

テンサイの開花早晩性に関する遺伝子の解析

誌名	てん菜研究会報 = Proceedings of the Sugar Beet Research Association
ISSN	09121048
著者	菅, 国平 阿部, 純 松田, 聡子 島本, 義也
巻/号	33号
掲載ページ	p. 119-125
発行年月	1992年11月

テンサイの開花早晚性に関与する遺伝子の解析

管 国平・阿部 純・松田聡子・島本義也
(北海道大学農学部)

1. 緒言

テンサイは、抽苔・開花に低温を必要とする長日作物である。低温や長日に対する反応性には遺伝変異が存在するが、両環境要因はテンサイの抽苔に対し相補的に作用することから、各要因に対する反応性の関与遺伝機構を明らかにすることは必ずしも容易ではない。テンサイには、低温を必要とせずに抽苔を誘導する1年生遺伝子(B)が存在する。この遺伝子を利用することにより、低温要求性とは直接には関連のない抽苔・開花の早晚性に関与する遺伝機構の解析が可能である。

本研究では、B遺伝子を有する1年生系統と2年生系統との交雑を行い、その後代における開花早晚性の分離様式の解析から、早晚性に関与する種々の遺伝子について考察した。

2. 供試材料および方法

供試材料は、1年生自殖系統TA33-Oと、これを花粉親として2年生自家不和合性系統TK118と交雑したF₁雑種、ならびにそのF₂およびF₃後代である。

1988年、2年生系統から任意に選んだ4個体とTA33とのペアクロスを行い、得られた種子を混合し

てF₁集団とした。翌1989年、このF₁集団を、温室内で育苗した後5月1日に圃場に定植した早植え区と、6月10日に定植した遅植え区で栽培し、各個体の開花日を調査した。このF₁集団から、早植え区では最も開花の遅かった2個体(L1とL2)を、また遅植え区では最も開花の早かった2個体(E1とE2)をそれぞれ選抜し、袋掛けにより自殖させてF₂種子を得た。1990年、各F₂集団をTA33およびF₁集団とともに、温室内で育苗した後5月28日に定植した早植え区と、7月1日に定植した遅植え区で栽培し、抽苔・開花の早晚性を調査した。また、早植え区では、集団あたり約60の開花個体を任意に選び、袋掛けにより自殖させてF₃系統を育成した。1991年、得られた242のF₃系統を、TA33およびF₁集団とともに、温室内で育苗した後5月22日に系統あたり20個体を圃場に定植し、F₂個体のB遺伝子の遺伝子型を同定した。

F₂およびF₃個体の抽苔・開花の早晚性は、定植後1か月目と2か月目に調査した各個体の生育段階に基づいて評価した。

3. 結果

1年生親系統、TA33とF₁集団の開花日の分布

Table 1. Classification of growth forms associated with earliness of flowering in segregating populations of the cross between biennial (TK118) and annual lines (TA33-O).

Growth form	First observation (One month after transplanting)	Second observation (Two months after transplanting)
I	Flowering	Fruiting
II	Flower bud formation	Fruiting
III	Bolting with no flower buds (Stem length is more than 5cm)	Flowering to Fruiting
IV	Bolting with no flower buds (Stem length is less than 5cm)	Flowering
V	Non-bolting	Flowering
VI	Non-bolting	Bolting with no flower buds
VII	Non-bolting	Non-bolting

