

二条オオムギの F₂ 集団における裂皮粒歩合のダイヤレル分析

呉 基日・武田和義・金谷良市*

Diallel Analysis for the Percentage of Grains with Hull Rupture in F₂ Populations of Two-rowed Barley

Jiri WU, Kazuyoshi TAKEDA and Ryoichi KANATANI

Half diallel F₂ populations crossed among eight two-rowed barley varieties with various percentages of hull ruptured grains were raised to analyze the inheritance of the trait.

The percentage of grains with hull rupture varied from 0 to 87% among the parents. The diallel analysis revealed the following: the trait was predominantly controlled by the additive genes, and the dominance effect of some parents was also significant. However, the epistatic effect of the genes was not significant. The average dominance was 0.97. The heritability value was estimated as 0.57 and 0.91 in a narrow and a broad sense, respectively.

The percentage of grains with hull rupture showed continuous and transgressive segregations in 28 F₂ populations derived from half diallel crosses among eight parents. Heritability of the trait in a broad sense was 0.43~0.80 (0.65 on average) in 28 F₂ populations.

Key words: Barley, Grain quality, Hull rupture, Diallel analysis, Heritability

緒 言

裂皮粒とは内、外穎の間に隙間が生じ、あるいは外穎の一部が裂けて外から穎果が見える状態になった穀粒であり(露崎・武田 1989), その隙間から雨水や露、微生物などが侵入して品質を損ねたり、脱穀する際に穀粒が割れたりする。近年ビールオオムギにこの裂皮粒が発生してビール醸造用原料としての品質を損ねている。

裂皮粒歩合には0~70%程度の大きな品種変異があり(露崎・武田 1989), 裂皮粒を発生し易い品種では穀皮が薄く(浜地・吉田 1990), 内外穎が小さい(浜地ら 1989)。一方、環境要因としては穀皮が小さくなる条件および登熟が良くなる条件で裂皮が多発することから、穎と果実の大きさのアンバランスが裂皮粒発生の第一義的要因であると見られている(露崎・武田 1989, 浜地ら 1989)。ビールオオムギ育種にあたって最も重要視される品質項目は麦芽エキスであり、育種家は麦芽エキスを向上するために穀皮歩合を低下させるが(佐藤ら 1989), 穀皮歩合を過度に低下させると裂皮粒を発生し易くなる危険性があるといえる。

著者らは裂皮粒歩合の遺伝性について、二条オオムギ9品種・系統を用いた正逆ダイアレ交雑分析を行い、裂皮粒歩合は主として相加的な遺伝子に支配され、母性効果は存在せず、裂皮粒歩合が低い方向が不完全優性であることなどを明らかにした(武田・金谷 1991)。さらに二条オオムギ5組合せのF₂集団を展開して、裂皮粒歩合の遺伝的な分離を調査した結果から、裂皮粒歩合はいずれのF₂集団においても連続的な分離を示し、裂皮粒歩合には多数の遺伝子が関与していることを明らかにした(金谷ら 1992)。

本研究においては8×8の片面ダイアレルF₂集団を用いて裂皮粒歩合の遺伝性を解析した。

本研究の一部は財団法人東華教育文化交流財団の援助によった。記して謝意を表する。

材料および方法

前報(武田・金谷 1991)で9×9の正逆ダイアレルF₁分析を行った翌代のF₂集団を供試した。なお、この材料のうち、にらさき二条及びその品種の交雑後代には縞萎縮病が多発したので、これを除き、あまぎ二条、きぬゆたか、ミサトゴールド、はるな二条、ニシノゴールド、さつき二条、新田系22ならびに吉系16の合計8品種・系統(以下、品種と呼ぶ)を材料とし、また、F₁世代において母本効果が存在しないことが明らかにされたので、F₂世代では片面ダイアレルを用いた。

