



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	テンサイにおける抽苔・開花に関する遺伝育種学的研究
Author(s)	管, 国平
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(農学)
Dissertation Number	甲第3661号
Issue Date	1995-03-24
DOI	https://doi.org/10.11501/3082663
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/50173
Type	doctoral thesis
File Information	000000285115.pdf



テンサイにおける
抽苔・開花に関する遺伝育種学的研究

北海道大学大学院農学研究科

農学専攻 博士後期課程

管 国 平

3661

①

テンサイにおける

抽苔・開花に関する遺伝育種学的研究

北海道大学大学院農学研究科

農学専攻 博士後期課程

管 国 平

テンサイにおける抽苔・開花に関する遺伝育種学的研究

第1章 緒 論	1
第2章 研究小史	4
第3章 1年生遺伝子を利用した開花早晚性および長日要求性の抽苔 遺伝子の解析	11
第1節 緒言	11
第2節 2年生系統と1年生系統の交雑後代における開花早晚性の選抜	11
第3節 抽苔抑制の遺伝機構	25
第4章 2年生系統の抽苔性および抽苔変異体の遺伝様式の解析	41
第1節 緒言	41
第2節 易抽苔系統および難抽苔系統間の交雑	41
第3節 品種「エマ」で見いだされた抽苔変異体	58
第4節 自殖系統「N2n-35-70」で見いだされた抽苔変異体	65
第5章 フダンソウと近縁野生種における1年生を支配する遺伝子の解析	70
第1節 緒言	70
第2節 フダンソウにおける抽苔性の変異	71
第3節 近縁野生種における1年生を支配する遺伝子の解析	79
第6章 総合考察	100
摘要	103
謝辞	106
引用文献	107
付表A アイソザイム遺伝子の分析方法	117
付表B 実験期間中の日長の推移	121
付表C 実験期間中の旬別平均気温	122
付表D 抽苔抑制の期待頻度を求める計算手順	123

第1章 緒 論

テンサイ (*Beta vulgaris* L. var. *saccharifera* ALEFELD) は、主に北半球の温帯地域を中心に栽培される糖料作物であり、テンサイからの砂糖は世界の砂糖生産量の約35～40%を占める。日本におけるテンサイの栽培は、現在は北海道に限られ、コムギ (*Triticum aestivum* L.)、ジャガイモ (*Solanum tuberosum* L.) および豆類と共に北海道畑作の基幹作物の一つである。

テンサイは、生育1年目に栄養生長を行い、冬期間の低温に感応した後、翌春の日長の増加と共に抽苔莖を伸長して開花・結実する2年生作物である。テンサイは、光合成産物を蓄積した生育1年目の菜根が収穫対象となり、そのため、生殖生長期の減数分裂期や登熟期等の特定の生育時期の気候変動により収量が大きく影響される子実作物 (金 1991; 刈屋 1992) に比べて、その収量は、生育期間中の一時的な環境変動の影響を受けにくく、生育期間の長さに強く依存する (Wood & Scott 1975; Jaggard et al. 1983)。中国や欧米では、長い生育期間を確保する方法として、早期播種栽培が推奨され (Longden et al. 1975; Wood & Scott 1975; Jaggard et al. 1983; 中国農業科学院甜菜研究所 1984; Arnold 1985)、また、冬期間の積雪により栽培期間が制限される北海道では、積雪期間に育苗する移植栽培により長い生育期間を確保している。特に、北海道のテンサイの単位面積あたりの収量は、移植栽培の普及によりそれ以前に比べて10%以上も増加したとされ、現在では、欧米のテンサイ栽培先進国の単位面積あたりの収量を凌駕するに至っている。

しかし、早期播種栽培や移植栽培は、必然的に幼植物を春先の低温にさらすことになり、その結果、生育1年目に植物体に栄養生長から生殖生長への転換を促し、抽苔をもたらす危険が増大した (Wellensiek & Hakkaart 1955; Willey 1970; Longden et al. 1975; Wood & Scott 1975; Jaggard et al. 1983)。このような栄養生長期における抽苔 (この現象を不時抽苔、あるいは当年抽苔と呼び、越冬後の生殖生長期の抽苔と区別するが、本研究では、生育1年目の生殖生長を“抽苔”と呼ぶ) は、最終的な収量や糖分含有率の低下をもたらすだけでなく、砂糖の結晶化を妨げる有害性非糖分の増加や繊維含有量の増加による加工コストの増大など、栽培上の多くの重要な問題を提起する