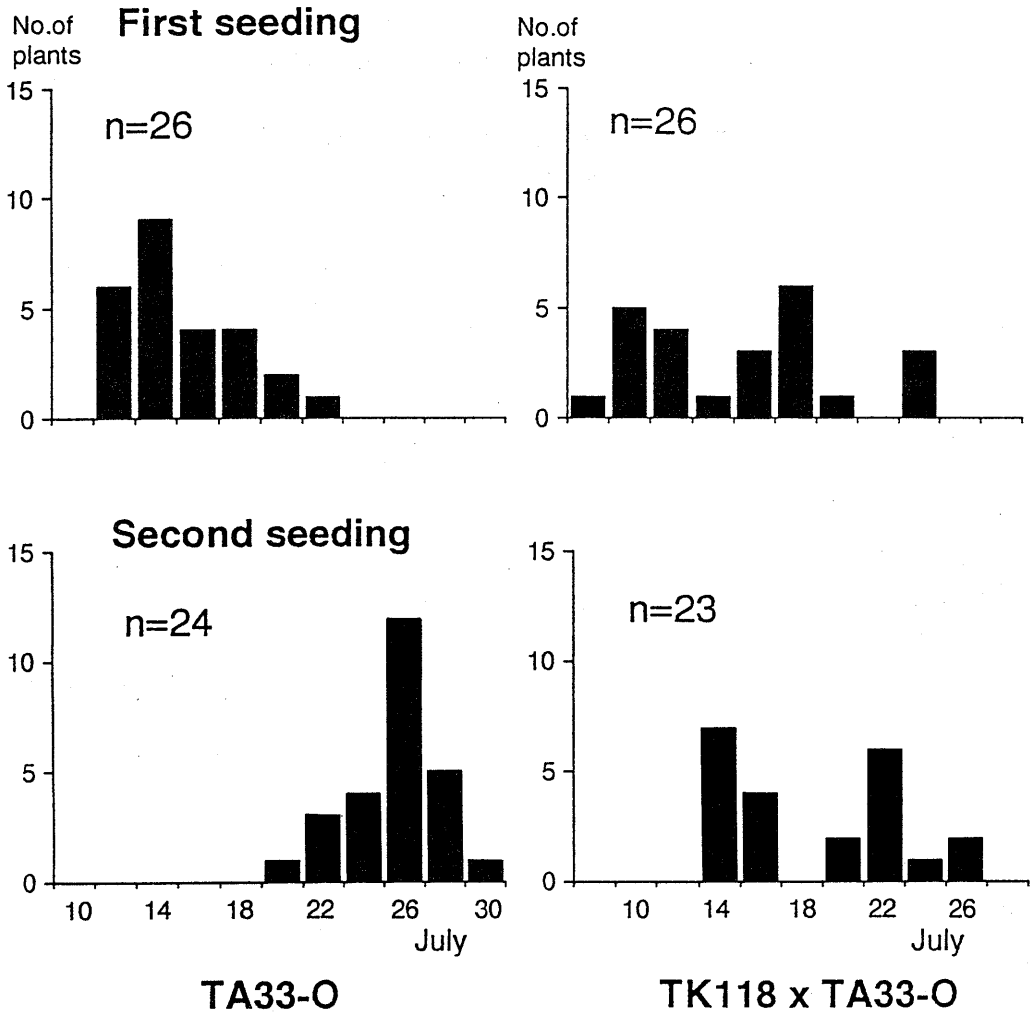


Fig. 1 Distribution of flowering date in an annual parent (TA33-O) and its hybrid with a biennial strain, TK118, under the first and second seedings, 1989.

をFig. 1に示した。TA33は自殖系統であるが、早植え区および遅植え区ともに約10日間の開花日の変異が観察された。F₁ 集団では、TA33に比べてやや開花日の変異が大きくなり、また開花日の分布は、TA33で正規分布したのに対し、早生群と晩生群の二つの分布から成る傾向が認められた。

F₁ 集団から開花の早晩で選抜した4 F₂ 集団には、開花の早晩性に大きな変異が観察された。定植後1か月目と2か月目に行った観察結果から、各個

体の早晩性をTable 1に示す7つの生育型に分類した。I型は定植後1か月目で既に5ないし6節の低節位から開花していた最も早生の個体であり、一方、V型およびVI型は、同じ調査日に未抽苔で2か月目の観察で開花していた個体ならびに未開花の個体である。またVII型はb遺伝子をホモで有する2年生個体である。

