

二条オオムギにおける千粒重のダイヤレル遺伝分析

呉 基日*・武田和義

Diallel Analysis of 1,000-grain Weight in Two-rowed Barley Varieties

Jiri WU and Kazuyoshi TAKEDA

The inheritance of 1,000-grain weight of two-rowed barley varieties was examined using a reciprocal F_1 cross and a half F_2 diallel cross among eight parents. The F_1 generation was examined in five different ripening conditions i.e., (I) control, (II) leaf cut, in which all leaves were cut at the heading time, (III) Spikelet thinned, in which a quarter of the spikelets were thinned at the heading time, (IV) dry, in which the plants were grown in a vinyl-film house without irrigation, and (V) wet, in which the plants were mist-irrigated every two hours in the daytime after the heading to the harvest. The experiment was repeated twice. The F_2 populations were grown in the ordinary condition.

The average 1,000-grain weight was largest in the dry plot followed by spikelet thinned, control, leaf cut, and wet plots.

The 1,000-grain weight was predominantly controlled by the additive genes. The dominance effect was also significant. The large grain weight was controlled by the overdominant genes. Epistasis among the genes controlling the 1,000-grain weight was significant, but the maternal effect was absent. In the F_1 diallel, heritability was 0.3~0.6 and 0.2~0.5 in a broad and a narrow sense, respectively. In the F_2 diallel, it was 0.9 and 0.6 in a broad and a narrow sense, respectively. In each of the 28 F_2 populations, the broad sense heritability was estimated as 0.3~0.8.

Key words : Barley, Grain size, Diallel analysis

緒 言

イネ科作物の粒大は収量構成要素として重要な形質である。また、例えばイネのように、粒のまま食糧とする作物では、穀粒の大きさや形は消費者の嗜好とも関連する重要形質として古くから遺伝研究の対象とされてきた。ところで、オオムギは多くの場合、家畜の飼料として利用され、また、食糧として利用される場合には粉にすることが多いために、粒大の遺伝変異に関してはあまり注意が払われず、ビール醸造用品種を用いた若干の研究を除くと粒大の遺伝性に関する報告はあまりない。そこで、二条オオムギ8品種・系統間の正逆ダイアレル F_1 と片面ダイアレル F_2 を用いて1,000粒重の遺伝分析を行った結果を報告する。

材料および方法

1. 正逆ダイアレル F_1 における遺伝分析

1989年に二条オオムギのニシノゴールド、さつき二条、吉系16、あまぎ二条、新田系22、はるな二条、きぬゆたか、ならびにミサトゴールデンの合計8品種・系統（以下、品種と呼ぶ）の間で正逆ダイアレル交雑を行い、翌年の11月に両親および56組合せの F_1 を岡山大学資源生物科学研究所の実験圃場に播種し、全生育期間ビニールハウスで雨避け栽培した「乾燥区」、出穂期から収穫期まで日中2時間毎に15分間ずつ噴霧処理を続けた「湿潤区」、出穂期に全葉身を切除した「剪葉区」、出穂期に小花の1/4を間引いた「摘粒区」、ならびに慣行栽培の「対照区」の5区を設け、これらの異なる登熟条件下において1,000粒重の遺伝性を解析した。

いずれの条件でも畝間90cm、株間8cmの二条千鳥植えとし、施肥量などは慣行法に従った。

実験は2反復とし、乾燥区と湿潤区は1区5個体、対照区は1区3個体、摘粒区と剪葉区は1区1個体とし、各個体から強勢な穂を原則として5本ずつ選んで100粒重を測定し、1,000粒重に換算した。

ダイアレル分析はHayman (1954a, b) の方法に従い、統計量の算出ならびに結果の解釈はMather and Jinks (1982) に従った。

2. 片面ダイアレル F_2 における遺伝分析

実験1の 8×8 の正逆ダイアレル F_1 分析を行った翌代の F_2 集団を供試した。なお、 F_1 世代において母性効果が存在しないことが明らかにされたので、 F_2 世代では片面ダイアレルを用いた。

1991年11月に親品種と28の F_2 集団を岡山大学資源生物科学研究所の実験圃場に播種し、慣行法で栽培した。実験は2反復で配置し、1区、親品種は15個体、 F_2 集団は約80個体とし、実験1と同様の方法で1,000粒重を調査した。

Hayman (1954b) のモデルを正逆交雑のない場合に適用したMorley-Jones (1965) の方法によって分散分析を行い、結果の解釈ならびに統計量の推定はMather and Jinks (1982) に従った。

