間長）、稈実歩合を調べ、また各区全個体の乾燥粒からとった試料について1000粒重を測った。ただし、70年度は収穫期に降雨が多く、倒伏と穂発芽がはげしく、粒が充実不良となり収量もかなり低下した。それで1000粒重は調査しなかった。

実験結果

1970および1971の両年度の試験で得た種々の形質の測定結果を整理し、各形質ごとに4区の平均値を求めた。また各形質について年次別に分散分析を行ない、並・渦間および疎穂・密穂間の差と両者の交互作用の有意性を検定した。この両遺伝子対 $Uz uz$ と $L l$ は穂密度、ひいては穂長に対して、またさらに稈長に対してもかなり顕著な作用を発現することがすでに知られているので、これら3形質に関する結果は他と切り離して第1表に

第1表 並渦と穂の疎密性遺伝子 ($Uz, uz; L, l$) について異なる組合せをもつ4つの同質遺伝子系統の穂密度、穂長および稈長の平均値並びに両対立遺伝子間の差および交互作用の有意性

形 質	栽植 区分	年次	並・疎穂 $Uz-L$	並・密穂 $Uz-l$	渦・疎穂 $uz-L$	渦・密穂 $uz-l$	差 の 有 意 性		
							$Uz \sim uz$ 間	$L \sim l$ 間	交互 作用
穂 密 度 (mm)	一本植	'70	3.57	2.17	2.61	1.59	$Uz > uz^{**}$	$L > l^{**}$	**
		'71	3.60	2.15	2.60	1.42	$Uz > uz^{**}$	$L > l^{**}$	**
穂 (mm) 長	一本植	'70	73.6	52.9	58.0	41.5	$Uz > uz^{**}$	$L > l^{**}$	*
		'71	78.9	55.3	62.0	41.4	$Uz > uz^{**}$	$L > l^{**}$	—
稈 (cm) 長	普通植	'70	108	112	95	83	$Uz > uz^{**}$	$L > l^{**}$	**
		'71	107	107	93	83	$Uz > uz^{**}$	$L > l^{**}$	**
	一本植	'70	108	111	92	80	$Uz > uz^{**}$	$L > l^{**}$	**
		'71	119	120	103	81	$Uz > uz^{**}$	$L > l^{**}$	**

示した。そして第2表には収量とそれを構成する要素に関する結果をとりまとめて示すことにした。

まず第1表に示された4遺伝子型の穂密度および穂長を比較してみると、密穂および渦性遺伝子 (l と uz) をもつ型は予期の如く両形質の長さが著しく減じ、その減少程度は両年度ともほとんど同じであることがたやすく認められる。すなわち、密穂型 (l) は疎穂型 (L) を100とすると、穂密度に関して60、穂長に関しては70であり、また渦型 (uz) は並型 (Uz) の100に対して穂密度に関して約73、穂長の関して78位である。しかし稈長に対する両劣性遺伝子の作用は上の場合と異なり、渦型が並型の100に対して76と著しく短縮するのに反し、密穂型は疎穂型の94%、すなわち約6%の減少に止まっている。しかもこの材料では、疎穂型と密穂型の差が渦性の系統間では平均14cmもあるのに反し、並性の系統間ではその差は全く認められないか、或は密穂型の方が逆に長稈となっている。したがって、この場合両遺伝子対の交互作用が顕著であるという結果となった。

