

イネの再生茎形質におけるダイアレル分析

一井眞比古・武鍵 純治

DIALLEL ANALYSIS OF RATOON TRAITS IN RICE

Masahiko ICHII and Junji TAKEYARI

The genetics of ratoon traits was investigated in a 6×6 diallel set of crosses in the F₂ generation involving diverse rice cultivars (*Oryza sativa* L). The maternal plants were cut on the 10th day after heading at 20 cm above the ground. Observations were recorded for percentage of tillers and height of ratoon plants. The analysis of variance of plot mean showed significant differences among parents and their crosses in the ratoon traits. The regressions of covariance (W_r) on variance (V_r) were significantly different from unit slope. The array 'Satominori', therefore, was eliminated, and the resulting 5×5 diallel set was reanalyzed by analysis of variance and a W_r, V_r graph analysis. W_r, V_r graph indicates the absence of non-allelic interaction in the ratoon traits. Additive and dominant variance were significant in the percentage of tillers and height of ratoon plant. In the percentage of ratoon tillers the average degree of dominance indicates perfect dominance. Recessive alleles were in excess for this trait. In ratoon height the average degree of dominance indicates partial dominance. The trait possesses dominant and recessive alleles in more or less equal proportion. Negative correlations were observed between (V_r+W_r) and a measure of ratoon traits of parents, the percentage of ratoon tillers and ratoon height. Significance was not detected in the former, but in the latter.

再生茎形質の異なるイネ6品種を用いて総当たり交雑を行い、得られたF₂植物を供試した。出穂後10日目に地上部を刈取り、その後の再生茎率（(再生した茎数/刈取り時の分けつ数)×100）および再生草丈（再生茎の草丈）についてダイアレル分析を行った。得られた結果の概要は以下のとおりである。

再生茎率および再生草丈のW_r-V_rはダイアレル表の列間で不均一となり、W_rのV_rに対する回帰係数も1と有意に異なったので、ダイアレル表からサトミノリの組合せを除いた。その結果、サトミノリを除く5品種は、非対立遺伝子間に相互作用がないなどダイアレル分析が成り立つための条件を備えていた。そこで、5品種によるダイアレル表の分散分析を行った結果、両再生茎形質における相加的分散および優性分散がいずれも有意であった。さらに各種の遺伝母数およびその比を推定した。再生茎率における平均優性度はほぼ完全優性を示し、優性遺伝子より劣性遺伝子の数が上回ることが、また再生草丈における平均優性度は部分優性を示し、優性遺伝子と劣性遺伝子の数がほぼ等しいことがそれぞれ明らかになった。親の再生茎率および再生草丈とV_r+W_rとの相関はいずれも負であった。前者は有意でなく、後者は有意であったことから、再生茎率における優性の方向は必ずしも一定でないが、再生草丈における優性の方向は概して高い側にあると見なすことができた。以上の結果から、再生茎率および再生草丈の高い系統を育成することが可能であると考えられる。

結 言

栽培イネのひとつであるアジアイネ (*Oryza sativa* L.) は収穫後の刈株から茎葉を再び出現させる能力を持っており、このような能力を利用した再生二期作はアメリカ (MENGEL and LEONARD 1976), インド (REDDY and PAWER 1959) およびフィリピン (BAHAR and DE DATTA 1977) などの多くの国々で行われている。再生二期作は通常の二期作に比べ第2期作目の栽培期間を短縮し、用水量を節減するため大いに注目されており、再生能力の高い品種の育成が望まれている。一方、開花期以降の特定時期に稲体を刈取り、その後に現れた再生茎の特性が登熟歩合や耐倒伏

性の指標になると言われ (ICHI and KUWADA 1981, ICHI and HADA 1983, ICHI 1984), 再生能力の高い品種が注目されている。それゆえ, 再生茎の特性に関する解析が進められ, 種々の外的および内的環境条件によって影響されていることが明らかにされている (ICHI 1986) が, 再生茎の特性に関する遺伝的情報はきわめて少ない。

以上のような観点から, 再生茎の特性に関する遺伝的知見を得ると共に, 再生茎の特性の優れた系統を育成する可能性について検討するため, 再生茎の特性が異なる6品種によるダイアレル分析を行った。

