‘桜島ダイコン’の根重および空洞症のダイヤレル分析

田中義弘^{a*}・桑鶴紀充・永田茂穂

鹿児島県農業開発総合センター 899-3401 鹿児島県南さつま市

Diallel Analysis of Root Weight and Hollow Root in Japanese Radish ‘Sakurajima daikon’

Yoshihiro Tanaka^{a*}, Norimitu Kuwaduru and Shigeo Nagata

Kagoshima Prefectural Institute for Agricultural Development, Minamisatsuma, Kagoshima 899-3401

Abstract

We conducted a diallel analysis using an 8×8 half-diallel cross among inbred lines of the Japanese radish ‘Sakurajima daikon’ to obtain genetic information concerning its root weight and hollow root for breeding. Root weight showed a high broad-sense heritability and a low narrow-sense heritability. Average degree of dominance was 1.65, suggesting that its root weight is controlled by overdominance. Dominant genes had a positive effect on root weight. Hollow root occurrence expressed by a hollow area ratio showed a low broad-sense heritability and a low narrow-sense heritability. Average degree of dominance was 0.91, suggesting that hollow root occurrence is an incomplete dominant trait similar to a complete dominant trait. Dominant genes had a negative effect on hollow root occurrence. These findings indicate that the F_1 hybrid is effective for breeding a bigger root in ‘Sakurajima daikon’. However, hollow root is susceptible to environmental factors, suggesting that we need to consider environmental effects when selecting for hollow root-resistant lines.

Key Words : dominance, F_1 hybrid, heritability, heterosis

キーワード : F_1 育種, ヘテロシス, 遺伝率, 優性

緒 言

江戸時代から栽培されている‘桜島ダイコン’は、鹿児島県固有の世界最大のダイコンとして珍重され、肉質が緻密で煮くずれが少ないことから、煮物、漬け物および観光土産品などに用いられている。このダイコンは、鹿児島市桜島町を中心に20戸程度の農家で約10 ha栽培され（鹿児島市経済局観光交流部, 2009）、その栽培は畝間100 cm、株間100 cmで1か所に30粒程度播種し、その中から胚軸の色、草姿（立性と開張性）、葉の形状などの違いから、各生産者の判断により数回にかけて間引きを行うといった独特な方法がとられている。採種は伝統的な手法に基づいて、収穫後圃場ごとに根の形が良くて大きなものを数十個体残すという自然受粉によるものであり、優良系統は生産者の経験により維持されている（羽子田, 1974）。しかし、生産現場では、経験豊富な生産者の減少などにより、系統内での根の大きさ（根重）のバラツキや空洞症の発生が問題となっている。

鹿児島県では、2006年から肥大性に優れ、空洞症の発生

が少ない‘桜島ダイコン’の品種育成を行っている。これらの特性を有する品種を育成するには、根の大きさと空洞症の発生に関する遺伝情報が不可欠である。イネ（Murai・Kinoshita, 1986）、ダイズ（高木ら, 1990）、テンサイ（大瀧ら, 2002）およびネギ（小原ら, 2004）では、ダイヤレル分析によって収穫期の収量や収穫物のサイズ、初期生育量などの諸形質についての遺伝解析ができることが報告されている。この解析手法は、量的形質に関与する遺伝子の特性や遺伝様式を把握するうえで、また、ヘテロシス育種において重要となる組合せ能力を評価するうえで極めて有効である。また、 F_1 という早い世代で多数の親系統の優性遺伝子の割合などを同時に解析できるという利点を持つ。これまで、ダイコンの根の大きさ（2次元投影面積）に関しては、宮重品種群の近交系のダイヤレル分析によって広義の遺伝率が高く、超優性を示すことが報告されている（Iwataら, 2000）。しかし、‘桜島ダイコン’ではその遺伝様式に関する知見はみられない。また、ダイコンの空洞症の発生については、品種間差（市川ら, 1980; 加納・福岡, 1994）や施肥量の影響（岩瀬・大場, 1984）などの報告はあるが、遺伝様式についての報告はない。

