Jiri Wu, Ryoichi Kanatani and Kazuyoshi Takeda : Inheritance of Hull-cracked Grain Frequency and 1,000-grain Weight in Two-rowed Barley (English Summary on p. 226)

二条オオムギにおける裂皮粒歩合と 1,000 粒重の遺伝

呉 基日¹⁾・金谷良市²⁾・武田和義³⁾

(¹⁾ 延辺農学院, 中国吉林省龍井市, (²⁾ サッポロビール植物工学研究所, 群馬県新田郡新田町, 〒 370-03, (³⁾ 岡山大学資源生物科学研究所, 倉敷市, 〒 710)

摘 要

4 組合せの二条オオムギの F_2 集団と F_3 系統を供試して裂皮粒歩合と 1,000 粒重の遺伝率ならびに両形質間の遺伝相関係数を推定した。 F_2 集団における裂皮粒歩合の分散から推定した広義の遺伝率は 0.5~0.8, F_2-F_3 選抜反応から推定した遺伝率は 0.4~0.6, 親子相関と親子回帰から推定した遺伝率はほぼ 0.5 であり, 選抜反応から推定した 1,000 粒重の遺伝率は 0.1~0.2 であった。また, F_2 集団における分散と共分散から推定した裂皮粒歩合と 1,000 粒重との表現型相関係数は 0.1~0.3, 品種内変異から推定した両形質間の環境相関係数は 0.4~0.6, 相関反応から推定した両形質間の遺伝相関係数は -0.1~-0.3 であった。従って, 裂皮粒の発生が問題となっているビール麦の育種において, 裂皮粒歩合に対する選抜は粒重に対する選抜よりも容易であり, また, 粒重に対する間接的な影響をほとんど与えないとみられる。

Key Words : *Hordeum vulgare*, grain size, hull-cracked grain, heritability, selection, genetic correlation.

緒 言

裂皮粒 (側面裂皮粒) 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。

裂皮粒歩合は品種によって 0~70 % 程度の大きな変異があり (露崎・武田 1989), 裂皮粒を発生しやすい品種では穀皮が薄く (浜地・吉田 1989), 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粒が多発する

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的要因であると見られている (露崎・武田 1989, 浜地ら 1989)。

著者らは二条オオムギ 8 品種・系統を用いた正逆ダイアレル交雑分析の結果から, 裂皮粒歩合は主として遺伝子の相加的效果に支配されること, 母性効果が存在しないこと, 裂皮粒歩合の低い方向が不完全優性であること等を明らかにし (武田・金谷 1995), さらにその片面ダイアレル F_2 分析の結果から, 裂皮粒歩合は主として遺伝子の相加的效果に支配されること, 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すこと, 裂皮粒歩合の高, 低両方向への超越分離が顕著なこと等を明らかにした (呉ら 1994)。

本研究においては F_2-F_3 世代の選抜反応と親子相関によって裂皮粒歩合と 1,000 粒重の遺伝様式を解析するとともに, 両形質間の関係を検討した。

材料および方法

実験 1. 選抜実験

1991 年に, さつき二条×はるな二条, 新田系 22×あまぎ二条, 新田系 22×はるな二条および新田系 22×吉系 16 の 4 組合せの F_2 集団と親品種を岡山大学資源生物科学研究所の実験圃場に慣行法で秋播き栽培した。親品種は各々 20 個体, F_2 は各々約 200 個体とし, 各個体から強勢な穂を原則として 5 本ずつ採って脱穀する前に穂の両側から観察し, 穎果が外側から見えるものを裂皮粒とした。また, 各個体から 100 粒を採って粒重を測定し, 1,000 粒重に換算した。

F_2 集団の裂皮粒歩合の表現型分散 (V_{F_2}) と各親品種の個体間分散の平均値 (V_E) から, $h_B^2 = (V_{F_2} - V_E) / V_{F_2}$ によって広義の遺伝率を算出した。また, F_2 個体の裂皮粒歩合と 1,000 粒重の分散および共分散から, 両者の表現型相関係数を算出した。

