

西日本暖地で栽培した北海道育成コムギ品種ハルユタカの粒重低下要因を九州育成品種と相反交雑した F₁ 粒の粒重により解析した

高橋肇¹⁾・山口真司¹⁾・張立²⁾・藤本香奈¹⁾・飯山豪¹⁾

(¹⁾ 山口大学農学部, ²⁾ 鳥取大学大学院連合農学研究所)

要旨: 本試験では、北海道育成のコムギ品種ハルユタカを西日本暖地で栽培した場合に粒重が低下する要因を、九州育成の品種ダイチノミノリとの雑種第1代 (F₁) 粒の粒重を調査することで解析した。F₁ 粒は、2000/2001年、2001/2002年および2002/2003年の3シーズンにわたりハルユタカとダイチノミノリとを相反交雑して得たものであり、ハルユタカ、ダイチノミノリそれぞれの穂に着生したものである。F₁ 粒の粒重は、平均と分散について両品種の自殖粒のものと比較した。ハルユタカに着生した F₁ 粒の粒重は、3シーズンともその平均値、分散ともにその母親であるハルユタカに着生した自殖粒の粒重とほぼ一致した。一方、ダイチノミノリに着生した F₁ 粒の粒重は、2000/2001年では平均値、分散ともにその父親であるハルユタカに着生した自殖粒の粒重よりもわずかに小さかったものの、2001/2002年と2002/2003年では平均値がハルユタカに着生した自殖粒よりも大きく、その母親であるダイチノミノリに着生した自殖粒よりも小さかった。これらのことから、ダイチノミノリのソース能はふつうハルユタカよりも高いものの、シーズンによってはその程度が異なることが伺われた。さらに、ハルユタカは粒そのものに起因する粒重低下を発現する優性遺伝子を有すると考えられた。

キーワード: F₁, ハルユタカ, コムギ (*Triticum aestivum* L.), 粒重低下, ソース能, 相反交雑, 優性形質。

ハルユタカは西日本で栽培すると常に九州育成の品種に比べて粒重が低下する (高橋ら 2002a)。このような粒重の低下は、その育成地である北海道でのデータを見ても認められず (尾関ら 1988, 高橋・中世古 1992)、西日本で収穫された粒の粒重は、北海道で収穫されたものに比べて30%ほど低い。西日本と北海道においてコムギの登熟期間の気象要因を比較すると、平均気温と日照時間は、平年値で両地域に大きな違いがみられなかったものの、降水量では、平年値で西日本が北海道の2倍以上であることが明らかとなっている (高橋ら 2002a)。

そこで、ハルユタカを高畦で栽培して過湿の影響を回避してみたが、開花期までの乾物生産が高まったものの、粒重は低下した (高橋ら 2003)。これら粒重低下の原因は、登熟期間における純同化率 (NAR) および個体群成長速度 (CGR) が著しく低いためであることが明らかにされており (高橋ら 2002b)、下位葉を除去して過繁茂を解消することで粒重が増加する場合もあることが示されている (高橋ら 2004b)。

一方、ハルユタカを低畦で栽培すると、粒数は初期生育が抑制されることで減少し、開花後の乾物生産は過繁茂が解消されることでかえって高まった (高橋ら 2003)。しかしながら、粒は十分に肥大せず、稈に可溶性炭水化物を大量に蓄積したまま成熟した。同様に、出穂前にエテホン処理を行い、ハルユタカの稈長を短縮し、稈の可溶性炭水化物含有率を高めてみても、粒重は増加しなかった (高橋 2002)。これらのことから、ハルユタカの粒重低下は、ソースの制限ばかりでなく、胚乳でのデンプンの合成阻害のような子実粒自身に起因するシンク制限もあると考えられ

る。登熟期間の NAR, CGR を高めることを目的として、追肥処理を行った結果でも、ハルユタカは追肥により子実粒の窒素含有率は高くなったものの、粒重は増加しなかった (高橋ら 2004a)。