4 F₂ 集団の早植え区および遅植え区における開花早晩性の分布を、TA33とF₁ 集団の結果とともに

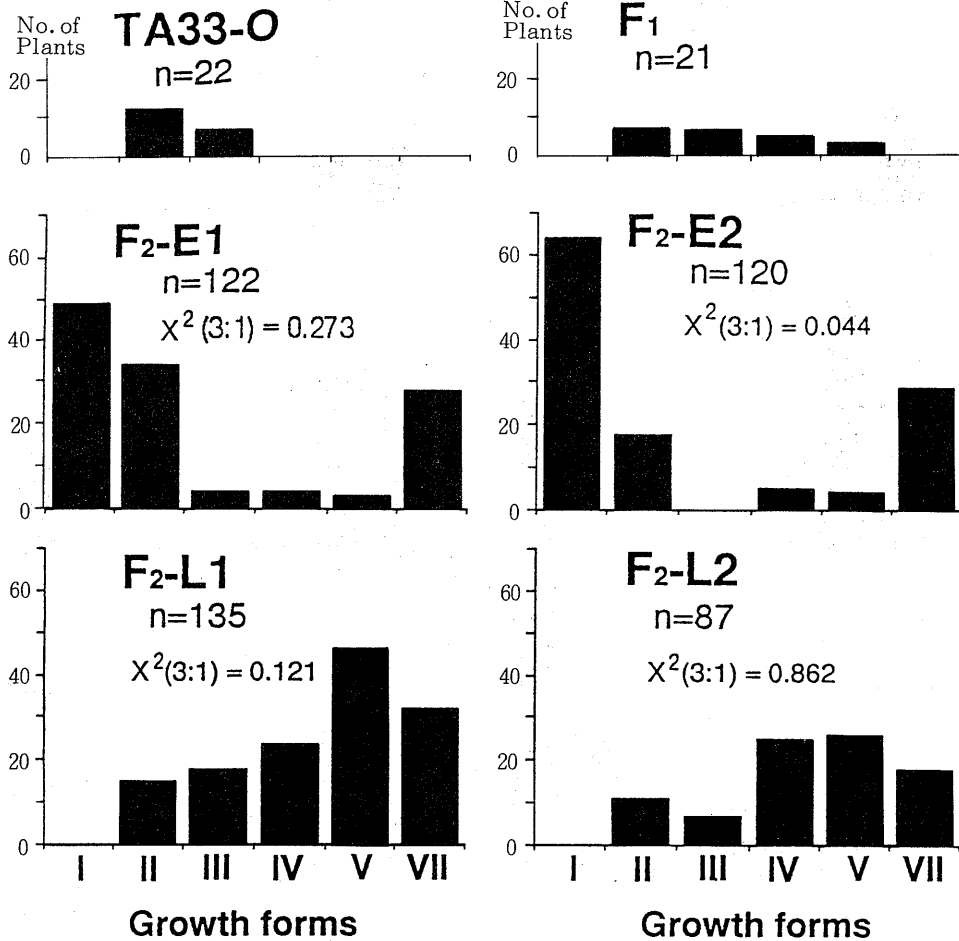


Fig. 2 Segregation of growth forms associated with earliness of flowering in F₂ populations derived from F₁ plants selected for early and late flowering under the first seeding, 1990. X² values show the fitness of observed frequencies of bolting and non-bolting plants to the expected 3:1 ratio.

に、Fig. 2 および Fig. 3 に示した。早植え区における TA33 および F₁ 集団の生育型は、前者では II 型ないし III 型であったのに対し、後者では II 型から V 型まで変異した。一方、早植え区に比べて高温短日条件となる遅植え区では、早植え区に比べて個体の生育が進み、生育型は TA33 および F₁ 集団ともに I 型ないし II 型であった。

F₂ 集団では、TA33 由来の B 遺伝子の分離により、抽苔個体と未抽苔個体が 3 : 1 に分離する。早

植え区では、いずれの F₂ 集団ともに、B 遺伝子の分離は期待頻度に適合したが、遅植え区で、晩生方向に選抜した L 1 集団で期待頻度に適合せず、未開花および未抽苔個体が過剰に分離した。

一方、B 遺伝子をホモかヘテロで有する抽苔個体においても、開花早晩性に大きな変異が認められた。早生方向に選抜した E 選抜 F₂ 集団では、調査した 2 集団ともに、早植え区で TA33 より開花の早い I 型が多数観察され、F₁ 集団で観察された III 型、IV

