

## Diallel Analysis for Pre-harvest Sprouting Resistance in the Red-grained Wheat Varieties in the Tohoku Region of Japan

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2019-03-22 キーワード (Ja): キーワード (En): Wheat, Breeding, Pre-harvest sprouting resistance, Diallel analysis, General combining ability, Specific combining ability 作成者: 吉川, 亮, 中村, 和弘 メールアドレス: 所属:
URL	<a href="https://doi.org/10.24514/00001252">https://doi.org/10.24514/00001252</a>

## 寒冷地小麦品種の穂発芽耐性に関するダイヤレル分析

吉川 亮\*<sup>1)</sup>・中村 和弘\*<sup>2)</sup>

**抄 録**：穂発芽耐性が異なり粒色が赤褐色の小麦7品種・系統を供試して、完全ダイヤレル交配を行い、49組合せのF<sub>1</sub>植物 (F<sub>2</sub>種子) の5～6穂を用いて穂発芽検定を行った。成熟期1日後および6日後の穂は穂発芽検定装置内で11日間の人工降雨処理を行い、穂発芽率を調査した。そして、穂発芽率の逆正弦変換値についてダイヤレル分析を行うとともに、組合せ能力を調査した。成熟期6日後の穂発芽率、成熟期1日後と成熟期6日後の平均穂発芽率の各ダイヤレル分析では、以下の同様な結果が得られた。

分散分析では、相加効果 (a項) および優性効果 (b項) は有意であったが、正逆交配間差 (c, d項) は有意でなかった。また、(V<sub>r</sub>, W<sub>r</sub>) 図の直線回帰式の勾配は1に近く、W<sub>r</sub>切片値は期待値に近く、しかも直線関係にあった。このため、母性効果やエピスタシスの影響はなく、単純な相加・優性モデルに適合した。遺伝分散は相加分散が優性分散よりやや大きかったが、環境分散は小さく、穂発芽耐性は相加効果と優性効果の両方により制御された。平均優性度は0.912～0.932で、不完全優性を示した。穂発芽耐性強は主に優性遺伝子により制御され、耐性が中～強の親品種は同じ優性耐性遺伝子を持つと推定された。広義の遺伝率は0.874～0.923と高かったが、狭義の遺伝率は0.517～0.564と中位であった。穂発芽率の一般組合せ能力および特定組合せ能力ともに有意であった。

**キーワード**：小麦、育種、穂発芽耐性、ダイヤレル分析、一般組合せ能力、特定組合せ能力

### Diallel Analysis for Pre-harvest Sprouting Resistance in the Red-grained Wheat Varieties in the Tohoku Region of Japan : Ryo YOSHIKAWA\*<sup>1)</sup> and Kazuhiro NAKAMURA\*<sup>2)</sup>

**Abstract** : Diallel cross analysis for pre-harvest sprouting resistance was conducted in wheat (*T. aestivum*). We used 49 F<sub>1</sub> lines derived from complete diallel crosses between 7 red-grained parental varieties for analysis. A pre-harvest sprouting test was carried out using 5-6 spikes of F<sub>1</sub> plants (F<sub>2</sub> seeds) and parental varieties. Artificial wetting treatment (AWT) for 11 days using a rainfall simulator was carried out starting 1 day and 6 days after maturity time, and we investigated the reverse sine transform value of the percentage of sprouted grain (PSG) in intact spikes. In diallel analyses for PSG following AWT at 6 days after maturing time and an average PSG of ATW at 1 day and 6 days after maturing time, we obtained similar results, as follows: In analysis of variance, the additive effect (a) and dominance effect (b) were significant at the 1% level, but the reciprocal effect (c) and specific reciprocal effect (d) were not significant. The (V<sub>r</sub>, W<sub>r</sub>) graph indicated that the slope of the regression line of W<sub>r</sub> on V<sub>r</sub> was close to 1, indicating that the simple additive-dominance genetic model was adequate and that the effect of the maternal effect and non-allelic interaction (epistasis) were absent. Though additive variance was larger than dominance variance, environmental variance was small in the genetic variance, and the pre-harvest sprouting resistance was controlled by both the additive effect and the dominance effect. The average degree of dominance showed incomplete dominance. Pre-harvest sprouting resistance was mainly controlled by dominant genes, and we estimated that the parental varieties with strong pre-harvest sprouting resistance had the same dominant resistance genes. The heritabilities in a broad sense were high (0.874-0.923), but the heritabilities in a narrow sense were moderate (0.517-0.564). The general combining ability and specific combining ability of PSG (reverse sine transform value) were significant.

\* 1) 現・北海道農業研究センター (National Agricultural Research Center for Hokkaido Region, Memuro, Hokkaido, 082-0081, Japan)

\* 2) 現・東北農業研究センター (National Agricultural Research Center for Tohoku Region, Morioka, Iwate, 020-0198, Japan)

**Key Words** : Wheat, Breeding, Pre-harvest sprouting resistance, Diallel analysis, General combining ability, Specific combining ability

## I 緒 言

小麦の収穫期前後の降雨により発生する穂発芽は、収量、外観品質の低下をもたらすのみならず、アミラーゼ活性が高まった、いわゆる「低アミロ小麦」になることにより、小麦粉の色が悪くなり、製めん適性、製パン適性等の二次加工適性も低下させる (Derera 1989) ので、小麦栽培地帯では大きな問題となっている。特に東北地域で長年栽培されてきた「キタカミコムギ」、「アオバコムギ」は穂発芽耐性が弱いため、しばしば穂発芽を招く場合があった。このため、小麦育種においては、穂発芽耐性が重要な育種目標になってきた。

東北地域では、品質低下をもたらさない小麦の収穫適期は、成熟期から成熟期後4日 (丹治ら 2003) または成熟期後1週間以内 (岩手県農業研究センター 2006) と報告とされている。このため、成熟期後1週間の間の穂発芽耐性が重要である。

小麦の穂発芽耐性の遺伝に関しては、異質6倍体であること、穂発芽は環境条件に影響を受けやすいこと、穂発芽には穀皮、胚乳および胚の3形質が関係しているので大変複雑な形質であることから、遺伝解析は難しいとされてきた (Gale 1989)。このため、穂発芽耐性の遺伝様式についての報告は少ない。我が国では、穂発芽耐性が強、弱の組合せの遺伝解析の結果、星野ら (1989) は穂発芽耐性が優性で2遺伝子の存在を、Yanagisawa *et al.* (1996) は穂発芽耐性には少なくとも3遺伝子が関与していると報告している。また、後藤・神前 (1965) は、穂発芽易はやや優性的に遺伝し、広義遺伝率は中程度であるとしている。以上の報告から、我が国の研究報告の間では、穂発芽耐性の遺伝様式に関して一致した結果が得られていない。

また、正逆交雑のF<sub>2</sub>種子の休眠性には母親の種皮、種子色および胚乳が影響することが報告されている (Noll *et al.* 1982, Yanagisawa *et al.* 1996, Miura *et al.* 1997)。

小麦成熟期後の種子休眠性のダイアレル分析による遺伝解析に関しては、2、3の研究論文がある。

Amano and Tsuchiya (1993) は、25℃発芽試験では、開花後50日および57日は、休眠性強は相加的な少数の優性遺伝子に制御されるが、70日では逆に劣性遺伝子に制御されることを報告した。また、Miura *et al.* (1997) も休眠性強は優性遺伝子によって制御されることを明らかにしている。

一方で、小麦の穂発芽耐性のダイアレル分析の報告は、組合せ能力についての報告はあるものの (Xiao and Xu 1993, Barnard *et al.* 2005)、(V<sub>r</sub>, W<sub>r</sub>) 図による解析や遺伝的パラメーターの推定等を行った報告は見あたらない。

ダイアレル分析は3親以上を同時に用いて、量的形質の遺伝効果や親の遺伝子型について統計遺伝学的に解析する方法で、親の遺伝子型や優性度などの遺伝的情報が交配した次の世代で得られる。また、組合せ能力の統計学的性質を明らかにするために役立つ (鶴飼 1992, 鶴飼 2002b)。

そこで本報では、東北地域における穂発芽耐性の異なる粒色が赤褐色の小麦品種・系統を用いて、人工降雨処理による収穫期の穂発芽耐性に関してダイアレル分析を行い、その遺伝様式について検討した。また、穂発芽耐性の一般組合せ能力および特定組合せ能力についても検討した。

本試験に当たり、企画調整部業務第1科の技術専門職員および契約職員には研究支援の面で、麦育種研究室の契約職員には研究補助の面でそれぞれご尽力いただいた。これらの方々に感謝を申し上げる。

## II 材料と方法

ダイアレル交配の親として、東北農業研究センター作物機能開発部麦育種研究室 (現・パン用小麦研究東北サブチーム) で育成された「ネバリゴシ」、「東北195号」、「コユキコムギ」、「あきたっこ」、「東北168号」および「東北185号」の6品種・系統と、長野県農事試験場で育成された「しゅんよう」の、合計7品種・系統を用いた。これらの親品種・系統の選定に当たっては、①実際の品種育成の交配母本によく利用されている品種・系統であること、②穂発芽耐性が異なり、その年次間変動が小さく安定し

Table 1 Pedigree, pre-harvest sprouting resistance and other characteristics of the parental varieties.