親品種のうち、あまぎ二条、きぬゆたか、ミサトゴールドおよびはるな二条は裂皮粒歩合が低く、ニシノゴールドとさつき二条は裂皮粒歩合が中程度、そして新田系22と吉系16は裂皮粒歩合が高い系統である。

1991年11月に親品種と28のF₂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、F₂集団は約80個体とし、各個体から登熟の良い穂を原則として5本ずつ選んで裂皮粒歩合を調査した。裂皮粒歩合の統計処理にあたっては角度変換値を用いた。

実験結果の解析についてはHayman(1954)のモデルを正逆交雑のない場合に適用したMor-

ley-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 Math-er and Jinks (1982)の方法に従った。

結果および考察

ダイアレル分析に使用した各F₂および各親品種について、裂皮粒歩合の平均値を Table 1 に示した。Table 1 では裂皮粒歩合の高低に従って交配親を並べており、裂皮粒歩合が最も高かったのは吉系16で角度変換値で69.2度(87.4%)であり、最も低かったのはあまぎ二条で1.3度(0.05%)であった。

Table 1. Diallel table for the percentage of grains with hull rupture in F₂ populations and their parents

Variety	1	2	3	4	5	6	7	8	Mean
1 Amagi Nijo	1.3	2.7	8.3	5.6	13.9	12.3	26.0	27.5	12.1
2 Kinuyutaka		1.4	12.4	12.5	16.9	17.8	24.8	31.6	15.0
3 Misato Golden			3.9	14.5	19.6	28.5	32.0	29.7	16.0
4 Haruna Nijo				8.5	28.5	33.5	42.3	31.3	22.1
5 Nisino Gold					19.5	36.8	49.2	48.2	29.1
6 Satsuki Nijo						21.0	39.4	38.9	28.5
7 Nittakei 22							64.3	55.3	41.7
8 Yoshikei 16								69.2	41.5

Note: Percentage was transformed into the degree of angle.

親品種は前述のように裂皮粒歩合が低い4品種、裂皮粒歩合が中程度の2品種と裂皮粒歩合が高い2品種からなっており、低および中程度の6品種間のF₂においては集団平均値が中間親を越えており、さらにいくつかの組合せでは高い親よりも高い値を示したが、裂皮粒歩合の高い新田系22および吉系16が関係する組合せの大部分ではF₂の平均値が中間親よりも低い値を示した。すなわち、前者では裂皮粒歩合の高い方向が優性または超優性とみられる反面、後者では裂皮粒歩合の高い方向が劣性とみられた。

Table 2. ANOVA for the diallel table of the percentage of grains with hull rupture

Item	df	SS	MS	F
Replication	1	6.29	6.29	0.21
a (additivity)	7	18,925.00	2,703.57	91.52**
b (dominance)	28	2,126.12	75.93	2.57**
b ₁	1	104.70	104.70	3.54
b ₂	7	1,262.59	180.34	6.11**
b ₃	20	758.84	37.94	1.28
Error	35	1,033.91	29.54	
Total	71	24,217.45		

** : Significant at the 1% level

Morley-Jones (1965) に基づく片面ダイアレル交雑の分散分析の結果 (Table 2) によれば, a 項 (相加効果) と b 項 (優性効果) が共に有意であり, また, 相加効果は優性効果と比較して大きな分散を示した. このことはダイアレル F_2 集団における裂皮粒歩合の変異は主として相加的な遺伝子によって支配されることを示している.

さらに b 項を構成する三つの要因のうち b_2 (優性偏差の系列間差) が有意であったが, これは裂皮粒歩合が低および中程度の 6 品種間のすべての組合せにおいて裂皮粒歩合の高い方向が優性あるいは超優性であるのに対して, 裂皮粒歩合の高い新田系22および吉系16が関係する組合せの大部分では裂皮粒歩合の高い方向が劣性だったためと考えられる.

