

令和 4 年 6 月 26 日現在

機関番号：15301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2019～2021

課題番号：19H02931

研究課題名(和文) ムギ類における出穂期不安定化機構の分子遺伝学的解明

研究課題名(英文) Molecular genetic study on heading time instability in wheat and barley

研究代表者

加藤 謙司 (KATO, Kenji)

岡山大学・環境生命科学学域・教授

研究者番号：40161096

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,360,000円

研究成果の概要(和文)：コムギ系統「超極早生」がもつ極早生遺伝子PCL1(概日時計遺伝子)が出穂期およびその不安定性に及ぼす効果を検討した。PCL1を三重劣性ホモでもつと出穂が2週間程度早まるとともに出穂期不安定性が大きくなることを明らかにした。デュラムコムギにおいても同様の結果が確認された。また、PCL1と相互作用して極早生化を可能にする新規早生遺伝子が1B染色体長腕および6B染色体短腕に座乗することが示唆された。オオムギでは、新たに同質遺伝子系統を作出して、出穂期およびその不安定性に及ぼす光受容体遺伝子HvPhyCと概日時計遺伝子Ppd-H1の相互作用を明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

ムギ類は一般に秋から初夏にかけて栽培されるので、安定生産のためには確実な越冬と最適時期の出穂・開花が不可欠である。ところが、地球規模での環境変動により出穂・開花時期の年次間変動(不安定化)が問題となっている。本研究では、コムギにおいて新規に特定した出穂期遺伝子PCL1および先行研究で特定したオオムギPhyC遺伝子が出穂期不安定性に関わることを明らかにした。これらの研究成果は、新規出穂期遺伝子の特定および不安定化機構の一端の解明という点で学術的に有意義である。加えて、地球環境変動下の世界各地におけるムギ類育種に大いに貢献するものと考えている。

研究成果の概要(英文)：Heading time is one of the important traits to stably achieve the maximum yield in wheat and barley, but is becoming unstable mainly due to yearly fluctuation of temperature throughout the growing season. In this study, we studied the effect of wheat PCL1 genes and barley PhyC and Ppd-1 genes on heading time and its yearly fluctuation (instability). In wheat, heading was accelerated ca. two weeks and became instable when functional allele of PCL1 was absent, that is, recessive homozygote at three homoeologous loci. In contrast, in plants having at least one functional allele, earliness effect was just a few days. The similar results were also obtained in durum wheat lines developed by introduction of non-functional allele of PCL1 from 'Chogokuwase'. We also identified that additional earliness gene(s) are located on chromosomes 1B, 6A and 6B. In barley, the effect of PhyC and Ppd-H1 on heading time and its instability.

研究分野：植物遺伝育種学

キーワード：コムギ オオムギ 出穂期 不安定性 分子遺伝学 育種 デュラムコムギ

様式 C-19、F-19-1、Z-19、CK-19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

ムギ類の栽培では一般に秋に播種し、初夏に収穫する。この間、平均気温は12°C (11月中旬)から0°C (1月下旬)へと低下し、その後20°C (5月下旬)へと上昇する(岡山市の平年値)。ムギ類において高収量を実現するためには、栽培期間中に季節変化する気温に対して、生長・発育パターンを巧みに適正化させる必要がある。生長・発育特性のうちムギ類の適応性や収量性に深く関わる特性の一つが出穂特性である。

ムギ類の出穂期を決める環境要因のうち、日長は毎年同じように季節変化を示すが、気温は年によって変動する。近年、気象の極端現象の頻発により冬季から早春の気温が大きく変動し、ムギ類の出穂期が平年から大きくずれる(以下、出穂期不安定性)ため、生産への悪影響が問題となっている。わが国では、登熟期に梅雨の長雨に遭って穂発芽や赤かび病が発生しやすく、これを回避するために、春播型で不感光性の早生品種が育成されてきた。しかし、このような品種は暖冬条件で幼穂形成の早進と早期出穂が起きやすく、栄養成長期間の短縮による穂数の減少や寒の戻りによる凍霜害の発生が問題となっている。したがって、ムギ類の安定的な多収・高品質を実現するためには、出穂期不安定性の遺伝機構の解明が不可欠である。