材料および方法

再生茎の特性が異なるイネ (*Oryza sativa* L.) の6品種, すなわちアズサ, ギンマサリ, チヨヒカリ, サチワタリ, サトミノリおよびヤエホ, ならびにそれらの正逆交雑から得られた30 F₂ 系統を実験に供した。それらの種子を4月30日に播種し, 6月4日に1区150個体, 3回反復の乱塊法に従って圃場へ1株1本植えて移植した。施肥量は慣行に準じ, その全量を移植前に本田へ施した。F₂ 系統の両親に当たる6品種については品種ごとに, F₂ 系統については1個体ごとに出穂日をそれぞれ決定した。再生茎の特性を観察するため, 出穂後10日目に地際より20 cmの高さで地上部を刈取った。刈取りの時期および高さについては, 刈株からの茎葉の再生能力およびその遺伝力が高くなるような配慮がなされた (ICHI and KUWADA 1981, ICHI and OGAYA 1985)。再生した茎葉の特性を評価するため, 刈取り後40日目に個体ごとに再生茎率 ((再生した茎数/刈取り時の分けつ数) × 100) および再生草丈 (再生茎の草丈) を調査した。得られた結果を HAYMAN (1954a, b) のダイアレル分析法を用いて解析した。

結果および考察

供試した30 F₂ 系統およびそれらの6両親品種は7月31日から8月29日の間に出穂した。両親系統の出穂日および気温などから推測すると, 栽植期間中の天候はほぼ平年並みであったと考えられた。F₂ 系統およびそれらの両親品種における再生茎率および再生草丈を示したのが表1である。再生茎率では, 65%から108%まで変異し, 全ての系統をこみにした平均は88%であった。親品種の中ではギンマサリが最も大きく, アズサ, サトミノリ, サチワタリ, チヨヒカリ, ヤエホの順に小さくなった。再生草丈では34 cm から45 cm まで変異し, 全ての系統をこみにした平均は39 cm であった。親品種の中ではギンマサリが最も大きく, チヨヒカリ, アズサ, サチワタリ, サトミノリ, ヤエホの順に小さくなった。

再生茎率および再生草丈におけるヘテロシス効果 ((交雑系統の平均値-両親品種の平均値)/両親品種の平均値) × 100) を求めたところ, その値はそれぞれ16.3および10.7であった。いずれも有意 (1%水準) な正の値であり, 両形質に関与する優性遺伝子は形質を増大させる方向に働くものと推定された。F₂ 世代の再生茎率および再生草丈のいずれにおいてもヘテロシス効果が認められたが, 出穂期や分けつ数をはじめとする形質においても同様の結果 (Wu 1968a, b, Li and CHANG 1970, SINGH and RICHHARIA 1980) が観察されている。雑種後代におけるヘテロシス効果の大きさを選抜の難易の指標とするならば, 再生茎率および再生草丈に対する選抜を雑種初期世代に行っても大きな効果は期待できないものと考えられる。

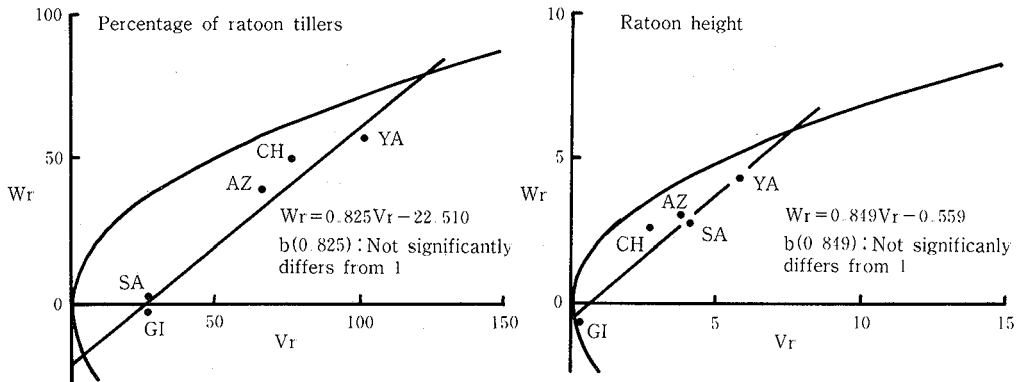
HAYMAN (1954b, 1957) および JINKS (1954) によれば, ダイアレル分析を行うためには供試親品種が次の6つの条件を満たさなければならない。(1)ホモ接合体である;(2)2倍性の遺伝をする;(3)正逆交雑間に有意差がない;(4)非対立遺伝子間に相互作用がない;(5)複対立遺伝子がない;(6)対象形質に関与する遺伝子は独立に分布している, である。これらのうち, 本実験ではイネの自殖種子を供試したので, (1)および(2)の条件は満たしている。さらにモデルを単純化するため, 通常(5)および(6)の条件は満たしているものとみなされる。しかしながら, 残る(3)および(4)の条件については検定を要する。そこで, まず正逆交雑間差に関する検定を6品種のダイアレルクロスにおける再生茎率および再生草丈について行った。正逆交雑間差は前者で認められなかったが, 後者では有意であった。そこで, HAYMAN (1954b) の方法に従って特定の系列(ひとつの親品種およびその交雑後代)を順次除いてから先と同様の正逆交雑間差に関する検定を行ったところ, サトミノリを除く5品種のダイアレルクロスにおいては正逆交雑間差はいずれの形質においても認められなかった。このことは, サトミノリを除いた5品種のダイアレルクロスでは分散 (V_r) および共分散 (W_r) の算出が可能であり, かつダイアレル分析の結果を乱す母性効果がないと考えられる。次に, この5品種におけるダイアレルクロスについて, 非対立遺伝子間相互作用の有意性を調べるため, 両形質における V_r に対する W_r の回帰係数を求めると共に, (W_r-V_r) 値の分散分析を行った。再生茎率および再生草丈における回帰係数はそれぞれ0.825および0.849であり, いずれも1と有意に異ならず, 1とみなすことができた。また (W_r-V_r) 値の分散

