Fu-Sheng THSENG and Sadaji HOSOKAWA: Genetic Studies on Quantitative Characters in Soybean. IV. Gene Effect Controlling the Size of Primary Leaves (with English Summary, p.222)

Synopsis. Estimation of the gene number and the effects for the inheritance of primary leaf size of soybean were studied using six populations, P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , and two backcrosses (P_1B_1 and P_2B_2). The two parents were found to be differentiated in this character by two effective factor pairs which seemed to be controlled by the intra- and inter-allelic interaction of genes. The dominance genetic effect was about twice as large as additive effect. Epistasis due to dominance $\times$ dominance effects was found. It was also found that the dominance effect of the two genes interacted to reduce the primary leaf area.

大豆の量的形質に関する遺伝研究

Ⅳ. 初葉面積に關与する遺伝子効果

曾 富 生・細 川 定 治

(北海道大学農学部, 札幌市)

一般に作物の葉面積と収量との間に相関関係があることはよく知られているが、大豆においても収量と葉面積の間には高い相関関係があることがいくつかの報告（小島ら 1966, 浅沼ら 1971）で示されている。しかし葉部形質、葉部各形質相互の関係および葉部形質と収量との関係についての遺伝学的研究はほとんど報告されていない。

この研究では大豆の葉の形質に関する遺伝学的知見を得るため、まず初葉の大きさに関する遺伝子数および遺伝子効果を推定した。

この研究を行なうに当り、終始貴重な助言をいただいた津田周弥博士に厚く感謝の意を表する。

試験材料および方法

大豆、国育 44 号と西海 20 号の二品種を親集団として、その F_1 , F_2 および両親との戻し交雑集団を用いて試験を行なった。1969 年に親品種を交配して F_1 種子を得た。同年冬に温室で F_2 種子を養成し、戻し交雑は台湾中興大学で交配を行なった。

1970 年に親集団およびその交雑集団を北海道大学農学部附属農場で栽培した。圃場試験は 4 反復乱塊法で行ない、各反復は戻し交雑世代、親品種および F_1 , F_2 世代によつて構成された。栽植密度は 60 $\times$ 50 cm で各プロット

12 個体よりなり、そのうち 10 個体を調査した。調査方法は従来の報告（平井 1961）にしたがつて、初葉面積が最大になるとされている播種後 45 日目のものを各個体より採取し、自動葉面積測定器で測定した。

この測定値を分割法（POWERS 1951, 55, POWERS *et al.* 1950）および HAYMAN (1958) のモデルによつて遺伝分析を行なった。

結果および論議

1. 初葉面積に關与する遺伝子対の推定

第 1 表には各集団の初葉面積の平均値、標準誤差、表現型分散および調査個体数、さらに各分離集団の全分散と不分離集団の分散 ($1/4 V_{P_1} + 1/2 V_{F_1} + 1/4 V_{P_2}$) の差から得られた遺伝分散を示した。同表の平均値をみると、両親の間では西海 20 号が国育 44 号より約 10 cm² 大きく、また両親の平均値は 29.37 cm² であるのに対して、 F_1 および F_2 の平均値はそれぞれ 33.99 cm², 32.49

Table 1. Mean, standard error, and variance for size of primary leaves in each population

Population	$\bar{X} \pm \sigma_{\bar{x}}$	σ_P^2	σ_G^2	No. of plants
Saikai No. 20 (P_1)	34.67 $\pm$ 0.3952	12.4999		80
$F_1 \times P_1$	34.48 $\pm$ 0.7420	27.5264	10.2056	50
F_1	33.99 $\pm$ 0.5328	22.7128		80
F_2	32.49 $\pm$ 0.4055	39.4701	22.1493	240
$F_1 \times P_2$	31.73 $\pm$ 1.0348	53.5402	36.2194	50
Kokuiku No. 44 (P_2)	24.07 $\pm$ 0.3768	11.3578		80

1971 年 12 月 27 日受領

σ_P^2 : Phenotypic variance. σ_G^2 : Genotypic variance.

