

判別値の適用による複合形質の遺伝分析

後 藤 寛 治† 藤 盛 郁 夫†

DISCRIMINANT ANALYSIS OF TYPE INHERITANCE IN SOYBEAN CROSSES

Kanji GOTOH & Ikuo FUJIMORI

われわれが選抜にあたって想定する型の遺伝行動を分析する目的で、一連の実験を行なった。

材料は、大豆の F_3 および F_4 系統である。両親の特長となる形質を選び、FISHER (1936) の方法によって判別係数を求め、えられた判別式を系統に適用して、系統の判別値を算出した。

ここでは、判別値の遺伝力、および判別値に対する選抜が次代の量的または質的形質に及ぼした影響についてのべる。

は し が き

育種家は、初期世代において、いわゆる希望型を想定しながら選抜または淘汰を実施する。

ここで希望型というのは、育種目標にかなう理想的な遺伝子型で、一般には、成熟期、草型、子実収量、粒大、品質等の実用形質が満足できる程度に組み合った複合形質として表わされる。

われわれが実施中の大豆の育種では、 F_3 代で主として熟期、草型、可視的な品質で劣悪個体を淘汰し、 F_3 代で希望型または期待型の選抜を始めている。その際しばしば問題になるのは、

1. われわれがある系統を対象として想定する型は、どのような遺伝行動をとるのか。
2. そのような希望型を遺伝的な数値で表現できないか。
3. 型に対する選抜が、次代の諸形質にどのような影響をおよぼすか。
4. 子実収量以外の形質で構成した型と子実収量との関連はどうか、といった点である。

初期世代における選抜の方法については、論議が絶えないところであり、最近では、HANSON et al. (1962) や FREY (1962) が visual selection の

効果について考察を加えており、後者は、われわれが想定する型を mental picture と称している。

また後藤 (1963) は、草型の遺伝に関する実験結果を報告し、型の遺伝に考察を加えたが、草型が光合成能率と強い連関を示すことは明らかであり、子実収量と結びつく可能性もきわめて高いと考えられる。

ここにのべる試験は、判別函数を応用して複合形質の遺伝を解析することを目的とし、判別値の利用方法とその価値を追究したものである。

解析の方法にはさらに改善を加えねばならない点も認められるが、ここには現在までにえられた結果の概要を報告する。なお、実験には大豆の F_3 および F_4 系統を用い、各種の統計値を求めるため、反復試験とした。

この試験は、豆類育種指定試験地の研究課題として実施されたものであり、研究の遂行にあたり、同地の研究職員の技術的協力によるところが多かった。ここに記して深謝する。

1. 判別値と子実収量の相関

材料および方法

供試材料は「北見白」×「本育65号」の F_3 系統である。「北見白」は、現在全道で最大の普及

面積をもつ多収品種である。一方「本育65号」は、多収品種「十勝長葉」の母本で、中粒の長葉種である。この組み合わせの目的は「本育65号」が潜在的にもっていると推察される多収性を「北見白」に導入することであった。

1958年、1041のF₂個体を栽植し、7月21～31日に開花した271個体を圃場で選抜した。なお「北見白」の開花期は、7月29日であった。

その後、品質不良な個体を淘汰し、次年度栽植したF₂系統は、117である。

1959年、これらのF₂系統を2反復の乱塊法で栽植したが、成熟期について著しい分離を示した系統を除外し、最終的には77系統の成績について計算を進めた。

扱った形質は、茎長、分枝莢数、粒大、主莖莢歩合（主莖についた莢の数を全莢数で割った値）である。これらの4形質について、FISHER (1936)の方法にもとづき、判別係数を算出した。すなわち、形質X₁～X₄を1つの函数に組み合わせ、両親の差を最大にするような判別係数を各形質について求める方法である。なお、判別式の算出の手続きは GOULDEN (1952) によった。

いま求める判別函数を $Z = \lambda_1 X_1 + \dots + \lambda_4 X_4$ とする。それぞれの形質について分散と、形質相互の間の共分散を計算して、相関係数を出し、相関係数の逆行列を解いて、cマトリックスをえる。