V_r (ダイアレル表で片親を共通とした r 番目の系列の分散) と W_r (r 番目の系列の F_2 非共通親との共分散) について, (W_r+V_r) と (W_r-V_r) の変動を調べるための分散分析を行った結果を Table 3 に示す. (W_r-V_r) が有意でないことはエピスタシスが存在しないことを示している. また Fig. 1 において V_r に対する W_r の回帰係数が 1 から有意に異なっていない

Table 3. ANOVA for the array difference of (W_r+V_r) and (W_r-V_r)

	Item	df	MS	F
(W_r+V_r)	Array diff.	7	30,326.8	2.52
	Block diff.	8	12,044.5	
(W_r-V_r)	Array diff.	7	2,014.99	2.44
	Block diff.	8	826.41	

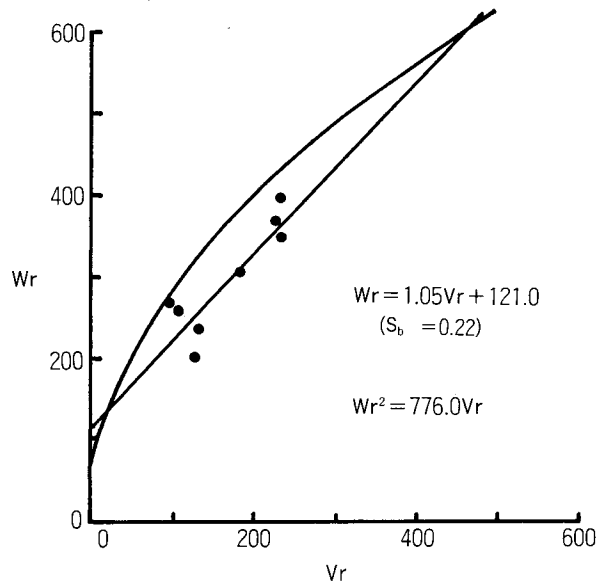


Fig. 1. W_r/V_r graph for the percentage of grains with hull rupture in 8×8 half diallel F_2 populations.

いことからエピスタシスは存在しないとみられる。

回帰が有意であるため優性効果が存在し、回帰直線と W_r の軸の交点が正の値であることから相加効果が優性効果より大きいとみられる。 (W_r+V_r) と各両親の値との相関係数は 0.756 で、5%水準で有意であり、全体としては裂皮粒歩合の低い方向が優性とみられた (Fig. 2)。これは裂皮粒歩合の高い新田系22と吉系16が劣性遺伝子を持っていることを示唆する。

以上の結果から、二条オオムギの裂皮粒歩合はエピスタシスの存在しない単純な相加優性モデルに適合することが明らかにされたので、以下の遺伝成分の推定をおこなった。

Table 4 に W_r , V_r 等の統計量から推定した遺伝成分を示した。2 反復の平均値で見ると

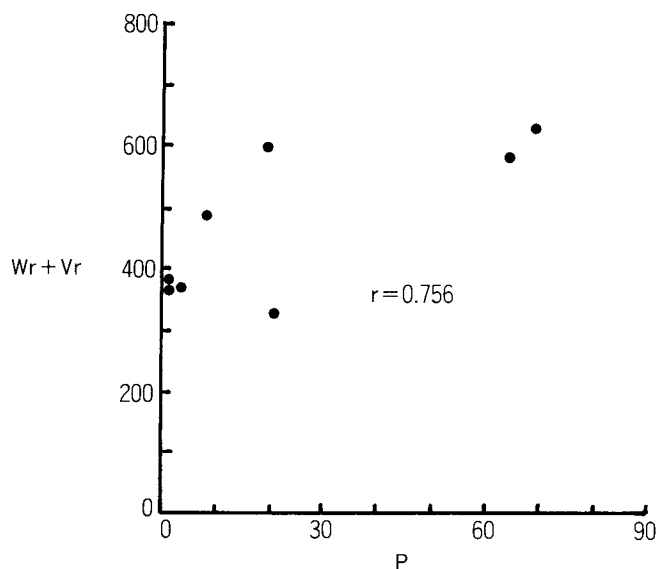


Fig. 2. Relationship between W_r+V_r and parental values (P) of the percentage of grains with hull rupture in 8×8 half diallel F_2 populations.

