



Title	Beta 属植物のアイソザイム変異と種間関係
Author(s)	阿部, 純; Abe, Jun; 中嶋, 博 他
Citation	北海道大学農学部邦文紀要, 15(2), 124-132
Issue Date	1987-01-20
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/12056
Type	departmental bulletin paper
File Information	15(2)_p124-132.pdf



Beta 属植物のアイソザイム変異と種間関係

阿部 純・中嶋 博・津田周彌

(北海道大学農学部工芸作物学教室)

(昭和61年4月7日受理)

Isozyme Variation and Species Relationships in the Genus *Beta*

ABE JUN, NAKASHIMA Hiroshi and TSUDA Chikahiro

(Laboratory of Industrial Crops, Faculty of Agriculture,
Hokkaido University, Sapporo 060, Japan)

緒 論

育種の進歩に伴い、多くの作物で遺伝子源の枯渇が注目されている。北海道の主要畑作物のひとつであるテンサイ (*B. vulgaris* L.) においても、病害抵抗性や単胚性など有用形質の改良は既存の品質内選抜に基づくものであり、近縁野生種に対する遺伝子源としての期待が増大している^{8), 21)}。

テンサイを含む *Beta* 属の種は、小アジアを中心に地中海や北大西洋の海浜、ならびに塩分の高い内陸部の窪地に分布している。この属の種分類は TRANSHEL²⁹⁾ や URBRICH³¹⁾ らによって進められ、COONS¹⁰⁾ が交雑親和性や形態に基づいて4節13種に総括した。その後いく人かの研究者^{17), 22)} によって2, 3の種が加えられている。野生種利用の基本となる種間関係に関する研究は、これまで核型⁵⁾ やゲノム分析^{11), 26)}、生殖障害ならびに生理形態形質の比較^{3), 6), 7), 13), 15), 17), 30), 33)} より進められてきた。これらの研究結果はこの属の系統分化の理解に多くの成果を与えてきたが、未解決な問題も多く残されている。本報告では、アイソザイム変異の解析に基づいて *Beta* 属の種間関係を考察した。

アイソザイムは多くの植物種の系統分化の解析に利用されてきた。その主な理由は、アイソザイムが一般に遺伝子の直接産物であり、同祖遺伝子座の比較が容易であること、また共優性で形質表現が相加的ゆえ倍数体種のゲノム供与種の探索が容易であるなど、従来の生理形態形質に比べ種間の遺伝的関係を明らかにするうえで有効な点にある^{12), 19)}。

材料と方法

Vulgares, *Corollinae*, *Patellares* 節12種について、酸性フォスファターゼ (APH)、パーオキシダーゼ (PX)、エステラーゼ (EST) のアイソザイム変異を澱粉ゲル電気泳動法によって解析した。供試系統は APH で12種41系統、PX で12種43系統、EST で9種34系統である。

電気泳動法は ENDO¹⁴⁾ に従い、アイソザイムの検出には成熟葉を用いた。PX ではホウ酸塩緩衝液、APH や EST では水酸化リチウム緩衝液により、5°C 200 V の定電圧で、PX や EST では4時間、APH では5時間泳動した。各酵素の染色法は、APH で BREWBAKER ら⁹⁾、PX で山本と桃谷³⁴⁾、EST で ENDO¹⁴⁾ の方法に従った。調査個体数は、*Vulgares* や *Patellares* 節で8~10個体、*Corollinae* 節で3~5個体である。各系統毎にバンド頻度を求め、これを各系統の平均ザイモグラムとした。種平均ザイモグラムは各系統の平均ザイモグラムの総平均である。また、各バンドの染色程度も種間で異なったが、ザイモグラムの類似性の評価には入れなかった。

種平均ザイモグラムの類似性は、 $2 \times R$ の独立性検定の χ^2 値で表し、カイ自乗距離 (χ^2 距離) とした。すなわち i, j 両種の χ^2 距離 (D_{ij}) は、

$$D_{ij} = \sum_k^R [(f_{ik} - e_{ik})^2 / e_{ik} + (f_{jk} - e_{jk})^2 / e_{jk}]$$

として表される。ここで $f_{ik}, f_{jk}, e_{ik}, e_{jk}$ は両種の k 番目の観察と期待頻度で、 R は両種で観察された総バンド数である。期待頻度、 e_{ik}, e_{jk} は、

$$e_{ik} = (f_{ik} + f_{jk}) \frac{R}{\sum_k^R f_{ik}} / \sum_k^R (f_{ik} + f_{jk}),$$

$$e_{jk} = (f_{ik} + f_{jk}) \frac{\sum f_{jk}}{\sum (f_{ik} + f_{jk})}$$

として求めた。この χ^2 距離をもとに群平均法によってクラスター分析を行った。

また種間および種内のアイソザイム変異の様相を明らかにする目的で、各系統の平均ザイモグラムに基づいて主成分分析を行った。

結 果

1. 種平均ザイモグラムの特徴

APH や PX ではバンド分離の良好なザイモグラムが得られたが、EST では *Vulgares* 節や *Corollinae* 節で染色帯が観察された。この場合、染色帯は他のバンド