そこで本研究では、‘桜島ダイコン’の優良品種を育成するための基礎的遺伝情報を得るために、根の大きさ（根重）、空洞症（空洞面積率）について、自殖により固定した8近

2009年10月2日 受付。2010年7月23日 受理。

* Corresponding author. E-mail: y-tanaka@kiad.pref.kagoshima.jp

^a現在：鹿児島県農業開発総合センター徳之島支場
鹿児島県大島郡伊仙町面縄

交系統を用いて片側ダイヤレル分析を行い、それらの遺伝様式を明らかにしようとした。ここでは、その結果の詳細について報告する。

材料および方法

材料は、異なる農家由来の自然受粉2系統から得た自殖6系統（A 農家系統由来：P1, P2, P3 および P4；B 農家系統由来：P7 および P8）と丸種（株）が採種、販売している自然受粉系統から得た自殖2系統（P5 および P6）の計8系統を用いた（第1表）。各系統は、それぞれ形の良い個体を集団内から1個体選んで自殖し、その作業を2～5回繰り返して固定化を進めたものである。これらの各系統を片側ダイヤレル分析の親とし、2007年に蓄受粉による8×8片側ダイヤレル交配の28組み合わせのF₁および親8系統の自殖種子を得た（第2表）。対照系統としては、桜島町の農家が自然受粉により自家採種し、維持されている系統（以下SFと略す）と鹿児島県農業開発総合センターで育成した集団採種系統（以下G₂と略す）の2系統を用いた（第1表）。なお、G₂系統の来歴は以下の通りである。2006年に農家が採種した種子を用いて350個体を栽培し、その中から根が大きく、空洞症の発生程度が少ない38個体を選抜し、隔離栽培して集団採種した。この種子を2007年に播種し、養成した380個体の中から70個体を選抜し、隔離栽培による集団採種によって育成した。また、空洞症の発生程度の少ない個体の選抜は、2段階で行った。まず、収穫後に葉部を葉長5cm程度まで切断した後に、肥大根下部の直径約5cmの部位を輪切りにし、空洞症が確認された個体は除外した。次に空洞症が認められなかった個体を水に投入し、根が水面下まで沈む個体を空洞症の発生程度が少ない個体として選抜した。

栽植様式は畝間120cm、株間100cmの白色マルチ栽培とし、2008年9月25日に1か所に3粒播種し、10月27日に1株に間引きした。施肥は、基肥としてN:P₂O₅:K₂Oをそれぞれ1a当たり0.5kg:1.0kg:0.4kgとし、また、ホウ素を36g施用した。さらに、追肥はN:K₂Oを播種後43日、67日および83日目の3回に分けて、いずれも合計で1a当たり0.8kg施用した。供試株数は1区5株（6m²）で行い、2反復とした。収穫は2009年1月19日に行った。根重は、すべての葉部を切断し、根端部の直径が約1cmの部位で切り揃えて生体重を測定した。根の断面積と空洞部面積は、縦割りにした根を水平に置き、デジタルカメラ（CANON Power Shot S30、キャノン）で写真撮影した画像を2値化し、画像処理ソフト（フリーウェア、LIA32）を使用して測定し、断面積に対する空洞部面積の割合を空洞面積率とした。

ダイヤレル分析の計算プログラムにはDIAL98（鶴飼, 1989）を用いた。中間親（MP）に対するヘテロシス（以下中間親比）は、以下の式により求めた。

$$\text{ヘテロシス (MP\%)} = 100 \times (F_1 \text{ 値} - \text{MP 値}) / \text{MP 値}$$

第1表 ダイヤレル分析に使用した親系統の由来、採種方法、根重、空洞症発生株率および空洞面積率

親系統	由来	採種方法	根重 (kg/株)	空洞症	
				空洞株率 (%)	空洞面積率 (%)
P1	農家A	自殖3代	6.8±0.3 ^w a ^v	70	3.3±2.9 a
P2	農家A	自殖3代	5.4±1.7 ac	100	3.9±2.3 a
P3	農家A	自殖3代	1.6±1.3 b	100	12.5±3.2 a
P4	農家A	自殖3代	1.5±0.3 b	100	39.1±10.5 b
P5	種苗 ^x	自殖3代	5.7±0.1 a	90	16.5±7.7 a
P6	種苗 ^x	自殖3代	3.5±0.7 bcd	70	7.3±2.8 a
P7	農家B	自殖6代	5.3±0.6 ad	100	13.2±2.2 a
P8	農家B	自殖3代	5.9±0.9 a	100	10.8±5.7 a
対照系統					
SF ^z	農家A	自然受粉	5.0	100	21.4
G ₂ ^y	農総セ	自然受粉	8.2	40	2.2

