

総合論文

オクラホマ州の硬質冬小麦の育種における 遺伝子型と環境の交互作用と遺伝子型の 環境反応性の指標化について

田原 誠

(生物機能・遺伝資源開発学講座)

Genotype by Environment Interactions and Parameters
for Genotype Responses to Environments
in Wheat Breeding Program of Oklahoma

Makoto Tahara

(Department of Biological Function and Genetic Resources Science)

The Wheat breeding program at Oklahoma State University(OSU) is introduced with reference to genotype by environment interactions and linear regression analyses. Oklahoma is the second largest producer of hard red winter wheat in the US. The



CORE

[Metadata, citation and similar papers at core.ac.uk](https://core.ac.uk/)

Provided by Okayama University Scientific Achievement Repository

OSU and wheat geneticists of the US Department of Agriculture. The main-stream breeding procedures are F2 or F3 progeny methods, which are modifications of pedigree and bulk breeding methods. The procedures for source population development, selection practice and field trials are discussed. The major objective of the project is to develop wheat varieties with superior yield and yield stability. Drought stress is a serious constraint to wheat crop and frequently causes substantial yield reduction in Oklahoma. Other major obstacles to wheat production are disease and insect damage which include leaf rust, mosaic diseases, septoria and green bug. Research and breeding activities to overcome these obstacles are briefly reviewed.

Genotype by environment interactions are commonly found and cause serious problems in identifying superior genotype over a wide range of environments in the wheat breeding program. Linear regression analyses and other yield stability parameters are proposed to characterize genotype responses to varying environments. The grain yield data from cultivar trials during 1971-1982 were analyzed by an analysis of variance method and linear regression method. The analysis of variance indicated substantial genotype by environment interactions. The linear regression analyses could adequately explain much of the interaction and provided parameters to compare yield responses of genotypes over environments. Other stability parameters were also estimated and their relationships were discussed. The linear regression analyses revealed that

Received October 4, 1995

selection toward higher average yield over environments favored genotypes adapted for high yielding environments.

Key words : wheat, breeding, genotype by environment interaction, linear regression analysis, stability parameter

はじめに

著者は、1981・1982年と1985～1988年の二度にわたり、米国オクラホマ州立大学の大学院に留学し、硬質冬小麦 (Hard Red Winter Wheat) の育種プロジェクトの下、修士 (Master of Science) と博士号 (Ph. D. in Crop Science) を取得した。本稿では、同州の硬質冬小麦育種プロジェクトについて触れるとともに、量的形質の選抜に際して最大の課題の一つである遺伝子型と環境の交互作用と、その交互作用をそれぞれの遺伝子型の環境との反応性によって説明しようとする方法 (直線回帰分析) を用いて解析した例を紹介する。

オクラホマ州の硬質冬小麦育種プロジェクト

1. 硬質冬小麦の生産と品種

オクラホマ州は、米国の中南部に位置する。気候は、草原気候で、硬質冬小麦生産地帯の南部にあたり、その生産では、北隣するカンサス州に次いで全米第二位 [212万ヘクタール (95年収穫面積=日本の水稲作付面積に相当)、390万トン (94年収穫量)] の地位を占める。コムギは、牧草としても広く利用されるので、州にとって最も重要な作物である。

硬質冬小麦地帯での小麦生産は、1874年にロシアから“Turkey”という品種が導入されて本格化した。以降、この地域でのコムギ品種の改良は、この Turkey を基本に、その収量性、耐病性、小麦粉品質や耐倒伏性などの改善によって進められた。1960年代の後半になって、日本のコムギ農林10号、16号の半矮性遺伝子を導入した品種が開発された (硬質冬小麦最初の半矮性品種は、“Sturdy”=頑丈と命名された。)。1970年以降登録された品種の多くは、半矮性型であり、収量性も大きく改善された。これは、窒素肥料に対する反応性、耐倒伏性、病害抵抗性などについて、遺伝的な改良が進んだためとされる。オクラホマ州のコムギ単収を例にとると、1955年頃までは、13 bushel/acre (以下 bu/a と略、870kg/ha) 程度

であったものが、1950年代の終わりには、20 bu/a (1340 kg/ha) 台に、さらに、1980年代には、30 bu/a (2000 kg/ha) 水準に達している。試算によれば、この収量水準増加の50%以上は、コムギ品種の遺伝的な改良に起因するとされている¹⁾。

2. オクラホマ州における硬質冬小麦の育種プロジェクト

コムギの育種は、州立大学の農学部が中心となって、進められている。

1) 育種組織

育種プロジェクトの中核を担うのは、農学科のコムギ育種遺伝担当の教官2名と4～5名の技官 (テクニシャン) であり、コムギ育種専攻の大学院生も、育種関係の研究に加えて、実際の育種作業 (交配、出穂・立毛調査、選抜、収穫、データ解析など) を行う。耐病性、耐虫性の検定、小麦粉品質の検定、野生種からの有用遺伝子導入など、特殊な技術や機器を要する作業は、大学内の関連分野 (植物病理学、昆虫学、生化学) や併設する米国農務省の地域農業試験場 (USDA-ARS: US Department of Agriculture-Area Research Station) に依頼する。大学付属の農業試験場は、大学の本場 (Stillwater) のほか、州内各地に16カ所あるが、これらのうち、本場を含め州西部のコムギ栽培地帯の数カ所 (Fig. 1) で、育成途中の系統の比較試験などが行われる。また、本場では、交配と初期世代の育成なども行われる。植え付け後の栽培管理は、試験場の技官 (農家の圃場試験では、農家) に依頼するが、播種計画、種子の準備、植え付け、出穂・立毛調査、選抜、収穫、収穫物の調査などの作業は、前述の育種スタッフが担当する。