との対応関係より分割した。

APH で 24 本 (陽極側に 20 本, 陰極側に 4 本), PX で 15 本, EST で 19 本のバンドが観察された。また PX では陽極側に、EST では陰極側に数本のバンドが観察されたが、バンド活性が実験間で不安定であったため、これらは以下の解析から除外した。アイソザイムバンドは原点を基準に APH で陽極側を A 1, A 2, … 陰極側を A 1', A 2', …, PX や EST でそれぞれ P 1, P 2, …, E 1, E 2, … とした。

Fig. 1 に種平均ザイモグラムを、Table 1 に種内で観察された総バンド数と個体当たりで観察された平均バンド数を示した。各々の種の平均ザイモグラムは次のように特徴づけられる。

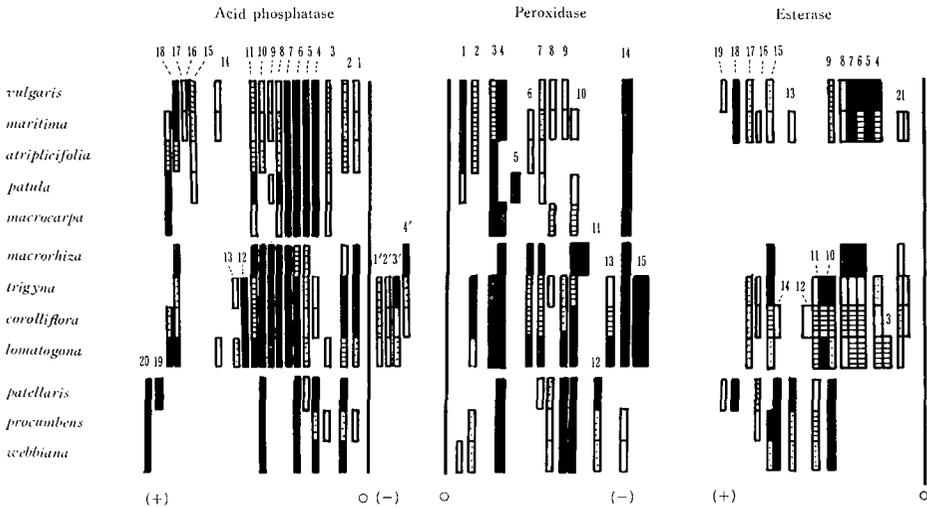


Fig. 1. The average zymograms of the *Beta* species.

○: Origin (+): Anode side (-): Cathode side

■ 75% < ▨ 50%—74% ▤ 25%—49% □ < 25%

酸性フォスファターゼ (APH) *Vulgares* 節では全体で 16 本のバンドが観察された。この内 A 15, A 16, A 17, A 18 は単一遺伝子座 (APH-1) に支配されており⁴⁾, *vulgaris* や *maritima* は A 17 を高頻度で保有したが、*macrocarpa* や *patula* では A 18 が固定していた。また A 3, A 4, A 5, A 6, A 7, A 8 から成るバンド群 (Multiple bands) が多くの種で観察された。バンド群を構成する個々のバンドはいずれも単独で行動することがなかった。

Corollinae 節では全体で 20 本のバンドが観察された。*Vulgares* 節同様に A 6, A 7, A 8, A 9, A 10, A 11 がバンド群を形成し、すべての種で一定して観察された。

これらに加え陰極側に節特異的な A 1'~A 4' が認められた。

Patellares 節では *Vulgares* 節や *Corollinae* 節で観察されたバンド群が認められず、その結果個体当たりバンド数が著しく少なかった (Table 1)。A 2, A 4, A 6, A 9, A 20 が高頻度で観察され、この内 A 20 が節特異的で全ての種で固定していた。また *patellaris* は *procumbens* や *webbiana* にはない A 19 を固定していた。

パーオキシダーゼ (PX) *Vulgares* 節では全体で 14 本のバンドが観察された。この内 P 14 はすべての種で固定していた。P 2 と P 3 は単一遺伝子座 (PX-1) に、また P 5 はそれと連鎖する異なる遺伝子座 (PX-2) に支配

Table 1. The total number of isozyme bands within species, and the mean number of isozyme bands per plant