Varieties	Cross combinations	Year of rearing	Pre-harvest sprouting resistance	Maturing time	Grain color	Kernel hardness	Main end use
Nebarigoshi	Kanto 107 <sup>1)</sup> / Chihokukomugi <sup>2)</sup>	2000	Resistant	Early	Red	Soft	Japanese noodle
Shyun-yo	Tohoku 148 <sup>3)</sup> / Tosan 10 <sup>4)</sup>	1995	Resistant	Early-Medium	Red	Soft	Japanese noodle
Tohoku 195	Tohoku 157 <sup>5)</sup> / Tosan 12 <sup>6)</sup>	1988	Moderately resistant	Early	Red	Hard	Japanese noodle
Koyukikomugi	Tohoku 126(Hanagasakomugi) <sup>7,8)</sup> /Yukichabo <sup>9)</sup>	1988	Intermediate	Medium	Red	Hard	Bread
Akitakko	Tohoku 143(Wakamatsukomugi) <sup>10)</sup> / Tohoku 144 <sup>11)</sup>	1992	Moderately susceptible	Medium	Red	Hard	Japanese noodle
Tohoku 168	Tohoku 135 <sup>12)</sup> / Tohoku 129 <sup>13)</sup>	1980	Susceptible	Medium	Red	Soft	Japanese noodle
Tohoku 185	Tohoku 144 <sup>11)</sup> / Yukichabo <sup>9)</sup>	1985	Susceptible	Medium	Red	Hard	Japanese noodle

Note. Pre-harvest sprouting resistance : 1) Resistant (Yoshikawa *et al.* 2002), 2) Moderately susceptible (Yoshikawa *et al.* 2002), 3) Very resistant (Tanosaki 1991), 4) Resistant (Ushiyama *et al.* 1998), 5) Resistant (Tanosaki 1991), 6) Unknown, 7) Resistant (Tanosaki 1991), 8) Moderately susceptible (Hoshino *et al.* 1990), 9) Moderately susceptible (Hoshino *et al.* 1990), 10) Moderately susceptible (Hoshino *et al.* 1993), 11) Susceptible (Hoshino *et al.* 1993), 12) Susceptible (Tanosaki 1991), 13) Moderately susceptible (Tanosaki 1991).

ていること、③特定の品種に系譜が偏らないこと、④成熟期の差が小さいこと、を考慮して選定した。親品種・系統の穂発芽耐性は、「ネバリゴシ」と「しゅんよう」が強、「東北195号」がやや強、「コユキコムギ」が中、「あきたっこ」はやや弱、「東北168号」と「東北185号」は弱である。なお、いずれの品種・系統も粒色は赤褐色で、育成当時の主な用途は「コユキコムギ」はパン用、その他の品種・系統はめん用である。両親の穂発芽耐性について過去の研究報告を参照すると、穂発芽耐性が強の「ネバリゴシ」、「しゅんよう」と、やや強の「東北195号」は片親または両親も強または極強であった。一方、やや弱の「あきたっこ」、弱の「東北168号」、「東北185号」は両親もやや弱または弱であった (Table 1)。

これら7品種・系統を用いて、東北農業研究センターにおいて、1997年度 (1998年5～6月) に圃場で完全ダイアレル交配を行い、49組合せの交配種子 (F<sub>1</sub>種子) を得た。1998年度は、圃場にF<sub>1</sub>を播種し慣行栽培した。すなわち、栽培様式は畦幅70cm、株間12cm、条間15cmの二条千鳥1～2粒播による畦立栽培で、播種期は9月28日の適期播とした。施肥量は石灰50kg/10a、重過リン酸石灰55kg/10aとともに、元肥をN、P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>、K<sub>2</sub>O各5.6、18.9、14.0kg/10a 施用し、追肥はNのみを2kg/10a施用した。開花期頃 (6月上旬) にチルト乳剤1000倍液を散布し、赤かび病防除を1回行った。一区面積は0.6m<sup>2</sup> (平均13粒播種) で、反復数は2反復とし、乱塊法で試験区を配置した。

出穂期後の生育概況は、登熟期間中の天候は平年並で、縞萎縮病、うどんこ病、赤さび病の発生は少なく、赤かび病の発生は薬剤防除により発生がほと

んどみられなかった。また、成熟期頃の降雨はなく、登熟は良好であった。このため、穂発芽検定に適した健全な穂が採取できた。

穂発芽耐性検定は以下のように行った。1999年7月6～12日にかけて、各区から、成熟期にちょうど達した穂をランダムに10～12穂採取した。その半分の5～6穂は成熟期1日後の検定に、残り半分の5～6穂は成熟期6日後の検定にそれぞれ使用した。検定用穂は室温15～25℃ (平均約20℃) の風通しのよい室内で陰干しして、1日後検定では1日間、6日後検定では6日間、自然乾燥させた。なお、穂発芽耐性検定を成熟期1日後と成熟期6日後の2回行った根拠は、コンバインによる機械収穫は通常この間に行われ、この収穫期の降雨が穂発芽の主な原因になるためである。

成熟期1日後検定、成熟期6日後検定ともに、最初に穂を流水中 (水温約20℃) に約6時間浸漬して吸水させた後、直ちに稲用育苗箱に穂が重ならないよう寝かせて並べて、温度17～18℃で暗黒の穂発芽検定装置 (日本医化器械LP-2PH改良型) に入れ、棚に並べて静置させた。この穂発芽検定装置は室内全体に水分が行き渡るように、室内上部より水が霧状に噴霧される仕組みになっており、噴霧有無および時間のローテーションは4時間連続噴霧→2時間無噴霧→4時間連続噴霧→2時間無噴霧とした。各4時間連続噴霧後は穂全体が十分濡れた状態になった。人工降雨の処理日数は11日間とした。

人工降雨処理後は、直ちに穂をクラフト紙封筒に入れ、これを通風乾燥機の中に入れて40℃で2日間通風乾燥した。十分に乾燥した穂は手で脱穀して脱粒後、肉眼観察により発芽粒と無発芽粒を仕分けし、



穂発芽率を次式で算出した。

$$\text{穂発芽率 (\%)} = 100 \times (\text{発芽粒数} / \text{全粒数})$$

成熟期1日後および6日後のそれぞれの材料の穂発芽率を調査後、これら2時期の平均値も算出した。ダイアレル分析に当たっては、穂発芽率の逆正弦変換値 ( $\arcsin \sqrt{\text{穂発芽率}/100}$ ) を用いた。

ダイアレル分析はHayman (1954a, 1954b) によった。ただし、 $F_1$ 植物上の穂を用いた穂発芽検定は、穂に実った $F_2$ 種子を用いるので、各交配の全検定穂を $F_2$ 集団とみなし、 $F_2$ のダイアレル分析を行った。そこで、 $F_2$ 分析の遺伝的パラメータの推定に当たり、Jinks (1956) の方法により、 $F$  (優性・劣性遺伝子の相対的頻度指標) および  $h$  (優性遺伝子の平均的作業方向) の係数は $F_1$ 分析の $1/2$ 、 $H_1$ および $H_2$  (いずれも優性分散) の係数は同じく $1/4$ にして計算した。広義および狭義の各遺伝率はMather and Jinks (1982) の方法で算出した。 $F_1$ ダイアレル分析の仮定条件 (相加・優性モデル) の成立には、 $W_r$  (系列と親の共分散) と  $V_r$  (系列分散) の関係は勾配1で $W_r$ 切片が  $(D_r - H_r) / 4$  (本試験の $F_2$ の場合は  $(D_r - H_r) / 4$ ) の直線となることが期待される (鶴飼 2002b) ので、この基準で相加・優性モデル成立の可否を判定した。なお、( $V_r, W_r$ ) 図および ( $\bar{P}_r, V_r + W_r$ ) 図 ( $\bar{P}_r$ : 親の値、 $V_r + W_r$ : 劣性遺伝子割合) の作成に当たっては、各親についての $V_r, W_r$ のそれぞれから環境分散を引いて補正した値をプロットした。一般組合せ能力および特定組合せ能力はGiffing (1956) の方法で分析した。