(Nelson & Deming 1952; Longden *et al.* 1975; Wood & Scott 1975; Tasopoulou & Sficas 1978; 黒沢ら 1984)。抽苔の誘起は、低温に加え日長の長さによっても影響されることから (Lexander 1980; Smit 1983), 栽培期間の気温が冷涼でかつ日長が長い高緯度地域では、難抽苔性が主要な育種目標の一つとして掲げられる。

テンサイの栄養生長期の抽苔は、栽培環境に強く依存するが、その難易 (抽苔性) は品種・系統間で異なることが知られてきた。特に、選抜に対する反応や統計遺伝学的解析から、栄養生長期の抽苔性は遺伝率の高い形質であることが指摘されている (Dudock van Heel 1927; Marcum 1948; McFarlane *et al.* 1948; O'Connor 1973; Longden 1980; O'Connor & Fitzgerald 1987; Le Cohec & Soreau 1989; Jolliffe 1990; Sadeghian *et al.* 1993; Sadeghian & Johansson 1993; 管 1994; 管ら 1994)。これまでに、抽苔性を支配する抽苔遺伝子として、1年生遺伝子 (Munerati 1929, 1931; Abegg 1936), 弱低温要求性の抽苔遺伝子 (Owen *et al.* 1940), 晩期抽苔遺伝子 (Savitsky 1952), 全日長下で抽苔性を支配する抽苔遺伝子 (蔵之内ら 1990) などが報告されてきた。また、統計遺伝学的解析から、関与する遺伝要因の相加性や優劣性が議論されている (Dudock van Heel 1927; Marcum 1948; McFarlane *et al.* 1948; Bolelova *et al.* 1984; Le Cohec & Soreau 1989; Jolliffe 1990; Sadeghian *et al.* 1993; Sadeghian & Johansson 1993)。しかし、抽苔性の発現や分離様式は、研究者や用いられた材料で異なり、遺伝機構は未だ統一的には理解されていない。Sadeghian *et al.* (1993) が指摘しているように、研究者により結果が異なるのは、抽苔性に複数の環境要因が関与する複合的形質であることに原因しよう。

本研究は、テンサイの抽苔性の遺伝機構を解明することを目的としている。第2章では、これまでの抽苔性の生理機構ならびに遺伝機構に関する研究を渉猟し、知見を抄録した。第3章ではテンサイの1年生遺伝子を利用した抽苔性の遺伝変異の解析から、低温感応とは独立に作用する種々の抽苔遺伝子について、第4章では抽苔性の異なる2年生系統間の交雑ならびに品種や自殖系統内で見いだされた抽苔変異体の解析を通じて低温要求性や低温感応後の長日要求性を支配する抽苔遺伝子について、第5章では Beta 節のテンサイ以外の植物

の抽苔性を支配する抽苔遺伝子について解析した。第6章では、これらの研究結果を整理して、テンサイの抽苔性を支配する遺伝機構、ならびに難抽苔の品種育成への応用について考察した。