それぞれの F_2 集団から裂皮粒歩合について 5 % の選抜強度で高, 低両方向に選抜を加え, 翌年にこれらの選抜個体から F_3 系統 (各々 15 個体) を展開して裂皮粒歩合を調査し, Falconer (1976) に従って, $h^2 = R/S$ (R は選抜反応, S は選抜差) で遺伝率を推定した。な

1994 年 10 月 7 日受領 1995 年 3 月 20 日受理

お、新田系 22×吉系 16 の組合せでは後述するように F_3 全体の平均値があるので、選抜の方向別に遺伝率を算出した。

新田系 22×吉系 16 については 1,000 粒重に関しても同様の選抜実験を行い、Falconer (1976) に従って、 $r_G = (CR_A/R_A) \cdot (h_A/h_B) \cdot (i_A/i_B)$ 、(R_A と CR_A は形質 A の選抜反応と相関反応、 h_A と h_B は形質 A と B の遺伝率の平方根、 i_A と i_B は形質 A と B に対する選抜強度、ここでは各々 5% で等しい) によって、裂皮粒歩合と 1,000 粒重の遺伝相関係数 (r_G) を推定した。なお遺伝相関係数は裂皮粒歩合に選抜を加えた場合と 1,000 粒重に選抜を加えた場合についてそれぞれ算出した。

実験 2. 親子相関

1991 年に新田系 22×吉系 16 の F_2 183 個体を供試して裂皮粒歩合と 1,000 粒重を調査し、翌年、全個体から F_3 系統 (各々 15 個体) を展開して裂皮粒歩合と 1,000 粒重を調査し、親子相関ならびに両形質間の遺伝相関を検討した。なお、この材料は実験 1 の新田系 22×吉系 16 と共通で、栽培や調査の方法は実験 1 と同様である。

実験 3. 環境相関

1993 年に新田系 22 と吉系 16 を 11 月 11 日と 12 月 11 日の 2 回にわたって秋播き栽培し、各品種 50 個体から強勢な穂を原則として 5 本ずつ選んで裂皮粒歩合と 1,000 粒重を調べ、それぞれの個体間分散と共分散から両形質の環境相関係数を算出した。なお、以上すべての統計処理にあたって裂皮粒歩合は逆正弦変換した。

結 果

1. F_2 集団における分離

供試した 4 組合せの親品種および F_2 集団の裂皮粒歩合の平均値、広義の遺伝率および裂皮粒歩合と 1,000 粒重との表現型相関係数を Table 1 に示す。なお、親品種のはるな二条とあまぎ二条は裂皮粒歩合が低く、さつき二条は中程度、新田系 22 と吉系 16 は高い系統である。

新田系 22×あまぎ二条の組合せにおいて F_2 集団平均値が中間親よりも明らかに大きかったのを除けば、 F_2 の集団平均値は中間親に近い値を示した。 F_2 の表現型分散は組合せによって 3 倍ほどの開きがあったが、裂皮粒歩合の広義の遺伝率は F_2 平均値の高低とは関係がな

く、0.51~0.69 の範囲 (平均 0.63) にあった。一方、1,000 粒重と裂皮粒歩合との表現型相関係数は、組合せによって 0.12~0.34 といずれも低かった。

4 つの F_2 集団の裂皮粒歩合の分離はいずれも連続的であった。片親の裂皮粒歩合が低い組合せである新田系 22×あまぎ二条、新田系 22×はるな二条およびさつき二条×はるな二条では裂皮粒歩合の低い方に偏っていたが、裂皮粒歩合が高い親の間の組合せである新田系 22×吉系 16 では顕著な超越分離が認められた。

2. 選抜反応および親子相関

裂皮粒歩合に関して高、低両方向に選抜を加えた実験の結果を Table 2 に示す。選抜差は組合せによって 39.9~62.1 度、選抜反応は 17.3~30.4 度であり、選抜差に対する選抜反応の割合から推定した遺伝率は 0.43~0.59 (平均 0.50) であった。