結果および考察

1991年の各処理区ならびに1992年における交配親品種の1,000粒重を Table 1 に示す。

いずれの年次および処理区においてもミサトゴールデンがやや大粒で、その他の7品種の1,000粒重は近似していた。1992年の1,000粒重を1991年の対照区と比較すると、1992年の方が平均7%ほど軽く、この傾向は吉系16(17%減)、さつき二条(16%減)およびニシノゴールド(10%減)で大きく、きぬゆたかでは逆に6%ほど大粒化していた。これらの差異は兩年における気象条件などの相違によって引き起こされたものとみられる。Yap and Harvey (1972)も六条オオムギの7×7正逆ダイアレルF₁を1969年と1970年に栽培し、1,000粒重の遺伝パラメーターが、年次によって大きく異なることを報告しているため、オオムギの粒大に関しては品種と年次の間の交互作用が大きいとみられる。

Table 1. 1,000-grain weight (g) of eight parents under different conditions in 1991 and 1992

Variety	1991					1992
	I	II	III	IV	V	I
1) Nisino Gold	42.9	47.3	43.9	36.4	36.6	38.4
2) Satsuki Nijo	46.4	46.3	46.8	39.4	35.3	39.0
3) Yosikei 16	47.1	49.0	45.7	42.0	38.3	39.3
4) Amagi Nijo	44.1	47.3	50.0	39.0	35.9	40.7
5) Nittakei 22	44.4	50.2	43.8	42.5	36.3	41.3
6) Haruna Nijo	41.7	45.6	45.8	40.3	36.7	42.4
7) Kinuyutaka	40.1	49.0	41.8	37.0	37.1	42.4
8) Misato Golden	47.6	53.5	47.5	44.8	41.6	46.5
Mean	44.2	48.5	45.7	40.1	37.2	41.3

I : Control

II : Dry (materials were grown in a vinyl film house without irrigation)

III : Spikelet thinned (a quarter spikelets were thinned at the heading time)

IV : Leaf-cut (all leaves were cut at the heading time)

V : Wet (mist irrigated every two hours in the daytime after the heading to the harvest)

1991年の各処理区で比較すると、播種から一貫して雨避け栽培した乾燥区で1,000粒重が最も大きく、出穂期に小花の1/4を間引いた摘粒区がこれに次ぎ、対照区、剪葉区、湿潤区の順に1,000粒重が減少した。

乾燥区において1,000粒重が最も大きかったのは、乾燥条件によって1株穂数と1穂粒数が減少し、補償的に大粒化したためとみられる。出穂期に小花の1/4を間引いた摘粒区において粒大が対照区よりも平均3%しか増加しないという事実は、これらの材料の粒大がシンク・ソースバランスよりも穎花の大きさによって主として規定されていることを示している。湿潤区において1,000粒重が顕著に軽いのは、湿害によって登熟が阻害されたためである。出穂期にすべての葉身を切除した剪葉区において1,000粒重が対照区よりも平均9%程度しか減少しないことは、オオムギにおいては節間、葉鞘、穂、芒などによる光合成の割合が相対

的に高いことを示すものとして注目される。

1991年の各処理区における正逆ダイヤレル F₁および1992年の片面ダイヤレル F₂における1,000粒重の分散分析表を Table 2 に示す。なお、ここでは全体をプールした誤差に対して有意性検定を行っている。

すべての処理と世代にわたって相加的効果 (a 項) は高い水準で有意であり、F₁の摘粒区 (p=0.05~0.1) を除くと優性効果はいずれも 5%以上の水準で有意であり、特に一般的な優性効果を示す b₁項は F₁世代のすべての処理区で有意であった。いずれの処理区においても F₁の平均値は親の平均値よりも大きく、大粒の方向が優性とみられた。