Species	Acid phosphatase			Peroxidase			Esterase		
	N	No. of total bands	No. of bands per plant	N	No. of total bands	No. of bands per plant	N	No. of total bands	No. of bands per plant
<i>vulgaris</i>	8	14	7.30 (0.36)	8	8	3.79 (0.61)	7	10	5.84 (0.65)
<i>maritima</i>	7	14	7.18 (0.47)	7	10	3.81 (0.82)	6	13	5.53 (1.68)
<i>atriplicifolia</i>	1	13	8.12	1	6	3.50			
<i>patula</i>	1	9	5.80	1	5	3.50			
<i>macrocarpa</i>	2	10	7.58 (0.60)	2	6	3.94 (0.09)			
2 x	1		7.15	1		3.88			
4 x	1		8.00	1		4.00			
<i>macrorrhiza</i>	1	10	9.00	1	6	6.00	1	5	5.00
<i>trigyna</i>	3	18	9.63 (2.75)	3	11	6.91 (0.97)	3	14	5.69 (0.47)
4 x	2		8.63 (3.01)	2		6.36 (0.20)	2		5.42 (0.11)
6 x	1		11.64	1		8.02	1		6.22
<i>corolliflora</i>	3	17	9.16 (3.37)	3	10	6.01 (1.00)	3	14	4.78 (0.70)
<i>lomatogona</i>	4	18	9.60 (1.84)	5	10	7.07 (1.39)	4	11	4.51 (0.53)
2 x	1		10.04	1		5.66	1		4.60
4 x	3		9.79 (2.80)	4		7.42 (1.33)	3		4.48 (0.53)
<i>patellaris</i>	6	7	6.02 (0.58)	8		3.72 (0.44)	5	7	4.52 (0.36)
<i>procumbens</i>	3	7	4.13 (0.63)	3	6	3.42 (0.23)	3	6	3.72 (0.25)
<i>webbiana</i>	2	5	4.69 (0.09)	2	7	4.07 (0.10)	2	5	2.56 (0.28)

Figure in parenthesis is standard deviation.
N: Number of strains.

されている⁴⁾。*vulgaris* と *maritima* は P2, P3, P4 を, *atriplicifolia* は P2 と P3 を, *macrocarpa* は P3 と P5 を, *patula* は P3 と P4 をそれぞれ高頻度で保有した。また *patula* では P8 や P10 が観察されたが、これらのバンド活性はいずれも他節のものに比べ低かった。

Corollinae 節では全体で12本のバンドが観察された。*trigyna*, *corolliflora*, *lomatogona* の3種は P2, P3, P4, P6, P7, P10, P14 と節特異的な P15 を高頻度で保有した。また *lomatogona* は P13 を高頻度で保有し、他の2種と異なった。一方 *macrorrhiza* は P2, P3, P15 が観察されず、また種固有の P11 を保有するなど、これら3種とは著しく異なっていた。

Patellares 節では全体で9本のバンドが観察され、この内 P4, P9, P10 が高頻度であった。また *patellaris* はこの節固有の P12 を高頻度で保有し、*procumbens* や *webbiana* と異なった。

エステラーゼ (EST) *Vulgares* 節では全体で14本の

バンドが観察され、この内 E4~E7 が染色帯を形成した。この染色帯は *vulgaris* の供試系統全てで観察されたが、*maritima* では変異し、E4 や E6 の欠いた系統が認められた。

Corollinae 節では全体で15本のバンドが観察された。この内 E6~E8 と E9~E11 がそれぞれ染色帯を形成した。*trigyna*, *corolliflora*, *lomatogona* の3種は多くのバンドを共有したが、いずれも種内変異が著しく、出現頻度の高いバンドが少なかった。一方 *macrorrhiza* は E9~E11 の染色帯が観察されず、これら3種と異なった。

Patellares 節では全体で8本のバンドが観察された。この節は他節とは異なり、染色帯の形成は認められなかった。E9 と E14 が高頻度で観察され、これらに加え、*patellaris* は *procumbens* や *webbiana* では観察されないか稀な E13 や E18 を、*procumbens* は前者にない E15 を高頻度で保有していた。

2. 個体当たりバンド数の変異

Table 1 に示すように、個々の種は個体当たりで観察される平均バンド数でも異なった。個体当たりバンド数は3酵素とも *Patellares* 節の *procumbens* や *webbiana* で少なく、APH や PX では *Corollinae* 節の種で、EST では *Vulgares* 節の *vulgaris* で多かった。枝分かれ分類に基づいて推定した所、その種間変異は主に異なる節の種間変異に起因しており、節内の種間変異は著しく小

Table 2. Variance components (%) for mean number of isozyme bands per plant, estimated by the nested analysis of variance

Variance Component	APH	PX	EST
Among sections	80.7	65.6	46.2
Among species within Section	—	—	10.3
Among strains within species	19.3	34.4	43.5