Table 4. Genetic parameters detected from diallel analysis

Component	Block		Mean
	I	II	
D	770.81	722.04	746.42
H_1	910.31	527.09	718.70
H_2	622.80	293.48	458.14
h_2	263.75	-48.32	107.71
F	640.26	618.14	629.20
E	29.54	29.54	29.54
$\sqrt{H_1/D}$	1.09	0.85	0.97
\bar{uv}	0.17	0.14	0.15
h_a^2	0.53	0.62	0.58
h_b^2	0.93	0.89	0.91

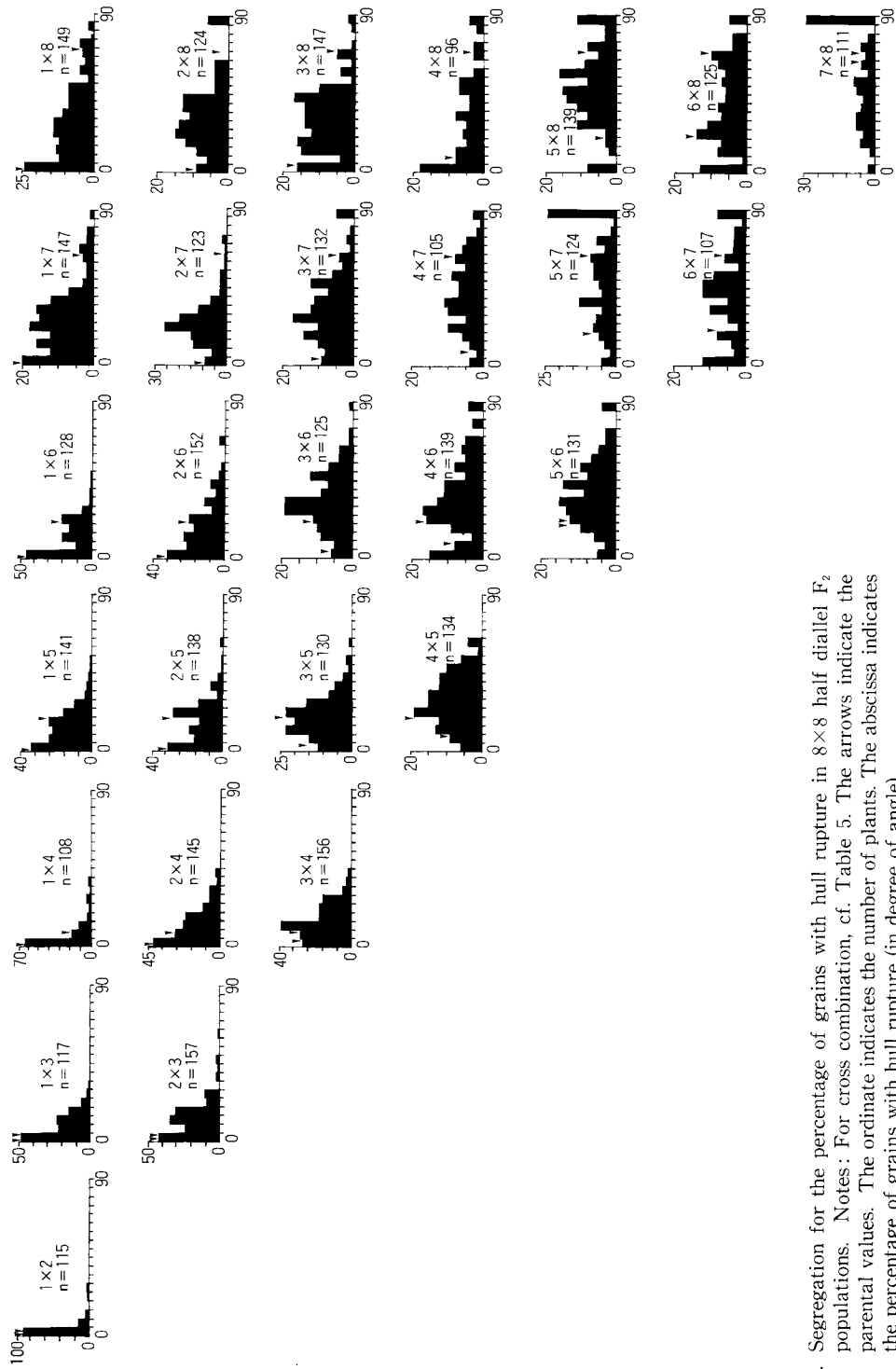


Fig. 3. Segregation for the percentage of grains with hull rupture in 8×8 half diallel F_2 populations. Notes: For cross combination, cf. Table 5. The arrows indicate the parental values. The ordinate indicates the number of plants. The abscissa indicates the percentage of grains with hull rupture (in degree of angle).

D (相加効果) は H_1 , H_2 (優性効果) より大きく, 平均優性度 $=\sqrt{H_1/D}$ は 0.97 と推定され, ほぼ完全優性を示した. また $H_1 \neq 0$ で, $H_1 - H_2$ が正のため, 裂皮粒歩合を高める方向に働く遺伝子の頻度 (u) とその対立遺伝子 (v) の頻度が等しくなく, $H_2/4H_1 = \bar{u}\bar{v} = 0.15$ であった. また, F (優劣性遺伝子の頻度) が正であることから供試親全体では優性遺伝子の頻度が劣性遺伝子の頻度より高いと見られた. 遺伝率は狭義で 0.58, 広義で 0.91 と高い値が示された.

以上のダイアレル F_2 分析は裂皮粒歩合の遺伝性に関する全体的な傾向を知るうえには有用であるが, その分析は両親と F_2 平均値のみに立脚しているので, 次に個々の F_2 集団における裂皮粒歩合の分離に基づいてより詳細な分析を試みる (Fig. 3). なお, ダイアレル F_2 分析においては個体数による重みづけの無い 2 反復の平均値であったのに対して, 以下の F_2 分析では反復による個体数の重みづけを持った平均値を用いているので, 両者の平均値は若干異なっている場合があることを断っておく.