Table 2. Diallel analysis for 1,000-grain weight

Item	df	MS					
		F ₁					F ₂
		I	II	III	IV	V	I
a	7	54.16**	80.66**	68.79**	58.67**	41.96**	57.69**
b	28	14.36**	8.07**	20.41	17.03*	14.96**	4.15**
b ₁	1	170.97**	124.37**	180.01**	123.29**	309.77**	3.66
b ₂	7	13.67*	6.05	23.02	7.76	5.36	7.35**
b ₃	20	6.76	2.96	11.53	14.96*	3.58	3.06
c	7	2.59	0.83	12.39	6.11	6.62	—
d	21	4.59	3.82	8.93	8.94	5.27	—
Error	63 (35) ¹⁾	5.25	3.49	12.83	7.47	3.02	1.27
D		7.67	3.99	-2.85	3.63	1.89	5.94
H ₁		10.38	5.23	12.60	13.39	11.79	38.09
H ₂		7.95	4.48	8.01	12.92	11.48	25.98
$\sqrt{H_1/D}$		1.16	1.14	—	1.92	2.50	2.53
Heritability							
Broad sense		0.49	0.62	0.27	0.43	0.64	0.93
Narrow sense		0.29	0.50	0.16	0.20	0.29	0.63

1): df for the F₂

*, **: Significant at the 5% and 1% levels, respectively

I~V: cf. Table 1

F₂世代においては特定の親による優性効果 (b₂項) が有意であり、後述するように (Table 3), 最も大粒のミサトゴールデンとの組合せにおいて F₂の平均値と中間親の差が平均1.9gとそれ以外の組合せ (平均, -0.1g) に比べて大きく、ミサトゴールデンが優性の粒重遺伝子を持っていることが示唆された。F₁のダイヤレル表を見ても、ミサトゴールデンを交配親とした F₁のほとんどは大粒の方向が完全優性を示した (データ省略)。

F₁世代において c 項および d 項はいずれの処理区でも有意でなく、供試材料の範囲では粒大に母性効果はないものとみられた。

各種の遺伝パラメータを推定し、Table 2 の下段に示した。平均優性度 ($\sqrt{H_1/D}$) は 1 を越え、超優性が存在することを示している。Crook and Poehlman (1971) は六条オオムギの F₁ 7 組合せ中 5 組合せで 1,000 粒重が中間親を越え、4 組合せでは大粒親を越えたと報告し

ており, Riggs and Hayter (1975) は二条オオムギ9品種間の片面ダイアレル F_1 および F_2 を供試して1,000粒重は大粒の方向がほぼ完全優性だったと報告している. 従って, オオムギでは一般に大粒の方向が優性とみて良いものと思われる.

F_1 ダイアレルにおける広義の遺伝率は供試個体数が1区1個体で誤差分散の大きい摘粒区と剪葉区ではやや低いが, それ以外では0.5~0.6と高い値が示され, 狭義の遺伝率もこれらの2区を除くと0.3~0.5の値であった.

F_2 ダイアレルにおける遺伝率は広義0.9, 狭義0.6と高かった. F_1 の各処理区における W_r (r 番目の系列における後代と非共通親との共分散) の V_r (r 番目の親を片親にもつ後代の分散) に対する回帰係数は0.47~0.88といずれも1より小さく, 遺伝子間に交互作用 (エピスタシス) の存在することが示された. 対照区の F_1 における W_r/V_r グラフを Fig. 1 に示す. F_1 と F_2 におけるグラフ上の親品種の相対位置は変動しており, 遺伝子の形質表現が不安定であることがうかがわれるが, いずれの世代においても大粒のミサトゴールデン (品種番号8) は原点に近く, 優性遺伝子を集積していることが示された. $W_r + V_r$ と親の1,000粒重の間にはいずれの処理区においても有意な負の相関があり, 大粒の方向が優性とみられた.

28組合せの片面ダイアレル F_2 (各集団約160個体) における1,000粒重の平均値, 分散および広義の遺伝率を中間親値ならびに両親から推定した誤差分散と共に Table 3 に示す. ($V_{F_2} - V_E$) / V_{F_2} から推定した1,000粒重の広義の遺伝率は組合せによって0.25~0.83 (平均0.68) であった.

F_2 集団における1,000粒重の変異はいずれの組合せにおいても連続的であり, また超越分離が認められた (データ省略).

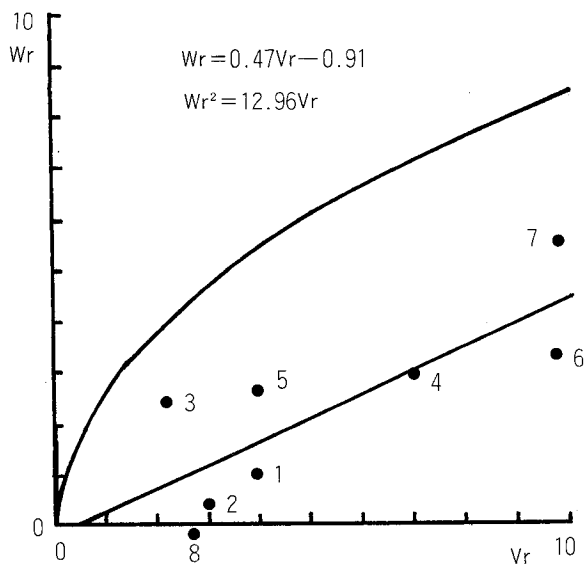


Fig. 1. W_r/V_r graph for the 1,000-grain weight in a 8×8 reciprocal diallel F_1 of two-rowed barley.
For name of parents: cf. Table 1.