さかった (Table 2)。

節内においても、異なる倍数性間で個体当たりバンド数の変異が認められた (Table 1)。 *Patellares* 節では4倍体種 *patellaris* がこの種に特異的な A 19 や E 18 の存在で、2倍体種 *procumbens* や *webbiana* に比べより多くのバンドを保有した。また種内で倍数性に変異する *Corollinae* 節の *trigyna* や *lomatogona* では、いずれも高次の倍数体系統でバンド数の増加の傾向が認められた。

3. 種平均ザイモグラムの類似性

APH と PX についての主成分分析の結果を、得られた第1主成分と第2主成分の散布図として Fig. 2 に示した。両酵素とも同一節内の種は互いに重複して分布したが、 *Vulgares*, *Corollinae* *Patellares* の3節はそれぞれ異なる象限に分布した。第2主成分までの累積寄与率は APH で 51.9%, PX で 52.4% であり、観察されたザイモグラム変異の約半分は節間の変異に起因していた。同様の結果が EST でも得られている。

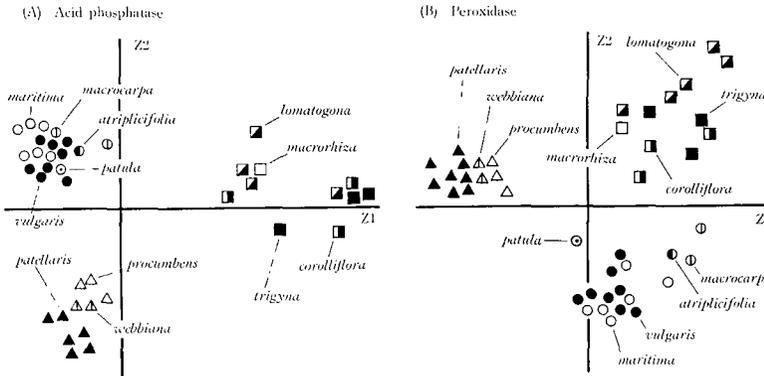


Fig. 2. Scatter diagrams of the *Beta* species in the first and second eigen vectors (Z1 and Z2) obtained from the principal component analysis (PCA).

種平均ザイモグラムの χ^2 距離に基づくクラスター分析の結果を Fig. 3 に示した。PX での *macrorrhiza* を除き、節内の種は同一クラスターに含まれた。しかしクラスターの併合順位は酵素によって異なり、APH では *Vulgares* 節と *Patellares* 節の間で早かったが、他の2酵素では *Vulgares* 節と *Corollinae* 節の間で早かった。

Vulgares 節では、 χ^2 距離は APH および PX ともに *vulgaris*, *maritima*, *atriplicifolia* の3種間で小さかった。それに対し *macrocarpa* や *patula* はこれらと

は異なるクラスターを形成した。両酵素を含む主成分分析の結果からも、*macrocarpa* や *patula* が他種と異なることが指摘された (Fig. 4)。

Corollinae 節では *trigyna* と *corolliflora* の間で χ^2 距離が最も小さく、*lomatogona* がこれら両種とやや異なっていた。また3酵素を含む主成分分析の結果からもこれら種間のザイモグラム分化が認められた (Fig. 5)。一方 *macrorrhiza* は PX でこの節のクラスターに含まれず、また APH や EST でも他の3種との間で大きな χ^2 距離を示した。

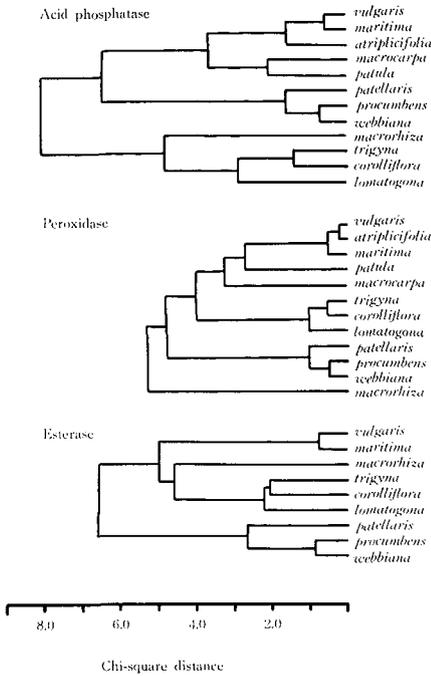


Fig. 3. Dendrograms of the *Beta* species, based on the χ^2 distance.

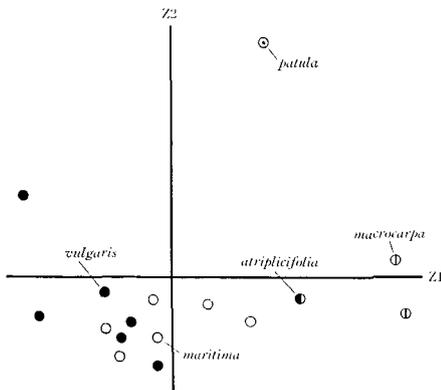


Fig. 4. Scatter diagram of 16 strains in the section *Vulgares* in the first and second eigen vectors (Z1 and Z2) obtained from the PCA applied to both acid phosphatase and peroxidase average zymograms. The accumulative contribution to the total variance is 46.0 percent.