裂皮粒歩合が極く低いあまぎ二条, きぬゆたか, ミサトゴールデンおよびはるな二条の相互間の F_2 集団は裂皮粒歩合の低い方向に強く偏っており, 同時に裂皮粒歩合の高い方向へ

Table 5. Midparental value (MP), F_2 mean (F_2), phenotypic variance in F_2 (V_{F_2}), error variance estimated from parents (V_E) and heritability in a broad sense (h^2_B) for the percentage of grains with hull rupture

Cross ¹⁾	MP	F_2	V_{F_2}	V_E	h^2_B
1 × 2	1.4	2.7	26.85	10.51	0.61
1 × 3	2.6	8.3	59.05	21.81	0.63
1 × 4	4.9	5.6	74.17	36.77	0.50
1 × 5	10.4	13.9	125.13	54.74	0.56
1 × 6	11.4	12.3	117.92	66.83	0.43
1 × 7	32.8	26.0	369.77	108.55	0.71
1 × 8	35.3	27.5	457.44	146.07	0.68
2 × 3	2.7	12.4	113.64	22.57	0.80
2 × 4	5.0	12.5	114.71	37.41	0.67
2 × 5	10.5	16.9	175.39	55.37	0.68
2 × 6	11.2	17.8	230.41	67.45	0.71
2 × 7	32.9	24.8	215.30	109.19	0.49
2 × 8	35.3	31.6	411.27	146.66	0.64
3 × 4	6.2	14.5	96.61	48.71	0.50
3 × 5	11.7	19.6	139.39	66.67	0.52
3 × 6	12.5	28.5	280.58	78.77	0.72
3 × 7	34.1	32.0	433.66	120.49	0.72
3 × 8	36.6	29.7	369.29	158.00	0.57
4 × 5	14.0	28.5	220.80	81.64	0.63
4 × 6	14.8	33.5	467.28	93.73	0.80
4 × 7	36.4	42.3	455.67	135.45	0.70
4 × 8	38.9	31.3	653.29	172.92	0.74
5 × 6	20.3	36.8	372.74	111.70	0.70
5 × 7	41.9	49.2	720.17	153.41	0.79
5 × 8	44.4	48.2	509.73	190.89	0.63
6 × 7	42.7	39.4	629.83	165.51	0.74
6 × 8	45.1	38.9	587.53	202.98	0.65
7 × 8	66.8	55.3	716.31	244.70	0.66