第2表 4種の同質遺伝子系統の収量およびその構成要素の平均値並びに $Uz \sim uz$, $L \sim l$ 間の差と交互作用の有意性

形 質	栽植 区分	年次	並・疎穂 $Uz-L$	並・密穂 $Uz-l$	渦・疎穂 $uz-L$	渦・密穂 $uz-l$	差の有意性		
							$Uz \sim uz$ 間	$L \sim l$ 間	交互作用
収 量 (g)	普通植	'71	2021	2145	1970	2055	—	$l > L^*$	—
		'71	19.9	22.5	18.5	18.8	$Uz > uz^{**}$	$l > L^{**}$	—
	一本植	'70	358	289	370	273	—	$L > l^{**}$	—
		'71	586	516	568	535	—	$L > l^*$	—
	穂 数	'70	14.0	13.5	13.6	13.6	—	—	—
		'71	12.8	12.9	12.1	12.8	—	—	*
	1 穂花数	'70	53.9	62.5	56.8	62.8	—	$l > L^{**}$	—
		'71	59.9	69.2	64.2	70.3	$uz > Uz^*$	$l > L^{**}$	—
	総実歩合 (%)	'70	78.7	83.9	75.6	76.4	$Uz > uz^{**}$	$l > L^{**}$	—
		'71	90.0	91.5	83.5	84.4	$Uz > uz^{**}$	—	—
1 穂実粒数	普通植	'70	42.4	52.4	42.9	48.0	—	$l > L^{**}$	*
		'71	53.9	63.3	53.6	59.3	—	$l > L^{**}$	—
	1000 粒 重 (g)	'71	37.1	34.0	36.2	31.7	$Uz > uz^{**}$	$L > l^*$	—
		'71	37.5	34.6	35.8	32.9	$Uz > uz^*$	$L > l^{**}$	—

次に、第2表において収量に対する穂の疎密 (L, l) と並・渦 (Uz, uz) 遺伝子型間の比較をしてみよう。さきに述べたように70年度には収穫期に多雨のため粒の傷みが甚しかったので、その結果はここに示さなかった。それで71年度の結果だけに限られるが、それによると、普通植および1本植区の双方とも、並・密穂 ($Uz-l$) 系統が最も多収である。そして並性および渦性系統内では何れも密穂の方が疎穂の系統よりも若干収量が多い。つぎに並性と渦性の間では普通植の場合収量差が認められず、1本植の場合だけは並性が渦性よりも若干多収であった。

上述の収量に関する結果を、その構成要素である穂数や1穂花数などに分解して、もう少し詳しく調べてみよう。第2表の穂数に関する結果によると、1本植の場合は両年度と

も並・渦間および疎穂・密穂間に全く差が認められない。そして普通植の場合でも並・渦間には差がなく、ただ疎穂の方が密穂型より若干多いことが認められた。

つぎに、1穂花数の値を比較してみると、密穂型の方が疎穂型に比し16~10%も花数が多いことが認められる。しかし、並・渦間では70年度にはほとんど差がなく、71年度には渦型が並型より若干花数の多いことが認められる。また稔実歩合に関しては、花数と同様に、密穂型の方が疎穂型より若干高いことが認められるが、並・渦間では上の場合とは逆に、並性の方が渦性よりも高い値を示している。したがって、1穂花数と稔実歩合から計算した1穂稔実粒数については密穂型が疎穂型よりも14~17%も多くなっており、一方渦性の方は並性よりも4%位粒数が少なくなる計算となる。しかし、密穂性および渦性遺伝子型はともに粒が小さく、それぞれ疎穂および並性に比して8%および5%位1000粒重が低下していることが認められた。

考 察

竹崎(1927)は日本の大麦品種の芒穂型が3主働遺伝子 Hh , Ee , Aa に主として支配されることを明らかにし、それらの遺伝子の穂長や芒長に対する支配価を1交雑に由来した F_3 系統の測定値から推定した。これらの3遺伝子のうち Hh と Ee はそれぞれここでいう $Uzuz$ と Ll に該当するものである。Takahashi(1951)は2遺伝子対 $Uzuz$ と Ll を含む2, 3の交雑の F_2 および F_3 代において識別された4種の表現型(穂型群)と9種の遺伝子型の穂密度、穂長、稈長などをしらべ、その結果から両遺伝子対のこれらの諸形質に対する作用の程度を推定した。それで最初に本実験結果を上述の2実験のそれと比較するため、2劣性遺伝子 l (密穂)と uz (渦性)がそれぞれ対立する優性遺伝子

第3表 Uz および L 遺伝子の作用を1としたときの、対立遺伝子 uz および l の穂密度、穂長および稈長の割合、本実験(A)と高橋(1951)(B)および竹崎(1927)(C)との比較