$d_1' = \lambda_1 \sigma(x_1)^2 + \dots + \lambda_4 \sigma(x_1 x_4)$ は、

$d_1' = \frac{\bar{X}_{a1} - \bar{X}_{b1}}{\sqrt{\sum (x_1)^2}}$ でえられ（分子は、X₁に関する両親の差）

cマトリックスとd₁'から、λ₁'がえられる。すなわち、 $\lambda_1' = d_1' c_{11} + \dots + d_4' c_{14}$

判別係数は、 $\lambda_1 = \frac{\lambda_1'}{\sqrt{\sum (x_1)^2}}$ として、算出される。

実験結果および考察

両親の特性を、第1表に示した。表によれば、「本育65号」は長稈の主莖型品種で「北見白」に比し大粒である。また主莖莢歩合については、両親の間に、顕著な差異が認められる。

両親の個体の測定値にもとづいて算出した判別

第1表 両親の特性

形 質	北見白(P ₁)	本育65号(P ₂)
X ₁ 茎 長 (cm)	64	76
X ₂ 分 枝 莢 数	19.5	5.3
X ₃ 粒大(千粒重g)	190	250
X ₄ 主莖莢歩合(%)	44.3	84.0
子実収量 (個体当たりg)	14.9	15.2
1 莢 粒 数	2.5	2.7

式は、次のとおりである。

$$D = 0.9 X_1 - 13 X_2 + X_3 + 3.5 X_4$$

X₁～X₄は、第1表に示した形質の測定値を表わす。この式を両親に適用して判別値を求めたところ、「北見白」は、148.9、「本育65号」は543.5を示した。

次に、この式を77のF₂系統に適用し、系統の判別値を求めた。第2表は、判別値の分散分析の結果である。

第2表 判別値の分散分析

要 因	d. f.	m. s.
系 統	76	9666.3**
反 復	1	2308.9
誤 差	76	3562.7

系統間の差異は、非常に有意義と認められ、遺伝分散を推定して遺伝力を算出したところ63.1%を示した。さらに子実収量と判別値の遺伝相関は、-0.356となり、予期以上に高い値がえられた。

判別式でわかるように、この組み合わせでは、茎長、粒大に比し、分枝莢数や主莖莢歩合が判別値に強く貢献している。したがって、判別値は、ある系統が両親の草型にどの程度類似しているかを数示する値ともいえる。

一方の親「北見白」が分枝型をていするのに対して、他方の親「本育65号」は、典型的な主莖型を示す。

後藤 (1963) は、草型を主莖莢歩合で数示し、草型の遺伝力を算出し、草型と子実収量その他の実用形質の遺伝相関にもとづいて、草型の選抜実施上の意義について詳しく論議したので、ここで

は重複を避けるが、判別値の遺伝力が高く、しかも子実収量との遺伝相関も無視できない点を強調したい。実際選抜の場合または、さらに世代が進んだ場合には、この相関がより具象化することは、推察されるとおりである。

判別値と子実収量の遺伝相関が、負の値をとっているのは、主莖型系統で「本育65号」に近い値をとるものが、概して少収なことを示す。

2. 判別値に対する選抜

材料および方法

前項で扱った組み合わせでは「本育65号」がやや晩熟なため、 F_3 代で熟期の分離にわざわざいされて、一部の系統では諸形質の測定に困難を伴った。また F_3 で熟期が「北見白」程度の個体を選抜したため、判別値の分布に歪みを与えているものと推察された。そこで、中熟種同志の組み合わせを用い、さらに判別値の遺伝行動を追究することにした。

ここでは、「カリカチ」×「イスズ」の F_3 代80系統を供試した。「カリカチ」は、分枝型の中粒種に属する円葉の多収品種である。一方の「イスズ」は、主莖型で小粒種に属し、密植により多収を示す長葉品種である。

1961年、 F_3 代で任意にとった80系統を、畦幅60 cm、株間10 cmの1本植えとし、2反復の乱塊法で栽植した。前項の場合と同様、両親の測定値にもとづき、FISHER (1936)の方法によって、莖長、全英数、全重、粒大を変数とする判別式を算出した。2区平均の測定値に判別式を適用し、判別値につき任意に30系統を残し、高い値を示すもの20系統、低い値を示すもの20系統を選抜し、1系統当たり20個体の種子を混合して、次代検定に供した。