ムギ類の出穂期は低温要求性、日長反応性、純粋早晩性によって決まる複合形質である。このうち低温要求性は *Vrn-1*~*Vrn-4* 同祖遺伝子により支配されており、すべての原因遺伝子が同定されている。*Vrn-1* (Yan et al. 2003) 及び *Vrn-4* (Kippes et al. 2015) はどちらもシロイヌナズナの花器官形成に関わる *API/FUL* のオーソログであり、*Vrn-3* (Yan et al. 2006) はシロイヌナズナの花成シグナル因子(フロリゲン)をコードする *FT* のオーソログである。また、日長反応性には *Ppd-1* (Turner et al. 2005) 及び *Ppd-2* (Kikuchi et al. 2009) 同祖遺伝子が関与しており、それぞれ概日時計遺伝子 *PRR37* 及び *FT* ファミリー遺伝子 *FT3* が原因遺伝子である。また、光受容体遺伝子 *PhyC* (Nishida et al., 2013) および概日時計遺伝子 *PCL1* (Mizuno et al. 2012; Haque et al. 投稿中) が、それぞれ早晩性遺伝子の原因遺伝子であることが明らかにされた。

一方、純粋早晩性には多数の微働遺伝子が関与しているために遺伝解析が遅れていたが、最近の研究により、純粋早晩性遺伝子のひとつであるコムギ *eps-D1* (Zikhali et al. 2016)、オオムギ *eam8* の原因遺伝子が、どちらも概日時計遺伝子 *ELF3* であると考えられている。

以上の通り、ムギ類の出穂期決定要因(出穂特性)を支配する遺伝子が多数同定されていることから、出穂期不安定性の遺伝学的解析および既知の出穂期遺伝子との相互作用の解明が可能になったと考えられる。加えて、作物として明らかに異なるコムギとオオムギであるが、出穂期制御の遺伝学的メカニズムがほぼ共通していることから、両作物を研究対象とすることにより相乗効果が期待される。

2. 研究の目的

ムギ類における出穂期と環境との相互作用に関する従来の研究を総合すると、暖冬年には幼穂形成や出穂が早期化したり遅延したりする。反応の程度は品種によって異なり、暖冬年における早期化は春播型品種において顕著である。春播型品種は低温要求性が小さいために冬季に十分な期間の低温にさらされなくても幼穂分化が誘導されるためである。このために、出穂期の安定化には低温要求性の付与が有効とされてきた。

一方、コムギにおいては、極早生の育成系統「超極早生」が顕著な出穂期不安定性を示し、これには不感光性と小さい純粋早晩性が関わっていると考えられた。以上のことから、出穂期の不安定化とは環境条件や生理状態による幼穂形成や出穂の抑制がかからない系統が気温変動に遭って幼穂形成や出穂が通常よりも早く進んでしまう現象と捉えることが可能であるが、これはあくまでも仮説であり、実証はされていない。

そこで本研究では、コムギ及びオオムギにおいて出穂期不安定性を示す系統を実験材料として、出穂期不安定性に関わる遺伝子(領域)を同定する遺伝学的解析、圃場での出穂期の年次間変動に基づく表現型解析、そして既知及び新規に同定する出穂期遺伝子の発現解析などの分子遺伝学的解析を行い、出穂期不安定性という新規な遺伝特性の解明を目的として、以下の2項目について検討した。

1) コムギ超極早生系統「超極早生」における出穂期不安定性

「超極早生」は、わが国西南暖地の基幹品種である「農林61号」と比べて圃場出穂期が約3週間早く、暖冬年にはその差が1ヶ月以上に拡大することから、出穂期不安定性が顕著な極早生系統である。本研究グループによるこれまでの研究により、両系統とも *Vrn-D1* 及び *Ppd-D1* を保有する春播型・不感光性系統であるが、「超極早生」が3個の劣性早生遺伝子を保有するという点で異なることが明らかになっている(山下ら, 2014)。その後のファインマッピングとクローニングにより、本早生遺伝子が概日時計遺伝子 *PCL1* であり、A, B, D ゲノムの3つの *PCL1* 同祖遺伝子(*PCL1-A1*, *PCL1-B1*, *PCL1-D1*)を劣性(機能欠損)ホモでもつと極早生になることが明らかになった(Haque et al. 投稿中)。ところが、韓国品種「Geurumil」は3つの *PCL1* 同祖遺伝子を劣性ホモでもつともかかわらず「超極早生」よりも約2週間遅く出穂する。また、デュラムコムギに「超極早生」の *pc11-A1* と *pc11-B1* を導入して極早生デュラム系統を育成したが、*pc11-A1* と *pc11-B1* の劣性ホモにも関わらず極早生系統と比べて2週間程度晩生の系統も選抜された。これらの結果は、*PCL1* と相互作用して極早生化させる新規早生遺伝子(*exh-2*)を