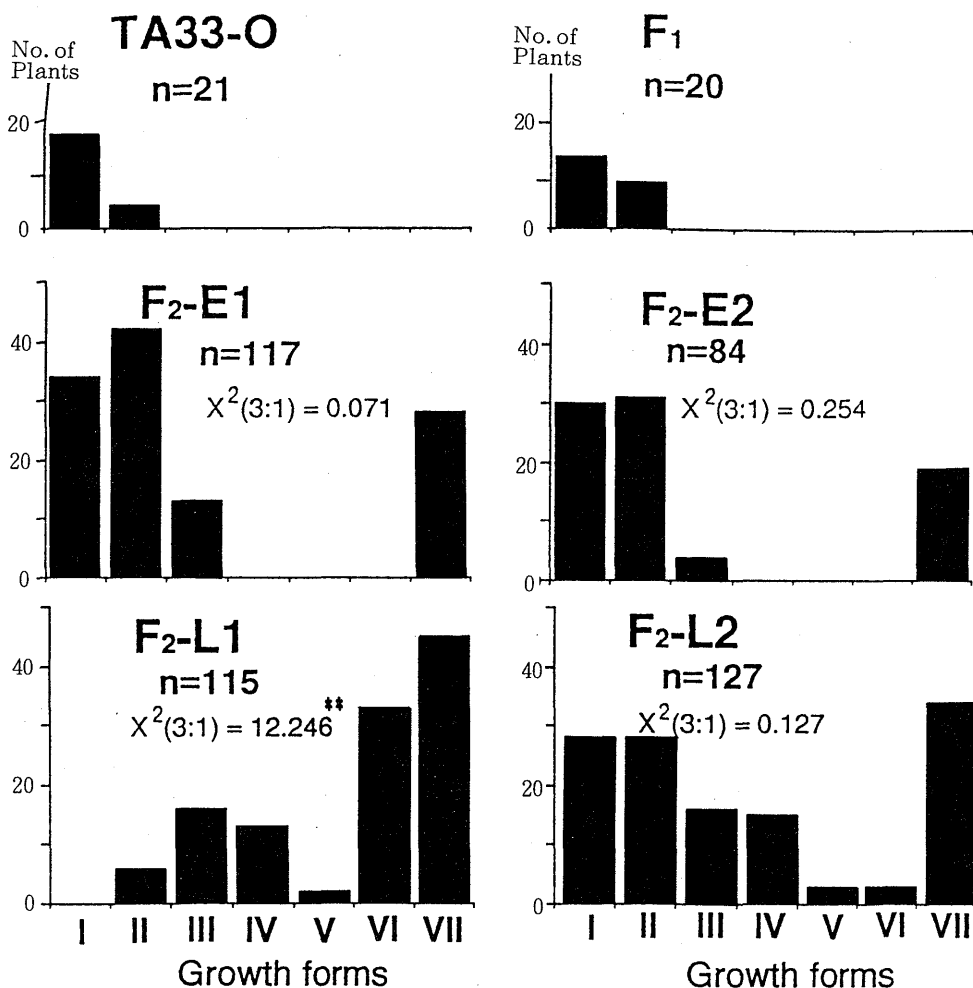


Fig. 3 Segregation of growth forms associated with earliness of flowering in F_2 populations derived from F_1 plants selected for early and late flowering under the second seeding, 1990. X^2 values show the fitness of observed frequencies of bolting and non-bolting plants to the expected 3:1 ratio.

型およびV型を示す個体は非常に少なかった。それに対し、晩生方向に選抜したL選抜 F_2 集団では、調査した2集団ともに、I型は観察されず、IV型およびV型を示す個体が多かった。一方、遅植え区では、E選抜 F_2 集団でI型やII型が主に観察されたが、L選抜 F_2 集団では、 F_1 集団ならびにE選抜 F_2 集団では観察されなかった晩生のIV型、V型およびVI型が観察された。またL選抜の2集団間にも分離様式に差異が認められ、L2集団でI型やII

型が比較的多数観察されたが、L1集団ではTA33と同じ生育型を示すI型およびII型の個体が、全体の5.2%と著しく少なかった。

早植え区における開花早晚性と F_2 検定より同定したB遺伝子の遺伝子型の関係をTable 2に示した。E選抜 F_2 集団では、調査した2集団ともにBB型に比べBb型でII型からV型の頻度がやや増加する傾向が認められた。この傾向はL選抜 F_2 集団では顕著であり、調査した2集団ともBB型に比べ

Table 2. Differences of earliness of flowering between the genotypes for *B*, *BB* and *Bb*, in F_2 populations of the cross, TK118×TA33-O, under the first seeding, 1990.