2) 育種方法

主流となる育種方法は、集団選抜と系統選抜の折衷法であり、おおよそ、以下の様に進められる (Fig. 2)。

交配は、既存品種、有望育成系統及び有用形質を持つ外来系統の間で行われる。単交配のほか、優良

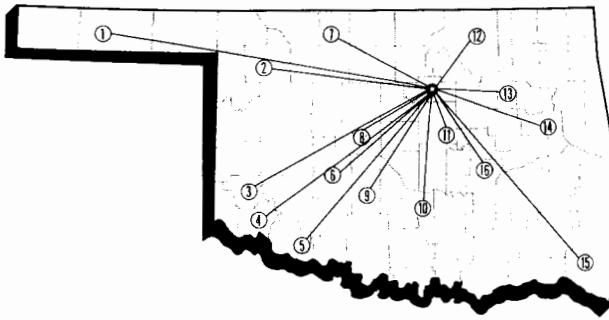


Fig. 1 Oklahoma Agricultural Experiment Station
Oklahoma State University campus and its main agricultural experiment station are located in Stillwater (star mark). Performance trials for wheat breeding have been conducted in five experiment station: Stillwater, Goodwell (①), Woodward (②), Altus (④) and Lahoma (⑦).

形質を集積するために戻し交配，三系交配，複交配も多く行われる。外来系統との交配は，主に交配母本の育成を目的としている。交配数は，毎年約40交配区で約1000組み合わせである。

F1 世代は，交配組み合わせごとに両親を外側の条として2条植え（計4条）する。草姿，草丈，出穂期，赤銹病抵抗性などの観察を参考に，交配の目的や両親系統の類縁関係などを考慮して，F2 集団の育成方法を仕分けする。F1 の約15%は，F1 集団ごとにバルクにして集団栽培（F2 バルク）する。約25%はF1 集団ごとにバルクにして，州のコムギ栽培の中心地にある試験場（Lahoma）で，3反復の収量試験（F2 集団生産能力検定試験，F2 Preliminary Yield Nursery）に供する。残りのF1 は，各集団から100穂を選抜する。

F2 バルク集団は，圃場観察をもとに集団を選定し，選定した各集団から100穂を選抜する。F2 生産能力検定試験集団では，対照品種と収量性を比較して集団を選び，F2 集団の単位で集団栽培（F3 バルク）する。このように交配からまもない分離集団において収量性を調査し選抜するのは，この世代の収量性が，その集団の交配組み合わせによる潜在的な生産能力を反映するとの考えによるものである。F3 バルク集団は，F2 バルク集団同様，圃場観察をもとに集団を選定し，選定した各集団から100穂を選抜する。

以上のようにして，F1 からF3 のバルク集団において選ばれた穂は，穂ごとに条植えし（Head row），

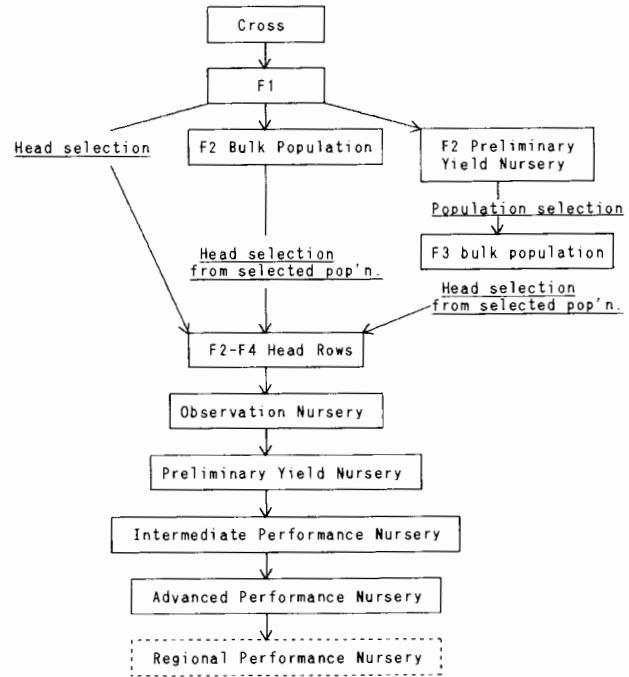


Fig. 2 Mainstream wheat breeding at Oklahoma State University.