^z農家が自然受粉により1993年に採種し、その種子を鹿児島県農業開発総合センターで保存していた系統

^y鹿児島県農業開発総合センター集団選抜系統

^x種苗：丸種（株）より購入

^w平均値 ± 標準偏差

^vTukey 検定により異なる英字間は5%水準で有意差あり

第2表 根重、空洞面積率の片側ダイヤレル表とMPヘテロシス

形質	親系統	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8	F ₁ 平均
根重 (kg/株)	P1	6.8	8.0	6.5	7.1	8.5	9.6	10.9	9.6	8.6
	P2	31	5.4	6.4	6.5	7.9	9.2	10.3	8.3	8.1
	P3	54	81	1.6	2.8	7.3	7.6	9.4	7.4	6.8
	P4	70	87	81	1.5	6.5	7.0	8.0	5.5	6.2
	P5	37	43	102	80	5.7	9.1	9.7	7.8	8.1
	P6	87	106	195	106	99	3.5	10.3	8.3	8.7
	P7	81	93	175	137	68	134	5.3	10.1	9.8
	P8	52	47	97	49	35	77	82	5.9	8.1
	F ₁ 平均 親平均									8.1 4.5
空洞 面積率 (%)	P1	3.3	3.9	3.6	6.3	5.6	3.5	12.2	6.5	5.9
	P2	8	3.9	2.9	13.2	21.5	5.7	12.4	18.0	11.1
	P3	-55	-65	12.5	19.4	12.5	5.1	18.8	8.3	10.1
	P4	-70	-39	-25	39.1	10.2	7.5	22.8	12.7	13.2
	P5	-43	110	-14	-63	16.5	6.9	9.5	6.1	10.3
	P6	-33	2	-48	-71	-42	7.3	6.5	3.5	5.5
	P7	47	44	46	-13	-30	-37	13.2	9.2	13.0
	P8	-8	145	-29	-49	-55	-62	-23	10.8	9.2
	F ₁ 平均 親平均									9.8 13.3

表の対角線上の斜体は親系統の平均値、表の対角線より上は親系統間のF₁の平均値、表の対角線より下は、中間親(MP)比中間親(MP)比(%) = (F₁ - MP) × 100/MP

結果および考察

本研究で片側ダイヤレル交配に用いた親系統の根重は、1.5～6.8kg（平均4.5kg）の範囲でばらつき、親系統のなかには農家の自然受粉系統SF（5.0kg）を超える系統もあったが、集団選抜系統G₂（8.2kg）を超える系統は認められなかった（第1表）。また、空洞株率は70～100%と高かったが、空洞面積率は3.3～39.1%と系統間で大きく異なり、

第3表 根重および空洞面積率の片側ダイヤレル表の分散分析

要因	自由度	平均平方	
		根重	空洞面積率
反復	1	0.19	16.06
a (相加効果)	7	24.95**	296.87**
b (優性効果)	28	7.40**	60.57
b1 (平均)	1	161.18**	155.65*
b2 (特定親)	7	4.08**	95.40*
b3 (特定組合せ)	20	0.88	43.62
誤差	35	0.82	37.55

分散分析は Jones (1965) の方法により行った

** : 1%, * : 5%水準で有意性あり

特に親系統 P4 で高かった。これら特性の異なる親系統を用いて片側ダイヤレル交配を行ったところ、得られた F_1 の根重は 2.8 ~ 10.9 kg (平均 8.1 kg) の値を示し、SF や G_2 の根重より重い F_1 系統も多数認められた。また、中間親比は 31 ~ 195% (平均 85%) と高いヘテロシスを示した (第2表)。空洞面積率は根重と異なり F_1 で 2.9 ~ 22.8% (平均 9.8%) の値を示し、中間親比は負の値を示し、中間親値より空洞面積率が小さい F_1 が多かった。