このように、ハルユタカは九州育成品種に比べて登熟期間の過繁茂などの理由により NAR, CGR が低下して粒重が低下すると考えられるが、粒そのものにも粒重低下の原因があると考えられることから、群落の乾物生産能力の違いが粒重に対してどの程度影響しているのかは測りかねるのが現状である。ハルユタカの群落が九州育成品種の群落に比べて乾物生産能力で劣るのか否かを評価するには、それぞれの群落に同じ遺伝的能力をもつ粒を着生させて比較することが考えられる。

本試験で供試した F₁ 粒は、ハルユタカ、ダイチノミノリそれぞれの親植物体の穂に着生した相反交雑した粒である。これら F₁ 粒は、胚では、母親の違いにより細胞質に若干存在する遺伝子には違いがあるものの、ほとんどの遺伝子については同じと考えることができる。しかしながら、胚乳では、母親に由来する極核 2n のゲノムと父親に由来する精核 n のゲノムとが組み合わされるため、ハルユタカの穂に着生した粒はハルユタカの遺伝子がダイチノミノリの遺伝子の倍量存在し、ダイチノミノリの穂に着生した粒はダイチノミノリの遺伝子がハルユタカの遺伝子の倍量存在することになる。3n の内訳は異なるものの両親の遺伝子をともに有するという点では、その組み合わせがヘテロであることから、どちらか優性となる遺伝子の形質が発現するとも考えられる。

そこで本試験では、これら粒の粒重を調査することで、

ハルユタカの粒重低下が胚乳細胞の遺伝的性質によるものなのか、その粒が着生している母親品種であるハルユタカとダイチノミノリの粒への同化産物供給能力（ソース能）の違いによるものなのかを推定することとした。

材料と方法

試験は、山口大学農学部附属農場において2000/2001年、2001/2002年および2002/2003年の3シーズンにわたり、北海道育成のコムギ品種ハルユタカと九州育成のコムギ品種ダイチノミノリとを相反交雑してそれぞれの親品種の穂に着生した雑種第1代（F₁）粒の粒重分布を調査した。これら粒重分布は、対照として交配と同様の作業を経て自殖させた両品種の穂に着生した自殖粒の粒重分布と比較した。

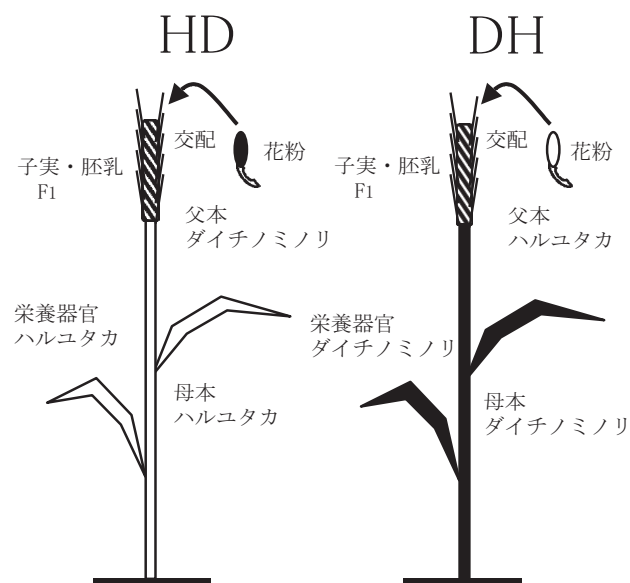
F₁粒は、両親であるハルユタカとダイチノミノリとをそれぞれの開花期が一致するように圃場で栽培し、3シーズンとも4月から5月に相反交雑することにより得た。F₁粒は、両相反交雑の組み合わせとも、出穂時に母親となる穂の全小花の除雄を行い、雌蕊の成熟にあわせて父親となる穂の全小花から取った花粉を雌蕊にこすりつけることにより人工交配して得た（第1図）。交配は、母親の穂の上下それぞれ3~4小穂と第3小花を除去した中央10小穂の第1、第2小花についてのみ行った。除雄は、両品種が出穂し、穂が止葉の葉鞘から2/3ほど抽出した時期に、それぞれの穎花の中央よりもやや上部の穎をハサミで切除して、雌蕊だけを残して薬をピンセットですべて取り除くことで行った。交配は、父親となる品種の薬が穎外へ抽出し始めた頃