各条を単位として，熟期，稈長，耐病性，耐倒伏性，穂のサイズなどを立毛観察して選抜する。毎年30000から40000の穂別系統を作り，そこから約5%を選抜する。

選抜された穂別系統は，本場と Lahoma の2カ所で栽培（4条×3m区画）する（Observation Nursery）。圃場観察に基づき収穫する系統を選び，収穫後は，収量，小麦の品質などからさらに選抜を加える。約2000の系統から約10%の系統を選び生産力予備試験に供する。

生産力予備試験（Preliminary Yield Nursery）は，本場，Lahoma 及び州南西部の試験場（Altus）の3カ所において，4条×3mの試験区画で3反復して行う。供試系統数は，毎年200~300であり，系統は毎年更新する。選抜は，熟期，草姿，耐病性，収量，容積重，小麦粉品質（タンパク質含量，ミクソグラム，セディメンテーション他）などを考慮して行い，約50系統が次の適応性中間試験に回される。

適応性中間試験（Intermediate Performance Nursery）は，州内6~8カ所の試験場と農家の圃場で行われる。試験区画は同じだが，反復数は4で，供試系統数は毎年50である。選抜は，生産力予備試験と同様に行われる。小麦粉の品質に関しては，製粉・製パン適性も加味される。この試験で選抜され

た数系統が、最終の適応性試験 (Advanced Performance Nursery) に供される。この試験の進め方は、適応性中間試験とはほぼ同じ (供試系統数は25) であるが、有望系統は2作季以上の期間試される。品種候補系統は、さらに、硬質冬小麦生産地帯の南部諸州 (ネブラスカ、カンサス、コロラド、オクラホマ、テキサスなど) が共同で実施する地域試験 (Southern Regional Performance Nursery) において、地域適応性が試される。以上の試験の結果、最終的に選抜された系統は、品種名が付けられ品種登録を行ったあと、検査済み種子 (Certified Seeds) が生産・販売され普及に移る。

3) コムギ育種の課題

州のコムギ育種プロジェクトが第一の目標とするのは、子実収量性の増大とその安定性である。このため、州の栽培環境や栽培管理方法に適したコムギの理想型 (イデオタイプ) を想定して、その型を目標とする草型などの遺伝的改良が進められている²⁾。特に、収量構成要素についての選抜と収量性の改善については、多くの研究が行われ、その結果、利用している育種材料の範囲では、千粒重と一穂粒数 (すなわち穂重) の選抜 (増加) が、収量性の改善に最も寄与することが示されている^{3,4)}。

大恐慌時代のような「干ばつの砂あらし (Dust bowl)」は、最近では見られないものの、干ばつは、依然、同州におけるコムギの最大の減収要因である。また、降水量の年間変動も大きく、コムギの単収を不安定化する最大の要因となっている。さらに、200万haにも及ぶコムギ作付地全体を育種の対象としていることから、作付地の土壌条件、栽培慣行、降水量などは、地域間で大きく異なる。このように、作季間の気象変動が激しく、また、多様な栽培環境の下でコムギが栽培されているので、広域に適応し、かつ収量安定性の高い品種の開発が望まれている。

干ばつは最大の減収要因であるが、通常年でも、灌漑施設の有無によって、収量に大きな格差がみられることから、灌漑を受けないコムギは、水分ストレスに曝されているものと考えられる。このため、遺伝的な耐干性の改良は極めて重要である。しかし、耐干性は極めて複雑な形質であるので、その選抜は、従来、乾燥地や干ばつに見舞われた年の試験結果などから、演繹的に行うほか、成熟期の高温乾燥気象条件による被害を逃れるための早熟性に着目して進

められていた^{1,5)}。近年、コムギの成育期や成熟期の干害抵抗性を、植物の水分生理の観点から理解しようとする研究が積極的に進められており、多数の標本を扱う育種の作業にも適し、耐干性の遺伝的改善につながると思われる水分生理の諸形質が提案されている⁶⁻⁸⁾。

病害としては、赤銹病, Streak mosaic, Soil-borne mosaic, Septoria, Leaf blotch などが挙げられる。赤銹病や Soil-borne mosaic などに対しては、抵抗性品種が開発されている。

虫害としては、アブラムシ類が最大の課題である。ライムギや近縁種 (*Triticum tauschii*) には抵抗性遺伝子があり、これらからコムギへ抵抗性遺伝子の導入が行われている。アブラムシには生態型 (Biotype) があり、新たな生態型の分化が問題となっている。

遺伝子型と環境の交互作用と遺伝子型の環境反応性の指標化

1. 交互作用と選抜

子実収量、熟期、草丈、茎数、成分含量などの形質は、個々には作用の小さい遺伝子が多数関与している。これらの形質は、遺伝的な要因と環境の要因の影響を受けて表現型が決まり、表現型は、連続的な数量として観察されるので、量的形質と呼ばれる。一般に、ある遺伝子型の量的形質は、異なった環境では異なった反応を示すが、このような環境間での反応の違いは、別の遺伝子型では異なる場合がしばしばみられる。すなわち、量的形質の変異は、遺伝子型と環境を組み合わせたもの (遺伝子型と環境の交互作用) にも依存する。表現型に見られる量的な変異は、分散分析を利用して、それぞれ、遺伝的な要因、環境要因、遺伝子型と環境の交互作用による要因に分割して分析することができる。

遺伝子型と環境の交互作用 (以下、「交互作用」と呼ぶ) は、量的形質の遺伝的な改良において、重要な障害となる。まず、遺伝的改良のための選抜は、遺伝変異を捉えることにあるので、遺伝要因による分散が大きい程、選抜効率が上がるが、交互作用の存在は、この遺伝要因による分散を減少させることとなる。また、交互作用は、環境間での反応性の違いが遺伝子型によって異なることを示すので、選抜の指標とする遺伝子型の序列も環境によって異なる場合が生じる。