Table 1 Mean value of ratoon traits in F_2 strains and their parents

	Parents and hybrids	Percentage of ratoon tillers (%)	Ratoon height (cm)
Azusa	× Azusa	81.6	35.2
	× Ginmasari	86.5	40.9
	× Sachiwatari	95.0	41.6
	× Satominori	93.3	44.5
	× Chiyohikari	94.8	37.6
	× Yaeho	81.4	37.5
Ginmasari	× Azusa	90.1	39.4
	× Ginmasari	82.2	39.5
	× Sachiwatari	99.6	41.2
	× Satominori	89.6	43.0
	× Chiyohikari	97.5	40.7
	× Yaeho	87.2	39.0
Sachiwatari	× Azusa	91.0	36.2
	× Ginmasari	88.6	39.1
	× Sachiwatari	80.7	34.6
	× Satominori	108.2	44.7
	× Chiyohikari	95.6	38.4
	× Yaeho	93.1	39.2
Satominori	× Azusa	105.1	37.6
	× Ginmasari	89.8	37.7
	× Sachiwatari	78.0	34.2
	× Satominori	81.4	34.1
	× Chiyohikari	91.0	40.0
	× Yaeho	98.2	42.2
Chiyohikari	× Azusa	89.6	37.8
	× Ginmasari	91.8	40.1
	× Sachiwatari	88.4	37.2
	× Satominori	106.6	43.8
	× Chiyohikari	74.6	35.7
	× Yaeho	82.8	37.8
Yaeho	× Azusa	65.3	34.9
	× Ginmasari	87.4	42.1
	× Sachiwatari	86.2	37.6
	× Satominori	78.3	36.6
	× Chiyohikari	77.5	37.6
	× Yaeho	65.1	34.1

分析結果からいずれの形質においても系列間に有意差が認められず, (W_r - V_r)値は均一であるとみなされた。これらのことから, サトミノリを除く5品種のダイアレルクロスの結果はダイアレル分析を進めるための条件を満足しているものと考えられた。それゆえ以下の解析はサトミノリを除く5品種のダイアレルクロスの結果をもとに行った。

再生基率および再生草丈における V_r に対する W_r の回帰を示したのが図1である。両形質において回帰直線の W_r

Fig. 1. Regression of W_r on V_r for ratoon traits.

AZ: Azusa, CH: Chiyohikari, GI: Ginmasari, SA: Sachiwatari, YA: Yaeho.