「超極早生」および極早生デュラム系統が保有することを示している。そこで本研究では、*exh-2* のマッピング、これらの早生遺伝子が出穂期の不安定化に及ぼす効果の解析、ならびにその分子遺伝学的解析を行った。

2) オオムギ日長反応性遺伝子が出穂期不安定化に及ぼす効果

a) 日長反応性遺伝子が出穂期不安定化に及ぼす効果

先行研究で、出穂期遺伝子型が異なるオオムギ品種における出穂期不安定性と出穂期遺伝子型の対応を解析し、*HvPhyC* 及び *Ppd-H1* の早生対立遺伝子が不安定化を促進することを明らかにした。また、出穂期遺伝子のうち光受容体遺伝子 *HvPhyC* は長日条件における出穂期の鍵遺伝子であり (Nishida et al. 2013)、概日時計遺伝子 *Ppd-H1* とともにわが国の二条オオムギ早生化育種に主要な役割を果たしたことも明らかにした。両遺伝子が分離する雑種集団の解析により、両遺伝子が出穂期に及ぼす単独効果及び相互作用もある程度明らかになっている (西田ら, 2013)。そこで両遺伝子が出穂期とその不安定化に及ぼす効果を詳細に解析するために準同質遺伝子系統を育成し、さらに圃場出穂期及びその年次変動を解析する。

b) *HvPhyC* ノックダウン系統, NILs の育成と出穂期不安定性の解析

これまでに機能欠損型の *HvPhyC* 対立遺伝子は同定されておらず、出穂期やその不安定化に及ぼす効果は明らかになっていない。そこで「春播型早木曾 2 号」の遺伝的背景において *HvPhyC* をノックダウンした系統を育成し、出穂期不安定性を評価する必要がある。そこでまず、品種「Golden Promise」がもつ形質転換能 QTLs (*TFA1*, *TFA2*, *TFA3*) を「春播型早木曾 2 号」に導入する。

3. 研究の方法

1) コムギ極早生系統「超極早生」における出穂期不安定性

a) *PCL1* が出穂期及びその不安定化に及ぼす効果；供試材料は *pc11-A1*, *pc11-D1* が劣性ホモで固定し、*PCL1-B1* 遺伝子型だけが異なる同質遺伝子系統 (NILs) である。具体的には、「超極早生」(*pc11-A1*, *pc11-B1*, *pc11-D1*) と中生品種「きぬいろは」(*pc11-A1*, *PCL1-B1*, *PCL1-D1*) を交配して作出した RILs 系統のうち *pc11-A1*, *PCL1-B1*, *pc11-D1* で中生の RIL-54 を「超極早生」と交配し、*PCL1-B1* ヘテロ個体の選抜・自殖を F4~F6 世代まで進めて育成した系統群である。このようにして育成した 4 対の NILs を圃場で秋播き栽培し、出穂日を記録した。加えて、「超極早生」を 1 回親として「アサカゼコムギ」を戻し交配して 3 つの *PCL1* 遺伝子型が異なる 8 種類の NILs を育成し、圃場で秋播き栽培して出穂日を記録した。さらに、「超極早生」の *pc11-A1* と *pc11-B1* を導入したデュラムコムギ系統を育成し、同様に栽培した。

b) *exh-2* のマッピング；韓国の品種「Geurumil」は *PCL1* が三重劣性ホモにもかかわらず極早生にはならず中生である。そこで極早生化に必要な *exh-2* を特定するべく、「超極早生」と「Geurumil」を交配し、出穂日が分離する F4~F8 世代、ならびに RILs 集団 (F4~F5 世代 184 系統) を育成した。これらを圃場で秋播き栽培し出穂日を記録した。出穂日の分離が明瞭な分離集団について、集団ごとに早生、晩生の各 12~15 個体の DNA を用いて DArTseq 法によるバルク分離分析を行い、*exh-2* と連鎖する SNP マーカーの検出を試みた。