1962年、3つの群を主試験区とし、群内に系統を任意に配置し、1畦を2等分して、一方を10 cm 1本立、他方を20 cm 1本立とし、分割区法による分散分析が可能なように配置した。なお、試験は、2反復の乱塊法の設計に準じて行なった。

実験結果および考察

判別式の4つの変数について、両親を比較したのが、第3表である。

第3表 両親の特性

年次	品 種	X_1 莖長 (cm)	X_2 全英数	X_3 * 全重 (g)	X_4 ** 粒大 (g)	判別値
1961	カリカチ (P_1)	82.5	41.9	44.0	32.1	327.6
"	イスズ (P_2)	65.1	33.2	30.9	24.4	257.9
1962	カリカチ (P_1)	83.1	30.0	28.6	28.3	336.5
"	イスズ (P_2)	61.7	25.6	22.3	24.4	242.1

* 個体当たり地上部重

** 100粒重

表によると、英数、全重が1962年に両親とも減少している以外は、両年の成績がよく一致している。そこで、 F_3 代で用いた判別式をそのまま F_4 代の10 cm 区の成績にも適用することにした。

えられた判別式は、次のとおりである。

$$D = 2X_1 - X_2 + X_3 + 5X_4$$

$X_1 \sim X_4$ は、第3表に示した形質の測定値である。同表には、両年次の両親の判別値も記載してある。この式を F_3 系統に適用したところ、次表のような判別値の分布がみられた。

第4表 判別値の分布

判別値 頻度	370	360	350	340	330 (P_1)	320	310	300	290	280	270 (P_2)	260	250	計
	1	5	5	8	6	6	9	19	8	7	4	1	1	80

第4表に示した80系統の中から、任意に30系統とり、333.0以上のものを20系統、293.2以下のものを20系統選抜し、それぞれランダム群(R群と略称)、カリカチ群(K群)およびイスズ群(I群)とした。

次年度、10 cm 区に栽植した F_4 系統につき、 F_3 代同様に測定を行ない、えられた4形質の測定値に、上記の判別式を適用した。

まず、両年次の判別値の遺伝力を示すと、第5表のとおりである。遺伝力の算出は、分散分析の結果にもとづき、遺伝分散を推定する方法によった。

遺伝力に関する群間の差は著しく、K群が非常に低い。これは、生育おう盛なカリカチ型の系統

第5表 群別の判別値の遺伝力(%)

	R	K	I
F ₃	54.5	10.6	35.0
F ₄	48.5	24.7	67.1

を密植したため倒伏をまねき、諸形質の測定値に影響をおよぼした結果と考えられる。KおよびI群で、F₄の遺伝力がF₃に比しやや高くなっている点が注目される。

次に、判別値の親子間相関を算出した(第6表)。

第6表 判別値の平均値と親子間相関

群	平均値		親子間相関	
	F ₃	F ₄	係数	自由度
R	306.7	287.4	0.353	28
K	348.2	318.5	.652**	18
I	278.0	263.9	.433	18

5%有意水準 $r = 0.361$ $n = 28$

$r = 0.444$ $n = 18$

遺伝力を分散の成分から推定した場合と異なっており、K群の親子間相関が最も高く、1%水準で有意と認められ、R、I群もそれぞれ5%の有意水準に近い値を示した。

以上のような遺伝力と親子間相関に関する実験結果は、判別値に対する選抜がかなり有効なことを証明している。

なお、X₃(全莢数)とX₃(全重)は、実数の上ではほぼ等しく、両者は正および負の記号を示すため、判別式の上では相殺しあって、判別値に対する影響が少ない。他方、茎長と粒大は、実数の面で等しい重みをとる。したがって、判別値は、主として両形質によって支配され、両者の重みが、半ばするといえる。

判別値に対する選抜は、机上で行なったものであるが、それが思わぬ形質に影響をおよぼした。というのは、第7表にみられるように、R群では、長葉、円葉に固定した系統数が期待値に近い分離を示したが、K群では、20系統中19系統が円葉に固定しており、I群では、円葉に固定したものがわずかに1系統であった。