第2章 研究小史

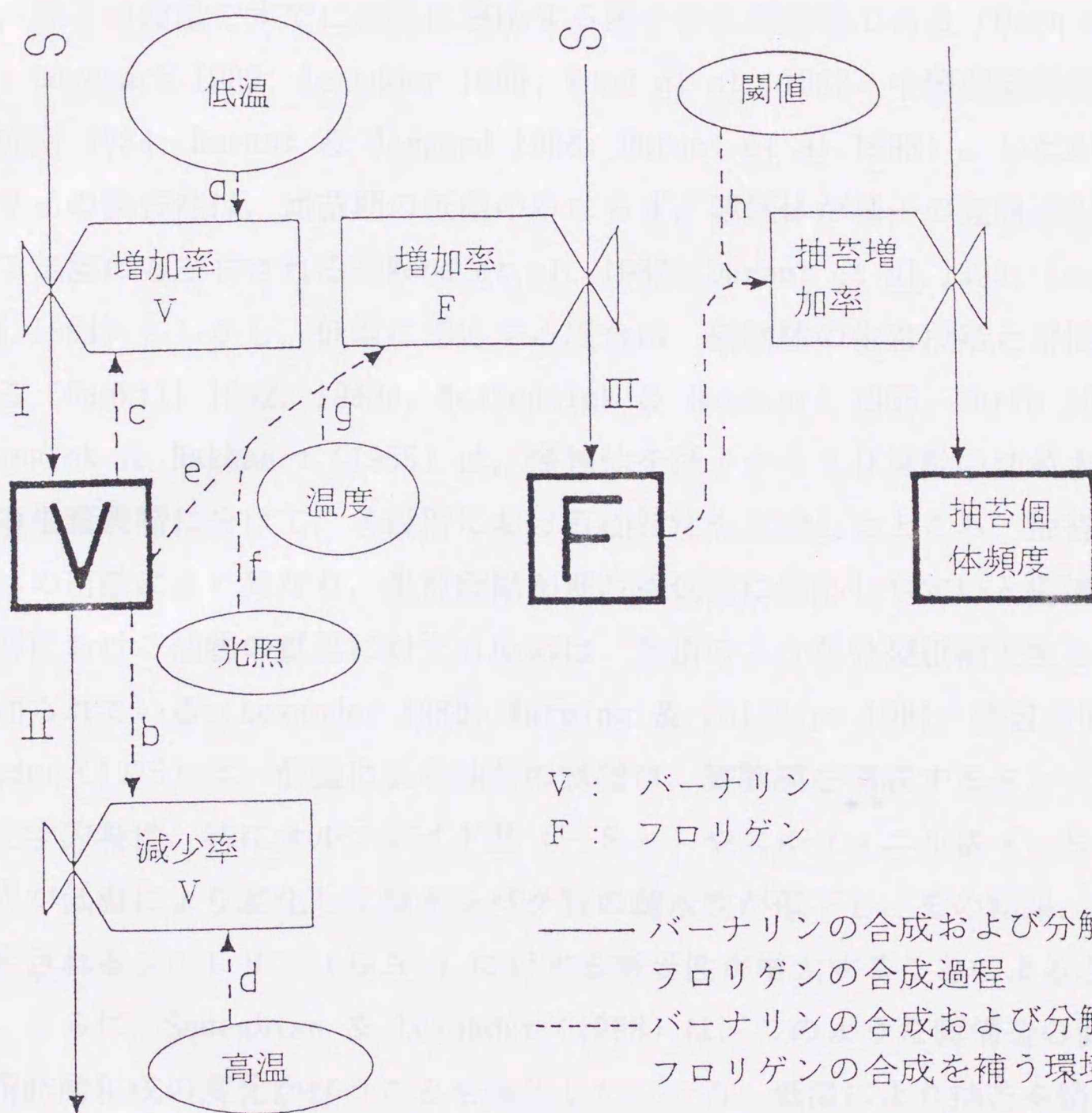
テンサイにおける抽苔性の生理機構と遺伝機構については、これまでも多くの研究者により議論されてきた。特に、抽苔性は遺伝率の高い形質として把握られ、優性や劣性などの主働遺伝子の存在が報告されている。本章では、抽苔性と環境要因の関連性および抽苔性の遺伝機構に関する従来の研究報告を抄録する。

1) 抽苔性と環境要因

テンサイの抽苔性は、外的環境条件に強く影響されることが知られており、これまでも、抽苔性に影響を及ぼす環境要因として、温度、日長、水分および肥料条件の関与が報告されてきた (Wellensiek & Hakkaart 1955; Gaskill 1963b; Bosemark 1969; Wood & Scott 1975; Longden *et al.* 1975; Lasa 1977; Lasa & Medina 1978; 王 1979; 細川 1980; Lexander 1980; Smit 1982, 1983; 黒沢ら 1984; 北海道農業試験場 1985; 八戸ら 1986; 阿部ら 1989; 中野ら 1994)。これらのうち、抽苔性に直接影響を与える要因は温度と日長である。温度は、さらに春化過程で作用する低温と、離春化として作用する高温に区分することができる。

Smit (1983) は、テンサイの抽苔性に関する従来の研究結果に基づき、2つの仮想的な物質、バーナリン (V) およびフロリゲン (F) を想定して、抽苔を一定期間低温感応によるバーナリンの合成過程、高温によるバーナリンの分解過程およびバーナリン、適当の温度ならびに日長によるフロリゲンの合成過程に分け、それらと環境要因との関連に基づいて抽苔の生理機構を説明した (図2-1)。以下、彼の提案した生理モデルに基づき、過程毎に、抽苔性と環境要因の関連を言及した研究の結果を記述する。

過程Iは2年生テンサイの抽苔にとり必須の低温感応の過程である。低温感応が進む最適温度について、Stout (1946) は6～9℃, Fife & Price (1953) は6℃, Curth (1960, 1962) は3～4℃, Bachmann *et al.* (1963) は8℃と報告した。また、テーブルビート (*B. vulgaris* L. *var. rubra* Moq.) では、