Population	<i>BB</i>			<i>Bb</i>			Total no. of plants	χ^2 value for heterogeneity
	I	II + III	IV + V	I	II + III	IV + V		
E 1	16	5	1	20	14	0	56	
E 2	19	5	0	19	8	4	55	
E 1 + E 2	35	10	1	39	22	4	111	3.05
χ^2 for heterogeneity, $\chi^2=4.42$, $df=5$, $25\% < P < 50\%$								
L 1	0	9	15	0	14	27	65	
L 2	0	10	8	0	6	35	59	
L 1 + L 2	0	19	23	0	20	62	124	5.72*
χ^2 for heterogeneity, $\chi^2=6.13$, $df=3$, $10\% < P < 25\%$								

*Bb*型で晩生のIV型やV型の頻度が増加した。両選抜 F_2 集団ともに2集団間の分離様式に異質性が認められなかったことから、両者を込みにして検定したところ、L選抜 F_2 集団で*B*遺伝子型間の生育型の分布に有意な差異が認められた。

4. 考察

テンサイにおける1年生遺伝子(*B*)は、長日条件のもとでは、抽苔耐性の異なる様々な2年生系統との交雑においても抽苔を誘導しうる非低温要求性の遺伝子である^{3,4}。これまで、この遺伝子の作用を変更する変更因子の存在⁵や、また*B*遺伝子とは独立に遺伝する晩期抽苔性を支配する遺伝子の存在⁶が報告されてきた。本研究においても、*B*遺伝子を有する1年生系統と2年生系統間の交雑 F_1 集団で観察された開花早晩性の変異は、選抜効果のある遺伝的なものであり、早晩性の両方向に選抜した F_1 個体の自殖 F_2 および F_3 後代の解析から、*B*遺伝子の発現下で形質発現する複数の開花早晩性を支配する遺伝子の存在が明らかとなった。

F_2 集団における*B*遺伝子の分離は、晩生方向に選抜したL1集団を除き正常であったが、L1集団では早植え区で正常な分離を示したのに対し、遅植え区では期待頻度に適合せず、未抽苔個体が過剰に分離した。 F_1 集団では未抽苔個体は観察されなかったことから、L1集団には、*B*遺伝子の作用を抑制する劣性の抑制遺伝子(*su-B*と仮称する)が分離していると考えられる。この抑制遺伝子は、早植え区では*B*遺伝子の分離が正常であったことから、高温短日条件で誘導される遺伝子として理解されよう。

抽苔・開花の早生方向に選抜したE選抜 F_2 集団では、TA33に比べて開花の早い早生個体が過剰に

分離した。したがって、これらの集団では、*B*遺伝子に加え早期開花を支配する遺伝子(*Ef*と仮称する)が分離していると考えられる。また、晩生方向に選抜した F_2 集団のうちL1集団では、遅植え区でTA33と同程度の早生性を示す分離個体が著しく少なく、特に、TA33で高頻度で観察されたI型個体は全く観察されなかった。L1集団では、前述したように*B*遺伝子の抑制遺伝子が分離する。仮に、この遺伝子が抽苔のみならず開花の早晩性にも影響すると仮定すると、*B*遺伝子の優性ホモ型で抑制遺伝子が正常型(+)のホモ型かヘテロ型のTA33と同じ表現型(*BB+*)を示す個体の期待頻度は3/16となる。しかし、観察頻度は明らかにこの期待頻度に比べて少なく、この抑制遺伝子を仮定しただけでは観察結果を十分説明することはできない。むしろ、この遺伝子に加え、これとは異なる晩期開花を支配する優性遺伝子(*Lf*と仮称する)の存在を仮定する必要がある。本報には示さなかったが、L1集団では F_3 世代においてもTA33と同程度の生育型を示す分離個体の頻度が著しく少なく、晩生方向に作用する優性遺伝子は少なくとも二対以上存在することが示唆されている。

早植え区の開花個体について、 F_3 検定より*B*遺伝子の遺伝子型を同定したところ、L選抜 F_2 集団では優性ホモ型(*BB*)に比べてヘテロ型(*Bb*)で晩生個体の頻度が有意に増加した。このような*B*遺伝子型間の開花早晩性の差異は、異なる2年生系統を用いた交雑後代においても観察されており(未発表データ)、*B*遺伝子は、それ自体が量比効果を有する不完全優性遺伝子であるか、またはその近傍に開花早晩性を支配する異なる遺伝子が存在すると考えられる。一方、E選抜 F_2 集団では*B*遺伝子型間

の開花早晚性の差異は顕著ではなかったが、これは、これらの集団では*Ef*遺伝子が分離していることによるものであろう。

分離様式から推定されたこれらの遺伝子は、いずれも*B*遺伝子の発現下で把えられたものであり、感光性あるいは純粋早晚性に関与した遺伝子と考えられる。これまで、テンサイの抽苔耐性の変異は、低温要求性の変異として把えられる場合が多かったが、不感光性品種・系統ほど耐抽苔性が高いことが指摘されている¹²⁾。これは、SMITが示唆するように不感光性系統は、感光性系統に比べて低温感受後の長日による抽苔の誘導が受けにくく、その結果、気温の上昇による離春化を受け易いことに起因すると考えられる。したがって、本研究で推定された遺伝子のうち、晩生方向に作用する遺伝子は、耐抽苔性育種においても利用しうるものと期待される。