新田系 22×吉系 16 の F_2 集団の裂皮粒歩合と 1,000 粒重の上下それぞれ分布末端 5% に相当する個体とその後代である F_3 系統の平均値を用いて、裂皮粒歩合と 1,000 粒重の上、下および両方向の 3 通りで算出した遺伝率を Table 3 に示す。裂皮粒歩合の高い方向の遺伝率は 0.65、低い方向の遺伝率は 0.34 であり、後者は前者のほぼ半分であった。一方、1,000 粒重の遺伝率は、高い方向で 0.17、低い方向で 0.13 と、いずれも低かった。

実験 2 に供試した新田系 22×吉系 16 の 183 個体 (系統) について計算した裂皮粒歩合の親子相関係数は 0.46、親子回帰係数は 0.47、1,000 粒重の親子相関係数は 0.32、親子回帰係数は 0.18 であった。

F_3 系統の裂皮粒歩合の平均値と系統内分散の関係を Fig. 1 に示す。裂皮粒歩合の平均値が中位の系統では系統内分散が大きく、一方、裂皮粒歩合の平均値が小さい、あるいは大きい系統では系統内分散が小さい傾向が認められた。Table 1 に示されるように、交配親から推定された誤差分散 (系統内分散) はほぼ 100 以下なので、Fig. 1 において系統内分散が 100 以下の F_3 系統を固定系統とみなすと、裂皮粒歩合が高、中、低のいずれにも固定したとみられる系統があるので、裂皮粒の発生歩合を支配する遺伝子の数はそれほど多くはないと推察される。

3. 裂皮粒歩合と 1,000 粒重との相関

4 つの F_2 集団における裂皮粒歩合と 1,000 粒重との

Table 1. Parents (P_1 , P_2 , MP) and F_2 population mean (F_2) of the frequency of hull-cracked grains and phenotypic variance in F_2 (V_{F_2}), error variance (V_E) estimated from parents, heritability in a broad sense (h_B^2), phenotypic correlation coefficient (r) between the percentage and 1,000-grain weight and number of plants examined (n)

Cross combination	P_1	P_2	MP	F_2	V_{F_2}	V_E	h_B^2	r	n
Satsuki Nijo × Haruna Nijo	7.5	4.2	5.9	9.7	106.4	33.3	0.69	0.115	224
Nittakei 22 × Amagi Nijo	42.4	0.0	21.2	10.0	118.2	41.9	0.65	0.179	226
Nittakei 22 × Haruna Nijo	42.4	4.2	23.3	16.8	105.9	51.8	0.51	0.343	217
Nittakei 22 × Yosikei 16	42.4	53.7	48.1	43.8	299.4	97.3	0.68	0.336	183

Table 2. Heritability (h^2) of the frequency of hull-cracked grains estimated from the ratio of selection response (R) to selection differential (S)

Cross combination	F ₂			F ₃			h^2
	L	H	S	L	H	R	
Satsuki Nijo × Haruna Nijo	0	39.9	39.9	11.2	28.5	17.3	0.43
Nittakei 22 × Amagi Nijo	0	42.1	42.1	13.0	32.6	19.6	0.47
Nittakei 22 × Haruna Nijo	0	41.6	41.6	16.8	41.6	24.8	0.59
Nittakei 22 × Yosikei 16	11.1	73.2	62.1	31.2	61.6	30.4	0.49

L : Selected downward, H : Selected upward.

Table 3. Heritability (h^2) of the frequency of hull-cracked grains and 1,000-grain weight estimated from the ratio of selection response (R) to selection differential (S) in Nittakei 22 × Yoshikei 16 population

Trait	Upward			Downward			Total		
	S	R	h^2	S	R	h^2	S	R	h^2
Hull-rupture	29.4	19.2	0.65	32.7	11.2	0.34	62.1	30.4	0.49
Grain weight	6.5	1.1	0.17	6.3	0.8	0.13	12.8	1.9	0.15

Table 4. Genetic correlation coefficient (r_G) between the frequency of hull-cracked grains and 1,000-grain weight estimated from the selection response (R), correlated response (CR) and their heritability (h^2) in Nittakei 22 × Yoshikei 16 population