交配親、「カリカチ」は円葉、「イスズ」は長

第7表 群別の葉形の頻度

群	長葉に 固定	円葉に 固定	分離	計	開花始平均値
R	6	9	15	30	7月18.8日
K	—	19	1	20	23.7
I	3	1	16	20	17.2

葉品種であるが、茎長、粒大の重みが半ばする判別値を対象とした選抜が、次代にかような効果を表わしたことは興味深く思われる。また「カリカチ」は「イスズ」に比し、わずかに晩熟であるが、K群はI群に比し、開花期が遅れる傾向が認められた。

次表には10cmおよび20cm区のR、K、I群の平均値を示した。

第8表 群別の10形質の平均値

形質	10 cm 区			20 cm 区		
	R	K	I	R	K	I
茎長(cm)	77	90	71	70	81	62
分枝数	3.5	3.9	3.5	4.6	5.1	4.3
分枝節数	9.8	9.1	10.8	18.5	18.3	17.7
主莢数	17.3	16.5	18.6	21.0	21.7	20.2
分枝莢数	11.1	12.6	12.9	27.6	26.1	24.8
主莢割合(%)	61	57	59	44	46	45
全重(g)	26.5	27.2	26.6	46.7	46.2	40.0
子実収量(g)	12.8	12.9	13.7	24.1	23.2	20.8
1莢粒数	2.48	2.30	2.46	2.48	2.32	2.47
100粒重(g)	26.9	27.8	25.3	24.6	27.5	24.8

茎長、粒大に関するK群とI群の差異は最も明らかであるが、興味ある点は、分枝節数、主莢数、分枝莢数で、KとI群の値が、10cm区と20cm区で逆転していることである。密植区では一般にI群がすぐれ、子実収量もK群の平均値を上回っているが、疎植区ではK群がすぐれており、両親の特性がここでも表現されているとみられる。言葉を変えていえば、栽植密度反応について、群間に差異が生じたものと考えられる。

第9表は、群間および群内の系統間の分散を比較したものである。平均値にみられた群間の差は、一般には有意と認められなかったが、大部分の形質については群内の分散が有意となっており、群内に遺伝的変異が十分含まれていることを示した。

第9表 群間、群内の分散の比較

形 質	10 cm 区				20 cm 区			
	群 間	R	K	I	群 間	R	K	I
茎 長	3809.4**	79.6**	67.4**	78.4*	3596.2**	97.4**	61.3**	59.2**
分 枝 数	1.465	0.83**	0.72*	0.75*	7.96*	1.36**	0.79**	0.88**
分 枝 節 数	28.15*	6.38**	8.07**	5.20**	7.76	9.86	7.73	15.18**
主 茎 莢 数	44.46	11.21**	8.95	10.99*	23.11	16.93**	11.17**	5.73
分 枝 莢 数	50.78	15.12*	23.74**	19.87*	95.48	29.28**	19.25**	24.94**
主 茎 莢 歩 合	210.4*	103.8*	131.0**	120.8**	51.4	53.8**	47.6**	47.2**
全 重	633.1	1337.3*	1789.8**	540.5	60409.6	4701.7*	2339.4	2390.5
子 実 収 量	4457.4	1737.3*	1808.0*	795.0	13833.5	1240.5*	860.0	840.0
1 莢 粒 数	0.455	0.51**	0.011	0.073**	0.295	0.05**	0.013	0.052**
100 粒 重	66.32	6.41**	0.89	4.22**	71.20*	6.12**	1.26*	5.13**

3. 全重と子実収量の遺伝相関

材料および方法

後藤 (1963) は、先に「カリカチ」×「イスズ」の組み合わせについて、全量と子実収量の遺伝相関が高い例を示した。ここでは、同意図の下に実施した組み合わせの実験例を記載する。

供試材料は「極早生千島」×「十勝長葉」の F₂ 60 系統、「極早生千島」×「Harosoy」の F₂ 58 系統である。

1962 年、これらの系統を 2 反復の乱塊法で栽植した。

「極早生千島」は、矮性の早生品種で、長稈の「十勝長葉」「Harosoy」とは著しい差異を示す。

前項に示したような方法で、「極早生千島」と「十勝長葉」の判別函数を算出したところ、次の式がえられた。

$$D = 7X_1 + 31X_2 + X_3$$

ここで、X₁、X₂、X₃ はそれぞれ、茎長、主茎節数、分枝数を示す。上式で明らかなように、両品種の判別上最も顕著な形質は、主茎節数であり、茎長がこれにつぐ。この成績に鑑み、判別式の適用をやめ、茎長、全重と子実収量との遺伝相関を直接検討した。