Patellares 節では *patellaris* が, *procumbens* や *webbiana* では観察されないか稀なバンドを有し (Fig. 1), 3 酵素とも χ^2 距離は *procumbens* と *webbiana* の間で小さく, 両種と *patellaris* の間で大きかった (Fig. 3).

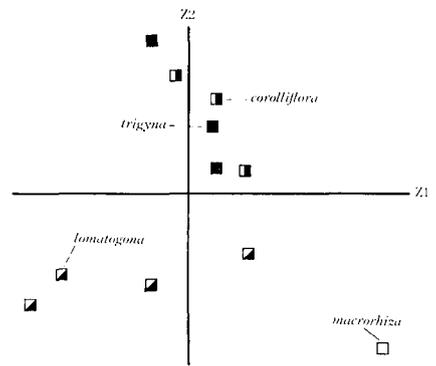


Fig. 5. Scatter diagram of 11 strains in the section *Corollinae* in the first and second eigen vectors (Z1 and Z2) obtained from the PCA for three enzymes. The accumulative contribution to the total variance is 39.7 percent.

考 察

Beta 属の主な3節, *Vulgares*, *Corollinae*, *Patellares* の間には染色体の構造分化が生じており^{5),11),26)}, F_1 雑種の致死や不稔性などの生殖障害とともに花粉形態やフェノール化合物など多くの生理形態形質に分化が認められる^{30),33)}。主成分分析の結果が示すように, 調査した3酵素のザイモグラムにも節間に明確な分化が認められた。

各節のザイモグラムは, 主に節固有バンドや節固有のバンド組み合わせによって特徴づけられるが, 個体当たりで観察される平均バンド数においても著しく変異した。この個体当たりバンド数には, 酵素遺伝子数や転写後のタンパク質構造の修飾が関与する。

遺伝子数の差異は倍数性の異なる種間で広く認められ, 倍数体種はゲノム供与種の酵素遺伝子を相加的に保有することが知られている¹⁹⁾。倍数性に変異する *Corollinae* 節や *Patellares* 節においても倍数体間にバンド数の差異が認められ, いずれも高次の倍数体でバンド数が増加した。また同一倍数性においても遺伝子重複による遺伝子数の変異が *Clarkia* 属のアルコール脱水素酵素遺伝子¹⁸⁾ やフォスフォグルコイソメラーゼ遺伝子²⁰⁾ で知られている。*Beta* 属でもパーオキシダーゼアイソザイムに遺伝子重複が認められている⁴⁾。*Vulgares* 節で観察された P2, P3, P5 はそれぞれ強く連鎖する遺伝子座 (PX-1 と PX-2) に支配されており, この内失活型との多型を示す PX-2 座の P5 は *macrocarpa* でのみ認められた。従って PX-2 座は *macrocarpa* の種分化

の過程で PX-1 座の遺伝子重複によって生じたものと考えられる。節間にも同様に遺伝子重複が生じているか否かは交雑実験による解析を必要とするが、遺伝子重複による遺伝子数の差異も観察された個体当たりバンド数の差を説明する要因の一つと思われる。

転写後のタンパク質構造の修飾による Multiple bands の形成は、イネの酸性フォスファターゼ²³⁾、トマトのパーオキシダーゼ²⁵⁾ や フォスフォグルコイソメラーゼ²⁸⁾、ポテトのパーオキシダーゼやリンゴ酸脱水素酵素²⁴⁾ などで知られている。特にトマトやポテトでは修飾に関与する変更因子の変異が報告されている^{24), 25)}。調査した 3 酵素の内、酸性フォスファターゼでは *Vulgares* 節や *Corollinae* 節で Multiple bands が観察された。しかしその構成要素である個々のバンドは独立に変異することがなく、観察された Multiple bands も同様にタンパク質構造の修飾に原因すると思われる。一方 *Patellares* 節では Multiple bands は認められず、その遺伝機構が節間で異なることが示唆された。

従って、個体当たりバンド数にみられる差異は、節間のザイモグラム分化が単に対立遺伝子的な変異に加え、関与遺伝子数やタンパク質構造の修飾に係わる遺伝的分化を反映することを示唆しよう。