デュラムコムギにおいて、「超極早生」の *pc11-A1* と *pc11-B1* を導入した極早生デュラムコムギを育成したが、*pc11-A1* と *pc11-B1* を劣性ホモでもつにも関わらず極早生系統と比べて出穂が 2 週間程度遅い早生系統も選抜された。2 週間程度という系統間差の原因遺伝子も *exh-2* であるという可能性が考えられたので、極早生系統と早生系統を交配して育成した F2 世代 4 集団の出穂日を記録した。さらに、早生、晩生の各 10~14 個体の DNA を混合して DArTseq 法によるバルク分離分析を行い、原因遺伝子と連鎖する SNP マーカーの検出を試みた。

2) オオムギ日長反応性遺伝子が出穂期不安定化に及ぼす効果

a) 日長反応性遺伝子が出穂期不安定化に及ぼす効果

これまでに「春播型早木曾 2 号」を遺伝的背景とする準同質遺伝子系統 (NILs) の育成を進めている。そこで、*Ppd-H1* 晩生対立遺伝子 (*ppd-H1*) を保有する系統を 1 回親、「春播型早木曾 2 号」(*HvPhyC-e*, *ppd-H1*) を戻し交雑親とする BC4F2 集団を初年度に供試、選抜し、以降、遺伝的固定を進めるとともに、圃場出穂期を調査した。

また、*Ppd-H1* 晩生対立遺伝子 (*ppd-H1*) を保有する系統を 1 回親、「春播型早木曾 2 号」の晩生 NIL (*HvPhyC-l*, *ppd-H1*) を戻し交雑親とする BC4F1 を初年度に育成し、以降は上記と同様に NILs を育成し、圃場出穂期を調査した。

b) *HvPhyC* ノックダウン系統, NILs の育成と出穂期不安定性の解析

「Golden Promise」を 1 回親、「春播型早木曾 2 号」を戻し交雑親とする B1F1 を取得済みであり、形質転換能 QTLs がヘテロ型である個体を選抜しつつ戻し交雑を進めた。最終的に、自殖後代から全ての QTLs が「Golden Promise」ホモ型の個体を選抜する。

4. 研究成果

1) コムギ極早生系統「超極早生」における出穂期不安定性

a) *PCL1* が出穂期及びその不安定化に及ぼす効果；「超極早生」と RIL-54 (*pc11-A1*, *PCL1-B1*,

pc11-D1)を交配して育成した4対の同質遺伝子系統(NILs)を2018/2019, 2020/2021に栽培し、圃場出穂日に及ぼす*PCL1*の効果を解析した(第1表). *pc11-B1*(E)型NILsと*PCL1-B1*(L)型NILsの出穂日は4対すべてにおいて有意に異なり($P < 0.01$), その差は2018/2019で平均13.4日, 2020/2021で平均15.3日であった. 従って, *pc11-A1*, *pc11-D1*を遺伝的背景にもつ場合の*pc11-B1*の早生化効果は約2週間と結論できる. なお, NIL-1の*pc11-B1*(E)型と*PCL1-B1*(L)型は他のNILs対と比べて早生であったが, これは遺伝的背景の違いに起因すると考えられる.

冬季の気温が平年並みの2018/2019と暖冬年の2020/2021を比較すると, *PCL1-B1*(L)型NILsでは暖冬により出穂が4.9日早まったが, *pc11-B1*(E)型NILsでは6.8日早まった. この結果より, 後者では環境により出穂期が変動しやすく, *PCL1*三重劣性ホモ型の「超極早生」は出穂期不安定性系統と考えられた. なお, 「Geurumil」も*PCL1*三重劣性ホモ型であるにもかかわらず出穂期が安定していたが, これは本系統が秋播型であるためと考察した.

第1表 *pc11-A1*, *pc11-D1*を遺伝的背景にもち*PCL1-B1*遺伝子型が異なる4対の同質遺伝子系統(NILs)の圃場出穂日および出穂期不安定性(圃場出穂日は3月1日=1として表示)

NILs	圃場出穂日(2018/2019)			圃場出穂日(2020/2021)		
	平均	± 標準偏差	差(E-L)	平均	± 標準偏差	差(E-L)
NIL-1E	13.5	± 2.26	-15.4	9.3	± 2.25	-15.7
NIL-1L	28.9	± 1.08		24.9	± 1.45	
NIL-2E	20.1	± 3.67	-10.6	11.5	± 2.32	-15.4
NIL-2L	30.7	± 1.56		26.9	± 1.29	
NIL-3E	18.4	± 1.84	-15.1	11.4	± 2.27	-14.4
NIL-3L	33.5	± 3.10		25.8	± 0.42	
NIL-4E	17.9	± 3.75	-12.3	10.4	± 2.07	-15.7
NIL-4L	30.2	± 1.35		26.1	± 0.74	
平均	17.5	± 7.84	-13.4	10.6	± 1.10	-15.3
	30.8	± 3.77		25.9	± 0.68	