Selected trait	R	CR	h^2	r_G
Hull-rupture	30.4	-1.0	0.49	-0.29
Grain weight	1.9	-1.5	0.15	-0.09

Table 5. Environmental correlation coefficient (r_E) between the frequency of hull-cracked grains (HG) and 1,000-grain weight (GW) in Yoshikei 16 and Nittakei 22

Variety	plot	HG	GW	r_E
Yosikei 16	I	54.8	45.1	0.407
	II	50.4	46.2	0.663
Nittakei 22	I	36.4	41.9	0.474
	II	48.7	44.4	0.631

I : Seeded in November. II : Seeded in December.

All the coefficients are significant at the 1 % level.

Fig. 1. Relationship between the mean and variance of percentage (arcsin transformed) of hull-cracked grains in 183 F₃ lines of Nittakei 22 × Yoshikei 16.

表現型相関係数は 0.12~0.34 であった (Table 1)。

新田系 22 × 吉系 16 の組合せにおいて裂皮粒歩合と 1,000 粒重の選抜反応と相関反応から算出した遺伝相関係数は、裂皮粒歩合に選抜を加えた場合には $r = -0.09$ 、1,000 粒重に選抜を加えた場合には $r = -0.29$ と、いずれも負の小さい値であった (Table 4)。

新田系 22 と吉系 16 の 11 月播区 (I 区) と 12 月播区 (II 区) の裂皮粒歩合と 1,000 粒重の平均値、および両者の環境相関係数を Table 5 に示す。裂皮粒歩合と 1,000 粒重の環境相関係数は I 区ではそれぞれ 0.47 と 0.41、II 区ではそれぞれ 0.63 と 0.68 と、いずれも 1 %

水準で有意な正の値を示した。

考 察

裂皮粒歩合の遺伝率について、武田・金谷 (1995) は 5 つの異なる栽培条件で 8 × 8 の正逆ダイヤレル F₁ を分析した結果から、広義の遺伝率は約 0.9、狭義の遺伝率は約 0.8 と推定し、呉ら (1994) は 8 × 8 の片面ダイヤレル F₂ 分析の結果から広義の遺伝率は 0.91、狭義の遺伝率は 0.58、さらに 28 組合せの F₂ の表現型分散と誤差分散から計算した広義の遺伝率は 0.43~0.80 (平均 0.65) であったと報告している。

本研究の F₂ 集団から推定した広義の遺伝率の平均値は 0.66 で、選抜差と遺伝獲得量から算出した狭義の遺伝率の平均値は 0.50、また、親子相関係数と親子回帰係数から推定した遺伝率はそれぞれ 0.46 と 0.47 であることから、裂皮粒歩合の狭義の遺伝率は組合せによって若干の違いはあるものの、0.5 前後とみられる。

F₂-F₃ の選抜実験の結果、裂皮粒歩合の低い方向への選抜効果が高い方向への選抜効果のほぼ半分であり、裂皮粒歩合の高い方向が部分優性であるというダイヤレル分析の結果 (武田・金谷 1995) が確かめられた (Table 3)。従って、裂皮粒歩合の低い遺伝子型に対する選抜は遺伝的固定がある程度進む中期世代まで待った方がよい。

今回供試した 4 組合せの F₂ における裂皮粒歩合と 1,000 粒重の表現型相関係数は 0.12~0.34 で、いずれも統計的に有意ではなかった。一方、各 50 個体の品種内個体間相関から推定した裂皮粒歩合と 1,000 粒重の環境相関は $r = 0.41 \sim 0.66$ といずれも 1 % 水準で有意であり (Table 5)、環境的には登熟が良い場合に裂皮粒が発生し易い傾向が明らかであった。その反面、新田系 22

×吉系 16 の F_2 - F_3 における相関反応から推定した裂皮粒歩合と 1,000 粒重の遺伝相関係数は -0.09 および -0.29 と小さい負の値であった (Table 4)。これらのことから、裂皮粒歩合と 1,000 粒重の表現型相関係数は弱い正の値を示すが、それを各構成要素に分けてみると、環境的には強い正の相関関係にある反面、遺伝的には弱い負の相関関係にあることが理解される。