（除雄の約一週間後）に、その薬を穎内より取り出し、除雄した母親の穂の小花内の雌蕊に薬を開いてこすりつけて行った。なお、除雄後および受粉後の穂は、いずれも交配袋（硫酸紙）をかぶせて、収穫までの間、他の個体の花粉がかからないようにした。また両親品種の自殖粒は、ハルユタカ、ダイチノミノリともに穎を切除するまではF₁粒を得る際と同様の操作をし、除雄を行わずに雄蕊をつけたまま袋がけをすることで交配袋の中で自家受粉させて得た。

2000/2001年では、F₁粒は、ハルユタカを母親としてハルユタカの52本の穂に着生した158粒（HD）と、ダイチノミノリを母親としてダイチノミノリの23本の穂に着生した138粒（DH）とを得た。また自殖粒は、ハルユタカの52本の穂に着生した801粒（HH）と、ダイチノミノリの23本の穂に着生した425粒（DD）を得た。2001/2002年では、F₁粒は、ハルユタカを母親としてハルユタカの56本の穂に着生した289粒（HD）と、ダイチノミノリを母親としてダイチノミノリの30本の穂に着生した307粒（DH）とを得た。また自殖粒は、ハルユタカの26本の穂に着生した320粒（HH）と、ダイチノミノリの23本の穂に着生した312粒（DD）を得た。2002/2003年では、F₁粒は、ハルユタカを母親としてハルユタカに着生した193粒（HD）と、ダイチノミノリを母親としてダイチノミノリに着生した191粒（DH）を得た。また自殖粒は、ハルユタカに着生した198粒（HH）と、ダイチノミノリに着生した197粒（DD）を得た。

調査は、得られた各シーズンのF₁粒および自殖粒についてそれぞれ一粒ずつの粒重を電子天秤（ザルトリウスBA210s）で測定することで行った。粒重は、各シーズンの両親品種に着生したF₁粒のものとこれら両親品種に着生した自殖粒のものの平均と分散により比較した。F₁粒、自殖粒それぞれに調査した全粒は、それぞれの母集団に対する標本集団と考え、それぞれの母平均の違いをt検定（両標本集団の平均値と分散から計算したtの値をt分布表と対応させることによる検定方法）により、それぞれの母分散の違いをF検定（両標本集団の分散の比によって表されるFの値をF分布表と対応させることによる検定方法）により推定した。

交配親のハルユタカとダイチノミノリは、3シーズンとも圃場条件にて播種・栽培した。播種日は、2000/2001年では、ハルユタカが2000年10月31日および2000年11月24日とし、ダイチノミノリが2000年11月24日および2001年1月24日とした。2001/2002年では、ハルユタカが2001年10月4日、ダイチノミノリが2001年11月20日とした。2002/2003年では、ハルユタカが2002年10月2日、10月23日、10月30日、ダイチノミノリが2002年11月20日、12月6日、12月18日とした。肥料は、N（硫酸）16-P（過磷酸石灰）10-K（塩化カリ）8 gm⁻²を全量元肥として施用し、栽植様式は、畦間20 cm × 株間2.5