V : バーナリン

F : フロリゲン

—— バーナリンの合成および分解,
フロリゲンの合成過程

----- バーナリンの合成および分解,
フロリゲンの合成を補う環境要因

図2-1. テンサイの抽苔に及ぼす環境要因と二つの仮想的物質（バーナリン、フロリゲン）との関わりあい（Smit 1983を改変）

10℃以上の比較的高い温度でも低温反応が進む (Voss 1936)。

テンサイは、低温感応に一定の生育段階を必要とする緑体春化型植物とは異なり、種子の段階ですでに低温に感応する種子春化型植物である (Owen *et al.* 1940; Rosemark 1969; Lexander 1969; Wood *et al.* 1982; 中国農業科学院甜菜研究所 1984; Durant & Jaggard 1988; Durant *et al.* 1993)。したがって、テンサイの抽苔性は、幼苗期の低温のみならず、親個体が種子の登熟過程で遭遇する気温にも左右される (Wood *et al.* 1982; Durant *et al.* 1993; Longden *et al.* 1994)。しかし、低温に感応する度合は、植物体の生育段階と密接に関連する (Gaskill 1952, 1963a; Wellensiek & Hakkaart 1955; Curth 1955)。Wellensiek & Hakkaart (1955) は、植物体を種子から10週齢の幼苗までの11の生育段階に分けて、各段階における抽苔性を比較したところ、抽苔性が植物体の苗齢により異なり、生育段階が進む程低温に感応しやすいと指摘した。

抽苔における植物の低温に対する反応は、茎頂のような分裂組織で生じることが知られている (Lexander 1980; Wareing & Phillips 1981; 藤目 1991)。Lexander (1975) は、低温による抽苔の誘導は、細胞膜を構成するタンパク質の生化学的特性、特にサルファイド基 ($-S-$) やスルフィニル基 ($-SH-$) の構成が低温により変化して膜タンパク質の疎水性が低下し、その結果、茎葉で生産されるジベレリン (GA_3) に対する感受性が増大することによると考えた。さらに、Sadeghian & Lexander (1993) は、このような膜構造の変化には脂肪酸組成の変化が伴うことを報告した。一方、低温により抽苔を誘導する伝達性の物質が生産されることが、Curtis (1964) および Curtis & Hornsey (1964) の接木実験により示唆されている。しかし、この場合、伝達性の物質が春化過程で生産されたのか、または春化後に生産されたのかは明らかではない (Lexander 1980)。

多くの植物種同様にテンサイにおいても、ジベレリン (GA_3) は低温の効果を置換し植物体に抽苔を誘導する (Lexander 1987; 阿部ら 1989)。散布されたジベレリンに対する反応は品種系統間で異なる。Lexander (1987) は、ジベレリンの散布により、低温感応なしでテンサイの2年生系統の抽苔が誘起されたことを観察した。しかし、ジベレリンに対する反応と抽苔性の間には必ずしも明確な関連は認められていない。

過程Ⅱは、春化反応により蓄積されたバーナリンが高温により分解される過程である。Stout (1946) は、植物体に低温を与えても、その後の高温により抽苔が抑制される離春化現象を観察し、易抽苔系統は離春化を受けにくく、一方難抽苔系統は受けやすいと報告した。Smit (1982) も同様に、低温処理後の気温が15℃では抽苔が生じるが、25℃以上の気温下では離春化により抽苔が抑制されると報告した。その他、抽苔を促進する春化処理後の最適温度として、18℃ (Heide 1973), 15℃ (Smit 1982), 18℃～20℃ (中国農業科学院甜菜研究所 1984) 等が報告されている。

過程Ⅲは、春化反応により蓄積されたバーナリン、適当な温度ならびに日長により最終的に抽苔を誘導するフロリゲンが合成される過程である。合成されたフロリゲンがある閾値を越えたとき、抽苔茎の伸長が始まる。

低温処理後の日長が抽苔にもたらす役割ならびに日長に対する反応の品種・系統間の差異については、多くの研究者により報告されてきた (Gaskill 1963a, 1963b; 今西と武田 1971; Lexander 1980, 1985; 八戸ら 1986; 阿部ら 1989; 藤田 1989)。Smit (1982) は、幼苗を3℃の低温に6週間感応させた後、日長の異なる環境下で栽培したところ、日長の増加に伴い、抽苔率が増加したと報告した。今西と武田 (1971) は、補光処理により開花までの日数が自然日長に比べて著しく減少したと報告した。Curth (1960) によれば、低温処理後の長日が抽苔を促進し、長日の効果は全日長下で最も高い。易抽苔系統の中には、このような全日長条件下で低温処理を与えなくとも抽苔が誘導される系統が存在する (Smit 1982; 蔵之内ら 1990)。