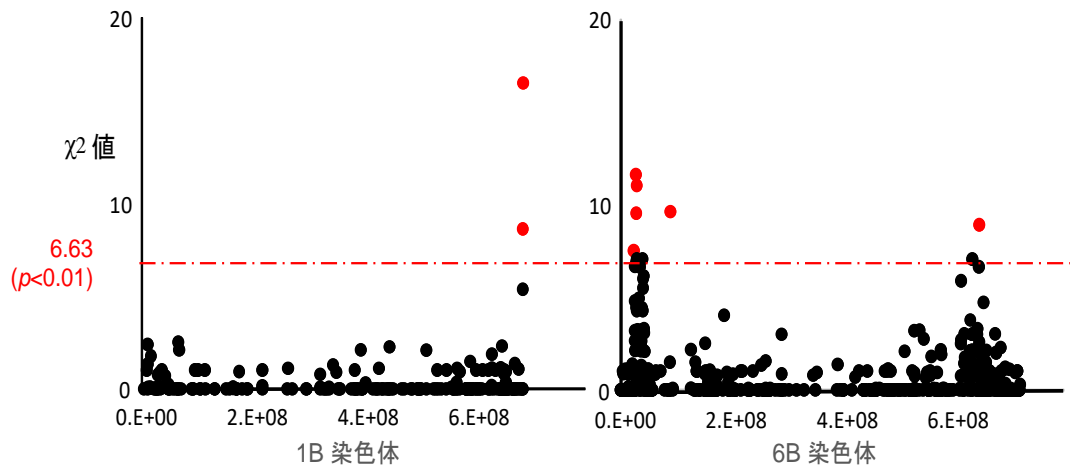
中生品種「アサカゼコムギ」(*PCL1*三重優性ホモ)の遺伝的背景で育成したNILsにおいても, *PCL1*三重劣性ホモNILsは*PCL1*三重優性ホモNILsと比べ13.5日早生であり(2020/2021), 上記と同じ早生化効果を確認することができた. 3つの*PCL1*遺伝子のうち2つが優性ホモのNILsでは早生化効果が1日程度と小さかった. これに対して, 2つが劣性ホモのNILsでは系統によって早生化効果が異なり, *PCL1-A1*, *pc11-B1*, *pc11-D1*型の3.4日が最大であった.

「超極早生」の*pc11-A1*と*pc11-B1*を導入したデュラムコムギは, 「超極早生」ほどの極早生にはならなかったが, 原品種と比較すると23.6日も早生化した(2020/2021). コムギで認められた14日程度という早生化効果(上述)よりも大きいことから, 「超極早生」がもつ他の早生遺伝子も導入されたものと考えられた. 本研究において育成された極早生デュラム系統は世界に類を見ない極早生であり, 早生化のための貴重な遺伝資源と注目している.

b) *exh-2*のマッピング; 「超極早生」×「Geurumil」の雑種後代を用いた先行研究において, 5D染色体の春播性遺伝子*Vrn-D1*が分離し, 出穂日との対応が見られたことから, 本遺伝子もしくは近傍に座乗する*PhyC*, *CK2α*が*exh-2*の候補遺伝子であることが明らかになった. しかしながら, *Vrn-D1*が春播性ホモで固定した集団においても出穂日の分離が認められたことから, *Vrn-D1*とは独立な新規早生遺伝子の関与が示唆された.

そこで*Vrn-D1*が春播性ホモで固定した集団を用いて, DArTseqバルク分離分析を行った結果, 早生バルクと晩生バルクの間でSNP頻度が有意に異なる染色体領域が検出された. これらのうち1B染色体長腕(*qHd-1B*)および6B染色体短腕(*qHd-6B*)のQTL領域(第1図)に関する解析結果は以下の通りである. F5集団51-4-11において*qHd-6B*領域のマーカー遺伝子型間で出穂日を比較した結果, 「超極早生」型と比べて「Geurumil」型が3.5日早く($p < 0.01$), 遺伝子型と表現型の対応が認められた. ただし, 当初の予想に反し, 「Geurumil」がもつ早生QTLと考えられた. 一方, *qHd-1B*領域では, 「超極早生」型が「Geurumil」型と比べて1.9日早く出穂したが, その差は有意ではなかった. ただし, *qHd-1B*領域の近傍に概日時計遺伝子*ELF3*が座乗していることから, 詳細な検討が必要と考えられる.