節間の類縁関係については、核型分析⁵⁾ や生理形態形質^{30), 33)} の比較から、*Patellares* 節が最も遠縁であるとされてきた。しかしザイモグラムの類似性は酵素によって異なり、PX や EST では *Vulgares* 節と *Corollinae* 節の間で、APH では *Vulgapes* 節と *Patellares* 節の間で高かった。このような酵素間の不一致は、上述のように節間のザイモグラム分化が種々の要因の関与した複合産物であることに原因すると考えられる。遺伝的類似性の評価は同祖遺伝子座での比較が基本となる。特に遺伝解析が困難な遠縁種間で遺伝子座の同祖性を推定するには、遺伝行動の複雑な非特異的酵素よりむしろ関与遺伝子数の少なくまたその変異の小さな特異的酵素の利用が望ましいであろう¹²⁾。

一方節内では個体当たりバンド数の種間変異は非常に小さく、ザイモグラムの分化は主に種固有バンドの存在やバンド頻度の差異に原因していた。

Vulgares 節では、*macrocarpa* と *patula* が *vulgaris*, *maritima*, *atriplicifolia* の 3 種とそれぞれ異なるザイモグラムを示した。また 5 酵素 6 遺伝子座での分析結果からも、*macrocarpa* が他種と著しく異なることが指摘されている⁴⁾。この節の種は相互に雑種形成が容易であり、生育旺盛な雑種が得られるが、*macrocarpa* と

vulgaris, *maritima*, *atriplicifolia* の間に F₁ 部分不稔性や F₂ でのクロロシス、弱勢および不稔性の分離が、また *patula* とこれら 3 種の間に弱勢や不稔性の分離が認められる³⁾。アイソザイムの分化はこれら種間の生殖障害の程度と一致し、*macrocarpa* は *Vulgares* 節の中でも最も遠縁であると、また *patula* は *vulgaris*, *maritima* および *atriplicifolia* とやや異なると考えられる。

Corollinae 節では *macrorhiza* が *trigyna*, *corolliflora*, *lomatogona* の 3 種と異なるザイモグラムを示した。*macrorhiza* はフラボノイドクロマトグラムでも後者と異なり、これらとの交雑で部分不稔を示す¹⁵⁾。ザイモグラム分析の結果はこれらの結果と一致し、*macrorhiza* がこの節の中でも最も遠縁であることを示唆した。*macrorhiza* は 2x *lomatogona* と共にこの節の倍数体種のゲノム供与種とみなされている¹⁶⁾。しかし *macrorhiza* に特異的なパーオキシダーゼの P 11 は供試した倍数体種では観察されず、そのゲノム供与種としての可能性については否定的であった。*trigyna*, *corolliflora*, *lomatogona* の 3 種は互いに類似したザイモグラムを示したが、主成分分析の結果、*lomatogona* と *trigyna* や *corolliflora* の間に分化が認められた。*lomatogona* は葉¹⁷⁾ や花被片⁹⁾ の形態で *trigyna* と異なり、また両種の交雑 F₁ も部分不稔である¹⁵⁾。従って、*lomatogona* は *trigyna* や *corolliflora* とはやや遠縁であると考えられる。また 6x *trigyna* は 2x *lomatogona* と *corolliflora* の複 2 倍体と考えられているが²²⁾、3 酵素のザイモグラムには後者の 2 種を識別するバンドは認められず、6x *trigyna* がこれらのゲノムから成る複 2 倍体であることを示す結果は得られなかった。

Patellares 節では、*procumbens* と *webbiana* が類似したザイモグラムを示し、両種の高い交雑親和性や形態的類似性¹³⁾ と一致した。一方 *patellaris* は 2, 3 の種特異的なバンドを有し、これら 2 倍体種と異なっていた。4 倍体種である *patellaris* は減数分裂期に規則正しい II 価染色体を形成する³²⁾。また 4x *vulgaris* との交雑 F₁ で 14~18 本の II 価染色体が観察されること⁷⁾ から、この種は類似したゲノムを有する複 2 倍体種である可能性が高い。ザイモグラム分析の結果からも、*patellaris* が既存の 2 倍体種のゲノムに加え、それとは異なるゲノムを有する複 2 倍体種であることが示唆された。

このようにアイソザイム変異の解析は Beta 属種間の遺伝的関係を明らかにする上で有効である。

近年アイソザイムの染色体マーカーとしての利用が多くの作物で進められている。テンサイにおいても、*Vul-*

gares 節の *macrocarpa* との種間交雑で種間差の遺伝解析や野生種からの遺伝子導入におけるアイソザイムの染色体マーカーとしての有用性が示されている^{1),2)}。ザイモグラム分析の結果、*Corollinae* 節や *Patellares* 節の種はテンサイでは観察されない固有の変異を保有していた。両節の種はネマトーダ抵抗性など様々な病害抵抗性を保有しており、これらの特性を導入する際の染色体マーカーとして、観察されたアイソザイム変異を利用することが可能であろう。