cm²である。すなわち優性効果があると認められる。さらに $F_1 \times$ 西海 20 号の平均値 (34.48 cm²) は F_1 と西海 20 号の両者の平均 (34.34 cm²) とよく一致するが、 $F_1 \times$ 国育 44 号の平均 (31.73 cm²) は F_1 と国育 44 号の平均 (29.03 cm²) より大きく、西海 20 号の平均値の方へ偏っている。このことはこの交配に関与する遺伝子間に相互作用が存在していることを示唆するものと推定される。また二つの戻し交雑集団の遺伝分散を比較すると、 $F_1 \times$ 西海 20 号の遺伝分散は $F_1 \times$ 国育 44 号のそれより顕著に小さい値を示すが、このこともまた優性に起因するものと理解される。したがって遺伝的には西海 20 号の方が初葉の大きさについて優性遺伝子を有すると推定された。

非分離集団の変動をそのまま環境変動と見なしうるかどうかを検定するために、正規分布と比較して χ^2 検定を行ない、その結果を第 2 表に示した。3 集団ともに P -値は 0.10~0.50 であることが認められた。したがって 3 集団の示す変動は正規分布にしたがっていることがわかる。

第 2 表に示されたように、各分離集団の初葉面積の変動はいずれも連続的で、両親集団の変異は F_2 集団の変異の両端の範囲内にあり、両親し交雑集団の変異も F_2 の変異の両端にそれぞれ接して、超越的な分離が認められる。したがってこの交雑では初葉面積に関与する遺伝子は比較的少数であることが予想された。

関与遺伝子数を決定するにあたって、POWERS (1955, 1951, 1950) の遺伝子分析の方法にしたがい、まず含まれる遺伝子数を仮定し、次に各遺伝子型に対応する表現型の平均値を決定し、その頻度分布を計算して、それに基づいて分離集団の理論的頻度分布を求め実際の頻度分布との適合性の検定を行なった。

第 2 表には各集団の観察頻度分布と非分離集団の理論

的個体頻度分布を百分率で示した。これによると $F_1 \times$ 国育 44 号の頻度分布には 2 つのモードが認められ、一つは階級値 28.5 cm²、もう一つは同じく 40.5 cm² のところにある。また階級値 16.5 cm² におちる頻度は、 F_2 、 $F_1 \times$ 国育 44 号および国育 44 号について、それぞれ 1.6%、2.0%、2.5% であり、この 3 つの数値には実質的に差異が見られない。

以上のように両親が初葉面積について少数の遺伝子により支配され、大きい初葉面積が優性であるという実験結果を説明できる最も簡単な遺伝子仮説は、この交配の両親が 2 対の遺伝子について異なるとすること、すなわち西海 20 号と国育 44 号がそれぞれ $AAbb$ と $aaBB$ という遺伝子型を有しているということである。

この遺伝子仮説のもとでは、雑種集団を構成する遺伝子型は第 3 表にあげたように $F_1 \times$ 西海 20 号集団は $AA Bb$, $AAbb$, $AaBb$ および $Aabb$, $F_1 \times$ 国育 44 号集団は $AaBB$, $AaBb$, $aaBB$ および $aaBb$, F_2 集団は $AABB$, $AABb$, $AAbb$, $AaBB$, $AaBb$, $Aabb$, $aaBB$, $aaBb$ および $aabb$ からそれぞれ成り立っていることになる。これら遺伝子型のうち $AAbb$, $AaBb$ および $aaBB$ 遺伝子型の示す初葉面積は、それぞれ国育 44 号、 F_1 および西海 20 号の観察平均値である。残り 6 つの遺伝子型の平均値はつぎの方法 (POWERS 1951) から計算し得る。すなわち、 $F_1 \times$ 西海 20 号の集団では遺伝子型 $AABb$ および $Aabb$ に対する平均値のみが未知のものとして残っているが、まず $Aabb$ 遺伝子型の平均値を推定すれば以下の如きである。すなわち、第 2 表で階級値 25.5 cm² またはそれ以下にはいる理論的頻度は $AAbb$ (西海 20 号) では 0.5%、同じように $AaBb$ (F_1) は 3.7% である。 $F_1 \times$ 西海 20 号の集団において 4 つの遺伝子型の各々の理論的頻度はすべて 25% であるから、25.5 cm² およびそれ以下にはいる $AAbb$ および $AaBb$ 遺伝子型の個体