今後は、これらの遺伝子を正確に同定するとともに、生理的特性を明らかにし、2年生(*bb*)背景下における形質発現について検討を加えたい。

5. 摘要

本研究では、1年生自殖系統T A33と2年生自家不和合性系統T K118との交雑F₁集団から、開花早晚性に基づいて早生および晩生個体を選抜し、その自殖後代における分離様式に基づいて、開花早晚性を支配する遺伝子の同定を試みた。その結果、*B*遺伝子とは異なる早期開花ならびに晩期開花を支配する遺伝子、ならびに高温短日条件下で*B*遺伝子の発現を抑制する抑制遺伝子の存在が指摘された。ま

た、*B*遺伝子は、それ自体が量比効果を有する不完全優性遺伝子であるか、またはその近傍に開花早晚性を支配する遺伝子が強く連鎖していると考えられた。

引用文献

- 1) 阿部 純・藤田正平・島本義也(1989) : テンサイの抽苔に及ぼすジベレリン、低温および日長の影響 てん菜研究会報 31 : 40-44
- 2) 八戸三千男・蔵之内利和・関村 潔・永田伸彦(1986) : テンサイの低温・長日処理による抽苔率の系統間差異 てん菜研究会報 28 : 62-67
- 3) 今西 茂・武田竹雄(1971) : てん菜の雄性不稔利用に関する育種学的研究 特にO型選抜に関する諸問題 てん菜研究報告11 : 1-325.
- 4) OWEN, F. V. (1954) : The significance of single gene reactions in sugar beets. Amer. Soc. Sugar Beet Technol. 8 : 392-398.
- 5) OWEN, F. V and J. S. McFALANE (1958) : Successive annual backcrosses to a nonbolting inbred line of sugar beets. Amer. Soc. Sugar Beets Technol. 10 : 124-132.
- 6) SMIT, A. L. (1983) : Influence of external factors on growth and development of sugar beet (*Beta vulgaris* L.). Center for Agricultural Publishing and Documentation. Wageningen.

Genetic Analysis of the Flowering Habit in Sugarbeet

Guo-Ping GUAN, Jun ABE, Satoko MATSUDA and
Yoshiya SHIMAMOTO

Faculty Agric., Hokkaido Univ., Sapporo 060, Japan

Summary

In order to study the genetic basis of bolting and flowering in sugarbeet, two early-flowering plants (E1 and E2) and two late-flowering plants (L1 and L2) were selected from the F₁ population of a cross between annual self-compatible and biennial self-incompatible lines, and the segregation patterns of flowering habit were examined in their F₂ and F₃ populations obtained by selfing. The earliness of flowering in each population was evaluated on the two different date sowings. The results obtained are as follows.

- 1) A variation in the earliness of flowering was found in the F₁ population examined (Fig. 1). This variation was heritable, as recognized through the effects of selections noticed in the F₂ populations (Fig. 2 and 3). The early-flowering plants which flowered earlier than the annual parent segregated in the E1 and E2 populations. This suggests that a gene controlling the early-flowering habit, together with the gene for annual habit (*B*), segregated in these F₂ populations. In addition, involvement of at least two genes are assumed in the segregation of late-flowering plants in the L1 population.
- 2) Observed frequencies of bolting and non-bolting plants in the L1 population did not fit to the expected ones from the segregation of the gene *B* under high temperature and short day-length conditions (the second sowing). This distortion may be due to the segregation of a recessive suppressor for the gene *B*, which was induced by high temperature and short day-length, singly or in combination.
- 3) Genotypes of *B* were identified using a F₃ progeny test of selected F₂ plants. Significant differences in the earliness of flowering were observed between genotypes, *BB* and *Bb*, in the L1 and L2 populations, where most of the plants having genotypes *BB* flowered earlier than those having genotype *Bb* (Table 2). The results seemed to indicate that an action of the gene *B* was not of complete dominance but incomplete one or that a gene controlling late-flowering was tightly linked to the gene *B*.