摘 要

Beta 属の種間関係を明らかにする目的で、*Vulgares*、*Corollinae* および *Patellares* の3節12種のアイソザイム変異を澱粉ゲル電気泳動法により解析した。得られた結果は次の通りである。

1. 平均ザイモグラムの主成分分析の結果、節間に明確なザイモグラム分化が認められた。各節のザイモグラムは節固有バンドや固有のバンド組み合わせによって特徴づけられたが、個体当たりで観察されるバンド数でも著しく異なり、関与遺伝子数やタンパク質構造の修飾に係わる遺伝的分化が示唆された。

2. 同一節内の種間にもザイモグラムの分化が認められた。節間とは対照的に、個体当たりバンド数の種間変異は非常に小さく、ザイモグラム分化は主に種固有バンドの存在やバンド頻度の差異に原因した。

3. *Vulgares* 節では、*vulgaris*、*maritima* および *atriplicifolia* が類似したザイモグラムを示したのに対し、*macrocarpa* や *patula* はこれら3種と特定バンドの有無で異なった。

4. *Corollinae* 節では *macrorhiza* が他種と著しく異なるザイモグラムを示した。更に3酵素を含む主成分分析の結果、*lomatogona* が *trigyna* や *corolliflora* とやや異なることが示唆された。

5. *Patellares* 節では、*procumbens* と *webbiana* が類似したザイモグラムを示したが、*patellaris* は前者では観察されない種固有バンドを保有し、既存の近縁2倍体種のゲノムと、それとは異なるゲノムを有する複2倍体種であると考えられた。

引 用 参 考

1. 阿部 純・吉川浩之・津田周彌：てん菜と近縁野生種 *macrocarpa* の種間交雑分離集団におけるアイソザイム変異に基づいた栽培型の選抜，てん菜研究会会報，26：37-43. 1984

2. 阿部 純・吉川浩之・津田周彌：着色遺伝子と酵素遺伝子を用いたてん菜近縁種の1年生と自家和合性の遺伝解析，てん菜研究会会報，27（印刷中）

3. ABE, J., YOSHIKAWA, H. and TSUDA, Ch.: Reproductive barriers in sugar beet and its wild relatives of the section *Vulgares*, genus *Beta*, J. Fac. Agr. Hokkaido Univ., 63 (in press).

4. ABE, J. and TSUDA, Ch.: Genetic analysis for isozyme variation and species relationships in the section *Vulgares*, genus *Beta*. (in preparation).

5. 安藤 桜・高橋万右衛門：Beta属の核型. 甜菜の倍数性品種に関する研究，第XIII報，北大農邦文紀，7：51-62. 1969

6. BARROKA, K. H.: Die Section *Corollinae* der Gattung *Beta* (Tournef) L., *Pflanzen Zuchtig*, 56: 379-388. 1966

7. BOSEMARK, N. O.: Interspecific hybridization in *Beta* L.; prospect and value in sugar beet breeding, *I. I. R. B.*, 4: 112-121. 1969

8. BOSEMARK, N. O.: Genetic poverty of the sugar beet in Europe, In ZEVEN, A. C. and VAN HARTEN, A. M. (eds). Brooding the genetic base of crops. p. 29. 1978

9. BREWBAKER, J. L., UPADHYA, M., MAKINEN, Y. and MACDONALD, T.: Isoenzyme polymorphism in flowering plants. III Gel electrophoretic methods and applications, *Physiol. Plant.*, 21: 930-940. 1968

10. COONS, G. H.: The wild species of *Beta*, *Proc. Am. Soc. Sugar Beet Technol.*, 8: 142-147. 1954

11. CLEIJ, G. T., DEBOCK, S. M. and LEKKERKERKER, B.: Crosses between *B. vulgaris* L. and *B. lomatogona* F. et M., *Euphytica*, 25: 539-547. 1975

12. CRAWFORD, D. J.: Phylogenetic and systematic inferences from electrophoretic studies. In TANKSLEY, S. D. and ORTON, T. J. (eds). Isozymes in plant genetics and breeding. p. 257. Elsevier Science Publishers B. V. New York, 1983

13. CURTIS, G. J.: Observation of fruit shape and the other characters in the species of the section *Patellares*, genus *Beta*, *Euphytica*, 17: 485-491. 1968