Table 3. Midparent value (MP), F_2 mean (F_2), phenotypic variance in F_2 (V_{F_2}), error variance estimated from the parents (V_E) and heritability in a broad sense (h^2_B) for 1,000-grain weight in 28 cross combinations

Cross ¹⁾	MP	F_2	V_{F_2}	V_E	h^2_B
1×2	38.7	41.0	17.97	4.79	0.73
1×3	38.9	39.4	12.90	4.53	0.65
1×4	39.6	40.7	18.79	7.47	0.60
1×5	39.9	40.3	16.20	4.23	0.74
1×6	40.4	40.5	12.89	2.44	0.81
1×7	40.4	42.6	9.13	5.73	0.37
1×8	42.4	46.8	13.59	5.18	0.62
2×3	39.2	38.1	26.02	5.50	0.79
2×4	39.9	38.0	21.05	8.43	0.60
2×5	40.2	37.1	15.24	5.20	0.66
2×6	40.7	40.7	14.65	3.14	0.77
2×7	40.7	41.6	21.97	6.69	0.70
2×8	42.8	45.7	19.91	6.15	0.69
3×4	40.0	40.6	22.50	8.18	0.64
3×5	40.3	37.9	13.89	4.94	0.64
3×6	40.9	39.2	18.30	3.15	0.83
3×7	40.9	44.0	16.14	6.44	0.60
3×8	42.9	44.7	29.94	5.89	0.80
4×5	41.0	41.5	10.50	7.88	0.25
4×6	41.6	39.7	23.81	6.09	0.74
4×7	41.6	41.4	20.30	9.37	0.54
4×8	43.6	45.4	37.29	8.83	0.76
5×6	41.9	40.4	13.77	2.85	0.79
5×7	41.9	43.6	16.47	6.14	0.63
5×8	43.9	42.7	31.89	5.59	0.82
6×7	42.4	40.8	24.19	4.35	0.82
6×8	44.5	45.2	16.09	3.80	0.76
7×8	44.5	47.3	17.22	7.09	0.59

¹⁾: cf. Table 1

F_2 集団平均値は中間親値と密接な相関を示し (Fig. 2), 1,000粒重が主として相加的な遺伝子作用で決定されることが強く示唆された。

F_2 集団の表現型分散は大粒のミサトゴールデンを片親とする7組合せでは平均23.7でそれ以外の21組合せ (平均17.5) よりもやや大きく, ミサトゴールデンの粒大に関する遺伝子型が他の品種とは異なることが示された。

岡山大学資源生物科学研究所大麦系統保存施設が保有する栽培品種における1,000粒重の品種変異は19~62gに及ぶ (Takahashi *et al.* 1983)。粒大は二条品種と六条品種で明らかに異なり, 同質遺伝子系統で比較すると六条型の1,000粒重は二条型の2/3程度であり, 面白いことに主列だけについて比較しても六条型の方が有意に小粒であることがわかっている (高橋ら1975)。また, 皮品種の穀皮歩合は10%前後で (佐藤ら1989), 皮品種は裸品種より