1): cf. Table 1

の組換え、集積によって裂皮粒歩合のかなり高い個体が出現することを示している。の超越分離も顕著であった。これは裂皮粒歩合の低い親品種間の交雑後代においても遺伝子の組換え、集積によって裂皮粒歩合のかなり高い個体が出現することを示している。

裂皮粒歩合が中程度のニシノゴールド (19.5度) とさつき二条 (21.9度) の F_2 は平均36.8度で0~90度に及ぶほぼ正規的な分離を示した。これは両品種の裂皮粒歩合が良く似ているにもかかわらず、その遺伝子構成は明らかに異なっており、 F_2 世代でそれらの複数の遺伝子が組換えられたことを示している。一方、この2品種と裂皮粒歩合の低い前記の4品種の間の F_2 集団の平均値ならびに偏りの程度は両親品種の裂皮粒歩合に応じて変化しており、これは裂皮粒歩合が両親の遺伝子の相加的な作用によって変化することを示している。

裂皮粒歩合が高い新田系22 (64.3度) と吉系16 (69.5度) の F_2 も0~90度に及ぶ顕著な超越分離を示し、両親の遺伝子構成が明らかに異なることを示している。一方、これらの2品種と裂皮粒歩合が低および中程度の他の6品種の間の F_2 集団の平均値、ならびに偏りの程度は親品種の裂皮粒歩合に応じて変化しており、前述と同様に、これらの交配組合せにおいても裂皮粒歩合は両親の遺伝子の相加的な作用によって変化しているとみられる。

このように、いずれの組合せにおいても複数の遺伝子の組換え、集積によるとみられる超越分離が認められることは、裂皮粒歩合が登熟程度、穀皮の厚さ、穀皮の大きさと子実の大きさのバランスなどの複雑な要因が関与する複合形質であることを強く示唆している。

次に F_2 集団における裂皮粒歩合の表現型分散と遺伝分散の割合から広義の遺伝率を推定してみる (Table 5)。

通常、誤差分散は親品種 (系統) の個体間分散から推定するが、その際には誤差の大小は遺伝子型と独立 (無関係) であることを前提としている。ここで取り扱う裂皮粒歩合は二項

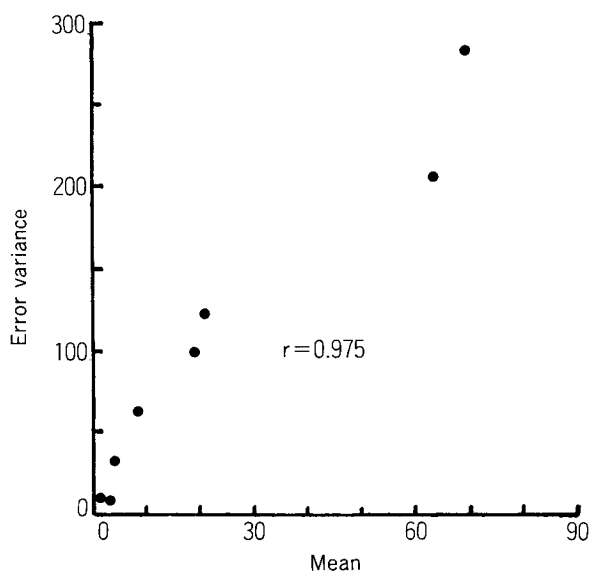


Fig. 4. Relationship between the mean and the error variance for the percentage of grains with hull rupture in eight parental varieties.