ダイヤレル分析では、ダイヤレル交配によって得られた値を分散分析することで、遺伝効果の有意性を検定することや、遺伝子の主効果である相加効果 (a 項) や対立遺伝子間の交互作用である優性効果 (b 項) を評価することができる。また、広義ならび狭義の遺伝率、平均優性度が推定できる。

まず、Jones (1965) の方法に基づく根重、空洞面積率の 8×8 片側ダイヤレル分散分析の結果を第3表に示す。根重は、a 項、b 項のいずれも有意で、b1 項の平均平方が 161.18 と a 項 24.95 に比べて有意に高く、相加効果よりも優性効果の寄与が大きいと考えられた。b 項は、b1 項 (平均優性効果) と b2 項 (特定親の優性効果) が有意で、b3 項 (特定組合せの優性効果) は有意でなかった。このことから、平均的に親と F_1 には大きな差が存在し、その差は特定の親が関係しているが、特定の組合せに依存する部分は小さいと考えられた。空洞面積率は a 項、b 項ともに有意で、平均平方の値は a 項 296.87 と b 項 60.57 と、a 項が有意に高かった。このことから、空洞面積率は根重と異なり、優性効果に比べて相加効果の寄与が大きいと考えられた。

次に、エピスタシス (非対立遺伝子間の相互作用) の有無と親系統の優性遺伝子の割合を明らかにするために、 V_r (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_1 と非共通親との共分散) の関係について検討した。エピスタシスの有無の検定は、 $W_r - V_r$ の均一性に関する分散分析により行った。その結果、親系列間に有意性が示されず (第4表)、いずれの形質もエピスタシスのない相加・優性モデルに適合していると考えられた。親系統の優性遺伝子の割合は、 W_r に対する V_r の回帰である V_r/W_r 図から分析できる。たとえば、 V_r/W_r 図において左下方に位

第4表 片側ダイヤレル表における $W_r - V_r$ の分散分析

要因	根重		空洞面積率	
	自由度	平均平方	自由度	平均平方
系列	7	1.26	7	930
誤差	8	0.86	8	1,929

第1図 ダイヤレル分析における根重の V_r/W_r 図および V_r (系列分散) に対する W_r (系列と親の共分散) の回帰 第2図 ダイヤレル分析における空洞面積率の V_r/W_r 図および V_r (系列分散) に対する W_r (系列と親の共分散) の回帰

置する点は優性対立遺伝子を多く持つ親に相当し、逆に右上方に位置する点は劣性対立遺伝子を多く持つ親に相当する。つまり、P1, P2, P5, P7 および P8 が根重において優性遺伝子を多く持ち、P3, P4 および P6 が劣性遺伝子を多く持つと考えられた (第1図)。空洞面積率は、P4 が劣性遺伝子を多く持つと考えられた (第2図)。

第5表に、片側ダイヤレル分析により推定された遺伝成分を示す。根重については、広義の遺伝率は 0.92 と高かったのに対し、狭義の遺伝率は 0.53 と低く、優性効果の寄与が大きく、平均優性度は 1.65 と 1 以上であり超優性の形質であると推定された。一方、空洞面積率については、広義の遺伝率 0.67, 狭義の遺伝率 0.40 と根重に比べていずれも低く、平均優性度は 0.91 で、完全優性に近い不完全優性の形質であると推定された。

さらに、優性遺伝子の平均的な作用方向を明らかにするために、 P_r (親の値) と $V_r + W_r$ の相関を検討した。根重の優

第3図 根重の親系統の値 (Pr) と片親を共通とした r 番目の系列の分散 (Vr) + r 番目の系列の F_1 と非共通親との共分散 (Wr) の相関

** : 1%水準で有意性あり

第4図 空洞面積率の親系統の値 (Pr) と片親を共通とした r 番目の系列の分散 (Vr) + r 番目の系列の F_1 と非共通親との共分散 (Wr) の相関