以上のダイアレル分析および組合せ能力分析は、筆者らがマイクロソフト社製のExcelで作成した分析プログラムで行った。プログラム作成に当たっては、中山 (1985)、鶴飼 (1989, 1992, 2002a, 2002b)、Giffing (1956) およびファルコナー (1993) の文献を参考にした。

### III 結 果

ダイアレル交配における穂発芽検定処理後の穂発芽率をTable 2に示した。親品種・系統の穂発芽率には明らかな差異がみられた。穂発芽耐性強の「ネバリゴシ」、「しゅんよう」は、成熟期1日後検定の穂発芽率 (以下、1 day) が0%、成熟期6日後検定の穂発芽率 (以下、6 days) が0~0.2%、1 dayと6 daysの平均値 (以下、Mean) が0~0.1%ときわめ

て低かった。一方、穂発芽耐性弱の「東北168号」と「東北185号」は1 dayで22.8~32.2%、6 daysで40.1~88.4%、Meanで36.2~55.6%と高かった。その他の品種・系統の中で、穂発芽耐性がやや強の「東北195号」と中の「コユキコムギ」はこれらの値が低く、「ネバリゴシ」、「しゅんよう」に近い値を示した。一方、やや弱の「あきたっこ」は1 dayでは穂発芽率が低かったが、6 daysではかなり高かった。

1 dayと6 daysの間の比較では、親品種・系統および $F_1$ ともに、一般に6 daysの方が1 dayより高い傾向がみられた。また、親品種・系統平均値と親以外の $F_1$ 平均値を比較すると、1 dayがそれぞれ8.5%、5.7%、6 daysではそれぞれ30.1%、23.0%、そしてMeanではそれぞれ19.3%、14.4%で、いずれも $F_1$ 平均値が親品種・系統平均値より低かった。穂発芽耐性強同士の「ネバリゴシ」と「しゅんよう」の正逆組合せの $F_1$ では、1 day、6 daysともに1%以下と親品種・系統並みに低かった。一方、弱同士の「東北168号」と「東北185号」の正逆組合せの $F_1$ では、両親の中間より高い穂発芽率を示した。

穂発芽率を逆正弦変換した値を用いてダイアレル分析を行った。Hayman (1954a) によるダイアレル交配の分散分析表をTable 3に示す。1 day、6 daysおよびMeanのいずれの検定期間においても、相加効果を表す $a$ 項、優性効果を表す $b$ 項、交配組合せに固有の優性偏差 (特定組合せ能力) を表す $b_s$ 項はいずれも1%水準で有意であった。一方、平均的優性偏差を表す $b_l$ 項、親に固有の優性偏差を表す $b_2$ 項、各親の平均正逆交配間差を表す $c$ 項、正逆交配間差の内 $c$ 項以外に帰する部分の $d$ 項およびブロック (Block) は有意でなかった。

上記の分散分析の結果、優性効果が存在することがわかったので、さらに詳細に親品種・系統のもつ優性遺伝子について検討を加えた。 $(V_r, W_r)$  図をFig. 1に示す。 $W_r$ の $V_r$ の上への直線回帰式は、検定期間の1 dayが $W_r = 0.776V_r + 0.011$ 、6 daysが $W_r = 1.079V_r + 0.040$ 、そしてMeanが $W_r = 1.0V_r + 0.022$ で、勾配は1 dayにおいて1より低かったが、6 daysおよびMeanでは1または1に近かった。また、 $W_r$ 切片はTable 4から算出した  $(D_r - H_r) / 4$  からの期待値 (1 day が $0.07$ 、6 daysが $0.044$ 、Meanが $0.022$ ) と同じかまたは近かった。さらに、回帰式の決定係数は、1 dayが $R^2 = 0.987$ 、6 daysが $R^2 = 0.943$ 、Meanが $R^2 = 0.978$ といずれもきわめて高いため、 $V_r$ と $W_r$

Table 2 Diallel table for the mean values of percentage of sprouted grain by artificial wetting treatment at 1 day and 6 days after maturing time in F<sub>1</sub> progeny (F<sub>2</sub> seed) and their parental varieties of wheat.

Time of artificial wetting treatment after maturing time	Female		P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	Mean
	Male		%							
1day	P1	Nebarigoshi	<u>0.0</u>	0.0	1.7	0.6	0.7	3.8	1.5	1.2
	P2	Shyun-yo	0.5	<u>0.0</u>	0.2	0.0	0.2	0.9	1.1	0.4
	P3	Tohoku 195	0.2	0.6	<u>0.9</u>	0.7	1.7	3.1	3.0	1.4
	P4	Koyukikomugi	1.5	0.8	2.0	<u>0.5</u>	1.5	8.9	5.2	2.9
	P5	Akitakko	3.6	0.5	0.3	1.8	<u>3.4</u>	32.4	11.9	7.7
	P6	Tohoku 168	2.7	1.4	2.9	3.4	20.9	<u>22.8</u>	45.2	14.2
	P7	Tohoku 185	1.4	0.7	3.6	1.8	12.8	34.8	<u>32.2</u>	12.5
	Mean		1.4	0.6	1.6	1.2	5.9	15.2	14.3	5.7
6days	P1	Nebarigoshi	<u>0.2</u>	0.8	0.0	3.7	22.9	18.6	7.0	7.6
	P2	Shyun-yo	0.2	<u>0.0</u>	3.1	6.1	29.2	28.0	14.2	11.5
	P3	Tohoku 195	2.4	7.4	<u>6.5</u>	22.3	33.6	26.8	3.8	14.6
	P4	Koyukikomugi	8.4	8.5	9.7	<u>8.3</u>	11.3	10.2	28.5	12.1
	P5	Akitakko	11.0	21.2	21.3	12.2	<u>67.2</u>	66.1	62.9	37.4
	P6	Tohoku 168	10.1	23.3	29.0	36.9	72.4	<u>88.4</u>	66.1	46.6
	P7	Tohoku 185	6.3	6.8	5.0	27.1	59.5	75.2	<u>40.1</u>	31.4
	Mean		5.5	9.7	10.6	16.6	42.3	44.7	31.8	23.0
Mean	P1	Nebarigoshi	<u>0.1</u>	0.4	0.9	2.1	11.8	11.2	4.2	4.4
	P2	Shyun-yo	0.3	<u>0.0</u>	1.7	3.0	14.7	14.4	7.7	6.0
	P3	Tohoku 195	1.3	3.9	<u>3.7</u>	11.5	17.7	14.9	3.4	8.0
	P4	Koyukikomugi	5.0	4.7	5.9	<u>4.4</u>	6.5	9.6	16.8	7.5
	P5	Akitakko	7.3	10.8	10.8	7.0	<u>35.3</u>	49.2	37.4	22.5
	P6	Tohoku 168	6.3	12.3	15.9	20.2	46.7	<u>55.6</u>	55.7	30.4
	P7	Tohoku 185	3.9	3.8	4.3	14.5	36.2	55.0	<u>36.2</u>	22.0
	Mean		3.4	5.1	6.1	8.9	24.1	30.0	23.0	14.4

Note. Percentage of sprouted grain :  $100 \times$  number of visual germinated grains/number of total grains.

Mean : Mean of percentage of sprouted grain following artificial wetting treatment at 1 day and 6 days after maturing time in each F<sub>1</sub> and parental varieties.

Maturing time : Time at loss of green color from the spikes in the field.

は直線関係にあった。以上のことから、6 daysとMeanでは、ダイヤレル分析の仮定条件が成立していると判断され、エピスタシス（非対立遺伝子間の相互作用）の影響はなく、相加・優性モデルに適合すると判定された。

一方、1 dayでは、回帰式の切片が期待値に近く決定係数が高いものの、勾配が0.776で1より低いので、エピスタシスの存在が疑われた。そこで、Fig. 1の回帰直線からとくに離れた「あきたっこ」の系列をダイヤレル表から除き、6×6副ダイヤレル表を新たに作成して、分散分析を行った（Table 4）。その結果、a項、b項、b<sub>2</sub>項はいずれも1%水準で有意であった。また、(V<sub>r</sub>, W<sub>r</sub>)図の直線回帰式はW<sub>r</sub>=1.013V<sub>r</sub>+0.009となり、勾配がほぼ1に近い

くなり、W<sub>r</sub>切片が期待値の0.010に近い0.009を示し、しかも決定係数がR<sup>2</sup>=0.978ときわめて高く直線関係にあった（Fig. 2）。このため、「あきたっこ」の系列を除いた場合の1 dayも、エピスタシスの影響はなく、相加・優性モデルに適合すると判定された。