Table 2. Percentages frequency distribution of size of primary leaf for each population

Population		Upper limit of class														d. f	χ^2	P-value
		13. 5	16. 5	19. 5	22. 5	25. 5	28. 5	31. 5	34. 5	37. 5	40. 5	43. 5	46. 5	49. 5				
Saikai No. 20 (P_1)																		
	Observed					1. 2	5. 0	15. 0	20. 0	40. 0	17. 5	1. 3			3	4. 0698	0. 20—0. 10	
	Expected					0. 5	3. 5	14. 4	29. 6	30. 8	16. 3	4. 9						
$F_1 \times P_1$	Obs.				2. 0	4. 0	8. 0	14. 0	18. 0	28. 0	20. 0	4. 0	2. 0					
F_1	Obs.				2. 5	5. 0	6. 3	12. 5	25. 0	30. 0	16. 2	2. 5			4	3. 7429	0. 50—0. 30	
	Exp.			0. 1	0. 7	2. 9	8. 8	17. 6	24. 3	22. 6	14. 5	6. 2	1. 9	0. 4				
F_2	Obs.		1. 6	2. 5	5. 0	8. 3	9. 6	13. 3	15. 8	21. 7	15. 8	4. 2	1. 3					
$F_1 \times P_2$	Obs.		2. 0	2. 0	6. 0	12. 0	20. 0	12. 0	6. 0	10. 0	20. 0	10. 0						
Kokuiku No. 44 (P_2)																		
	Obs.		2. 5	3. 8	23. 8	43. 8	21. 2	3. 7	1. 2						2	3. 1233	0. 30—0. 20	
	Exp.	0. 1	1. 1	7. 5	23. 2	34. 4	24. 4	7. 9	1. 3									

Table 3. Estimated mean and standard error for size of primary leaf of genotype of segregating populations

F ₁ ×Saikai No. 20 (P ₁)			F ₂			F ₁ ×Kokuiku No. 44 (P ₂)		
Geno- type	$\bar{x} \pm \sigma$	Expected frequency	Geno- type	$\bar{x} \pm \sigma$	Expected frequency	Geno- type	$\bar{x} \pm \sigma$	Expected frequency
AABb	35.73±0.1778	25.00	AABB	40.22±0.1622	6.25	AaBB	38.16±0.2064	25.00
AAbb	34.67±0.3952*	25.00	AABb	35.73±0.1778	12.50	AaBb	33.99±0.5328*	25.00
AaBb	33.99±0.5328*	25.00	Aabb	34.67±0.3952*	6.25	aaBB	24.07±0.3768*	25.00
Aabb	29.55±0.2064	25.00	AaBB	38.16±0.2064	12.50	aaBb	24.42±0.1735	25.00
			AaBb	33.99±0.5328*	25.00			
			Aabb	29.55±0.2064	12.50			
			aaBB	24.07±0.3768*	6.25			
			aaBb	24.42±0.1735	12.50			
			aabb	20.21±0.1584	6.25			

* These are the observed mean of Saikai No. 20, F₁, and Kokuiku No. 44, respectively.

の期待される割合は $0.25(3.7+0.5)=1.05\%$ である。一方この集団の 25.5 cm^2 およびそれ以下の実際に得られた個体頻度は 6.0% であるから、その値から 1.05% 差し引いた値 4.95% が、Aabb 遺伝子型の頻度である。Aabb 遺伝子型はこの集団において 25% の個体を持つことが期待されるから、 25.5 cm^2 およびそれ以下の階級にある Aabb 遺伝子型の割合は $4.95/0.25=19.8\%$ である。PEARSON と HARTLEY (1958) の正規確率分布表から、 $P=80.2\%$ ($100\%-19.8\%$) を有する x の値は 0.85 であると推定される。したがって、この 0.85 の値と、Aabb 遺伝子型に対して満足すべき F₁ の標準偏差 ($\sqrt{22.7188}=4.7658$) を用いて、方程式 $y=z+s_a x'$ (y = 推定平均値, z = 観察平均値, x' = PEARSON の表の x 値) から計算した Aabb の遺伝子型の平均値は第 3 表に示したように $25.5+4.7658 \times 0.85$, すなわち 29.55 cm^2