* : 5%水準で有意性あり

第5表 片側ダイアレル分析より推定された遺伝成分

遺伝成分		根重	空洞面積率
相加分散	D	3.59	110.46
優性分散	H1	9.79	90.61
	H2	8.20	60.80
平均優性度	$\sqrt{H1/D}$	1.65	0.91
固有遺伝率	$D/(D+E^2)$	0.90	0.85
広義の遺伝率		0.92	0.67
狭義の遺伝率		0.53	0.40
選抜限界 (max)		8.84	—

² E: 環境分散

性遺伝子の作用は、Pr と Vr + Wr の相関係数が有意な負の値 -0.94 であったことから (第3図), 平均的に根重を高める方向に働くと考えられた。空洞面積率の優性遺伝子は、Pr と Vr + Wr の相関係数が有意な正の値 0.83 であったことから (第4図), 空洞の発生を抑える方向に作用すると考えられた。

さらに、根重についてはダイアレル交配の後代から得られる純系親の遺伝子型値の最大値, すなわち選抜限界を推定した。選抜限界は、Vr/Wr 図の限界放物線上の完全優性親の Vr と Wr の値を求め、Pr と Vr + Wr の回帰式にその値を代入して求めた。根重の選抜限界は 8.84 kg であった (第5表)。

最後に、ダイアレル分析により推定した値の信憑性について検討した。ダイアレル分析の結果が有効であるためには、固有遺伝率が 0.8 以上であることが必要であり、その値より低いと遺伝成分の推定値の標準誤差が大きくなり、結果の信頼性が著しく低くなる (鶴飼, 2002)。本試験の固有遺伝率は根重 0.90, 空洞面積率 0.85 (第5表) といずれも 0.8 以上であり、本研究のダイアレル分析結果は有効と考えられた。

本研究結果において、根重の遺伝様式は広義の遺伝率が高く、超優性の形質と推定された。この結果は、Iwata ら (2000) の宮重品種群における報告を支持するものであり、‘桜島ダイコン’においても根の大きさの遺伝様式は、宮重品種群と類似することが明らかになった。また、ダイアレル分析により推定した選抜限界 8.84 kg や集団選抜系統 G_2 の根重 8.2 kg に比べて高い値を示す F_1 が多数認められたことは、‘桜島ダイコン’における F_1 育種の有利性を示している。これらのことから、肥大根の大きな‘桜島ダイコン’を品種育成するためには、優性効果を効率よく利用できる F_1 育種法が有効であると考えられた。

空洞症については、その発生の程度に品種間差があることが報告されており (市川ら, 1980; 加納・福岡, 1994), 空洞症が発生しやすい時期の栽培では、発生の少ない品種が利用されている。また、栽培面では高地温条件下で空洞症の発生が多く、生育中期の高地温などダイコンの生育に不良な環境条件下では、破生間隙に柔細胞が充填されないために空洞症が発生するという報告がある (Kano, 1989)。さらに、岩瀬・大場 (1984) は、空洞症の発生は窒素施用量と関係が深く、基肥および全体の施肥量が多いと発生が助長されるとしている。空洞症の対策としては、適期に播種したり可能な範囲で栽植密度を高めたり、間引き時期を遅くすることなどが行われている。近年、‘桜島ダイコン’においても、空洞症の多発が問題になっている。本研究結果の空洞面積率の遺伝様式は、広義ならびに狭義の遺伝率ともに根重に比べて低く、空洞症の発生は環境の影響を受けやすい形質であることが明らかになった。このことから、空洞症の評価は、環境による影響の少ない整備されたほ場で比較試験を繰り返しながら選抜する必要があると、選抜は個体単位でなく系統単位で行うことが望ましいと考えられた。また、優性遺伝子は空洞の少ない方向に作用することから、 F_1 育種において片親に空洞症の発生が少ない系統を用いることで、空洞症が発生しにくい F_1 品種を育成することも可能であろう。