1 dayは、エピスタシスの存在が示唆された「あきたっこ」の系列を除いた6品種・系統、6 daysとMeanは7品種・系統の各ダイヤレル交配に基づき、Hayman (1954b)によるダイヤレル分析により推定した各種遺伝成分をTable 5に示す。遺伝分散は、1 dayでは、相加分散(D)は、優性分散H<sub>1</sub>よりやや低い、優性分散H<sub>2</sub>に比べると高かった。一方、6 daysとMeanでは、相加分散(D)が優性分散(H<sub>1</sub>, H<sub>2</sub>)よりやや大きかった。環境分散(E)

はいずれの検定期期でも小さかった。平均優性度 ( $\sqrt{H_i/D}$ ) は、1 dayでは1.129と1以上で超優性を示した。一方、6 daysの平均優性度は0.912、Meanは0.932といずれも1以下で不完全優性を示した。親全体における優性遺伝子の割合 ( $p \cdot D$ ) は、1 dayが0.776、6 daysが0.649、Meanが0.571と0.5以上で

あったので、いずれの検定期期も優性遺伝子の割合が劣性遺伝子より多く関与していた。優性遺伝子の平均的作用方向 ( $h$ ) は、1 dayが-0.215、6 daysが-0.377、Meanが-0.237といずれの検定期期でも負値を示したことから、穂発芽率が低い方向、すなわち穂発芽耐性が強い方向を示した。正負対立遺伝

Table 3 Analysis of variance for percentage of sprouted grain in diallel crosses of wheat.

Item <sup>1)</sup>	Degree of freedom	Mean square		
		1 day	6 day	Mean
a	6	0.3751 **	1.1982 **	0.6724 **
b	21	0.0335 **	0.0573 **	0.0312 **
$b_1$	1	0.0142	0.0375	0.0107
$b_2$	6	0.0138	0.0227	0.0056
$b_3$	14	0.0433 **	0.0736 **	0.0436 **
c	6	0.0072	0.0138	0.0035
d	15	0.0041	0.0130	0.0041
Block	1	0.0057	0.0111	0.0002
Error	48	0.0063	0.0147	0.0054

- Note. 1) a: Additive effect, b: Dominance effect,  $b_1$ : Mean dominance effect,  $b_2$ : Additional dominance effect,  $b_3$ : Residual dominance effect, c: Reciprocal effect, d: Specific reciprocal effect. MS of error was estimated from a pooled block mean square.
- 2) See Table 2 for 1 day, 6 days and Mean. As for these abbreviation, following Table 4-6 and Fig. 1-2 are also similar.
- 3) \*\*, \*Significant at the 1% and 5% levels, respectively.

Table 4 Analysis of variance for percentage of sprouted grain in a set of 6×6 subdiallel cross after exclusion of "Akitakko" array at 1 day after maturing time.

Item <sup>1)</sup>	Degree of freedom	Meansquare
		1day
a	5	0.1771 **
b	15	0.0162 **
$b_1$	1	0.0177
$b_2$	5	0.0292 **
$b_3$	9	0.0089
c	5	0.0089
d	10	0.0025
Block	1	0.0034
Error	35	0.0054

- Note. 1) See Table 3.  
2) \*\*Significant at the 1%.

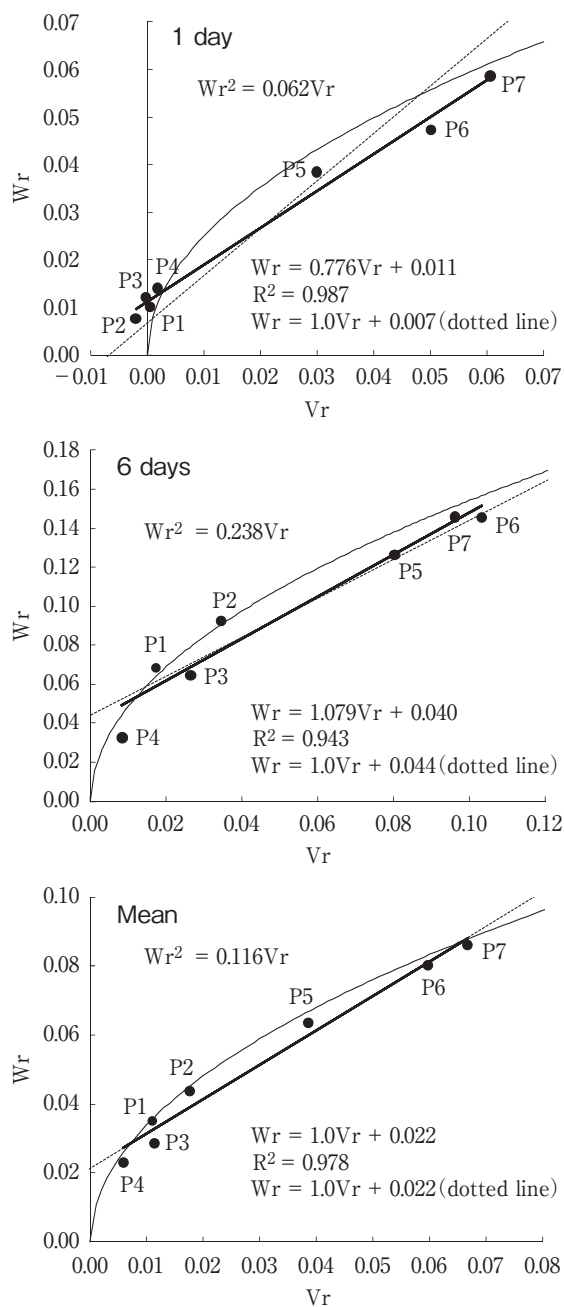


Fig. 1 ( $V_r$ ,  $W_r$ ) graphs for percentage of sprouted grain in wheat.

Note. The numbers correspond to parental varieties in Table 2.

子の割合 ( $\bar{uv}$ ) は、1 dayが0.146、6 daysが0.225、Meanが0.261と、6 daysとMeanでは正対立遺伝子と負対立遺伝子の頻度が全遺伝子座で等しい時の最大値0.25に近い値を示した。広義の遺伝率 ( $h^2_B$ ) および狭義の遺伝率 ( $h^2_N$ ) については、1 dayではそれぞれ0.773、0.381、6 daysではそれぞれ0.874、0.517、

そして Meanではそれぞれ0.923、0.564と、いずれの検定期も広義の遺伝率は高かったが、狭義の遺伝率は1 dayではやや低く、6 daysとMeanでは中位であった。

( $\bar{Pr}$ ,  $Vr+Wr$ ) 図により、親の穂発芽率 ( $\bar{Pr}$ ) と  $Vr+Wr$  の関係をFig. 3に示す。1 day、6 daysお

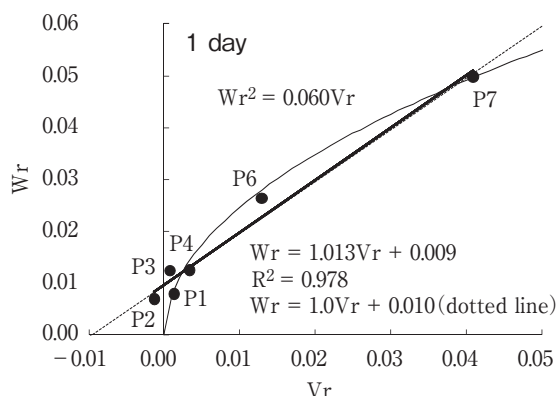


Fig. 2 ( $Vr$ ,  $Wr$ ) graphs for percentage of sprouted grain at 1 day after maturing time in  $6 \times 6$  subdiallel cross after exclusion of "Akitakko" array.

Note. The numbers correspond to parental varieties in Table 2.

Table 5 Genetic parameters estimated by the the methods of Hayman (1954) and Jinks (1956) for percentage of sprouted grain in wheat.

Components <sup>2)</sup>	1 day <sup>**</sup>		6 day		Mean	
	Estimate	Standard error	Estimate	Standard error	Estimate	Standard error
$D$	0.055	0.017	0.224	0.035	0.111	0.002
$H_1$	0.067	0.009	0.185	0.004	0.099	0.043
$H_2$	0.038	0.012	0.166	0.004	0.101	0.037
$F$	0.066	0.003	0.122	0.039	0.030	0.012
$E$	0.005	-	0.015	-	0.005	-
$\sqrt{H_1/D}$	1.129	0.253	0.912	0.061	0.932	0.197
$p \cdot D$	0.776	0.040	0.649	0.035	0.571	0.013
$h$	-0.215	0.003	-0.377	0.059	-0.237	0.022
$\bar{uv}$	0.146	0.064	0.225	0.010	0.261	0.019
$h^2_B$	0.773	0.028	0.874	0.001	0.923	0.008
$h^2_N$	0.381	0.048	0.517	0.013	0.564	0.088

Note. 1) <sup>\*</sup>A set of  $6 \times 6$  subdiallel cross after exclusion of "Akitakko" array.