である。AABb の個体平均値も同様の方法によつて求められる。第 2 表において 40.5 cm^2 をこえる個体は AAbb (西海 20 号) では 4.9% , AaBb (F₁) では 8.5% であり、F₁×西海 20 号の集団では 6.0% が実際に観察されている。また、同じ階級に期待される Aabb の遺伝子型の個体は 1.1% である (Aabb の推定平均値と F₁ の標準偏差を用いて計算した 40.5 cm^2 以上の階級に入る個体の百分率)。F₁×西海 20 号の集団に現われる 4 つの遺伝子型の各々は、すべて集団の 25% の個体を含むから、この 3 つの遺伝子型が 40.5 cm^2 以上の階級の上限にはいる個体の割合は、 $0.25 \times (1.1+4.9+8.5)=3.65\%$ である。したがって AABb 遺伝子型のうち 40.5 cm^2 の階級以上にはいる個体は $6\%-3.63\%=2.37\%$ と考えられる。しかしこの遺伝子型が F₁×西海 20 号の集団に占める割合は 25% であるから、 40.5 cm^2 をこえる AABb

Table 4. Estimated mean, standard error (single determination), and calculated percentage frequency distribution for genotype of F₂ and backcross populations

Genotype and population	Upper limit of class																Percentage of F ₂ population
	$\bar{x}$	σ	10.5	13.5	16.5	19.5	22.5	25.5	28.5	31.5	34.5	37.5	40.5	43.5	46.5	49.5	
AABB	40.22	3.5355								0.7	4.6	16.8	31.1	29.1	13.8	3.8	6.25
AaBB*	38.16	4.7658						0.4	1.7	6.0	14.0	22.3	24.4	18.1	9.1	3.1	12.50
AABb**	35.73	3.5355						0.2	1.8	16.1	18.2	32.8	22.0	7.5	1.4		12.50
Aabb**	34.67	3.5355						0.5	3.5	14.4	29.6	30.8	16.3	4.3	0.6		6.25
AaBb***	33.99	4.7658				0.1	0.7	2.9	8.8	17.6	24.3	22.6	14.5	6.2	2.3		25.00
Aabb**	29.55	4.7658			0.3	1.4	5.1	12.7	21.4	24.6	19.4	10.3	3.7	1.1			12.50
aaBB*	24.07	3.3701		0.1	1.1	7.5	23.2	34.4	24.4	7.9	1.3						6.25
aaBb*	24.42	3.3701		0.1	0.8	6.3	21.2	34.2	26.1	9.5	1.8						12.50
aabb	20.21	3.3701	0.2	2.1	11.3	28.1	33.5	19.0	5.8								6.25
F ₁ ×P ₁					0.1	0.4	1.5	4.1	8.9	18.3	23.1	24.4	14.4	4.9	1.1		
F ₂				0.2	0.9	3.2	7.0	10.1	10.7	13.0	15.1	16.9	13.0	6.2	3.0	0.7	
F ₁ ×P ₂				0.1	0.1	3.1	11.3	18.1	15.4	10.4	10.4	11.3	9.8	6.2	2.9	0.8	

* Genotypes occurring in the F₁×Kokuiku No. 44 population.

** Genotypes occurring in the F₁×Saikai No. 20 population.

*** Genotypes occurring in the both backcross populations.

は第5表に示した。これらの推定値が観察値とよく一致していることは、 χ^2 検定の結果より認められる。

以上の分析によつて、両親間に2対の遺伝子の差異があり、遺伝子型として西海20号について $AAbb$ 、国育44号について $aaBB$ の遺伝子型を仮定したことは適切であると判断された。

2. 遺伝子型の効果および相互作用

遺伝子の主効果および相互作用は各々の遺伝子型の平均値および標準偏差を比較することによつて計算ができる (POWERS 1951)。すなわち初葉面積に關与する各遺伝子の主効果は、ある1つの遺伝子型の平均値を他の遺伝子型の平均値から差し引くことによつて得られ、対立遺伝子間の相互作用あるいは非対立遺伝子間の相互作用も同様にして計算された。