本報の結果から、肥大性の優れた桜島ダイコンを育成するためには、 F_1 育種が有効であることが明らかになった。また、‘桜島ダイコン’における空洞症の発生には、遺伝要因だけでなく、寄与の大きい環境要因が関与すると推察された。今後は、空洞症が発生しにくく、根の肥大が優れる F_1 品種の育成を目指すとともに、空洞症の発生要因についても検討したい。

摘 要

‘桜島ダイコン’の根重や空洞症に関する遺伝情報を得るために、自殖により固定した8近交系統を用いて片側ダイヤレル分析を行った。根重については、広義の遺伝率が高く狭義の遺伝率が低かった。また、平均優性度は1.65と1以上を示したことから、超優性の形質であると推定された。根重において、優性遺伝子の作用方向は形質値を増加させる方向であった。空洞症の大きさを示す空洞面積率は、広義および狭義の遺伝率ともに低かったことから、環境の影響を受けやすいと考えられた。また、平均優性度が0.91と1に近く、完全優性に近い不完全優性の形質と推定された。空洞症の発生において、優性遺伝子の作用方向は形質値を減少させる方向であった。従って、‘桜島ダイコン’において根の大きな品種育成には、優性効果を効果的に利用できるF₁育種が有効と考えられた。しかし、空洞症は環境に影響されやすい形質であることが明らかになったことから、育種時の選抜には注意が必要であると考えられた。

謝 辞 本報告を作成するに当たり、原稿の校閲をいただいた衛藤威臣鹿児島大学名誉教授、ダイヤレル分析についてご助言をいただいた野菜茶業研究所野菜育種チーム小原隆由博士、また、本研究遂行に当たりご尽力頂いた鹿児島県農業開発総合センター園芸作物部野菜研究室の技術補佐員の方々に深く感謝の意を表する。

引用文献

羽子田益雄. 1974. 多肥, 有機質多投一降灰対策一問引きで優品増収. p. 応 97-102. 農業技術体系野菜編 9. ダイコン. 農文協. 東京.

市川裕雄・川合貴雄・秋田史郎. 1980. ダイコンの空洞症に関する研究. 第1報. 品種の相違が発生に及ぼす影響. 園学要旨. 昭55秋: 194-195.

岩瀬利己・大場貞信. 1984. ダイコンの空どう症に関する研究. 第2報. 窒素の施肥量について. 東北農業研究. 35: 251-252.

Iwata, H., S. Nikura, S. Matsuura, Y. Tkano and Y. Ukai. 2000. Diallel analysis of root shape of Japanese radish (*Raphanus sativa* L.) based on elliptic fourier descriptor. Breed. Sci. 50: 73-80.

Jones, R. M. 1965. Analysis of variance of half diallel table. Heredity 20: 117-121.

鹿児島市経済局観光交流部. 2009. 桜島観光振興プラン. p. 56. 鹿児島.

Kano, Y. 1989. Effects of time of high and low temperature treatments on the growth of Japanese radish cv. ‘Gensuke’ and on the occurrence of hollow root. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 57: 626-632.

加納恭卓・福岡信之. 1994. ダイコンにおける空洞発生と木部柔細胞の木化の品種間差異. 園学雑. 62: 801-809.

Murai, M. and T. Kinoshita. 1986. Diallel analysis of traits concerning yield in rice. Japan. J. Breed. 36: 7-15.

小原隆由・若生忠幸・小島昭夫. 2004. ネギの初期生育量に関するダイヤレル分析. 育学研. 6: 11-19.

大潟直樹・田口和憲・田中征勝. 2002. テンサイの草丈, 葉数および茎葉重に関する片側ダイヤレル分析. 育学研. 4: 77-85.

高木 胖・岸川英利・江頭正義. 1990. ダイズの収量に関連する量的形質のダイヤレル分析. 佐賀大農彙報. 69: 9-16.

鵜飼保雄. 1989. 量的形質のダイヤレル分析のためのパソコン用プログラムDIALLの作成. 育学雑. 39: 107-109.

鵜飼保雄. 2002. 量的形質の遺伝解析. p. 215. 医学出版. 東京.