第1図 相反交雑と両雑種第1代（F₁）粒の形成。

F₁HDはハルユタカの茎葉の同化産物によって、F₁DHはダイチノミノリの茎葉の同化産物によって形成される。

cm (200 粒 m⁻²) とした。

結 果

第2図にコムギ品種ハルユタカとダイチノミノリとを相反交雑させた F₁ 粒および両品種の自殖粒の粒重の頻度分布を示した。

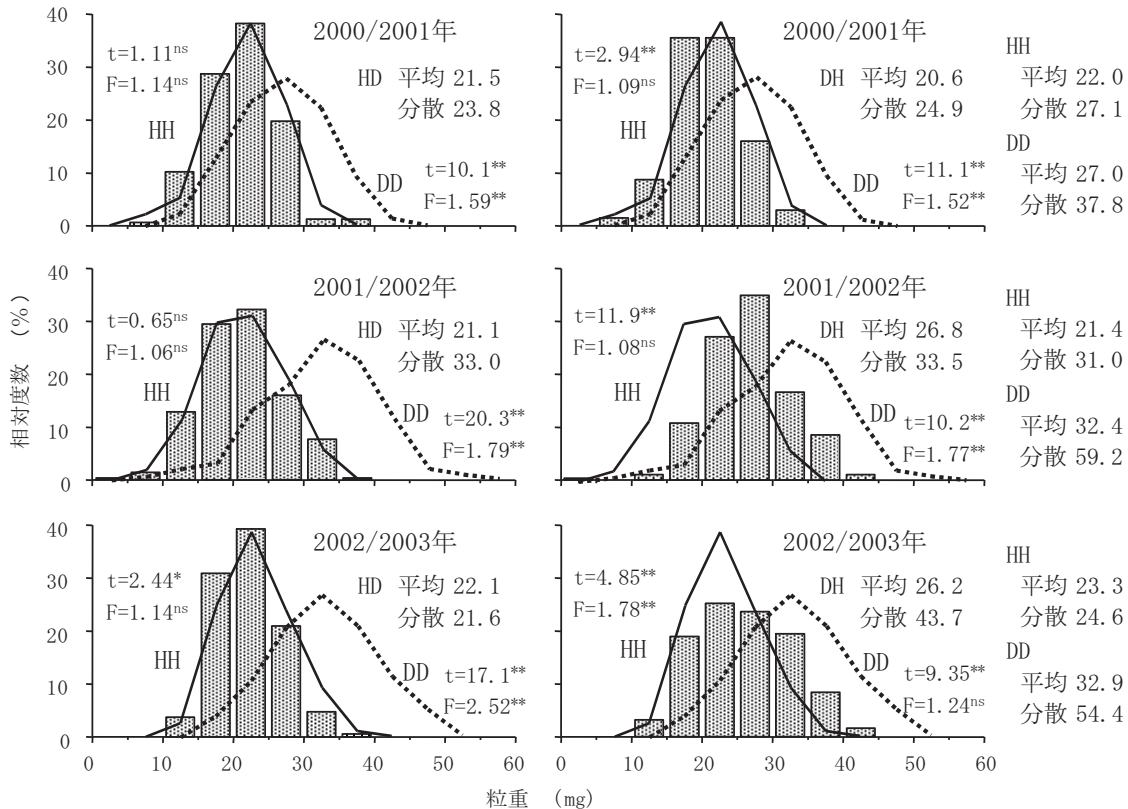
ハルユタカを母親としてハルユタカの穂に着生した F₁ 粒である HD 粒の粒重は、3 シーズンともハルユタカの穂に着生した自殖粒 (HH) のものとほぼ同じ平均、分散を示した。平均は、2002/2003 年で HD 粒が HH 粒のものよりもやや小さく、5% 水準ではあるが有意差がみられたものの、2000/2001 年と 2001/2002 年の HD 粒では HH 粒との間に有意差はみられなかった。分散は、3 シーズンとも HD 粒と HH 粒との間に有意差はみられなかった。一方、HD の粒重は、3 シーズンともダイチノミノリの穂に着生した自殖粒 (DD) のものよりも軽かった。また、2001/2002 年と 2002/2003 年の DD 粒は、2000/2001 年の DD 粒よりも重く、HD 粒、HH 粒との差も大きかった。分散は、3 シーズンとも HD 粒が DD 粒よりも小さく、DD 粒の粒重は大小様々にばらついていることが伺われた。

ダイチノミノリを母親としてダイチノミノリの穂に着生

した F₁ 粒である DH 粒の粒重は、平均では 2000/2001 年で DH 粒が HH 粒よりも 1% 水準で有意に軽く、2001/2002 年と 2002/2003 年の DH 粒は HH 粒よりも 1% 水準で有意に重かった。分散は、2000/2001 年と 2001/2002 年では DH 粒は HH 粒との間に有意差がみられなかったものの、2002/2003 年では DH 粒が HH 粒よりも 5% 水準で有意に大きかった。一方、DH 粒の粒重は、平均で 3 シーズンとも DD 粒よりも軽く、分散では 2000/2001 年と 2001/2002 年で DH 粒が DD 粒よりも 1% 水準で有意に小さかったものの、2002/2003 年では DH 粒は DD 粒との間に有意差はみられなかった。