遺伝子型の比	穂 密 度		穂 長			稈 長	
	A	B	A	B	C	A	B
$uz-L; Uz-L$	0.73	0.63	0.79	0.66	—	0.88	0.72
$uz-l/Uz-l$	0.70	0.67	0.77	0.71	—	0.73	0.68
uz/Uz	0.72	0.66	0.78	0.69	0.70	0.81	0.70
$l-Uz/L-Uz$	0.60	0.67	0.71	0.70	—	1.04	0.90
$l-uz/L-uz$	0.58	0.69	0.69	0.74	—	0.85	0.85
l/L	0.59	0.68	0.70	0.72	0.68	0.95	0.88

L と Uz に比して穂密度(穂軸節間長)、穂長および稈長をどの程度短縮するかを計算し、第3表に示した。この表では、本実験の結果をA、Takahashi(1951)のをB、竹崎(1927)の結果をCであらわす。

第3表によると、本実験で推定された l および uz 遺伝子の穂密度、穂長および稈長に対する短縮の程度(A)は、他の実験の数値(BとC)と多少の違いがあるが、まずよく一致しているとみることができ、これらから次のような結論を引き出すことができるで

あろう。すなわち、密穂遺伝子 l も渦性遺伝子 uz もともに、穂密度や穂長を正常対立遺伝子に比して約 30 % 程度短縮させる作用がある。また、稈長に関しては uz は 20~30 %、 l は 5~10 % 程度それぞれ短縮させる。

しかしながら、さきにも指摘したように、本実験に用いた並・密穂系統 ($Uz-l$) の稈長は並・疎穂系統 ($Uz-L$) のそれと同じかむしろより長稈であり、以前に得た結果と多少異なることが注目された。それが、どのような理由によるかを推知するため次の調査を試みた。すなわち、本実験に用いた 4 系統の由来した戻し雑種個体 (BC_7) と姉妹関係の雑種個体の種子をまき、その F_2 世代で並・疎穂 ($Uz-L$)、並・密穂 ($Uz-l$)、渦・疎穂 ($uz-L$) および渦・密穂 ($uz-l$) の固定系統各 6~9 を得、それらの各系統の平均稈長を調べた。その結果によると、これらの 4 穂型群別の総平均稈長はそれぞれ 100.1 cm, 94.9 cm, 87.2 cm および 79.8 cm であって、明らかに並、渦とも、疎穂型の方が密穂型より長稈であることが認められた。しかし穂型は同じでも稈長については系統間に若干違いがあって、4 穂型群の系統平均稈長の変異曲線は多少とも相互に重複を示した。したがって、本実験材料の場合の如く、穂型について固定した 4 群の系統から無作為にただ 1 系統ずつ取り出すときには、並・密穂 ($Uz-l$) 系統が並・疎穂 ($Uz-L$) 系統より僅かに長稈あるいは同程度である可能性もありうるということがわかった。何れにしても、このような結果を避けるためには、戻し交雑した際毎代反復親に近い両劣性 ($uz-l$) 型を析出する系統を選抜するよう心掛けるとともに、 BC_7 - F_2 代で得られた同じ穂型を示す固定系統の種子を混合して、その穂型の材料とする方がよいと考えられる。

この実験で明らかになった注目すべき事実は、密穂遺伝子 l を持つ系統では、一方では小粒化して 1000 粒重が低下するが、他方では 1 穂当りの花数が明らかに増加し、その結果として疎穂型 (L) よりも収量が増すことである。この結果が主として密穂遺伝子 (l) の多面的作用によるか、その近くに座位する遺伝子群の作用によるか、それともその双方の効果に帰されるかについて考えることは有意義であろう。われわれは以前に大麦の芒長を主、側列とも半減する短芒遺伝子 lk_2 と、対立遺伝子 Lk_2 についてのみ異なる同質遺伝子系統対 13 を反復自殖法によって育成し、それらを用いて農業形質に対するその遺伝子対の作用を調べた (林ら 1972)。その結果、この場合も lk_2 を持つ系統群はそれらに対応する系統群よりも明らかに 1000 粒重を減ずる一方、1 穂粒数を増加することを見出した。これと同じことはすでに Qualset *et al.* (1956) により、Atlas の遺伝的背景中に 7 回の戻し交雑で入れた半芒遺伝子 (おそらく lk_2 と同じものと推測される) が長芒遺伝子をもつ対応系統よりも収量を増す傾向を示し、それが 1 穂花数の増加と小粒化を伴うことをみている。なおその実験結果の解析により、この現象は短芒遺伝子の多面的作用とみることが適当であると結論している。