重要な農業形質の多くは量的形質であり、交互作用によって生じる選抜の困難性を克服するために、様々な対応策が取られている。

交互作用の大きさは、環境要因の変動幅に依存するので、その変動幅を抑えることは、有効な対応策となる。環境要因は、栽培地域固有の土壌条件、栽培慣行などの予測可能な要因と、気象変動などの予測不可能なものに大別できる。栽培地域による変異が大きい場合には、①栽培地域を変異の要因となる条件で階層化し、個々の階層内での変動幅を抑える、②階層化した地域のそれぞれに適した品種を選抜することが有効である⁹⁾。我が国の育種において、全国をいくつかの生態地区に区分して育種体制を作り、イネ、ムギ類などの主要作物については、都道府県の単位で品種比較試験を行い、奨励すべき品種を決定するのは、この考えに沿うものである。しかしながら、予測不可能な気象条件などの年間変動が大きい地域では、階層化した地域内でも遺伝子型と気象の年間変動による交互作用が大きく残ることとなる⁹⁾。

2. 交互作用の分析

分散分析は、遺伝子型の比較や交互作用の検出に極めて有効な手段であるが、この分析においては、個々の遺伝子型が異なる環境にどのように反応するかを特徴づけることはできない。異なる環境に対する反応性の特徴づけとは、個々の遺伝子型の環境に対する適応性の型や生産の安定性などを示すことともなるが、このように、環境に対する反応性を指標化するために、分散分析と直線回帰を組み合わせた分析方法が提唱されている¹⁰⁻¹²⁾。まず、複数の遺伝子型が、複数の環境条件(場所、年(作季)など)で栽培された場合、各環境下での全遺伝子型の平均値は、それぞれの環境条件を代表する指標となる。そこで、遺伝子型ごとに、各環境での値を従属変数、各環境の平均値を独立変数として直線回帰を求め、回帰係数の全遺伝子型についての平均値は1(各環境の全遺伝子型の平均値は、各環境の平均値であるため。)であるので、回帰係数の大きさ(1との差)によって、それぞれの遺伝子型の環境に対する反応性を特徴づけることができる。回帰係数が1よりも大きい遺伝子型は、好適環境条件によく反応し、1よりも小さい遺伝子型は、他の遺伝子型との相対的な環境反応性が、不良環境においてのみ優れているといえる。また、回帰の残差分散は、回帰直線で外

挿される各環境での期待値と実際の値との解離の程度を示すので、各遺伝子型の環境に対する反応の不規則性を表すこととなる。さらに、この分析法を適用した場合、分散分析における交互作用の平方和は、回帰によるものと回帰の残差によるものに直交分割できるので(後述)、回帰のあてはめが、交互作用をどの程度説明できるかを分散分析を使って検証できる。

直線回帰による交互作用の分析方法は、最初に、Finlay and Wilkinson¹⁰⁾によって提案され、Eberhart and Russell¹¹⁾とPerkins and Jinks¹²⁾が詳細な数学モデルを示した。また、回帰分析に関するパラメーターなどを使い、遺伝子型の様々な環境に対する適応性・安定性を表す指標が提案されている。これらの指標としては、まず、Finlay and Wilkinson¹⁰⁾は、回帰係数が1であるものが、環境適応性が広いとした。これに対して、Eberhart and Russell¹¹⁾は、回帰係数が1という条件に加えて、回帰残差が0であることが必要とした。Breese¹³⁾は、回帰残差が0であるものが、また、Pinthus¹⁴⁾は、回帰直線の決定係数が0であるものが安定性が高いとした。Wricke¹⁵⁾は、環境との交互作用の小さい、いいかえれば、交互作用分散に対する寄与度の低い遺伝子型が安定であるとした。

3. 直線回帰による交互作用の分析の数学モデル

1) 分散分析

t 種類の遺伝子型を s 種類の異なる環境条件で r 回反復して試験した場合、 i 番目の遺伝子型が j 番目の環境条件の k 番目の反復で示すある形質の観測値を Y_{ijk} ($i=1, 2, 3, \dots, t; j=1, 2, 3, \dots, s; k=1, 2, 3, \dots, r$)とすると、分散分析のモデルは次の様になる。

$$Y_{ijk} = \mu + g_i + e_j + (ge)_{ij} + r_{jk} + \epsilon_{ijk}$$

(μ : 一般平均, g_i : i 遺伝子型の遺伝的効果, e_j : j 環境の効果, $(ge)_{ij}$: i 遺伝子型と j 環境の交互作用の効果, r_{jk} : j 環境での k 反復の効果, ϵ_{ijk} : 誤差)