考 察

本試験の結果、粒重の平均は、2001/2002 年および 2002/2003 年では、ダイチノミノリの穂に着生した F₁ 粒である DH 粒が、ハルユタカの穂に着生した F₁ 粒である HD 粒に比べて重かったことから、ダイチノミノリがハルユタカに比べてソース能が高いことが伺われた (第2図)。しかしながら 2000/2001 年では、ダイチノミノリの穂に着生した自殖粒である DD 粒の粒重が他の 2 シーズンに比べて軽く、DH 粒の粒重も HD 粒とほぼ同じであった。このよ



第2図 コムギ品種ハルユタカとダイチノミノリの雑種第1代(F₁)における粒重の頻度分布。

HD: 母親ハルユタカ×父親ダイチノミノリ, DH: 母親ダイチノミノリ×父親ハルユタカ
HH: ハルユタカの自殖粒, DD: ダイチノミノリの自殖粒。

HD, DHは棒グラフで, HHは実線, DDは破線で示す。

t, Fは, それぞれ平均, 分散における両雑種とHHあるいはDDとの間の差を表し, **, *は, それぞれ1%, 5%水準で有意差があることを, nsは有意差がないことを示す。

うに、ダイチノミノリの粒重はハルユタカよりも常に重いものの、栄養器官のソース能はシーズンによっては必ずしも高いとは限らないようであった。

栄養器官のソース能は、ここではハルユタカあるいはダイチノミノリの登熟期間における群落での光合成能力と考えることができる。これまでにもハルユタカは、登熟期間の NAR および CGR がしばしば著しく低くなり、ほぼ 0 となるシーズンもあることが報告されてきた (高橋ら 2002b)。しかしながら、本結果は、HH 粒および HD 粒の粒重が 3 シーズンを通じてともにほぼ 20 mg と等しかったことから、むしろ DH 粒のシーズンによる粒重の違いがダイチノミノリの群落での光合成能力にシーズンによる変動があることを反映したものと見えよう。

一方、HD 粒は、粒重の平均、分散ともに 3 シーズンとも HH 粒とほぼ同じであったことから、母親をハルユタカとした場合、自殖粒との間に粒そのものの中で粒の成長に関する遺伝的能力の違いがなく、さらに着生しているハルユタカの光合成能力のシーズンによる変動の影響も受けなかったと考えられた。これに対して、DH 粒は、粒重の平均が 3 シーズンとも DD 粒よりも小さく、とくに 2000/2001 年ではわずかではあるが HH 粒よりも小さかったことから、ダイチノミノリの自殖粒よりも粒の成長に関する遺伝的能力が劣るものと考えられた。これらのことから、ハルユタカは、粒そのものの中に粒重低下をもたらす遺伝的性質を有しており、ハルユタカ、ダイチノミノリそれぞれに着生した F₁ 粒も、ハルユタカに着生した自殖粒もこの性質を同様に有していたものと考えられた。

粒重の低下は、これまでにも品種の遺伝的特性であることが知られており、Sharma (1994) や Mou and Kronstad (1994) はコムギの粒重増加に対する初期世代での選抜が有効であることを示している。また、Blade and Baker (1991) は、小穂除去処理によるシンク制限を行ってコムギ 8 品種の粒重増加の品種間差を調査したところ、品種によっては粒重が増加しないものもあり、例えソース能が十分にあったとしても遺伝的に粒重が増加できない場合があることを明らかにした。Keyes and Sorrells (1989) は、コムギの半矮性遺伝子が同化産物の過不足の如何に関わらず、粒の成長速度を抑制し、粒重を低下させるとも報告している。これらのことから、ハルユタカもこのような粒重を低下させる遺伝子を有しており、粒重低下は F₁ 粒でもみられることから、この遺伝子は優性形質として粒重低下を発現していると考えられた。