2)  $D$ : Additive variance,  $H_1$  and  $H_2$ : Dominance variance,  $F$ : Indication of the relative frequencies of dominant and recessive alleles,  $E$ : Environmental variance,  $\sqrt{H_1/D}$ : Average degree of dominance,  $p \cdot D$ : Proportion of dominant genes,  $h$ : Average direction of dominance,  $\bar{uv}$ : Balance of positive and negative alleles,  $h^2_B$ : Heritability in a broad sense,  $h^2_N$ : Heritability in a narrow sense.

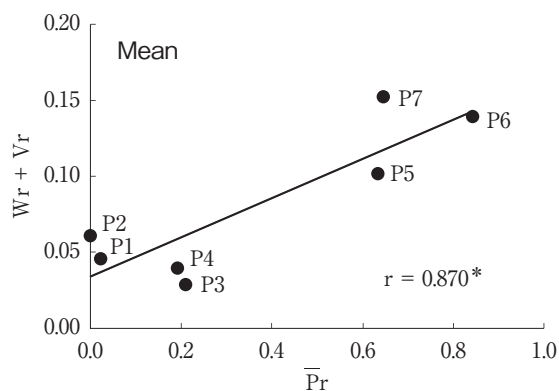
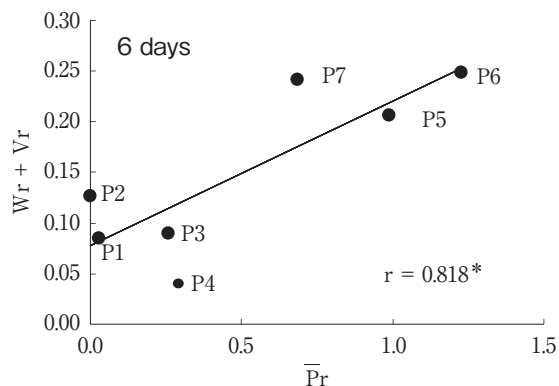
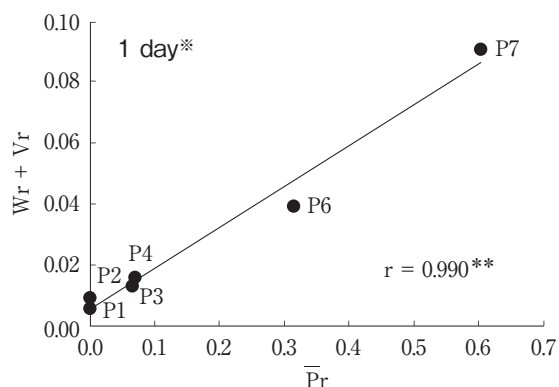


Fig. 3 ( $\bar{Pr}$ ,  $Vr+Wr$ ) graphs for percentage of sprouted grain in wheat.

Note. 1) <sup>\*</sup>A set of  $6 \times 6$  subdiallel after exclusion of "Akitakko" array.

2) The numbers correspond to parental varieties in Table 2.

3) <sup>\*\*</sup>, <sup>\*</sup> Significant at the 1% and 5% levels, respectively.



よびMeanのいずれの検定期でも、両者の間には0.818~0.990の高い正の有意な相関係数を示した。このため、穂発芽耐性の優性遺伝子は穂発芽率を負の方向に、すなわち穂発芽耐性が強い方向に作用した。

次に、7×7のダイヤレル交配における穂発芽率の一般組合せ能力（以下、GCA）および特定組合せ能力（以下、SCA）の分散分析結果を、Table 6に示した。1 day、6 daysおよびMeanのいずれの検定期でも、GCAおよびSCAは有意であったが、正逆交配差（Reciprocal）は有意でなかった。

また、穂発芽率について、各親品種・系統のGCAおよび各交配組合せのSCAと正逆交配効果（以下、RE）のそれぞれを推定し、Table 7に示した。表の対角線上はGCAを、対角線より上はSCA、そして対角線より下はREを表し、いずれも正逆組

合せおよびブロックを込みにした平均値で示した。GCAの品種・系統間差異は、1 dayでは-0.136~0.179と小さかったが、6 daysでは-0.226~0.257と大きく、Meanは両時期の中間の-0.176~0.210となった。1 dayのGCAは「東北168号」>「東北185

**Table 6** Analysis of variance in combining ability analysis for percentage of sprouted grain in 7×7 diallel crosses of wheat.

Sources	Degree of freedom	Mean square		
		1 day	6 days	Mean
General combining ability (GCA)	6	0.1388**	0.3918**	0.2278**
Specific combining ability (SCA)	14	0.0233**	0.0426**	0.0237**
Reciprocal	21	0.0050	0.0133	0.0039
Error	42	0.0619	0.1542	0.0863

Note. \*\*, \*Significant at the 1% and 5% levels, respectively.

**Table 7** General combining ability (GCA), specific combining ability (SCA) and reciprocal effect (RE) for percentage of sprouted grain by artificial wetting treatment at 1 day and 6 days after maturing time in wheat.

Time of artificial wetting treatment after maturing time	Parents	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	
1day	P1	Nebarigoshi	<u>-0.085</u>	0.078	0.052	0.061	-0.010	-0.088	-0.093
	P2	Shyun-yo	0.024	<u>-0.136</u>	0.084	0.046	-0.043	-0.104	-0.060
	P3	Tohoku 195	-0.030	0.010	<u>-0.073</u>	0.062	-0.065	-0.108	-0.025
	P4	Koyukikomugi	0.024	0.032	0.028	<u>-0.046</u>	-0.050	-0.057	-0.063
	P5	Akitakko	0.064	0.010	-0.044	-0.001	<u>0.049</u>	0.142	0.026
	P6	Tohoku 168	-0.013	0.012	-0.009	-0.059	-0.067	<u>0.179</u>	0.215
	P7	Tohoku 185	-0.016	-0.023	0.008	-0.053	0.006	-0.064	<u>0.111</u>
	LSD(5%)		GCA=0.039, SCA=0.068, RE=0.055						
6days	P1	Nebarigoshi	<u>-0.226</u>	0.005	-0.077	0.083	0.040	0.013	-0.064
	P2	Shyun-yo	-0.026	<u>-0.116</u>	-0.011	0.036	0.003	0.018	-0.049
	P3	Tohoku 195	0.075	0.052	<u>-0.126</u>	0.278	0.056	0.003	-0.249
	P4	Koyukikomugi	0.047	0.017	-0.087	<u>-0.091</u>	-0.249	-0.243	0.095
	P5	Akitakko	-0.081	-0.045	-0.070	0.005	<u>0.257</u>	0.045	0.105
	P6	Tohoku 168	-0.062	-0.026	0.014	0.149	0.032	<u>0.172</u>	0.163
	P7	Tohoku 185	-0.021	-0.072	0.021	-0.006	-0.016	0.100	<u>0.131</u>
	LSD(5%)		GCA=0.052, SCA=0.100, RE=0.107						
Mean	P1	Nebarigoshi	<u>-0.176</u>	0.016	0.026	0.083	0.008	-0.071	-0.062
	P2	Shyun-yo	-0.008	<u>-0.127</u>	0.053	0.046	0.009	-0.043	-0.081
	P3	Tohoku 195	0.022	0.036	<u>-0.096</u>	0.094	0.023	-0.043	-0.174
	P4	Koyukikomugi	0.039	0.019	-0.050	<u>-0.058</u>	-0.160	-0.109	0.026
	P5	Akitakko	-0.039	-0.028	-0.050	0.005	<u>0.145</u>	0.076	0.069
	P6	Tohoku 168	-0.043	-0.015	0.009	0.062	-0.013	<u>0.210</u>	0.194
	P7	Tohoku 185	-0.008	-0.052	0.014	-0.016	-0.007	-0.044	<u>0.102</u>
	LSD(5%)		GCA=0.026, SCA=0.063, RE=0.062						

Note. GCA=Values on diagonal (gothis font with underline), SCA=Values above diagonal, RE=Values below diagonal. Overall mean of reciprocal crossings and blocks.