長日は抽苔を促進するが、短日は抽苔を抑制する。藤田 (1989) は、抽苔性の異なる2年生系統の母根を十分低温に感応させた後、短日条件下で栽培したところ、抽苔茎の伸長が抑制され、また、その程度が系統間で異なることを観察した。

2) 抽苔性の遺伝機構

テンサイの抽苔性は、品種や系統により異なることが多くの研究者によって報告されてきた (Dudock van Heel 1927; Wellensiek & Hakkaart 1955;

Bosemark 1969; 吉武ら 1969; Lexander 1975, 1980, 1985, 1987; Lysgaard 1978; 八戸ら 1986; 阿部ら 1989)。また、抽苔性は遺伝的であることは、抽苔性に関する選抜実験で顕著な選抜効果が認められることから示唆されてきた (Dudock van Heel 1927; Marcum 1948; McFarlane *et al.* 1948; Campbell 1953; 須藤 1960; 吉武ら 1969; Smith 1980; 管ら 1991, 1992, 1994; 管 1994)。これらの研究報告は、観察結果を解析した手法に基づき、メンデル遺伝学的解析と統計遺伝学的解析に大別される。

a) メンデル遺伝学的解析

Munerati (1929, 1931) は、商業品種内に易抽苔個体を発見し、2年生系統との交雑後代の解析から、その易抽苔性に優性遺伝子 (B) の関与を明らかにした。その後、この遺伝子の作用やその連鎖群が、Abegg (1936), Schwanitz (1940) および Owen & Ryser (1942) によって研究された。この遺伝子は、長日条件下で非低温要求の抽苔性を支配する優性遺伝子であり、胚軸色遺伝子座 (R) と 15.5% の組換え価で連鎖する。また、B 座は、イソクエン酸脱水素酵素-1 を支配するアイソザイム遺伝子座 (Idh₁) と 2.5% の組換え価で連鎖し、R - B - Idh₁ の順に配列する (Abe *et al.* 1993)。Boudry *et al.*

(1994) は、B 座の近傍に存在する数種の RFLP (Restriction fragment length polymorphism) マーカー (pKP959, pKP591, pKP826, pKP730, pKP374 および pKP851) を報告した。

B 遺伝子の発現は栽培環境や遺伝的背景の影響を強く受ける (Abegg 1936; Owen 1954; Owen & McFarlane 1958; 今西と武田 1971; 島本ら 1990; Boudry *et al.* 1994)。Owen & McFarlane (1958) は、B を有する1年生系統と難抽苔の2年生系統との戻し交雑後代で、B 座の遺伝子型間に開花早晚性の差を観察し、それが2年生遺伝子 (b) と共に2年生系統より導入された B の作用を補足または変更する抽苔遺伝子に原因するとした。今西と武田 (1971) も1年生系統と2年生系統の交雑後代で抽苔の誘導に影響する変更遺伝子の存在を示唆している。また、Boudry *et al.* (1994) は、B に対し上位に作用する遺伝子の存在を、フランス南西部より収集された B. vulgaris ssp.

maritima の1年生系統に認めた。

Owen *et al.* (1940) は、細胞質雄性不稔の易抽苔系統と難抽苔系統の交雑 F_1 から易抽苔個体を選び、難抽苔系統との戻し交雑を行った。得られた B_1F_1 の種子を一定期間低温処理した後、圃場に播種して抽苔性を調査したところ、この抽苔性が R 座と17.6%の組換え価で連鎖する優性遺伝子に支配されていることを観察した。彼らは、B 座が R 座と15.5%の組換え価で連鎖する事実を考慮にいれ、検出した抽苔性に関与する遺伝子を B 座の弱低温要求性の対立遺伝子 (B') とみなした。