2) 直線回帰による交互作用の分析

直線回帰による交互作用の分析では、各環境での遺伝子型の観測値(反復について平均したもの)を従属変数として、また、各環境の平均値を独立変数として回帰分析するので、そのモデルは、

$$\bar{Y}_{ij} = \mu + g_i + (1 + b_i)e_j + \delta_{ij}$$

((1 + b_i) : 回帰係数, δ_{ij} : 回帰残差) となる (Perkins and Jinks¹²⁾ によるモデル). これを分散分析のモデルと組み合わせると,

$$Y_{ijk} = \mu + g_i + (1 + b_i)e_j + \delta_{ij} + r_{jk} + \epsilon_{ijk}$$

$$Y_{ijk} = \mu + g_i + e_j + b_i e_j + \delta_{ij} + r_{jk} + \epsilon_{ijk}$$

となり, 交互作用の項 (ge)_{ij} が, 直線回帰係数による分散 b_ie_j (回帰のあてはめによって説明される効果, Heterogeneity of Regressions) と回帰の残差 δ_{ij} (Deviation) に分割されるのが分かる. このモデルの分散分析では, 直線回帰係数による分散と回帰の残差が直交分割されているので, 分散分析のどの要因の分散値とも F テストによって比較できる (Table 1).

前述の適応性・安定性を表す指標は, 以上の標記法を使えば次のように表せる.

① Finlay and Wilkinson

回帰係数 (1 + b_i) が 1 即ち, b_i = 0

② Eberhart and Russell

回帰係数 (1 + b_i) が 1 即ち, b_i = 0

回帰残差 (D_i) が 0 $D_i = \sum_{ijk} \delta_{ij}^2 = 0$

③ Breese

回帰残差 (D_i) が 0 $D_i = \sum_{ijk} \delta_{ij}^2 = 0$

④ Pinthus

決定係数 (r_i) が 1

$$r_i^2 = \beta_i^2 \sum e_j^2 (\bar{Y}_{i..} - \bar{Y}_{...}) / \sum (\bar{Y}_{i..} - \bar{Y}_{...})^2 = 1$$

⑤ Wricke

交互作用分散に対する寄与度 (W_i) が 0

$$W_i = (\beta_i - 1)^2 \sum e_j^2 + \sum \delta_{ij}^2 = 0$$

ところで, (β_i - 1)²∑e_j²は, 一般に小さく, また, 決定係数は, 1 - r_i² = ∑δ_{ij}² / ∑(Y_{i..} - Y_{...})² と表せるので, D_i と r_i² と W_i の間には高い相関が想定される.

各遺伝子型の全環境での平均値と回帰係数の間に強い相関が存在すると, 回帰直線は特定の狭い領域

で交わることとなる. この回帰直線の一点集中 (Convergence) の平均平方和 S は, 回帰のあてはめによって説明される効果 (Heterogeneity of Regressions) の平均平方和の一部として,

$$S = r^2 H^2$$

(r : 各遺伝子型の全環境での平均値と回帰係数との相関係数, H² : 直線回帰係数による分散) で求められる^{16,17)}. また, 回帰直線の集中する点は, 次により推定できる.

$$y_0 = \mu - 1/\alpha$$

$$(\mu : \text{一般平均}, \alpha = \sum \beta_i (\bar{Y}_{i..} - \bar{Y}_{...}) / \sum (\bar{Y}_{i..} - \bar{Y}_{...})^2)$$

4. 直線回帰によるコムギ子実収量についての交互作用の分析

1) 方法

コムギの子実収量について, オクラホマ州のコムギ育種プロジェクトの系統比較試験における交互作用を検証するとともに, 直線回帰による交互作用分析の実用性を検定することとし, 1971年から1982年の間の品種比較試験のデータを用いて分析を行った¹⁸⁾. なお, 品種比較試験とは, 州内で種子を販売する前に受けなければならない栽培試験で, 我が国の奨励品種決定試験に相当する. この試験では, 伝統的な品種や州内で広く栽培されている品種を対照に, 主に, 民間育成の品種が供試される. 試験方法は, 前述のコムギ育種プロジェクトの適応性試験 (Advanced Performance Nurseryなど) と同様である.

試験場所は, 大学付属の農業試験場 5 カ所 (Fig. 1) を中心に, 農家の圃場を含めて, 毎年 6 ~ 7 カ所であったが, 年によっては, 干ばつや過度の倒伏のために収穫されなかった場所もあった. 12カ年のデータは, 3カ年ごとに 4つの期間に分けて分析した. この品種比較試験での供試品種は, 毎年その一

Table 1 The analysis of variance table for a combined model by Perkins & Jinks.

Source of Variance	Sum of Squares	d. f.
Total	$\sum_{ijk} (Y_{ijk} - \bar{Y}_{...})^2$	t s r - 1
Genotype (G)	$\sum_{ijk} (\bar{Y}_{i..} - \bar{Y}_{...})^2$	t - 1
Environments (E)	$\sum_{ijk} (\bar{Y}_{.j.} - \bar{Y}_{...})^2$	s - 1
G × E	$\sum_{ijk} (\bar{Y}_{ij.} - \bar{Y}_{i..} - \bar{Y}_{.j.} + \bar{Y}_{...})^2$	(t - 1)(s - 1)
Heterogeneity of Regressions	$\sum_{ik} (b_i^2 \sum_j e_j^2)$	t - 1
Remainder (Deviations)	$\sum_{ijk} \delta_{ij}^2$	(t - 1)(s - 2)
Pooled error	$\sum_{ijk} (Y_{ijk} - \bar{Y}_{ij.})^2 - \sum_{ijk} (\bar{Y}_{.jk} - \bar{Y}_{.j.})^2$	(t - 1)s(r - 1)