号」>「あきたっこ」>「コユキコムギ」>「東北195号」>「ネバリゴシ」>「しゅんよう」の順となった。一方、6 daysおよびMeanのGCAは、いずれも「東北168号」>「東北185号」>「あきたっこ」>「コユキコムギ」>「東北195号」>「しゅんよう」>「ネバリゴシ」の順となった。また、各検定期期とも、「東北168号」、「東北185号」および「あきたっこ」の3品種・系統は正值を示したが、「コユキコムギ」、「東北195号」、「しゅんよう」および「ネバリゴシ」の4品種・系統は負値を示した。以上の結果から、穂発芽耐性が中～強の品種・系統を交配母本に用いることにより、一般に穂発芽率を低めるが、逆に弱～極弱の品種を用いると一般に穂発芽率が高まることが判明した。

SCAにおいては、1 dayでは-0.108～0.215と組合せ間に大きな差異がみられ、CGAより大きな変異幅が認められた。また、6 daysおよびMeanでも、それぞれ-0.249～0.163、-0.174～0.194と大きく、CGAとほぼ同等の大きな変異幅が認められた。SCAの絶対値が0.1より大きい組合せは、1 dayでは、負値を示した組合せの中では、「しゅんよう×東北168号」(-0.104)と「東北195号×東北168号」(-0.108)、正值では「東北168号×東北185号」(0.142)と「あきたっこ×東北185号」(0.215)であった。また、6 daysにおいては、負値は「東北195号×東北185号」(-0.249)、「コユキコムギ×あきたっこ」(-0.249)および「コユキコムギ×東北168号」(-0.243)、正值では「東北195号×コユキコムギ」(0.278)、「あきたっこ×東北185号」(0.105)および「東北168号×東北185号」(0.163)であった。そしてMeanにおいては、負値は「東北195号×東北185号」(-0.174)と「コユキコムギ×あきたっこ」(-0.160)、正值では「東北168号×東北185号」(0.194)であった。以上の結果、SCAが大きな負値を示した全組合せは、片親が穂発芽耐性中～強の品種・系統であった。一方、SCAが大きい正值の組合せのほとんどは、両親とも穂発芽耐性が弱または極弱であった。

REはGCA、SCAに比べて一般に低い組合せが多かった。その中でも特に高い絶対値を示した組合せは、1 dayでは「ネバリゴシ×あきたっこ」(0.064)、「あきたっこ×東北168号」(-0.067)、「東北185号×東北168号」(0.064)、6 daysでは「コユキコムギ×東北168号」(0.149)、「東北168号×東北185号」

(0.100)、Meanでは「コユキコムギ×東北168号」(0.062)の6組合せであった。

#### IV 考 察

小麦の穂発芽耐性の遺伝様式を解析するため、その耐性が異なり粒色が赤褐色の7つの親品種・系統を用いて完全ダイアレル交配を行い、穂発芽率についてダイアレル分析を行った。

成熟期の1日後(1 day)、6日後(6 days)に穂発芽検定した結果、両検定期期とも反復間差は認められず、品種・系統間差は明瞭であった。親品種・系統の平均穂発芽率は1 dayが8.5%、6 daysでは30.1%で、5日間で約20%増加した。Kuwabara *et al.* (1996)は、穂発芽率が成熟期後1週間の間に急激に増加し、品種の平均穂発芽率はこの間20%増加することを明らかにしている。本試験でも同様な結果が得られた。

親品種・系統における穂発芽率は、1 day、6 daysの検定2時期ともに、穂発芽耐性強の「ネバリゴシ」と「しゅんよう」はきわめて低いのに対し、弱の「東北168号」と「東北185号」は高い値を示した。また、やや弱の「あきたっこ」は、1 dayでは低かったが、6 daysでは高かった。小田(1988)は穂発芽性程度(穂発芽率)の推移から小麦品種を、タイプ①：穂発芽性程度は開花後10日から高くなるが、登熟期間途中に一時的に低下する時期がある品種(「関東99号」、「Gamenya」)、タイプ②：開花後30日までは低く、その後70～80%まで高くなる品種(「農林61号」、「シラサギコムギ」等)、タイプ③：開花後30日までは低く、その後40～50%まで高くなる品種(「トヨホコムギ」、「ゼンコウジコムギ」等)の3つのタイプに分類した。なお、穂発芽耐性はタイプ①が弱、タイプ②が強、タイプ③が極強である。本試験では開花後の穂発芽率の推移は調査していなかったが、この分類に従うと、穂発芽耐性の強い「ネバリゴシ」と「しゅんよう」はタイプ②または③に、耐性が弱い「東北168号」と「東北185号」はタイプ①に分類されると考えられる。本試験に用いた品種・系統を詳細に分類するためには、今後、さらに穂発芽率の推移調査が必要である。

穂発芽耐性の強～中の「ネバリゴシ」、「しゅんよう」、「東北195号」および「コユキコムギ」の4品種は、F<sub>1</sub>および両親間に穂発芽率に大きな差がなく、ダイアレル分析の(V<sub>r</sub>, W<sub>r</sub>)図(Fig. 1)および

( $\overline{Pr}$ ,  $Wr+Vr$ ) 図 (Fig. 2) において、いずれの検定期でもこれら4品種が左下に集中していることから、これら4品種は共通して同じ穂発芽耐性強の優性遺伝子を持つことが推察される。一方で、穂発芽耐性弱の「東北168号」および「東北185号」は、( $Vr$ ,  $Wr$ ) 図および ( $\overline{Pr}$ ,  $Wr+Vr$ ) 図においてこれら2品種が右上に位置していることから、穂発芽耐性弱の劣性遺伝子を持つと考えられる。

ダイアレル分析の ( $Vr$ ,  $Wr$ ) 図における直線回帰式は、1 dayにおいては勾配が1より著しく低く、エピスタシスの存在が疑われた。この場合は、回帰直線から特に離れた親の系列ごとを削除して、副ダイアレル表を作り、それに基づいてダイアレル分析をやり直すことが行われる (Dwivedi *et al.* 1980、鶴飼 2002b)。そこで、「あきたっこ」の系列を除いた6×6副ダイアレル表について再度ダイアレル分析を行った結果、回帰直線の勾配が1.0となってエピスタシスの影響はなくなり、相加・優性モデルに適合すると判断された。また、6 daysおよびMeanも ( $Vr$ ,  $Wr$ ) 図からエピスタシスの影響はなく、相加・優性モデルに適合すると判断された。以上のことから、いずれの検定期でも穂発芽率のダイアレル分析は相加・優性モデルに適合したので、遺伝分散は相加効果と優性効果の両方で説明できると考えられる。1 dayでは「あきたっこ」の系列を除くとエピスタシスの影響を排除でき相加・優性モデルに適合したことは、「あきたっこ」が持つ穂発芽耐性遺伝子が他の遺伝子座と相互作用を持つことを示唆すると考えられる。「あきたっこ」の穂発芽率は1 dayでは低く穂発芽耐性品種と大差がないが、6 daysでは高くなるという、休眠覚醒が急激に進む特異的な品種である。このような休眠覚醒特性がエピスタシスを引き起こす要因になっている可能性があるため、今後さらに検討する必要がある。

ダイアレル分析によって推定した遺伝分散は、1 dayでは優性分散 ( $H_I$ ) が相加分散 ( $D$ ) よりやや大きかったが、6 daysとMeanでは相加分散 ( $D$ ) の方が優性分散 ( $H_I$ ) よりやや大きかった (Table 5)。この結果、小麦の穂発芽耐性へは、いずれの検定期でも相加効果と優性効果の両者が同程度に関与していると考えられる。

1 day、6 daysおよびMeanのいずれの検定期でも、穂発芽耐性の優性遺伝子は耐性が強い方向に作用したことから (Fig. 2)、穂発芽耐性強は優性遺

伝子により制御されていると考えられる。また、親全体における優性遺伝子の割合 ( $p \cdot D$ ) は、いずれも優性遺伝子の割合が劣性遺伝子より多く関与していたことは (Table 4)、親の中には穂発芽耐性強の遺伝子を持つ品種・系統が多いことを示唆しているものと考えられる。

遺伝率に関しては、1 day、6 daysおよびMeanともに広義の遺伝率は0.773~0.923と高いものの、狭義の遺伝率は0.381~0.564と低~中であった (Table 4)。狭義の遺伝率が実際の選抜効果の指標であるので、いずれの検定期でも穂発芽耐性の選抜効果も低いまたは中程度と推察される。

1995年度以降、東北農業研究センター麦育種研究室では、穂発芽検定は初期世代 ( $F_2 \sim F_3$ ) では6 daysの1時期のみ、中後期世代系統 ( $F_4$ 以降) の穂発芽検定は本試験と同様の1 day と6 daysの2時期に行い、穂発芽検定温度と人工降雨の処理日数は本試験と同じにして実施してきた。なお、穂発芽調査項目は本試験の穂発芽率ではなく、穂発芽程度 (0:無~5:甚) である。穂発芽耐性の選抜は、初期世代は6 daysの穂発芽程度、中後期世代は1 dayの穂発芽程度と6 daysの穂発芽程度の平均値に基づき行ってきた。本試験のダイアレル分析では、6 daysとMeanは同様な結果が得られ、狭義の遺伝率も1 dayより高いことから、従来の穂発芽耐性選抜法は効率的な方法であったと考えられる。なお、本試験の穂発芽検定温度は17~18℃で行ったが、穂発芽率は一般に検定温度に影響を受け、低温ほど穂発芽率が高まることが報告されている (Oda *et al.* 1993、Osanai *et al.* 1993) ので、今後は10~15℃の低温条件においても穂発芽検定を行い、ダイアレル分析を行う必要がある。