一方、B 座とは異なる抽苔性に関与する遺伝子が、Savitsky (1952) および蔵之内ら (1990) によって報告されている。Savitsky (1952) は、難抽苔系統 (単胚) と易抽苔系統 (多胚) の交雑後代の母根を十分春化处理し、圃場に定植して各個体の抽苔の早さを調査した。その結果、単胚個体の抽苔は多胚個体に比べて15~20日程遅く、難抽苔性は単胚遺伝子座 (m) と25%の組換え価で連鎖する劣性遺伝子 (lb) に支配されていると報告した。また、蔵之内ら (1990) は、ある自殖系統に低温を必要とせずに全日長下で抽苔する変異体を発見した。2年生系統との交雑 F_2 の解析から、この抽苔変異体の抽苔性には R 座とは独立に遺伝する優性遺伝子に関与した。

b) 統計遺伝学的解析

抽苔性に関するメンデル遺伝学的解析に加え、統計遺伝学的手法に基づく抽苔性の遺伝機構の解析が試みられている。

Dudock van Heel (1927) は、抽苔性の異なる系統間で交雑 F_1 の抽苔性を調査し、抽苔個体頻度が難抽苔系統と易抽苔系統の交雑で低く、易抽苔系統同士の間で高かったことから、難抽苔性が易抽苔性に対し優性であると結論した。難抽苔性が易抽苔性に対し優性であるとする同様の結果が、Marcum (1948) および Bolelova *et al.* (1984) によっても得られている。一方、McFarlane *et al.* (1948) は、難抽苔系統と易抽苔系統の交雑 F_1 は易抽苔性を示し、難抽苔性は易抽苔性に対し劣性であったと報告した。

Le Cohec & Soreau (1989) は、抽苔性の異なる自殖系統間の交雑 F_1 ,

F_2 および B_1F_1 について抽苔性を調査し、抽苔性が相加優性モデルに適合すること、また、難抽苔性を支配する抽苔遺伝子に易抽苔性を支配する抽苔遺伝子に比べて優性遺伝子が多いことを報告した。また、Sadeghian *et al.* (1993) は、細胞質雄性不稔の難抽苔系統と易抽苔系統を種子親として抽苔性の異なる系統との交雑を行い、得られた F_1 、 F_2 および B_1F_1 の抽苔性を調査した。その結果、抽苔性の遺伝機構は交雑組合せ間で異なり、相加効果および易抽苔性に対する難抽苔性の優性効果が認められた。また、Sadeghian & Johansson (1993) は、抽苔性の異なる系統およびそれらの F_1 の抽苔性を調査し、要因分析法により、抽苔性が相加的な抽苔遺伝子ならびに優性効果を有する抽苔遺伝子により支配されていると報告した。彼らの推定によると、抽苔性の狭義の遺伝力は0.93～0.96と非常に高く、初期世代の選抜が有効であることが示唆されている。

第3章 1年生遺伝子を利用した開花早晚性および長日要求性の抽苔遺伝子の解析

第1節 緒言

抽苔現象は、温度や日長などの環境要因は互いに相補的に関わる。したがって、品種・系統間にみられる抽苔性の差異を、個々の環境要因に対する反応性の差として識別することは容易ではない。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) が知られている (Munerati 1929, 1931; Abegg 1936)。この遺伝子は、典型的な2年生系統が抽苔する際に必要とする低温感応の過程を補う。それゆえ、この遺伝子を利用することにより、低温要求性の程度とは独立に作用する種々の抽苔遺伝子の解析が可能となる。また、B 座は、第一連鎖群上でイソクエン酸脱水素酵素-1 遺伝子座 (Idh₁) と2.5%の組換え価で連鎖している (Abe et al. 1993)。したがって、分離集団における各個体の B 座の遺伝子型を、Idh₁ 座の遺伝子型に基づいて推定することが可能である。

本章では、2年生系統と B を有する1年生系統の交雑 F_1 で開花早晚性に関する選抜を行い、選抜された個体の自殖後代で分離した開花早晚性ならびに抽苔抑制の遺伝機構について検討を加える。

第2節 2年生系統と1年生系統の交雑後代における開花早晚性の選抜

第1項 材料および方法

1) 開花早晚性の選抜と後代の育成方法

供試親として、2年生自家不和合性系統「TK118」と自殖因子 (S') を有する1年生自殖系統「TA33-0」を用いた。1988年、2年生系統を種子親として両系統の間で2個体間の交雑を4組合せ行い、得られた種子を混合して F_1 とし