部が入れ替わったので、それぞれの期間とも、3カ年を通じて供試されたものを選定した。また、環境要因を供試場所と年(作季)に分けて分析する際には、同様に、3カ年を通じて収穫がなされた供試場所を選んで分析(Balanced set of test years and locations)した。

2) 結果及び考察

① 分散分析

遺伝子型、環境、これらの交互作用は、4つの期間とも有意に大きかった。母数模型(Fixed effect model)を前提にそれぞれの要因の効果を推定すると、交互作用の効果が遺伝子型の効果よりも大きく、優れた遺伝子型の選抜が難しいことが窺える(Table 2)。環境を供試場所と年(作季)に分けて分析した結果、遺伝子型間に有意差はあるものの、全ての交互作用が有意であった。母数模型による各要因の効果を見ると、供試場所による効果が大きく、供試場所、即ちこれに代表されるコムギの生産地域などによって、コムギの生産性に大きな差があることが窺える(Table 3)。しかしながら、遺伝子型と年(作

季)による交互作用に加えて、遺伝子型、年(作季)、供試場所の3要因による交互作用も大きい。このため、州の地域を生産性によって階層化して、それぞれの地域で適応品種を選抜しようとしても、作季間変動に関係する相互作用による問題は依然として残ることとなる。

② 直線回帰による交互作用の分析

遺伝子型と環境の交互作用を直線回帰によるもの(回帰係数の遺伝子型間の変異, Hetero. of regression)と回帰の残差によるもの(回帰の残差の遺伝子型間の変異, Deviation)に分けてみると、すべての期間において、直線回帰の要因は有意であった(Table 4)。従って、交互作用の一部は、直線回帰のあてはめによって説明できることと、回帰係数は遺伝子型の間で差があることが分かる。しかしながら、交互作用のうち、回帰によって説明できない部分も、誤差と比べて有意に大きく、また、回帰の残差も、遺伝子型間で差があったことが分かる。直線回帰による分散と回帰残差の分散を比べると、1974年—1976年の期間を除いて前者の分散が大きく、この1期間

Table 2 Estimates of the fixed component of variance (F. C.) from the analysis of variance of all test locations.

Source of Variance	1971-1973		1974-1976		1977-1979		1980-1982	
	df	F. C.	df	F. C.	df	F. C.	df	F. C.
		×10 ³		×10 ³		×10 ³		×10 ³
Genotype (G)	11	50**	14	28**	14	65**	11	117**
Environments (E)	16	1414**	17	566**	17	1277**	19	1080**
G×E	176	133**	238	101**	238	84**	209	157**
Pooled error	561	107	756	124	756	109	660	144

** : indicates the mean square for a variance source is significantly larger than a pooled error mean square at the 0.01 level of probability.

Table 3 Estimates of the fixed component of variance (F. C.) from the analysis of variance of balanced sets of test years and locations.

Source of Variance	1971-1973		1974-1976		1977-1979		1980-1982	
	df	F. C.	df	F. C.	df	F. C.	df	F. C.
		×10 ³		×10 ³		×10 ³		×10 ³
Genotype (G)	11	69**	14	28**	14	97*	11	127**
Year (Y)	2	5**	2	24**	2	577**	2	77**
Location (L)	2	103**	5	391**	3	1019**	5	615**
G×Y	22	66**	28	62**	28	12**	22	36**
G×L	22	26**	70	26**	42	53**	55	69**
G×Y×L	44	85**	140	59**	84	73**	110	143**
Pooled error	297	93	756	124	504	125	594	138

** : indicates the mean square for a variance source is significantly larger than a pooled error mean square at the 0.01 level of probability.

Table 4 Estimates of the mean square (M. S.) for heterogeneity of regression, deviation and convergence from the analysis of variance.

Source of Variance	1971-1973		1974-1976		1977-1979		1980-1982	
	df	M. S.	df	M. S.	df	M. S.	df	M. S.
		×10 ³		×10 ³		×10 ³		×10 ³
Geno.×Envi.	176	639**	238	527**	238	446**	209	771**
Heterogeneity of regression	11	1316**	14	514**	14	1547**	11	1633**
Convergence	1	4855	1	1677	1	17198	1	13402
Non-Conver.	10	962	13	424	13	342	10	456
Deviation	165	594**	224	528**	224	377**	198	723**
Pooled error	561	107	756	124	756	109	660	134
$F = \frac{MS \text{ (Heterogeneity.)}}{MS \text{ (Deviation.)}}$		2.215*		0.973		4.103**		2.259*
$F = \frac{MS \text{ (Convergence.)}}{MS \text{ (Non-Conver.)}}$		5.047*		3.955*		50.287**		29.390**

*, ** : significant at the 0.05 and 0.01 levels of probability, respectively.

Table 5 Stability parameter estimates.