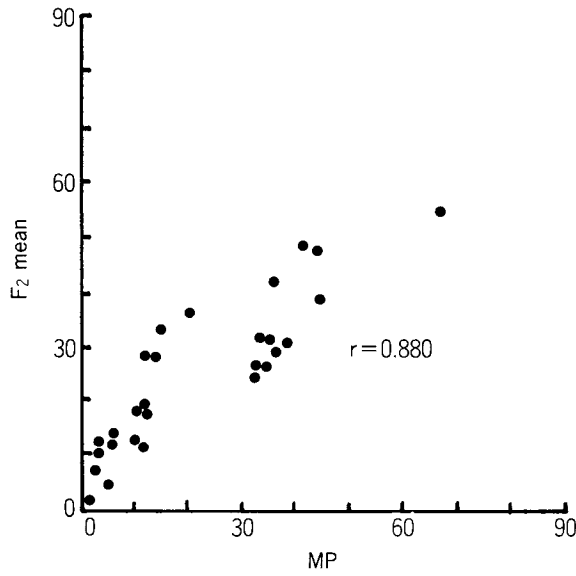


Fig. 5. Relationship between the mid-parental value (MP) and F₂ mean for the percentage of grains with hull rupture in 8×8 half diallel F₂ populations.

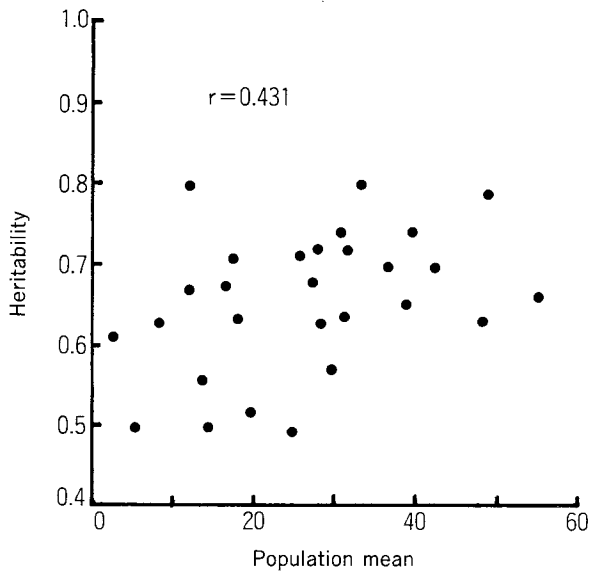


Fig. 6. Heritability in a broad sense in relation to F₂ population mean for the percentage of grains with hull rupture in 8×8 half diallel F₂ populations.

分布に従う変量なので、ベルヌイの定理によって $s = \sqrt{pq/k}$ (s : 標準偏差, p : 裂皮粒の割合, q : 非裂皮粒の割合, k : 調査粒数) となる。従って $p = q = 0.5$ (50%) で変動が最大になり、誤差の大小は裂皮粒歩合 (百分率) によって変化するが、Bliss (1938) に従って角度