「超極早生」の*pc11-A1*と*pc11-B1*を導入したデュラムコムギの極早生系統と早生系統では出穂日が2週間程度異なるが, このような系統間でのF2世代を用いたDArTseqバルク分離分析では, DF21という集団において6A染色体短腕(*qHd. dur-6A*)および6B染色体短腕(*qHd. dur-6B*)にQTL領域が見出された. 両QTL領域の染色体上での位置がコムギの*qHd-6B*領域とほぼ対応しており, しかもこの領域に有力な候補遺伝子が座乗していることから, これら3つのQTLが共通の同祖遺伝子である可能性が示された. 今後, 分離集団のサイズを拡大してこれらの領域について詳細に検討するとともに, 候補遺伝子の配列変異や発現解析などを実施して, *exh-2*を特定する必要がある.



第1図 コムギのF5集団51-4-11を用いたDArTseq解析により早生・晩生バルク間でのSNP頻度が有意に異なった染色体領域

2) オオムギ日長反応性遺伝子が出穂期不安定化に及ぼす効果

a) 日長反応性遺伝子が出穂期不安定化に及ぼす効果

日本のオオムギ品種の早生化に大きく寄与した日長反応性遺伝子 *HvPhyC* 及び *Ppd-H1* が出穂期不安定化に及ぼす効果を解明するために、「春播型早木曾2号」の遺伝的背景をもち、*HvPhyC* と *Ppd-H1* の対立遺伝子の組合せが異なる準同質遺伝子系統 (NILs) の育成を進めた (第2表)。「春播型早木曾2号」(*HvPhyC-e*, *ppd-H1*) およびその *HvPhyC-l* 型 NIL に加えて、新たに *ppd-H1* 型 NIL を育成すべく、初年度に BC4F2 集団を展開して *ppd-H1* ホモ型個体を選抜、以降の2年間で遺伝的固定を進めた。これらの3系統を圃場栽培し、出穂期を比較した結果、「春播型早木曾2号」は *HvPhyC-l* 型 NIL と比べて出穂が9.2~12.0日も早く、*HvPhyC* の効果が極めて大きいことが示された。

一方、「春播型早木曾2号」の出穂日を *ppd-H1* 型 NIL と比べると、2020年は4.9日早生であったが、2021年には有意差が見られなかった。この原因については、今後の継続的な圃場試験により明らかにしていく予定である。

また、*HvPhyC* と *Ppd-H1* の晩生対立遺伝子を併せもつ *HvPhyC-l*, *ppd-H1* 型 NIL の育成を進めた。助成期間後になるが、2021/2022に BC4F1 を育成したので、2022/2023で BC4F2 集団の中から NIL 候補個体を選抜、以降は遺伝的な固定を進める予定である。

第2表 オオムギ系統「春播型早木曾2号」(*HvPhyC-e*, *Ppd-H1*) を遺伝的背景とする出穂期遺伝子に関する準同質遺伝子系統および圃場出穂期

系統	出穂期関連遺伝子型			平均出穂日	平均出穂日
	<i>Vrn-H1</i>	<i>HvPhyC</i>	<i>Ppd-H1</i>	(2020年4月)	(2021年3月)
春播型早木曾2号	春播性	早生	早生	12.4 a	27.2 a
春播型早木曾2号 (<i>HvPhyC-l</i>)	春播性	晩生	早生	23.3 c	39.2 c
春播型早木曾2号 (<i>ppd-H1</i>)	春播性	早生	晩生	17.3 b	27.4 a
早木曾2号	秋播性	早生	早生	18.2 b	33.8 b