Genotype	b_i	95% CI for β_i		D_i	r_i^2	Wricke's	Mean Yield
		Lower	Upper				
				×10 ³		×10 ³	kg/ha
Scout 66	0.802	0.701	0.903	119**	0.861	11795	3196
Triumph	0.844	0.738	0.950	133**	0.859	11617	3061
Concho	0.844	0.721	0.967	179**	0.820	14872	2739
Centurk 78	0.894	0.802	0.986	99**	0.903	8028	3414
Triumph 64	0.908	0.782	1.034	188**	0.834	14214	3232
Payne	1.034	0.927	1.141	134**	0.901	9748	3565
Osage	1.040	0.927	1.153	151**	0.891	11006	3341
Wings	1.043	0.905	1.181	225**	0.847	16386	3694
TAM w-101	1.078	0.941	1.215	221**	0.863	15712	3820
Newton	1.105	0.998	1.212	135**	0.912	10649	3676
Vona	1.154	1.028	1.280	186**	0.891	15369	3725
TAM 105	1.256	1.117	1.395	226**	0.889	21646	3880

CI, b_i , D_i , r_i^2 and Wricke's stand for confident intervals, regression coefficients, deviation mean squares, coefficients of determination and Wricke's stability parameter, respectively.

** : significant at the 0.01 level of probability.

を除くと、交互作用は、全体として直線回帰のあてはめによって、十分説明できることがわかる。

③ 適応性・安定性の指標

各遺伝子型の「異なる環境に対する適応性・安定性」の指標を見ると、前述の分散分析の結果を反映している。即ち、回帰係数については、95%信頼区間によっても遺伝子型間で有意差のあることが分かる (Table 5, 4つの期間ともほぼ同じ結果であったので、1980-1982年の結果のみ示した.)。また、回帰残差について、遺伝子型間で有意差があったことは、先に見たとおりである。なお、個々の遺伝子

型の回帰残差を、分散分析表の誤差分散を反復数で除したものを誤差分散としてF検定したところ、この期間の遺伝子型では全てのものが、また、他の期間でも、そのほとんどのものが誤差分散よりも大きく、回帰直線のあてはめは、ほとんどの遺伝子型において、相互作用を完全には説明できないことが窺える。

回帰残差 (D_i) に関連の深い r_i^2 と W_i との関係を見ると、一部の例外を除いて、3者の間で、高い相関係数が得られた (D_i と r_i^2 との間では、-0.779~-0.945, D_i と W_i との間では、0.857~

0.953, また, r_i^2 と W_i の間では, $-0.743 \sim -0.966$). これは, モデルから予想した通りの結果であり, これら3者は, 実際の分析においても個々の遺伝子型について同様の傾向を示すといえる.

④ 回帰係数の一点集中

各遺伝子型の全環境についての平均収量と回帰係数の間には, 正の相関があり(4つの期間について, 順に, 0.579, 0.483, 0.891, 0.864), 1974年—1976年の期間以外は, 5%水準で有意であった. 即ち, 平均収量の高い遺伝子型は, 回帰直線の傾きが大きく, 逆に, 低い遺伝子型は傾きが小さい傾向があった. その結果, 回帰直線の一点集中を代表する分散は, 非集中の分散よりも明らかに大きく, 回帰直線が狭い領域で交わる傾向が明らかになった (Table 4). また, その領域の収量水準は, いずれの期間とも, 試験の最低収量よりも低いところにあった(4つの期間について, 順に, -331kg/ha , -324kg/ha , 1199kg/ha , 616kg/ha).

1980—1982年の期間の12遺伝子型のうち, 4遺伝子型 (Scout 66, Triumph, Triumph 64, Concho) は伝統的な品種であり, 残りは, 半矮性型(6品種) または耐病性遺伝子を導入した新しい品種であった (Table 5). そこで, 遺伝子型をこの2つの群に分けて分散分析を行った. その結果, 平均収量では, 新しい品種群 (3639kg/ha) と伝統的な品種群 (3057kg/ha) で有意な差があった. 回帰係数についても, これら2つの群の間では有意差があった (新品種群 = 1.076, 伝統品種群 = 0.850). なお, 回帰係数は, 新しい品種群内の品種間で有意差があるものの, 伝統的な品種群内の品種間では差が見られなかった (分散分析表は省略).

以上, 直線回帰による交互作用の分析の結果をまとめると

- ①直線回帰による分析は, 4つのうち3つの期間において, 遺伝子型と環境の交互作用を十分説明することができた.
- ②回帰係数及び回帰残差について, 遺伝子型間で有意差が認められ, これらの指標の違いにより, 遺伝子型の環境に対する反応の差異を示すことができた.
- ③回帰残差と関係の深い適応性・安定性の各種指標は, 実際のデータにおいても同様の傾向を示した.

④遺伝子型の平均収量と回帰係数の間には相関があり, 平均収量の高い遺伝子型は, 回帰直線の傾きが大きく, 低い遺伝子型は傾きが小さい傾向があった.

このため, 直線回帰による分析は, 全体として, 交互作用を十分説明できるものであるし, また, 個々の遺伝子型についても環境の変異に対する反応のパターンを表せるものといえる. 先の分散分析により, この地域でのコムギの収量比較試験においては, 複雑な交互作用が顕著に存在することを検証したが, この方法は, このような交互作用によって生じる選抜上の課題を解決するために, 一定の役割を果たせそうである.