た。1989年、 F_1 を1年生親系統とともに、播種期の異なる2つの環境条件下で栽培し、早期播種区からは開花の最も遅い2個体（「L1」と「L2」）を、また、晩期播種区からは開花の最も早い2個体（「E1」と「E2」）を選抜して自殖させ、4組合せの F_2 家系を育成した。1990年、これらの F_2 家系を1年生親系統とともに早期播種区と晩期播種区で栽培し、抽苔性ならびに抽苔した個体の開花早晚性を調査した。また、早期播種区で抽苔した個体から、家系あたり約60個体を選び、自殖させて F_3 家系を育成した。1991年、 F_3 家系を1年生親系統と共に早期播種区と晩期播種区で栽培し、家系あたり約20個体について抽苔性ならびに抽苔した個体の開花早晚性を調査した。また、「E1」および「L1」に由来する F_3 家系について、翌1992年に繰り返し早期播種区で栽培し、家系あたり約60個体について抽苔した個体の開花早晚性を調査した。

2) 評価条件

各家系における抽苔性および開花早晚性を、4月下旬に播種した早期播種区と6月中旬に播種した晩期播種区で調査した。いずれの家系においても、種子をペーパーポットに播種し、温室内で約4週間育苗した後、出芽個体を実験圃場に定植した。各年における播種日と定植日を表3-1に示す。また、各年の両播種区における日長の推移を付表Bに、また、旬別平均気温を付表Cに示す。

3) 開花早晚性の評価

抽苔した個体の開花早晚性を、1990年と1991年については定植後30日目と60日目の生育調査に基づいて、また、1992年については各個体の開花日に基づいて評価した。生育調査に基づく開花早晚性の評価は、植物体の生育段階に基づき、6段階に分け表3-2に示す。すなわち、定植後30日目の各個体の生育段階を、開花および花芽形成をそれぞれⅠ型およびⅡ型と、抽苔茎が伸長しているが花芽未分化のものについては、さらに抽苔茎の長さに基づいて長茎（5cm以上）と短茎（5cm未満）に分け、それぞれⅢ型およびⅣ型とし、

表3-1. 「TK118」と「TA33-0」の交雑後代における抽苔性および開
花早晚性を調査した早期播種区と晩期播種区の播種日と定
植日

調査年次	早期播種区		晩期播種区	
	播種日	定植日	播種日	定植日
1989	4月 1日	5月 1日	5月10日	6月10日
1990	4月17日	5月28日	6月 1日	7月 1日
1991	4月18日	5月23日	6月15日	7月16日
1992	4月23日	5月21日		

表3-2. 「TK118」と「TA33-0」の交雑後代における抽苔個体の開花早晚
性の評価

開花早晚型	定植後30日目の生育段階	定植後60日目の生育段階
I	開花	結実
II	花芽形成	結実
III	花芽未分化(抽苔莖長 ≥ 5 cm)	開花または結実
IV	花芽未分化(抽苔莖長 < 5 cm)	開花または結実
V	未抽苔	開花または結実
VI	未抽苔	花芽未分化

未抽苔個体については、定植後60日目の調査結果に基づき、開花と未開花に細分し、各々V型およびVI型とした。

4) アイソザイム遺伝子の分析

B 座と2.5%の組換え価で連鎖する Idh₁ 座の遺伝子型に基づき、2年生系統と1年生系統の交雑後代で分離した各個体の B 座の遺伝子型を推定した。Idh₁ 座の遺伝子型は、デンプンゲル電気泳動法により調査した(付表A)。

第2項 結果および考察

1) 1年生親系統およびF₁における開花早晩性の変異

1年生親系統とF₁における定植日から開花までの日数の変異を図3-1に示す。1年生親系統の開花まで平均日数は、早期播種区で75日、晩期播種区で45日と、前者に比べて定植後1ヶ月間の平均気温が9.5℃高く推移した後者で30日短縮した。一方、F₁の開花まで平均日数は、早期播種区で77日と、1年生親系統の値に近似したが、晩期播種区では40日と、1年生親系統に比べて5日程開花が早かった。また、F₁は、開花日の変異が、いずれの播種区においても、1年生親系統に比べて大きく、1年生親系統の最も開花の早い個体より早生の個体や、最も開花の遅い個体より晩生の個体が認められた。特に、晩期播種区では、1年生親系統より開花の早いF₁個体が多数観察された。

2) F₂における抽苔性の分離様式

F₂では、1年生親系統由来の B 座の分離により、抽苔個体と未抽苔個体が3:1の期待比で分離する。開花早晩性の異なるF₁に由来する4組合せのF₂家系で抽苔性を調査したところ、晩期播種区の「L1」を除くすべての家系で抽苔個体頻度が期待比に適合したが、晩期播種区の「L1」では適合せず、