穂発芽耐性のダイアレル分析に関しては、Xiao and Xu (1993) は5×5の完全ダイアレル交配の解析結果から、穂発芽耐性は相加および優性の両遺伝子に制御されていると報告しているが、これは本試験の結果とよく一致した。

また、種子休眠性のダイアレル分析についてはAmano and Tsuchiya (1993) は、開花後の種子休眠性について片側ダイアレル交配とその親を用いて、10℃および25℃の2つの温度条件で発芽調査し発芽率のダイアレル分析を行った結果、25℃の50日、57日および70日のダイアレル分析だけが遺伝的に単純な相加・優性モデルに適合し、50日、57日は相加



的な少数の優性遺伝子に制御されるが、70日では劣性遺伝子により制御されることを報告している。また、Miura *et al.* (1997) は、制御環境条件の下で成熟させた6×6ダイアレル交配からのF<sub>1</sub>およびF<sub>2</sub>の種子休眠性の遺伝変異は、相加および優性遺伝効果の両方に起因しており、休眠性強は優性遺伝子によって制御されることを報告している。以上の報告で共通している点は、種子休眠性は相加・優性モデルに適合し、成熟期後しばらくの間は休眠性強が優性遺伝子により制御されることである。これらは、本試験の穂発芽耐性の結果と一致したので、穂発芽耐性には主に休眠性遺伝子が関与していると考えられる。

Reitan (1980) は、穂発芽耐性が異なる春小麦品種を用いた種子休眠性ダイアレル分析の(V<sub>r</sub>, W<sub>r</sub>)図から、品種を3つの明確なグループに分けることができると報告している。本試験においては、穂発芽耐性はダイアレル(V<sub>r</sub>, W<sub>r</sub>)図から耐性強と弱の2つのグループに大きく分けることができた(Fig. 1)。

穂発芽耐性と関係が深い種子休眠性が強い品種と弱い品種の正逆交雑のF<sub>1</sub>種子の発芽率は、母親に休眠性の強い品種を用いた場合は、弱い品種を用いた場合より低いので、F<sub>1</sub>種子の休眠性には母親の種皮、種子色および胚乳が影響することが報告されている(Noll *et al.* 1982, Yanagisawa *et al.* 1996, Miura *et al.* 1997)。一方、本試験においてはF<sub>1</sub>植物に実ったF<sub>2</sub>種子を用いており、分散分析の結果から正逆交配間差を表すc項、d項が有意でなかったため、母親の影響はないものと推察される。

単交雑による穂発芽耐性遺伝子分析の報告に関しては、後藤・神前(1965)は、穂発芽性程度の異なる品種間交雑組合せでは穂発芽易(耐穂発芽性弱)はやや優性的に遺伝すると報告した。一方、星野ら(1989)は穂発芽耐性が弱と強の「関東99号×トヨホコムギ」および「シラサギコムギ×トヨホコムギ」の赤粒同士の組合せの穂発芽性分離から、穂発芽耐性強が優性で2遺伝子の存在を明らかにした。この星野らの結果は、本試験の穂発芽耐性強が優性遺伝子に制御されている結果とよく一致した。また、Ogbonnaya *et al.* (2008)も穂発芽耐性強と弱の「CN19055 × Auunello」の白粒同士組合せの穂発芽性分離結果から、穂発芽耐性は少なくとも2遺伝子に制御されているとした。さらに、Yanagisawa

*et al.* (1996)は、穂発芽耐性が異なる2組合せの発芽率の分離結果から、穂発芽耐性には少なくとも3遺伝子が関与しているとした。これらの報告の結果の違いは遺伝解明に用いた交配組合せが異なるためであると考えられるが、穂発芽耐性には少なくとも2遺伝子が関与していると推定される。本試験でも、上記のように「ネバリゴシ」と「しゅんよう」などの穂発芽耐性が強～中の品種・系統は同じ穂発芽耐性強の優性遺伝子を持つと推定されるが、耐性に関与する遺伝子数を特定することはできなかったため、さらに遺伝子分析を行い、穂発芽耐性の遺伝子数を明らかにする必要がある。

穂発芽耐性の遺伝率に関しては、Xiao and Xu (1993)は狭義遺伝率が0.61～0.84の中～高、またUpadhyay and Paulsen (1988)は広義遺伝率は0.40～0.56の低～中であると報告している。また、種子休眠性の狭義遺伝率は、Allan (1993)は0.39～0.41の中程度としたが、Paterson and Sorrells (1990)は遺伝子型×環境の交互作用のために0.04～0.13と低いと報告している。以上のように、穂発芽耐性とこれと関連性が強い種子休眠性の遺伝率は低～中を示す報告が多かった。本試験でも実際の選抜効果を表す狭義の遺伝率は0.381～0.564のやや低～中であったことから、これらの報告とよく一致していると考えられる。

穂発芽耐性の選抜効率に関しては、Xiao and Xu (1993)は穂発芽程度に基づくF<sub>2</sub>個体選抜により、F<sub>3</sub>系統の内、穂発芽耐性の標準品種より強い耐性を示す系統は40～60%であると報告した。Fujita *et al.* (1996)は、温室内の小麦世代促進において、F<sub>2</sub>～F<sub>4</sub>の各雑種集団について種子休眠性の深い粒を選抜した結果、F<sub>4</sub>の4組合せの内1組合せを除いて、選抜集団は無選抜集団比べて穂発芽耐性個体の出現頻度が高く、種子休眠性の選抜は、世代促進における穂発芽耐性選抜に有効であるとしている。また、Hucl (1995)は、穂発芽耐性の異なる白粒(耐性強)×赤粒(弱)の春小麦6交配組合せについて、F<sub>3</sub>系統から穂発芽耐性が強および弱の各系統に分けて、F<sub>3</sub>、F<sub>4</sub>系統の穂発芽耐性を検討した結果、穂発芽耐性の選抜効果は高く、実現遺伝率は0.26(中)～1.54(高)、平均0.74であることを報告した。以上3つの報告から、穂発芽耐性の初中期世代(F<sub>2</sub>～F<sub>4</sub>)で選抜効果はある程度あるものの、交配組合せによりその選抜効果が低い場合もあると考えられる。

以上の穂発芽耐性の遺伝解析、遺伝率および選抜効果の報告と本試験結果を総合すると、穂発芽耐性強が優性遺伝子により制御され、狭義の遺伝率が低～中であることから、穂発芽耐性の選抜効率を高めるためには、集団栽培で世代を進め、遺伝的固定度をある程度高めた上で、 $F_4$ 以降に選抜する必要があると考えられる。

穂発芽率の組合せ能力に関しては、分散分析からいずれの検定時期においてもGCAおよびSCAが、それぞれ統計的に有意であったが、正逆交配差はいずれも有意でなかった (Table 6)。GCAは穂発芽耐性が中～強の品種・系統を交配母本に用いることにより一般に穂発芽率を低めるが、逆に弱～極弱の品種を用いると一般に穂発芽率が高まった。SCAはいずれも有意で、 $F_1$ 間にGCAと変わらない大きな変異が認められた。一方、REは有意でなかった (Table 7)。以上の結果から、穂発芽耐性の組合せ能力においては、GCAとSCAの両方とも重要であると考えられる。

Xiao and Xu (1993) はGCAは有意であったが、SCAと正逆交配差は時々有意となったと報告した。一方、Barnard *et al.* (2005) は、GCA、SCAともに有意であるが、正逆交配差は有意でなかったとした。本試験の結果は、Barnard *et al.* (2005) の報告と一致した。また、Barnard *et al.* (2005) は、品種のGCA比較から、穂発芽耐性の強い品種「Elands」は種々な組合せで穂発芽耐性を有意に強くするため、穂発芽耐性の改良にはもっとも優れた組合せ能力を持っていることを明らかにしている。本試験のGCA結果でも、穂発芽耐性が強い「ネバリゴシ」は6 daysとMeanにおいて最大の負値を示しことから、穂発芽率を有意にもっとも低下させるので、穂発芽耐性強の母本として有望であると考えられる。SCAは穂発芽耐性が異なる組合せの中で、6 daysにおける「東北195号×東北185号」と「コユキコムギ×あきたっこ」、「コユキコムギ×東北168号」のような特異的に大きな負値を示す組合せがみられることから、穂発芽耐性が異なる組合せでは、実際組合せてみないと $F_1$ の穂発芽耐性がわからない場合もあると考えられる。