切片は負であったので、それぞれの形質に関与する優性遺伝子はわずかではあるが超優性を示すと考えられた。さらに親品種の図中における分布から親の優性度を推定したところ、再生莖率ではギンマサリおよびサチワタリが優性親であり、アズサ、チヨヒカリおよびヤエホが劣性親であった。再生草丈ではギンマサリが優性親、ヤエホが劣性親であったが、アズサ、チヨヒカリおよびサチワタリは両者の中間であった。ギンマサリが優性親、ヤエホが劣性親であることは両形質に共通することであった。

再生莖率および再生草丈におけるダイアレル表の分散分析結果を示したのが表2である。再生莖率および再生草丈のいずれにおいても各系列平均の総平均からの偏差 (a) および平均優性偏差 (b_1) が有意であった。したがって、相加的遺伝効果ならびに優性遺伝効果のいずれもが両形質において顕著に働いていることを推察しうる。

表3は再生莖率および再生草丈における遺伝母数の推定値を示したものである。再生莖率に関する相加的遺伝効果 (D) は優性遺伝効果 (H_2) より小さかった。また平均優性度 ($(H_1/D)^{1/2}$) はほぼ完全優性を示し、優性遺伝子より劣性遺伝子の数が上回ると推定された。一方、再生草丈に関する相加的遺伝効果は優性遺伝効果より大きかった。また平均優性度は部分優性を示し、優性遺伝子と劣性遺伝子の数がほぼ等しいと推定された。再生莖率および再生草丈のいずれに対しても優性遺伝子が関与していると考えられることから、たとえ両形質の優れた個体を繰返し選抜しても劣性遺伝子が分離し、選抜系統内に両形質の劣った個体が現れるかも知れない。しかしながら、両形質に関与する遺伝子は形質を増大させる方向に作用するので、両形質の優れた個体を繰返し選抜することによって優性遺伝子を集積することが可能であると考えられる。また両形質における優性遺伝効果は小さくなく、形質の優れた個体を選抜しても後代系統が優れた特性を示すとは限らないかも知れない。しかしながら、DANCAN *et al.* (1980) は、ソルガムにおける雑種後代の結果から再生莖数に関する遺伝力が小さくても相加的遺伝効果が有意であれば再生莖数の多い系統を選抜することが可能であると述べている。本実験における再生莖率および再生草丈の相加的遺伝効果がいずれも有意であったことから、両形質の優れた個体を繰返し選抜すれば後代系統が優れた特性を維持することは可能であると推察される。

親品種の特性値と ($V_r + W_r$) 値との関係を再生莖率および再生草丈について示したのが図2である。再生莖率では両者の相関は有意でなく、優性の方向は必ずしも一定でないと考えられた。一方、再生草丈では両者の相関は有意 (1%水準) であり、優性の方向は概して高い側にあると考えられた。

以上の結果から、再生莖率および再生草丈の優れた系統を育成することが可能であると考えられる。

Table 2. Analysis of variance for ratoon traits after the method of HAYMAN.

Item	df	Mean of square	
		Percentage of ratoon tillers	Ratoon height
a	4	457.06**	37.05**
b	10	581.66**	12.93**
b ₁	1	1555.42**	105.73**
b ₂	4	45.47	1.47
b ₃	5	215.86	3.54
Block	2	450.39	11.67
B×a	8	54.79	1.77
B×b	20	228.60	6.24
B×b ₁	2	77.07	1.22
B×b ₂	8	226.38	9.28
B×b ₃	10	260.69	4.81
Block interaction	48	101.74	4.18

** : Significant at 1% level.

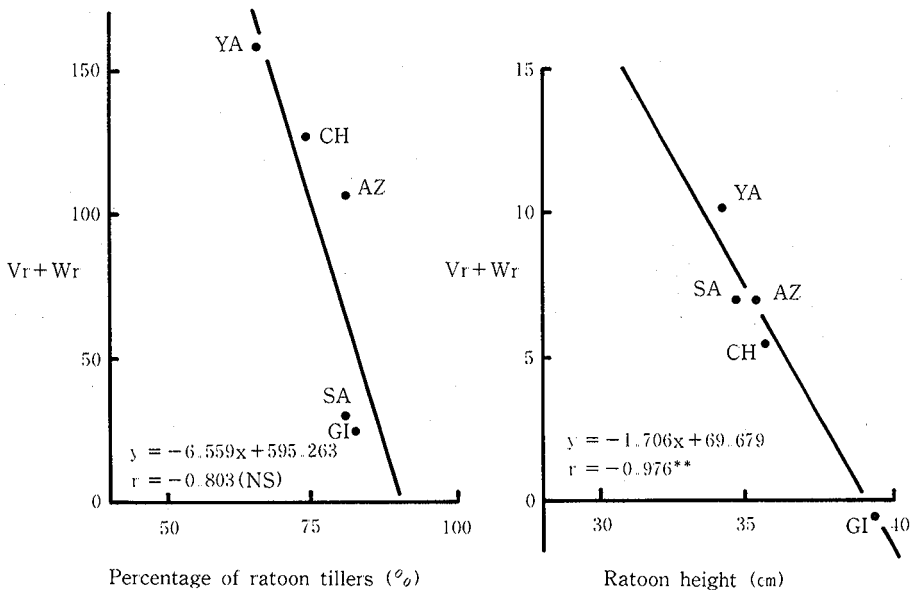


Fig 2. Relationship of ratoon traits of parents to Vr+Wr.