ところで、 l と lk_2 とは第 1 染色体上に 16~18 % の距離をおいて座位するから、これら 2 遺伝子の中間に粒重や 1 穂花数に関与する遺伝子群があって上述の結果をもたらしたと考えることも可能である。しかし、両遺伝子のほぼ中間にある皮裸遺伝子 (N, n) についてのみ異なる 2 種類の同質遺伝子系統対を用い、農業形質におよぼす N, n 遺伝子の作用を調べた結果では、粒重の減少とか 1 穂粒数の増加といった現象は全く認められなかった (高橋ら 1962 a, b)。

このことは、これらの同質遺伝子系統の育成に用いた原材料の遺伝的差異によるといえないではない。とはいえ、小粒化と1穂粒数増加をもたらす遺伝子群が l や lk_2 遺伝子の近くに別々に座位しており、そしてそれらが偶々この2実験で発見されたと考えることはなおさらに困難である。したがって、 l や lk_2 遺伝子はこのような多面的作用を発現すると考える方が無難であろう。

次に、わが国で以前から栽培されてきた六条の在来品種を並・渦性および皮・裸性によって4群にわけ、それぞれの群で疎穂品種と l 遺伝子をふくむと思われる密穂品種とに細分してそれらの1穂花数および1000粒重の平均値を求めた。第4表にはその結果が調査品種数と共に示されている。これによると、1穂花数については密穂品種の方が疎穂品種よりも多く、1000粒重については逆に、密穂の方が疎穂品種より軽いという傾向が窺われ

第4表 日本在来六条の疎穂および密穂品種間の1穂花数および1000粒重の比較(括弧内は品種数)

		並性皮麦	並性裸麦	渦性皮麦	渦性裸麦
1穂花数	疎穂	71.4 (48)	79.0 (6)	72.7 (18)	78.5 (65)
	密穂	76.8 (70)	79.3 (16)	77.9 (35)	79.7 (26)
	差	-5.4	-0.3	-5.3	-1.2
1000粒重 (g)	疎穂	30.94(48)	29.83(6)	29.67(18)	26.65(65)
	密穂	30.86(70)	27.94(16)	27.69(35)	24.88(26)
	差	+0.08	+1.89	+1.98	+1.77

る。もちろん栽培品種のことであるから、疎、密穂群で栽培地域、年代、或いは出穂期の早晚、その他の遺伝的形質についてかなりの違いもあり、問題の形質についても各群内での変異が大きい。ため、多くの場合統計的に有意な差を認め得なかった。それでもこの結果は本実験で認め得た L , l 遺伝子の多面的作用の効果を多少とも反映しているものと見ることができよう。

最後に本実験の結果から、日本や朝鮮で密穂遺伝子をふくむ品種がかなり多く栽培されてきたことについて考察を加えてみよう。一般に密穂性をもたらす遺伝子が多少とも稈を短くして強稈化し、また穂を直立させて倒伏の危険を減ずることは *erectoides* 変異体などの研究でもよく知られている。このことはそのまま密穂性 l 遺伝子の利点の一つといえる。同時に、1穂の粒数が増し、収量が疎穂型に比して増すとも減ずることがないことも見逃せない他の利点である。なお、密穂性は小粒化を伴うことは一見その欠点のように考えられるが、必ずしもそうではない。大麦は以前には食用に供されることが多く、米と混じて炊くとき麦粒は小さい方が口あたりがよいとして好まれたとされている。逆に、明治時代に二条大麦品種がその多収性にもかかわらず醸造用以外には嫌われた一因が、粒が麦飯用には大きすぎた為であるといわれている。