なお、遺伝力、遺伝相関の算出は、分散分析および共分散分析によった。

実験結果および考察

茎長、全重および子実収量の遺伝力を次表に示した。

遺 伝 力 (%)

形 質	極早生千島 × 十勝長葉	極早生千島 × Harosoy
茎 長	83	70
全 重	63	64
子 実 収 量	50	58

茎長については、無限伸育型の「Harosoy」を供試した場合がわずかに低い、いずれも期待される程度の値を示した。第10表には、3 形質間の遺伝相関を表示した。

第10表 遺 伝 相 関

組 合 せ	極早生千島 × 十勝長葉		極早生千島 × Harosoy	
	全 重	子実収量	全 重	子実収量
形 質				
茎 長	.853	>1.000	.811	.396
全 重		.936		.600

「十勝長葉」との組み合わせで、茎長と子実収量の相関が、理論的にはとりえない値となったが、その他の場合には、ほぼ期待される値を示した。特に、有限伸育型の「十勝長葉」との組み合わせでは、全重と子実収量の相関は、非常に高く、無限伸育型の「Harosoy」の場合と対照的であった。いずれにしても、これらの組み合わせでは、圃場で観察される草丈や Vigour による選抜が、子実収量に強い影響をおよぼすことは明らかである。

実際には、これらの組み合わせにおけるような

顕著な差異を対象とする選抜にはほとんど問題はないが、莖長、全重と子実収量の相関が予期以上に高い値をとった点が注目される。成熟期が、系統の子実収量を左右する組み合わせにはしばしば遭遇するが、ここに示した莖長や全重のみならず、粒大、着莢数等が主要な制限要素となる組み合わせがあることも推察される。

4. 総 括

以上、育種家が見えがく mental picture の数示という観点に立って進めてきた試験の概要をのべたが、草型または親の型を主体とする判別値が、この種の解析に役立つことが明らかになったと思われる。

変数を減らして、2～3とすれば、判別値と子実収量の関連をさらに高めることができるはずである。また F_3 代を中心に実験を進めたことは、肉眼判定による選抜の精度を確認するという意図によるもので、 F_3 系統に対する選抜が初期世代における選抜の成否を左右する現状に応じたものである。しかし、扱う品種の近縁関係によって、晩熟品種を一方の親とする場合や本州産品種を母本とする際には、 F_1 または F_2 代を対象とすることにより、先にえられた知見を適用できるものと推察される。

普通、 F_3 代では1系統を反復なしで栽植し、標準品種を配置して、それとの比較で選抜を行っている。本試験は、いずれも2反復の試験であるが、反復による選抜効果の増大は著しいものと考えられた。組み合わせ親の近縁関係にもよるが、 F_4 代程度で反復試験を実施することにより、希望型系統の選抜を効果的にすることができよう。

WEBER (1959, 60) は、トマトの量的遺伝の解析に、両親または片親と F_1 の判別函数を計算し、 F_3 代で2形質を単独に測定するとそれぞれ正規分布に近い分離を示すが、両形質にもとづく判別値の分布が、メンデル式の1因子の分離を示す例をあげ、さらにこの方法を2因子の分離の場合に適用した。

量的形質の分離を、判別函数の利用により、主

遺伝子の分離を扱うような形に変えることができると考えたわけである。しかし、この方法については、JAIN (1961) が、WEBERの方法は、量的形質が実は、Polymeric な因子に支配されてないという前提に立っているのではないかと反論した。WEBERのような意見が出る理由は、われわれが量的形質と呼んでいる形質の中には、成熟期や形に関する形質のように、遺伝力の高いものが含まれており、そのような形質には、効果の大きい因子が支配的に作用することがあるからで、われわれがのべた型の遺伝も、効果の大きい因子または因子系の多面発現に強く支配される場合が多いと考えられる。