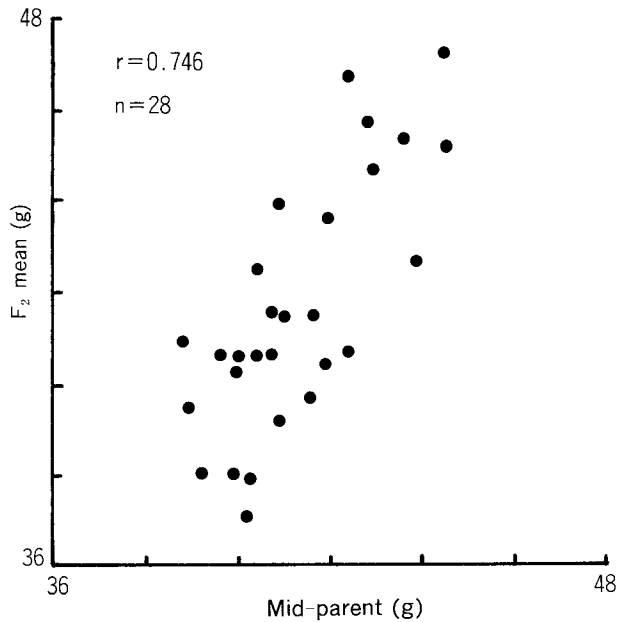


Fig. 2. Relationship between the mid-parent and F_2 population mean of 1,000-grain weight in 28 crosses of two-rowed barley.

も穀皮の分だけ粒重が重い。更に、半矮性の渦遺伝子は多発現的に1,000粒重を10%程度減少させる(高橋ら1961)。従って、オオムギにおいては、条性、皮裸性、並渦性などの主要形質を同じくする品種群内で遺伝解析を行う必要があるが、本研究の材料はいずれも二条、皮並の品種なので、遺伝解析にあたってこれらの形質の影響は考慮しなくても良い。

本研究材料は本来は裂皮粒歩合の遺伝分析のために準備されたもので(呉ら1994, 武田・金谷1995)粒大に関して十分な遺伝変異を含んでいるとは言えないが、本研究の範囲ではオオムギの1,000粒重は主として相加的な量的遺伝子に支配され、大粒の方向が優性で、超優性およびエピスタシスが存在し、母性効果は存在せず、広義の遺伝率は一般に0.5~0.9、狭義の遺伝率は0.3~0.6、などの諸点が明らかにされたといえよう。

摘 要

二条オオムギ8品種間の正逆ダイヤレル F_1 および片面ダイヤレル F_2 を供試して1,000粒重の遺伝分析を行った。1,000粒重は主として相加的な量的遺伝子に支配され、超優性およびエピスタシスが存在し、大粒の方向が優性で、 F_1 ダイヤレルにおける広義の遺伝率は一般に0.5~0.6、狭義の遺伝率は0.3~0.5、母性効果はないことなどが明らかにされた。

F_2 ダイヤレルにおける遺伝率は広義0.9、狭義0.6、28の F_2 集団における広義の遺伝率は0.3~0.8であった。

キーワード：オオムギ、粒大、ダイヤレル分析。

引 用 文 献

- Crook, W.J. and Poehlman, J.M. 1971. Hybrid performance among six-rowed winter barleys (*Hordeum vulgare* L.) varying in kernel size. *Crop Science* 11: 818-821.
- Hayman, B.I. 1954a. The analysis of variance of diallel tables. *Biometrics*. 10: 235-244.
- Hayman, B.I. 1954b. The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics* 39: 789-804.
- Mather, K. and Jinks, J.L. 1982. *Biometrical genetics*. Third ed. 255-291. Chapman and Hall, London.
- Morley-Jones, R. 1965. Analysis of variance of the half diallel table. *Heredity* 28: 117-121.
- Riggs, T.J. and Hayter, A.M. 1975. A study of the inheritance and inter-relationships of some agronomically important characters in spring barley. *Theor. Appl. Genet.* 46: 257-264.
- 佐藤和広・吉良賢二・越智弘明・成田秀雄. 1989. ヒールオオムギにおける穀皮歩合のダイアレル分析. *育種学雑誌* 39: 471-480.
- 高橋隆平・林 二郎・守屋 勇・下山 博. 1961. 過性遺伝子の大麦の生産形質に及ぼす影響 1. 過性遺伝子の多面作用と遺伝的背景. *農学研究* 49: 67-87.
- 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. *育種学雑誌* 25: 334-342.
- Takahashi, R., Yasuda, S., Hayashi, J., Fukuyama, T., Moriya, I. and Konishi, T. 1983. Catalogue of barley germplasm preserved in Okayama University. pp 217.
- 武田和義・金谷良市. 1995. 二条オオムギにおける裂皮粒歩合のダイアレル分析. *育種学雑誌* 45: (印刷中).
- 呉 基日・武田和義・金谷良市. 1994. 二条オオムギのF₂集団における裂皮粒歩合のダイアレル分析. *岡大資生研報* 2: 79-90.
- Yap, T.C. and Harvey, B.L. 1972. Inheritance of yield components and morpho-physiological traits in barley, *Hordeum vulgare* L. *Crop Science* 12: 283-286.