一方、量的形質を支配する遺伝子は、その組み合わせがヘテロであった場合、優性形質の表現型を 100% 発現するとは限らない。さらに、そのような場合、胚乳細胞は 3n のゲノムのうち、母親の極核 2n から同じ遺伝子を、父親の精核 n から母親と異なる遺伝子を受け継ぐことから、相反交雑した場合には母親と父親の違いによる表現型の量的な違いがみられることも考えられる。Okuno (1978) は、

イネ品種農林 8 号のモチ性を示す劣性遺伝子を有する突然変異株をもちいて、正常株と相反交雑して得られた粒とそれぞれの自殖粒とでアミロース含有率を調べたところ、モチ性を示す劣性遺伝子の数が少なくなるほど、アミロース含有率が高くなることを示した。この場合、優性遺伝子が胚乳のアミロース含有量を高めるよう作用すると考えるならば、アミロース含有量を高める作用は、この優性遺伝子がヘテロの n や 2n よりもホモの 3n で、また同じヘテロでも n よりも 2n で存在するほうが強く発現することを示している。本試験の結果でも、2001/2002 年および 2002/2003 年で、ハルユタカの穂に着生した F₁ 粒である HD 粒が、ダイチノミノリの穂に着生した F₁ 粒である DH 粒に比べて粒重が大きく低下したことは、胚乳細胞に存在する粒重低下の遺伝子がハルユタカの穂に着生した F₁ 粒では 2n、ダイチノミノリの穂に着生した F₁ 粒では n であったためとも考えられる。しかしながら、これらの違いが 2000/2001 年ではみられなかったこと、3 シーズンを通じてハルユタカの穂に着生した F₁ 粒 (2n) とハルユタカの穂に着生した自殖粒 (3n) との間に差がみられなかったことから、この遺伝子がホモで存在する場合とヘテロで存在する場合での発現の量的違いがあるとは言えないようである。

さらに、ハルユタカのこのような粒重低下は、西日本暖地では常にみられるものの、育成地である北海道では発現しない (尾関ら 1988, 高橋・中世古 1992)。コムギの粒重低下は、高温条件下や過湿条件下で現われることが報告されており (Xie ら 2003, Zahedi ら 2003)、いずれもデンプンの合成に関する酵素の活性が低下することで、粒重の増加速度が低下するためであることが報告されている。

西日本暖地と北海道との間では、降水量がハルユタカの登熟期間において最も大きく異なる環境要因である (高橋ら 2002a)。それゆえ西日本暖地では、ハルユタカの粒重は過湿条件が原因となって低下していると考えられる。一般に、コムギは、過湿条件で栽培すると、まず栄養成長が抑制されるため、穂数や一穂粒数が大きく減少することで収量が減少する (Collaku and Harrison 2002)。それゆえ、西日本暖地で栽培したハルユタカは、栄養成長期間を含む開花期頃までは過湿条件の影響を受けないものの、開花期以降に過湿条件の影響を受けるために粒重が低下するのかもしれない。

今後、ハルユタカが有すると考えられる粒重低下を優性形質とする遺伝子の存在について解析し、明らかにするとともに、このような遺伝子がどのような環境で、どのような生理的機作により発現するかについて明らかにしていく必要がある。

引用文献

- Blade, S. F. and R. J. Baker 1991. Kernel weight response to source-sink changes in spring wheat. *Crop Sci.* 31 : 1117–1120.