現今、作物の生理、生態的な研究が進んで、草型、多収型、耐肥型または密植適応型の生理的な意義がかなりよく理解できるようになった。それらの型の遺伝行動を把握することが、育種の上で役立つことはいうまでもない。

従来、われわれは、収量構成要素の分解によって収量を理解し、その組み立てを育種の本命としてきた。しかし、これからは、収量を決定する生理的、形態的な要因に主体をおいた試験や実際選抜の場合に扱う複合形質を対象とした試験が必要と考えられ、さらにそれらの試験結果を分析する方法が研究されねばならないと思う。

文 献

- 1) FISHER, R. A. (1936); The use of multiple measurements in taxonomic problems. *Ann. Eugenics* 7: 179-188.
- 2) FREY, K. J. (1962); Effectiveness of visual selection upon yield in oat crosses. *Crop Sci.* 2: 102-104.
- 3) GOTOH, K. (1963); Type inheritance and its implications in selection practices in soybeans. *Jap. Jour. Breeding* 13: 69-75.
- 4) GOULDEN, C. H. (1952); Methods of statistical analysis.
- 5) HANSON, W. D., R. C. LEFFEL and H. W. JOHNSON (1962); Visual discrimination for yield among soybean phenotypes. *Crop Sci.* 2: 93-96.
- 6) JAIN, S. K. (1961); Discriminant analysis in biometrical genetics. *Nature* 191: 1420.
- 7) WEBER, E. (1959); The genetical analysis of characters with continuous variability on a Mendelian basis. I. Monohybrid segregation. *Genetics* 44: 1131-1139.

8) WEBER, E. (1960); Ibid. III. Dihybrid segregation. *Genetics* 45: 567-572.

Summary

Plant breeders select desirable plants based on their mental pictures which are usually an imagination constructed with several characters following breeding purposes. In other words, they deal with a certain aggregate character for evaluation of a plant or line. The purpose of this experiment was to study about the genetic behavior of aggregate characters in F_3 and F_4 generations of soybean crosses.

Discriminant function derived from the parental varieties by means of FISHER (1936) was applied to the means of each variable in each F_3 and F_4 line and obtained index values for each line (later it will be called as type index).

In the first cross, Kitami-shiro $\times$ Hon-iku No. 65, 77 F_3 lines were grown under randomized block arrangement with two replications. Discriminant function obtained was as follows:

$$D = 0.9 X_1 - 13 X_2 + X_3 + 3.5 X_4, \text{ where}$$

X_1 to X_4 stand for plant height, number of pods on branches, size of grains and ratio (number of pods on main stem/total number of pods per plant). Based on the results of variance and covariance analyses, heritability of type index and genetic correlation between type index and grain yield were estimated. Heritability was fairly high, namely, 63.1%. Correlation coefficient was -0.356, and it was assumed that association between type index and grain yield could not be ignored.

In the second cross, Karikachi $\times$ Isuzu, 80 F_3 lines were grown, like as the first cross. Discriminant function obtained from the same manner mentioned above was as follows:

$$D = 2 X_1 - X_2 + X_3 + 5 X_4, \text{ where}$$

X_1 to X_4 stand for plant height, total number of pods per plant, total plant weight and size of grains. Based on type index, 30 lines were remained at random, and each of 20 lines with high and low index values was selected for progeny test. F_4 lines were classified into three groups and named as Random, K (with high index value, as Karikachi) and I (with low index value, as Isuzu) groups, respectively. Then, same function was applied to the F_4 lines.

Parent-offspring correlation coefficient of type index in the K group was 0.652 and it was highly significant, and in the Random and I groups, correlation coefficient was attained closely to the 5% level of significance.

These data emphasized the possibility that plant types or aggregate characters expressed by type indices are highly heritable.

In the last experiment two crosses, Gokuwase-chishima $\times$ Tokachi-nagaha and Gokuwase-chishima $\times$ Harosoy were dealt with. Sixty and 58 F_3 lines were grown under randomized block arrangement with two replications. Genetic correlations among plant height, total plant weight and grain yield were generally high. High correlation between total plant weight and grain yield was especially of interest from the viewpoint of effectiveness of visual selection to yields in the field in the early generations.