変換すれば裂皮粒歩合の大小とその分散は無関係になると期待される。

しかし、実際に親品種の裂皮粒歩合に対して誤差分散（個体間変異）をプロットして見ると Fig. 4 に示すように、裂皮粒歩合が高いほど誤差変異が大きく、誤差の大小は裂皮粒歩合の高低と関連していた。一方、 F_2 の集団平均値と中間親 (MP) の相関は $r=0.88$ と密接なので (Fig. 5), それぞれの F_2 集団の表現型分散に対応する誤差分散は両親の誤差分散によって代表できると仮定して $V_E = (V_{P1} + V_{P2}) / 2$ によって誤差分散を推定し、 $h^2 = (V_{F2} - V_E) / V_{F2}$ によって F_2 の広義の遺伝率を算出し、これを F_2 平均値に対してプロットしてみると Fig. 6 に示されるように、両者の相関は $r=0.43$ と 5% 水準で有意ではあるが、あまり高くはなく、この場合、広義の遺伝率は F_2 集団の平均値とは密接な関係にはないといえる。広義の遺伝率の平均値はほぼ 0.65 と推定された。

現在、裂皮粒歩合に対する選抜実験を行って狭義の遺伝率を解析中であるが、前述のように、ダイアレル分析の結果からは 0.58 と量的形質としてはかなり高い値が得られているので、本形質は多数の要因が関与する複合形質と見られるものの裂皮粒歩合の低い遺伝子型を選抜するのはそれほど困難ではないと考えられる。

摘 要

二条オオムギにおける裂皮粒歩合の遺伝性を解析するために、裂皮粒歩合が大きく異なる 8 品種・系統の間で総当たりの交雑を行い、逆交雑を除く 28 組合せの F_2 集団とその親を供試して、裂皮粒歩合の遺伝性を調べた。

片面ダイアレル分析の結果、裂皮粒歩合の遺伝性にはエピスタシスが認められず、単純な相加優性モデルが適合した。全体として裂皮粒歩合の低い方が部分優性と見られ、その平均優性度は 0.97 と推定された。裂皮粒歩合の遺伝率は狭義で 0.58、広義で 0.91 と推定された。

28 組合せの F_2 集団の裂皮粒歩合はいずれの組合せにおいても連続的な分離を示し、また、超越分離が認められた。 F_2 集団の平均値と両親品種の平均値の相関は高く、雑種集団における裂皮粒歩合は遺伝子の相加的な作用によって支配されていることが示唆された。

28 組合せの F_2 集団における裂皮粒歩合の表現型分散と遺伝分散の割合から推定した広義の遺伝率は 0.43~0.80 (平均 0.65) であった。

キーワード：オオムギ，穀粒品質，裂皮粒，ダイアレル分析，遺伝率

引 用 文 献

- Bliss, C.I. 1938. The transformation of percentage for use in the analysis of variance. *Ohio J. Sci.* 38: 9-12.
- 浜地勇次・古庄雅彦・吉田智彦. 1989. ビールオオムギの側面裂皮粒の発生に及ぼす環境条件の影響. *日作紀* 58: 507-512.
- 浜地勇次・吉田智彦. 1990. ビールオオムギにおける穀皮の厚さの品種間差異. *日作紀* 59: 733-736.
- Hayman, B.I. 1954. The analysis of variance of diallel tables. *Biometrics* 10: 235-244.
- 金谷良市・呉 基日・武田和義. 1992. ビール用二条オオムギの F_2 集団における裂皮粒歩合の遺伝的分離.

- 育雑42 (別1) : 532-533.
- Mather, K. and Jinks, J.L. 1982. *Biometrical Genetis*. Third ed. 255-291. Chapman and Hall, London.
- Morley-Jones, R. 1965. Analysis of variance of the half diallel table. *Heredity* 28 : 117-121.
- 佐藤和広・吉良賢二・越智弘明・成田秀雄. 1989. ビールオオムギにおける穀皮歩合のダイアレル分析. 育雑 39 : 471-480.
- 武田和義・金谷良市. 1991. ビール用二条オオムギにおける裂皮粒歩合の二面交雑分析. 育雑41(別1) : 264-265.
- 露崎 浩・武田和義. 1989. オオムギにおける裂皮, 凸腹粒の品種変異と発生機構. 育雑39(別1) : 386-387.