- ・全系統において *Vrn-H2* 及び *Vrn-H3* は秋播性ホモ型、*Ppd-H2* は早生ホモ型である。
- ・異なるアルファベットは、Tukeyの多重比較において平均値に有意差 ($P < 0.05$) があることを示す。
- ・春播型早木曾2号 (*ppd-H1*) は、2019-2020年の栽培シーズン (BC4F2集団供試) のみ、*Ppd-H1* 晩生ホモ型個体を選抜して平均出穂日を計算した。以降の世代では *Ppd-H1* 晩生ホモ型に固定している。

b) *HvPhyC* ノックダウン系統, NILs の育成と出穂期不安定性の解析

遺伝的背景が「春播型早木曾2号」であり、「Golden Promise」の形質転換能を有する NILs の育成を目的として、戻し交雑を進めた。本研究期間中に戻し交雑及び形質転換能 QTLs (*TFA1*, *TFA2*, *TFA3*) のマーカー選抜を行った材料の中から、BF1F2, BF2F2, BF3F2 を展開したので、今後、全ての QTLs をホモ型で保有する個体を選抜する予定である。ただし、実験開始時の想定よりも QTL 領域が大きいことが明らかになっており (Hisano et al., 2017), GBS によるマーカー解析や形質転換能の確認により慎重に選抜を進める必要があると考えている。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計1件（うち査読付論文 1件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Sawada Hiroko, Matsuyama Hiromi, Matsunaka Hitoshi, Fujita Masaya, Okamura Natsumi, Seki Masako, Kojima Hisayo, Kiribuchi-Otobe Chikako, Takayama Toshiyuki, Oda Shunsuke, Nakamura Kazuhiro, Sakai Tetsufumi, Matsuzaki Morio, Kato Kenji	4. 巻 22
2. 論文標題 Evaluation of dry matter production and yield in early-sown wheat using near-isogenic lines for the vernalization locus <i>Vrn-D1</i>	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant Production Science	6. 最初と最後の頁 275 ~ 284
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/1343943X.2018.1563495	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

〔学会発表〕 計9件（うち招待講演 0件/うち国際学会 0件）

1. 発表者名 藤岡明雅, 十河奈々, 仁科友希, 村田和樹, 清水健太郎, 西田英隆, 那須田周平, 加藤謙司
2. 発表標題 コムギ品種Blackhullの早生, 極早生変異系統の原因遺伝子はPCL1である
3. 学会等名 日本育種学会第 141 回講演会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 加藤謙司, 西田英隆
2. 発表標題 コムギ日長反応性遺伝子Ppd-B1の新規配列変異の早生化効果
3. 学会等名 日本育種学会第 140 回講演会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 加藤謙司, 水江太誠, Guo Fu Luo, 加藤啓太, 高田兼則
2. 発表標題 パンコムギの概日時計変異遺伝子を導入したデュラムコムギにおける出穂期の解析
3. 学会等名 日本育種学会第 139 回講演会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 岩本健, 横田真吾, 田部涼太, 加藤謙司, 西田英隆
2. 発表標題 HvCEN遺伝子型により発現量が異なったオオムギ出穂期間連遺伝子の配列解析
3. 学会等名 日本育種学会第 138 回講演会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 藤田雅也, 小島久代, 藤郷誠, 乙部千雅子, 西田英隆, 加藤謙司
2. 発表標題 コムギ品種「ユメシホウ」の秋播型準同質遺伝子系統におけるPCL1遺伝子の効果
3. 学会等名 日本育種学会第138 回講演会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 西田英隆, 佐藤桃, 横田真吾, 青木恵美子, 加藤謙司
2. 発表標題 「カシムムギ」×「イシュクシラズ」RILsにおいて見出されたオオムギの新規出穂期間連QTLs
3. 学会等名 日本育種学会第 138 回講演会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 関昌子, 青木恵美子, 西田英隆, 青木秀之, 中田克, 柳澤貴司, 長嶺敬, 加藤謙司
2. 発表標題 オオムギの日長反応性遺伝子HvPhyC, HvCK2 および播性が幼穂生長に及ぼす影響
3. 学会等名 日本育種学会 第 138 回講演会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Hidetaka Nishida, Numanul Haque, Hinako Sato, Nobuyuki Mizuno, Masaya Fujita, Shuhei Nasuda, Kenji Kato
2. 発表標題 Map-based identification of earliness gene PCL1-3B in a Japanese breeding line "Chogokuwase"
3. 学会等名 1st International Wheat Conference
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Guo Fu Luo, Odirichi Nnennaya Imoh, 高田兼則, 西田英隆, 加藤鎌司
2. 発表標題 Earliness effect of PCL1 is independent of Ppd-1, and aected by genetic background
3. 学会等名 日本育種学会第 136 回講演会
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分担者	西田 英隆 (Nishida Hidetaka) (30379820)	岡山大学・環境生命科学学域・准教授 (15301)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------