## 引用文献

- 1) Allan, R. E. 1993. Genetic expression of grain dormancy in a white-grain wheat cross. (Walker-Simmons, M. K.; Reid, J.L. ed., Proc. Pre-harvest Sprouting in Cereals 1992). USA. AACC Press. p.37-46.
- 2) Amano, Y.; Tsuchiya, T. 1993. Expression of seed dormancy in relation to stage of grain development and germination temperature. (Walker-Simmons, M.K.; Reid, J.L. ed., Proc. Pre-harvest Sprouting in Cereals 1992). USA. AACC Press. p.329-338.
- 3) Barnard, A.; van Deventer, C. S.; Maartens, H. 2005. Genetic variability of preharvest sprouting the South African situation. *Euphytica* 143 : 291-296.
- 4) Derera, N. F. 1989. The effects of preharvest rain. (Derera, N.F. ed., Preharvest Field Sprouting in Cereals) USA. CRC Press. p.1-14.
- 5) Dwivedi, S.L.; Rai, K.N.; Singh, R.B. 1980. Diallel analysis of heading date in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor. Appl. Genet.* 57 : 43-47.
- 6) ファルコナー D. S. 1993. 組合せ能力 (量的遺伝学入門 (原書第3版) 蒼樹書房. p.343-348.
- 7) Fujita, M.; Taniguchi, Y.; Ujihara, K. 1996. Selection for pre-harvest sprouting resistance in rapid generation advancement in wheat breeding program. (Noda, K.; Mares, D.J. ed., Proc. Pre-Harvest Sprouting in Cereals 1995) Osaka, Japan. CASJO Press. p.285-288.
- 8) Gale, M.D. 1989. The genetics of preharvest sprouting in cereals, particularly in wheat. (Derera, N. F. ed., Preharvest Field Sprouting in Cereals) USA. CRC Press. p.85-110.
- 9) 後藤虎男, 神前芳信. 1965. 小麦穂発芽性の遺伝について. *育雑*15 (別1) : 54-55.
- 10) Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing system. *Aust. J. Biol. Sci.* 9 : 462-493.
- 11) Hayman, B. I. 1954a. The analysis of variance of diallel tables. *Biometrics* 10 : 235-244.
- 12) Hayman, B. I. 1954b. The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics* 39 : 789-809.



- 13) 星野次汪, 友岡憲彦, 福永公平, 瀬古秀文. 1989. コムギの穂発芽検定法と難穂発芽遺伝子源の系譜. 育種 39 : 365-372.
- 14) 星野次汪, 田野崎真吾, 谷口義則, 後藤虎男, 藤原秀雄, 故北原操一, 上田邦彦. 1990. 小麦新品種「コユキコムギ」の育成. 東北農試研報 81 : 1-17.
- 15) 星野次汪, 伊藤誠治, 佐藤暁子, 渡辺 満, 田野崎真吾, 谷口義則, 後藤虎男, 藤原秀雄, 故北原操一, 上田邦彦, 中島秀治. 1993. 小麦新品種「あきたっこ」の育成. 東北農試研報87 : 33-53.
- 16) Hucl, P. 1995. Divergent selection for sprouting resistance in spring wheat. Plant Breeding 114 : 199-204.
- 17) Jinks, J. L. 1956. The F<sub>2</sub> and backcross generations from a set of diallel crosses. Heredity 10 : 1-30.
- 18) 岩手県農業研究センター. 2006. 小麦品種「ゆきちから」の収穫適期. 研究レポートNo.329.
- 19) Kuwabara, T.; Iriki, N.; Takata, K. 1996. Varietal differences in pre-harvest sprouting tolerance of winter wheat in Hokkaido. (Noda, K.; Mares, D. J. ed., Proc.Pre-Harvest Sprouting in Cereals 1995) Osaka, Japan. CASJO Press. p.197-204.
- 20) Mather, K.; Jinks J. L. 1982. Diallels. (Biometrical Genetics. 3rd edn.) London. Chapman and Hall. p.255-291.
- 21) Miura, H.; Fukuda, Y.; Sawada, S. 1997. Expression of dormancy in diallel F<sub>1</sub> and F<sub>2</sub> seed of ripened under controlled environment. J. Genet. & Breed. 51 : 195-200.
- 22) 中山林三郎. 1985. ダイヤレルクロスとそのデータの解析(1)~(5). 農業技術 40 : 352-356, 398-402, 448-451, 493-496, 538-541.
- 23) Noll, J. S.; Dyck, P. L.; Czarnecki, E. 1982. Expression of RL 4137 type of dormancy in F<sub>1</sub> seeds of reciprocal crosses in common wheat. Can. J. Plant Sci. 62 : 345-349.
- 24) 小田俊介. 1988. 小麦の登熟期間中における穂発芽性とアミラーゼ活性の変化. 育種 38 (別2) : 368-369.
- 25) Oda, O.; H. Seko. 1993. Evaluation of pre-harvest sprouting resistance in wheat using germination tests conducted at two temperature. (Walker-Simmons, M.K.; Reid, J.L. ed., Proc.Pre-harvest Sprouting in Cereals 1992). USA. AACC Press. p.69-75.
- 26) Ogonnaya, F.; Imtiaz, M.; Ye, G.; Hearnden, P.; Hernandez, E.; Eastwood, R.; van Ginkel, M.; Shorter, S.; Winchester, J. 2008. Genetic and QTL analyses of seed dormancy and preharvest sprouting resistance in the wheat germplasm CN10955. Theo. Appl. Genet. 116 : 891-902.
- 27) Osanai, S.; Y. Amano. 1993. Selection of tolerant lines to low temperature germinability in wheat. (Walker-Simmons, M.K.; Reid, J.L. ed., Proc.Pre-harvest Sprouting in Cereals 1992). USA. AACC Press. p.76-82.
- 28) Paterson, A. H.; Sorrells, M. E. 1990. Inheritance of grain dormancy in white-kernelled wheat. Crop Sci. 30 : 25-30.
- 29) Reitan, L. 1980. Genetical aspects of seed dormancy in wheat related to seed coat colour in an 8 x 8 diallel cross. Cereal Res. Comm. 8 : 275-282.
- 30) 田野崎真吾. 1991. 小麦東北系統の形態・生態的特性. 東北農試研究資料 11 : 27-41.
- 31) 丹治克男, 吉田直史, 青田 聡. 2003. 高品質を維持するための小麦の収穫適期幅. 福島県農業試験場平成15年度研究成果. 普及に移しうる成果 : 24-25.
- 32) 鶴飼保雄. 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. 育種 39 : 107-109.
- 33) 鶴飼保雄. 1992. ダイヤレル分析 (藤巻 宏, 鶴飼保雄, 山元皓二, 藤本文弘共著 植物遺伝学 上 基礎編) 培風館. p.139-147.
- 34) 鶴飼保雄. 2002a. 組合せ能力 (量的形質の遺伝解析) 医学出版. p.141-148.
- 35) 鶴飼保雄. 2002b. ダイヤレル分析 (量的形質の遺伝解析) 医学出版. p.173-217.
- 36) 牛島智彦, 斎藤 稔, 久保田基成, 井ノ口明義, 土屋宣明, 羽田丈夫, 近藤武晴, 田中幹男, 赤沼礼一, 泉 克明, 前島秀和. 1998. 小麦新品種「しゅんよう」について. 長野県農事試報

- 47 : 53-61.
- 37) Upadhyay M. P.; Paulsen G. M. 1988. Heritabilities and genetic variation for preharvest sprouting in progenies of Clark's Cream white winter wheat. *Euphytica* 38 : 93-100.
- 38) Xiao, W; Xu, F. 1993. Combining ability and early generation selection of pre-harvest sprouting in wheat. (Walker-Simmons, M. K.; Reid, J. L. ed., Proc. Pre-harvest Sprouting in Cereals 1992). USA. AACC Press. p.98-103.
- 39) Yanagisawa, T.; Yamaguchi, I.; Kiribuchi-Otobe, C.; Ushiyama, T. 1996. Genetic analysis of resistance to pre-harvest sprouting using doubled haploid lines in wheat. (Noda, K.; Mares, D. J. ed., Proc. Pre-Harvest Sprouting in Cereals 1995) Osaka, Japan. CASJO Press. p.281-284.
- 40) 吉川 亮, 中村和弘, 伊藤美環子, 星野次汪, 伊藤誠治, 八田浩一, 田野崎真吾, 谷口義則, 佐藤暁子, 中村 洋. 2002. 高製めん適性, 早生・多収の小麦新品種「ネバリゴシ」の育成. 東北農研研報 100 : 1-26.