このように、裂皮粒歩合と 1,000 粒重の遺伝相関は低いので、裂皮粒歩合あるいは 1,000 粒重に選抜を加えた場合の相手方の形質の相関反応はほとんど無視できると考えられる。

前述のように、ビールオオムギ品種の育種においてはエキスを高めるために穀皮歩合を下げる方向の選抜が加えられてきたが (佐藤ら 1989)、穀皮歩合を下げ過ぎると穀皮を過度に薄く、あるいは小さくすることにつながり、結果的に裂皮粒を発生するおそれがある。従って、ビールオオムギの育種においては裂皮粒の発生とエキスの兼ね合いから、穀皮歩合を適正なレベルに保つという観点が求められるであろう。

謝 辞

本研究の一部はビール酒造組合の研究助成金によった。記して謝意を表する。

引用文献

- Falconer, D. S. (1976) Introduction to quantitative genetics. The Ronald Press Co. New York. pp 365.
- 浜地勇次・吉田智彦 (1989) 最近のビール大麦における品質低下の実態・原因・対策. 農業および園芸 64 : 395-402.
- ・——・古庄雅彦 (1989) ビール大麦における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.
- 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ヤレル分析. 育種 39 : 471-480.
- 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ヤレル分析. 育種 45 (2) : (印刷中)
- 露崎 浩・武田和義 (1989) オオムギにおける裂皮粒ならびに凸腹粒の発生機構 (予報). 日作東北支部報 32 : 73-75.
- 呉 基日・武田和義・金谷良市 (1994) 二条オオムギの F_2 集団における裂皮粒歩合のダイヤレル分析. 岡大資生研報 2 : 79-90.

Summary

Selection response and correlation response of the fr-

equency of hull-cracked grains and the 1,000-grain weight were investigated for analyzing the mode of inheritance and genetic correlation of the traits.

In the first experiment, upper 5 % and lower 5 % of the four F_2 populations were selected for the frequency of hull-cracked grains and the selection response was examined in F_3 progenies.

In the second experiment, the frequency of hull-cracked grains and 1,000-grain weight of 183 F_2 plants from the cross of Nittakei 22 × Yoshikei 16 were recorded and 183 F_3 lines were grown to estimate the parent-offspring correlation and regression.

In the third experiment, environmental correlation between the frequency of hull-cracked grains and the 1,000-grain weight was estimated from 50 plants each of Nittakei 22 and Yoshikei 16. The materials were seeded twice in November and December.

Broad sense heritability of the frequency of hull-cracked grains estimated in the F_2 populations was in the range of $0.5 \sim 0.6$. The realized heritability estimated from the selection response was in the range of $0.4 \sim 0.6$. Correlation and regression coefficients between F_2 and F_3 were about 0.5 . On the other hand, the realized heritability of the 1,000-grain weight was in the range of $0.1 \sim 0.2$. Genetic correlation coefficient between the frequency of hull-cracked grains and the 1,000-grain weight estimated from the correlated response was in the range of $-0.1 \sim -0.3$, while the environmental correlation coefficient was in the range of $0.4 \sim 0.6$ and the phenotypic correlation coefficient in F_2 populations was in the range of $0.1 \sim 0.3$.

Because of the high heritability of the frequency of hull-cracked grains, selection for decreasing the incidence of hull-cracked grains may be easy, and because the genetic correlation between the frequency of hull-cracked grains and 1,000-grain weight is low, selection for the frequency of hull-cracked grains may induce little or no change in the 1,000-grain weight.

J. Wu¹⁾

R. Kanatani²⁾

K. Takeda³⁾

¹⁾ Yian-bian Agri. Col., Longjin, Jilin, China

²⁾ Plant Bioengineering Research Laboratories, Sapporo Breweries Ltd., Nittamachi, Nittagun, Gunmaken, 370-03

³⁾ Research Institute for Bioresources, Okayama University, Kurashiki,

710