伝統的な品種と比べ, 新しい品種は平均収量が高くかつ回帰係数も大きかったことは, 従来の選抜が, 「低生産性の環境下では他の品種とあまり変わらないが, 高生産性の環境下では最も高い収量性を発揮する」という高生産環境に適応した遺伝子型を選び出してきたことを示す. この傾向は, 調査した4つの期間に共通していたので, 「平均収量が高く, かつ, どのような環境条件下でも, 等しくその環境での平均的な生産性を上回る (回帰係数が1)」という理想的な広域適応性の遺伝子型を育成することは難しいのではないかと考えられる. 回帰係数によって定義される適応性の指標と平均的な収量性が独立した形質でなく, 常に両者の間に正の相関があるのであれば, 平均収量のみを考慮する従来の選抜方法によって, 極めて低い生産性の環境を除き, たいていの環境で最高の収量をあげる遺伝子型を選び出せることとなる. こうした場合, 安定生産性の指標としては, 回帰係数ではなく, 各遺伝子型の環境に対する反応の不規則性を表す指標 (D_i , r_i^2 , W_i など) がもっとも重要なものとなるといえよう.

おわりに

米国の国公立大学のほとんどは, 州または市立大学であり, また, 州立大学の多く (69大学) は, いわゆる Land Grant University and College で, その創立の理念を, 「地域住民の具体的なニーズに答えるべく, 研究・教育・普及 (Research, instruction, extension) を三位一体として行うこと」としている. この伝統により, オクラホマ州においても, 州立大学の農学科そのものが実際のコムギ育種を担当して

いる。我が国でいえば、国や県の農業試験場と大学の農学部が一体となっているともいえる。ところで、私は、1994年11月に植物細胞遺伝学研究分野に採用していただいた。植物細胞遺伝が、研究の面で多少でも実際の農業に貢献できるとすれば、それは、育種を通じてである。我が国の大学の創立理念や農学研究の役割分担は、米国のものとは異なるが、この研究分野において、今後、研究・教育を進めるに当たり、常にどこかで実際の育種とのつながりを意識していきたいと考えている。

文 献

- 1) Smith, E. L. : Heat and drought tolerant wheat of the future. The National Wheat Research Conference Proceedings. Beltsville, Maryland, October 26-28, 1982. 141-147 (1982)
- 2) Smith, E.L. : The genetics of wheat architecture. Annals of the Oklahoma Aca. Sci. Publ. **6**, 117-132 (1976)
- 3) Katata, H., L. H. Edwards and E. L. Smith : Inheritance of eight agronomic characters in a winter wheat cross. Crop Sci. **16**, 19-22 (1976)
- 4) Sidwell, R. J., E. L. Smith and R. W. McNew : Inheritance and inter-relationships of grain yield and selected yield related traits in a hard red winter wheat cross. Crop Sci. **16**, 650-654 (1976)
- 5) Schmit, J. W. : Breeding systems for rainfed wheat improvement in semi-arid regions. Proc. Third Int. Wheat Conf. in Marid, Spain. pp30-37, Univ. of Nebraska, Nebraska (1980)
- 6) Schonfeld, M. A., R. C. Johnson, B. F. Carver and D. W. Mornhinweg : Water relations in winter wheat as drought resistance indicators. Crop Sci. **28**, 526-531 (1988)
- 7) Tahara, M., B. F. Carver, R. C. Johnson and E. L. Smith : Relationship between relative water content during reproductive development and winter wheat grain yield. Euphytica **49**, 255-262 (1990)
- 8) Tahara, M., A. C. Guenzi, J. J. Read, B. F. Carver and R. C. Johnson : Quantification of abscisic acid in wheat leaf tissue by direct enzyme immunoassay. Crop Sci. **31**, 1185-1189 (1991)
- 9) Allard, R. W. and A. D. Bradshaw : Implications of genotype-environment interactions in applied plant breeding. Crop Sci. **4**, 503-508 (1964)
- 10) Finlay, K. W. and G. N. Wilkinson : The analysis of adaptation in a plant-breeding programme. Aust. J. Agric. Res. **14**, 742-754 (1963)
- 11) Eberhart, S. A. and W. A. Russell : Stability parameters for comparing varieties. Crop Sci. **6**, 36-40 (1966)
- 12) Perkins, J. M. and J. L. Jinks : Environmental and genotype-environmental components of variability. III. Multiple inbred lines. Heredity **23**, 525-535 (1968)
- 13) Breese, E.L. : The measurement and significance of genotype-environment interactions in grasses. Heredity **24**, 27-44 (1969)
- 14) Pinthus, M. L. : Estimate of genotypic value: a proposed method. Euphytica **22**, 121-123 (1973)
- 15) Wricke, G : Uber eine Methode zur Efrassung der okologischen Streubreite in Feldversuchen. Zeitschrift fur Pflanzenzuchtung **47**, 92-96 (1962)
- 16) Mandel, J. : Non-additivity in two-way analysis of variance. J. Amer. Stat. Assoc. **56**, 878-888 (1961)
- 17) Eagle, H. A., P. N. Hinz and K. J. Frey : Selection of superior cultivars of oats by using regression coefficients. Crop Sci. **17**, 101-105 (1977)
- 18) Tahara, M : Genotype by environment interactions and linear regression analyses in wheat grain yield. Master of Science thesis. pp1-58, Oklahoma State University, Oklahoma (1985)