第6表において主効果を見ると、 $Aa-AA$ あるいは $aa-Aa$ の差は B 遺伝子の如何にかかわらず0より有意に異なっており、したがつて A は a に対して優性関係があることが認められる。しかし B と b の間における関係は A の状態によつて一定ではない。また A を a でおきかえた場合の初葉面積の変化、すなわち、 $Aa-AA$ あるいは $aa-Aa$ の値は B を b でおきかえた場合の値 ($Bb-BB$ または $bb-Bb$) とは等しくない。したがつてこれらの2つの因子は重複遺伝子ではないと推定された。

対立遺伝子間の相互作用についてみると、 $(aa-Aa)-(Aa-AA)$ の差は B の状態の如何にかかわらず、いずれも0から有意に異なり、また主効果については表に示された $Aa-AA$ に対する3つの差が有意に0から異なっているという事実によつて、 A は a に対して部分優性であると推定される。 $(aa-Aa)-(Aa-AA)$ の差においては、3つの遺伝子型において絶対値では $BB > Bb > bb$ の関係がみられる。したがつて a に対する A の部分優性程度は BB 、 Bb 、 bb の遺伝子型において $BB > Bb > bb$ という関係にあると考えられる。同様に $(bb-Bb)-(Bb-BB)$ の差は、 AA 、 aa 遺伝子型について0から有意に異なっているが、 AA 遺伝子型の下では正の有意な値を示し、 aa に対しての差は負の値を示している。また主効果では AA 、 aa に対しての $bb-BB$ の差は0から有意に異なっている。この事実から、 AA 遺伝子型の下では b は B に対して部分優性を示し、一方 aa 遺伝子型の下では B が b に対して部分優性を示している。しかしながら Aa 遺伝子型に対しての $(bb-Bb)-(Bb-BB)$ の差は0から有意に異なっていないので、この条件下では B および b は対立遺伝子間交互作用は示さない。

非対立遺伝子間の交互作用は同表に示してある。 $Aa-AA$ の差は $Bb-BB$ の下において0から有意に異なつ

Table 7. Mean, constant, additivity, dominance, and three kinds of epistasis in the size of primary leaves

	Observation	Difference*
P_1	34.67 ± 0.3860	-0.12 ± 0.5346
P_2	24.07 ± 0.3860	-0.62 ± 0.5346
F_1	33.99 ± 0.5328	-0.65 ± 0.1519
F_2	32.49 ± 0.4055	$+0.30 \pm 0.2583$
P_1B_1	34.48 ± 0.8884	-0.40 ± 0.8050
P_2B_1	31.73 ± 0.8884	$+2.06 \pm 0.8050$
	3-parameter model	6-parameter model
**m	32.19 ± 0.3126	32.49 ± 0.4055
d	5.05 ± 0.4171	2.75 ± 1.2731
h	4.90 ± 0.8077	7.08 ± 2.0823
i		2.46 ± 1.9757
j		-2.55 ± 1.3314
l		-8.16 ± 2.8303
χ^2_3	9.0037 ($P < 0.05$)	

* Differences were estimated by subtracting expected values of P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , P_1B_1 and P_2B_1 (as obtained under 3-parameter model) from their respective observed values. Expected values were estimated as follows:

$$P_1 = m + d - \frac{1}{2}h; P_2 = m - d - \frac{1}{2}h; F_1 = m + \frac{1}{2}h;$$

$$F_2 = m; P_1B_1 = m + \frac{1}{2}d; \text{ and } P_2B_1 = m - \frac{1}{2}d.$$

** Gene effects:

m=mean

d=additive

h=dominance

i=additive $\times$ additive

j=additive $\times$ dominance

l=dominance $\times$ dominance

てはいないが、 $bb-Bb$ の下においては0から有意に異なっている。 $aa-Aa$ の差は $Bb-BB$ の下では正で0から有意に異なっているのに対して、 $bb-Bb$ の下では有意性は見られないが、非対立遺伝子間交互作用 (interallelic gene interaction) があることはあきらかである。 $aa-Aa$ の差は Bb または bb と関連した場合より BB と関連した場合が大きい。 $Bb-BB$ の差は aa または Aa との働き合いの場合より AA との働き合いの方が大きい。この場合 $Aa-AA$ または $bb-Bb$ の比較は、 BB と bb および AA と aa でそれぞれ大小関係の傾向が異なるので比較はできない。対立遺伝子間と非対立遺伝子間交互作用は、いわゆる2次の相互作用によつて与えられるのであろう。この2次の相互作用もこれらの結果では有意である。対立遺伝子間と非対立遺伝子間交互作用が関係あると推定した。