14. ENDO, T.: Application of zymography to plant science, *SABCO, J.*, 2: 120-126. 1966

15. FILUTOVICZ, A. and TREZEBINSKI, J.: Ceno-taxonomic studies on species of the section *Corollinae* of the genus *Beta*, *Hodowla Roslin Aklimaty. Nasiennictwo.*, **13**: 229-234. 1969
16. FILUTOVICZ, A. and DALKE, L.: Interspecific hybrids in the section *Corollinae* of the genus *Beta*, *ibid.* **20**: 1-17. 1976
17. FORD-LLOYD, B. V.: Biosystematics in the genus *Beta*, Ph. D. Thesis in Birmingham Univ. 1973. pp. 160
18. GOTTLIEB, L. D.: Gene duplication and fixed heterozygosity for alcohol dehydrogenase in the diploid plant *Clarkia franciscana*, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.*, **71**: 1816-1818. 1974
19. GOTTLIEB, L. D.: Electrophoretic evidence and plant systematics, *Ann. Mo. Bot. gard.*, **64**: 161-180. 1977 a
20. GOTTLIEB, L. D.: Evidence for duplication and divergence of the structural gene for phosphoglucosomerase in diploid species of *Clarkia*, *Genet.*, **86**: 289-307. 1977 b
21. 細川定治: 甜菜, 養賢堂, 東京, 1980. p. 188
22. KNAPP, E.: てん菜の育種学, 足立昇造訳, 1963. p. 85
23. PAI, C., ENDO, T. and OKA, H. I.: Genic analysis for acid phosphatase isozymes in *Oryza perennis* and *O. sativa*, *Can. J. Genet. Cytol.*, **14**: 637-650. 1975
24. QURIOS, C. F. and MCHALL, N.: Genetic analysis of isozyme variants in diploid and tetraploid potatoes, *Genet.*, **111**: 131-145. 1985
25. RICK, C. M., TANKSLEY, S. D. and FOBES, J. F.: A pseudoduplication in *Lycopersicon pimpinellifolium*, *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **76**: 3435-3439. 1979
26. SAVISTKY, H.: Meiosis in an F₁ hybrid between a Turkish wild beet (*B. maritima*) and *B. procumbens*, *Proc. Am. Soc. Sugar Beet Technol.*, **11**: 49-67. 1960
27. SHAW, C. R. and PARASAD, R.: Starch gel electrophoresis of enzymes — A compilation of recipes, *Bioch. Genet.*, **4**: 297-320. 1970
28. TANKSLEY, S. D.: PG-I, a single gene in tomato responsible for a variable number of isozymes, *Can. J. Genet. Cytol.* **22**: 271-278. 1980
29. TRANSCHEL, V. A.: The species of the genus *Beta*, *Bull. Appl. Botany and Breeding*, **17**: 203-224. 1927
30. TREZEBINSKI, J.: Chenotaxonomic investigations into wild species of the genus *Beta*, *Hodowla Roslin Aklimaty. Nasiennictwo.*, **17**: 41-46. 1973
31. URBRICH, E.: *Chenopodiaceae*, In ENGLER and PRANTL (eds), *Die Naturlichen Pflanzenfamilien* 16c.: 379-584. 1934
32. WALIA, K.: Meiotic prophase in the genus *Beta* (*B. vulgaris* 2x and 4x, *B. webbiana* and *B. patellaris*), *Pflanzen Zuchtig.*, **65**: 141-150. 1971
33. WILLIAMS, J. T., SCOTT, A. J. and FORD-LLOYD, B. V.: *Patellifolia* nomen novum (*Chenopodiaceae*) *Taxon*, **26**: 284. 1977
34. 山本多聞・桃谷好英: パーオキシダーゼアイソザイムのゲルフォーカシングによる分離と検出, 植物の化学調節, **6**: 187-189. 1971

Summary

In order to clarify the species relationships in the genus *Beta*, the isozyme variation for peroxidase, acid phosphatase and esterase was examined in 12 species belonging to the section *Vulgares*, *Corollinae* and *Patellares*. The results obtained are as follows.

1. Three sections, *Vulgares*, *Corollinae* and *Patellares* had their own average zymograms, and differed to one another. This was thus in agreement with reproductive barriers and differentiation for morphological and other physiological traits among these sections. Species of different sections also differed in the mean number of isozyme bands observed per plants, suggesting the genetic differentiation on the number of loci coding enzymes and/or the posttranscriptional modification.

2. In the section *Vulgares*, *vulgaris*, *maritima* and *atriplicifolia* had the similar average zymograms, whereas *macrocarpa* and *patula* differed from the former three species, and to each other in some species specific bands.

3. In the section *Corollinae*, *trigyna*, *corolliflora* and *lomatogona* had most of isozyme bands in common, whereas *macrorrhiza* had different average zymograms from the former species, suggesting that it is most divergent species in this section. Further, the result of the principal component analysis showed that *lomatogona* formed a distinct group from *trigyna* and *corolliflora*.

4. In the section *Patellares*, *procumbens* and *webbiana* showed the similar average zymograms to each other, indicating a close relationship between them. In contrast, *patellaris* was different

from *procumbens* and *webbiana* in some species-specific bands. Thus *patellaris* appeared to be a partial allopolyploid with a distinct genome from its related diploid species.