摘 要

東アジア、とくに日本や朝鮮では渦性 uz や密穂遺伝子 l をもつ穂密度の高い六条大麦が多く栽培されている。この研究はとくに l 遺伝子を共有する密穂の栽培品種が広く利用

されている生理・生態的理由とその育種的意義を知る目的で行なわれた。材料として、2 劣性遺伝子 l (密穂) と uz (渦性) を持つ関取を反復親、両優性遺伝子を含む 1 系統を 1 回親として、7 回の反復戻し交雑を行なって後、並・疎穂 ($Uz-L$)、並・密穂 ($Uz-l$)、渦・疎穂 ($uz-L$) および渦・密穂 ($uz-l$) の同質遺伝子系統を作り、それらを 2 カ年にわたり、普通植および 1 本植して主要な農業形質に関し比較を行なった。結果は次の如く要約される。

1. 密穂 (l) および渦性遺伝子 (uz) を含む系統はそれぞれの対立遺伝子 (L と Uz) を含む同質遺伝子系統に比して、穂密度や穂長についてともに約 30 % 短く、稈長について密穂型は 5 ~ 10 %、渦型は 20 ~ 30 % それぞれ短い。

2. 収量に関し、並・渦間では差が認められなかったが、密穂 (l) 系統は疎穂 (L) 系統より若干高かった。

3. 密穂 (l) 系統はつねに 1 穂当りの花数や稃実粒数について疎穂系統より明らかに多いが、1000 粒重については逆に密穂系統の方が対応系統よりかなり軽い。そして粒の軽小化は渦性の場合にも同様に認められる。なお穂数について普通植の場合、疎穂系統の方が密穂系統より若干多い。

4. 上述のような密穂系統の示す農業諸形質に対する特異性は、その含む密穂遺伝子 l の多面的作用によるものと推測される。

文 献

- 林 二郎・守屋 勇・高橋隆平. 1972. 大麦の短芒遺伝子が農業形質に及ぼす影響. 育種 22 (別刷 2): 100-101.
- Qualset, C. O., Schaller, C. W. and Williams, J. C. 1965. Performance of isogenic lines of barley as influenced by awn length, linkage blocks and environment. Crop Sci. 5: 489-494.
- Takahashi, R. 1951. Studies on the classification and the geographical distribution of the Japanese barley varieties, II. Correlative inheritance of some quantitative characters with the ear types. Ber. Ohara Inst. landw. Forsch. 9: 383-398.
- Takahashi, R. 1964. Genetic studies on geographical distribution of barley varieties with special reference to uzu or semi-brachytic forms. Ber. Ohara Inst. landw. Biol. Okayama Univ. 12: 217-226.
- 高橋隆平・林 二郎・守屋 勇. 1962 a. Isogenic 系統対による皮・裸大麦の比較. 育種 12: 65.
- 高橋隆平・林 二郎・守屋 勇. 1975. 二、六条品種間交雑による大麦育種に関する研究 I. 二条および六条遺伝子の農業形質に及ぼす影響. 育種 25: 334-342.
- Takahashi, R., Inamura, H. and Matsumoto, T. 1962 b. Effects of the genes for covered and naked kernels on some agronomic characters in barley. Ber. Ohara Inst. landw. Biol. Okayama Univ. 11: 385-392.
- Takahashi, R., Yamamoto, J., Yasuda, S. and Itano, Y. 1953. Inheritance and linkage studies in barley. Per. Ohara Inst. landw. Forsch. 10: 29-52.
- 武田総七郎. 1917. 麦品種論. 268 頁. 明文堂, 東京.

竹崎嘉徳. 1927. 大麦の芒長及び穂長の遺伝形式を論じ, その遺伝単位の量的支配価の算出に及ぶ. 農事試験場報告 46: 1-43.

Vavilov, N. I. 1926. Studies on the origin of cultivated plants. Bull. Appl. Bot. Genet. and Plant Breed. 16: 1-248 (Russian with Eng. summary).