- Collaku, A and S. A. Harrison 2002. Losses in wheat due to waterlogging. *Crop Sci.* 42 : 444–450.
- Keyes, G. and M. E. Sorrells 1989. Rht1 and Rht2 semidwarf genes effect on hybrid vigor and agronomic traits of wheat. *Crop Sci.* 29 : 1442–1447.
- Mou, B. and W. E. Kronstad 1994. Duration and rate of grain filling in selected winter wheat populations: I. Inheritance. *Crop Sci.* 34 : 833–837.
- Okuno, K. 1978. Gene dosage effect of waxy alleles on amylase content in endosperm starch of rice. *Japan. J. Genetics* 53 : 219–222.
- 尾関幸男・佐々木宏・天野洋一・土屋俊雄・前野真司・上野賢司 1988. 春播小麦品種「ハルユタカ」の育成について. 北海道立農試集報 58 : 41–54.
- Sharma, R. C. 1994. Early generation selection for grain-filling period in wheat. *Crop Sci.* 34 : 945–948.
- 高橋肇・中世古公男 1992. 北海道の春播コムギにおける播種期に対する収量反応の品種間差異について. 日作紀 61 : 22–27.
- 高橋肇・島内佳奈恵・野見山淳・中川悠子・柴田香織 2002a. 西日本暖地で栽培した北海道育成コムギ品種ハルユタカの収穫指数と粒重の低下. 日作紀 71 : 475–480.
- 高橋肇・島内佳奈恵・中川悠子・柴田香織・飯山豪 2002b. 西日本暖地で栽培した北海道育成コムギ品種ハルユタカの物質生産と群落構造との関係. 日作紀 71 : 481–487.
- 高橋肇 2002. 西日本暖地で栽培した北海道育成コムギ品種ハルユタカの収穫指数と粒重に対するエテホンの効果. 日作紀 71 : 488–492.
- 高橋肇・島内佳奈恵・中川悠子・柴田香織・飯山豪 2003. 西日本暖地では北海道育成コムギ品種ハルユタカは高畦で栽培しても粒重が増加しなかった. 日作紀 72 : 377–383.
- 高橋肇・島内佳奈恵・中川悠子・柴田香織・飯山豪 2004a. 西日本暖地では北海道育成コムギ品種ハルユタカは茎立期あるいは開花期に窒素追肥しても粒重が増加しなかった. 日作紀 73 : 268–275.
- 高橋肇・島内佳奈恵・中川悠子・柴田香織・飯山豪・藤本香奈・山口真司・張立 2004b. 西日本暖地で栽培した北海道育成コムギ品種ハルユタカの下位葉除去処理と分けつ除去処理が粒重に及ぼす影響. 日作紀 73 : 276–281.
- Xie, Z., D. Jiang, W. Cao, T. Dai and Q. Jing 2003. Effects of post-anthesis soil water status on the activities of key regulatory enzymes of starch and protein accumulation in wheat grains. *J. Plant Physiology and Molecular Biol.* 29 : 309–316.
- Zahedi, M., R. Sharma and C. F. Jenner 2003. Effects of high temperature on grain growth and on the metabolites and enzymes in the starch-synthesis pathway in the grains of two wheat cultivars differing in their responses to temperature. *Functional Plant Biology* 30 : 291–300.

Analysis of Factors that Decrease Kernel Weight of Hokkaido Wheat Cultivar “Haruyutaka” Grown in the Warm Area of Western Japan Based on the Weight of F_1 Kernel Derived from Reciprocal Crossing with a Kyushu Cultivar : Tadashi TAKAHASHI¹⁾, Shinji YAMAGUCHI¹⁾, Li ZHANG²⁾, Kana FUJIMOTO¹⁾ and Takeshi IYAMA¹⁾ (¹⁾*Fac. of Agriculture, Yamaguchi Univ., Yamaguchi 753-8515, Japan;* ²⁾*The Graduate School of Agric. Sci., Tottori Univ.*)

Abstract : The factors that decrease the kernel weight of Hokkaido wheat cultivar "Haruyutaka" in Western Japan were analyzed based on the kernel weight of F_1 of the cross with Kyushu cultivar "Daichinominori." The F_1 kernels were obtained by a reciprocal cross between these two cultivars in 2000/2001, 2001/2002 and 2002/2003. The average and variance of the F_1 kernel weight were compared with those of the self-pollinating kernels. The F_1 kernel ripened on Haruyutaka had almost the same weight as that of the self-pollinated kernel of Haruyutaka in both average value and variance in all three seasons. The F_1 kernel ripened on Daichinominori plant had heavier average weights than the self-pollinated Haruyutaka kernels in 2001/2002 and 2002/2003, although not in 2000/2001. These results suggested that the source capacity in Daichinominori is higher than that in Haruyutaka, but it may vary with the season. In addition, it is thought that Haruyutaka has dominant kernel weight-decreasing genes.

Key words : Dominance, Decrease in kernel weight, F_1 , Haruyutaka, Reciprocal cross, Source ability, Wheat (*Triticum aestivum* L.).