以上の方法による対立遺伝子間および非対立遺伝子間

交互作用の検討結果をさらに明らかにするために HAYMAN (1958) の方法によつてエピスタシスの効果を推定した。第7表のように遺伝子の相加性と優性の作用は有意であり、また優性効果は相加性効果の2倍であることが考えられる。またエピスタシスの効果に関与する遺伝子要因は dominance $\times$ dominance の相互作用であることが推定された。またエピスタシスは F_1 においての正の優性効果を増大する。逆に F_2 と戻し交雑集団を抑圧することも見られる。

要 約

大豆2品種、国有44号と西海20号を親集団として、その F_1 , F_2 および両戻し交雑集団を用い、初葉面積の遺伝子数と遺伝子効果について遺伝子分析を行なつた。

その結果、親品種間の遺伝子型としてそれぞれ $AAbb$ と $aaBB$ を仮定することによつて分離集団の初葉面積に関する頻度分布がよく説明された。またこの仮説の下では、これらの2対の遺伝子は重複因子ではなく、大きい初葉面積は部分優性であつた。 A および a , B および b にはそれぞれ非対立遺伝子間交互作用が存在し、その優性程度は他の遺伝子型によつて優性から劣性まで変化した。対立遺伝子間交互作用も同様であることが推定された。

Summary

By using POWERS' (1951) partitioning method and HAYMAN's (1958) model, the inheritance of primary leaf size was studied in a cross of soybean varieties, Kokuiku No. 44 (P_1) $\times$ Saikai No. 20 (P_2), on the basis of the data for P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , and two backcross progenies (P_1B_1 and P_2B_1). The two parents were found to differ in two effective gene pairs which were considered to be dependent upon each other. The data indicated that the two genes had dominance and epistatic effects in addition to additive effect. The genotypes of P_1 (large size) and P_2 (small size) were assumed to be $AAbb$ and $aaBB$, respectively. The examination of the intra-allelic interaction between A and a revealed the higher degree of partial dominance of gene A over its allele a in all the genotypes for B/b , whereas the dominance relations between B and b were not

- 引用文献
- 浅沼興一郎・中世古公男・後藤寛治 1971. 豆類における伸育性と乾物生産特性との関係, 2. 大豆および菜豆における伸育性を異にする品種の乾物生産特性と収量との関係. 日本育種学会, 作物学会, 北海道談話会.
- HAYMAN, B. I. 1958. The separation of epistatic from additive and dominance variation in generation means. *Heredity*, 12: 371~390.
- 平井義孝 1961. 大豆の無機栄養に関する調査. 第2報 葉位別葉における窒素, 磷酸, 加里および石灰の行動について. 北海道立農業試験場集報, 第8号: 24~36.
- PEARSON, E. S. and H. O. HARTLEY 1958. *Biometrika Tables for statisticians*. Vol. 1: 104~110. Second edition, Cambridge Univ. Press.
- POWERS, L. 1951. Gene analysis by the partitioning method when interactions of genes are involved. *Bot. Gaz.* 113: 1~23.
- 1955. Components of variance method and partitioning method of genetic analysis applied to weight per fruit of tomato hybrids and parental populations. *U. S. Dept. Agr. Tech. Bull.* 1131.
- , F. L. LOCKE and J. C. CARRETT 1950. Partitioning method of genetic analysis applied to quantitative characters of tomato crosses. *U. S. Dept. Agr. Tech. Bull.* 998.

consistent among the genotypes for A/a . There was found a high degree of partial dominance of B over b in association with aa , no dominance in association with Aa , dominance of b over B in association with AA . Likewise, interallelic interactions were such that the phenotypic difference between dominant and recessive homozygotes were greater in some genotypes than in others. The intra- and inter-allelic interactions were dependent upon each other, and epistasis was estimated as due to dominance $\times$ dominance effect for this character.

F. S. THSENG

S. HOSOKAWA

Faculty of Agriculture, Hokkaido University,
Sapporo