** : Significant at 1% level, NS : Non-significant,

AZ : Azusa, CH : Chiyohikari, GI : Ginmasari, SA : Sachiwatari,

YA : Yaeho.

Table 3. Component of variation for ratoon traits in diallel analysis.

	Percentage of ratoon tillers	Ratoon height
D	14.25	3.24
F	-28.79	-0.85
H ₁	16.99	1.32
H ₂	22.15	1.46
$\sqrt{H_1/D}$	1.09	0.64
$H_2/4H_1$	0.33	0.28
$\frac{\sqrt{4DH_1+F}}{\sqrt{4DH_1-F}}$	0.03	0.91

引用文献

- (1) BAHAR, F. A. and S. K. DE DATTA: Prospects of increasing tropical rice production through ratooning. *Agron J.*, 69, 536-540 (1977).
- (2) DANCAN, R. R., F. R. MILLER and A. J. BOCKHOLT: Inheritance of tiller regrowth in ratooned sorghum. *Canadian J Plant Sci.*, 60, 473-478 (1980).
- (3) HAYMAN B. I.: The analysis of variance of diallel tables. *Biometrics*, 10, 235-244 (1954a).
- (4) HAYMAN B. I.: The theory and analysis of diallel cross. *Genetics*, 39, 789-809 (1954b).
- (5) HAYMAN B. I.: Intraaction, heterosis and diallel crosses. *Genetics*, 42, 336-355 (1957).
- (6) ICHII, M. and H. KUWADA: Application of ratoon to a test of agronomic characters in rice breeding. I. Variation in ratoon ability and its relation to agronomic characters of mother plant. *Japan J. Breed.*, 31, 273-278 (1981).
- (7) ICHII, M. and K. HADA: Application of ratoon to a test of agronomic characters in rice breeding. II. The relationship between ratoon ability and lodging resistance. *Japan J. Breed.*, 33, 251-258 (1983).
- (8) ICHII, M.: Studies on the utility of ratoon traits of rice as the indicator of agronomic characters in breeding. *Mem. Fac. Agr. Kagawa Univ.*, 1-50 (1984).
- (9) ICHII, M. and N. OGAYA: Application of ratoon traits obtained by higher cutting for estimation of percentage of ripened grains in rice plants. *Japan J. Breed.*, 35, 311-316 (1985).
- (10) ICHII, M.: Some factors influencing the growth of rice ratoon. *Rice Ratooning Workshop at Bangalore*, 1-10, IRRI (1985).
- (11) JINKS, J. L.: The analysis of continuous variation in a diallel cross of *Nicotiana rustica* varieties. *Genetics*, 39, 767-788 (1954).
- (12) LI, C. C. and T. T. CHANG: Diallel analysis of agronomic traits in rice (*Oryza sativa* L.). *Bot. Bull. Acad. Sin.*, Taipei, 11, 61-79 (1970).
- (13) MENGEL, D. B. and W. J. LEONARDS: Effect of water management and rate of nitrogen fertilization on the second crop yield and quality. 68th Annual Report, Rice Experiment Station, Crowley, Louisiana, 52-55 (1976).
- (14) REDDY, V. R. and M. S. PAWAR: Studies on ratooning in paddy. *Andhra Agric. J.*, 6, 70-72 (1959).
- (15) SINGH, R. S. and A. K. RICHHARIA: Diallel analysis for grain yield and its components in rice. *Indian J. Agric. Sci.*, 50, 1-5 (1980).
- (16) WU, H. P.: Studies on the quantitative inheritance of *Oryza sativa* L. (1). *Bot. Bull. Acad. Sin.*, Taipei, 9, 1-9 (1968a).
- (17) WU, H. P.: Studies on the quantitative inheritance of *Oryza sativa* L. (2). *Bot. Bull. Acad. Sin.*, Taipei, 9, 124-138 (1968b).

(1988年5月31日受理)