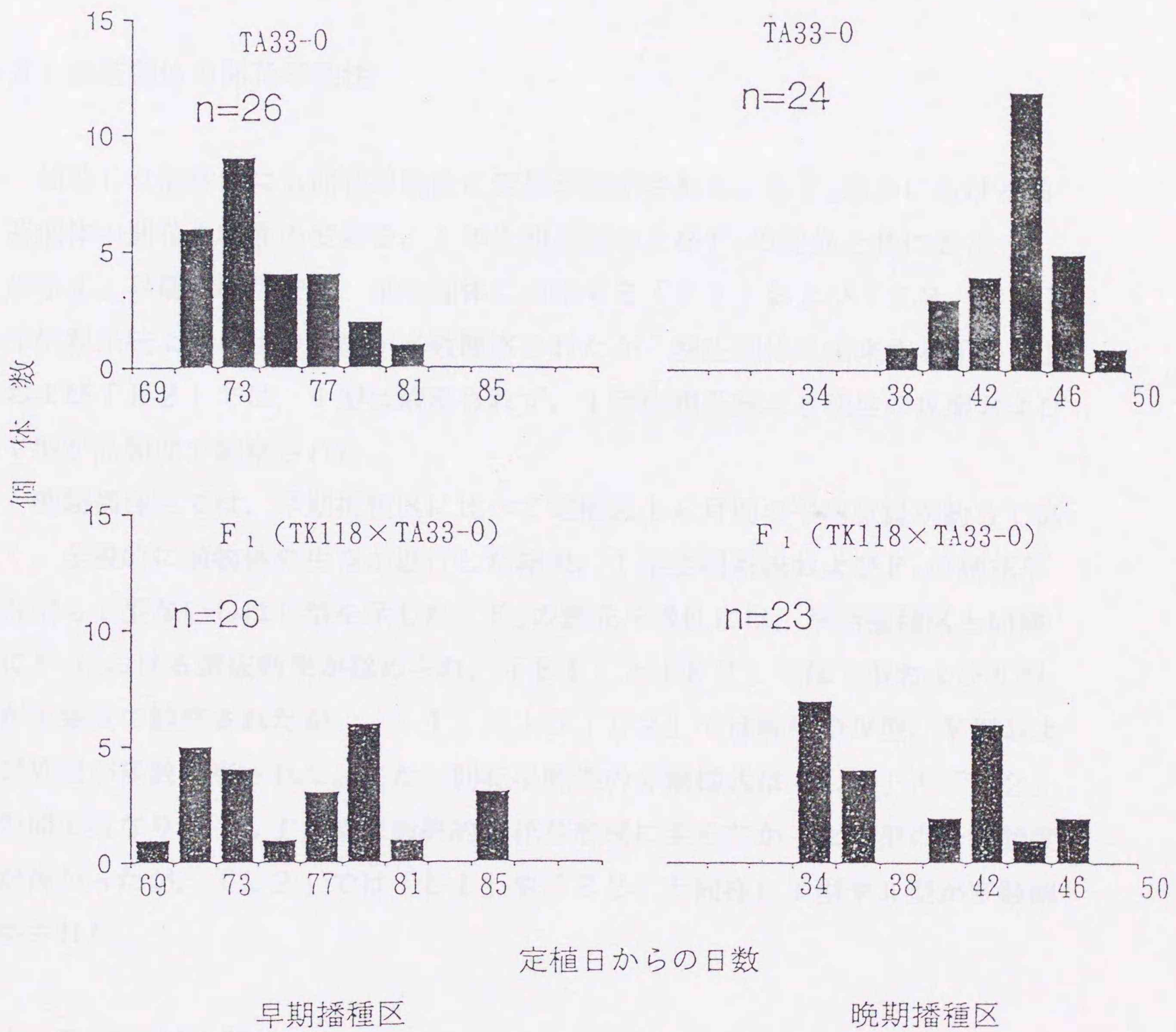


図3-1. 1年生系統「TA33-0」および「TK118」×「TA33-0」のF₁における開花まで日数の変異
nは調査個体数を示す

未抽苔個体が期待比に比べて過剰に分離した（表3-3）。「L1」で観察された未抽苔個体の過剰分離は、同家系の早期播種区における抽苔個体の分離が正常であったことから、受精競争や受精後の接合体致死に起因するものではなく、遺伝的であると考えられる。未抽苔個体の過剰分離を説明する遺伝機構については本章の第3節で検討する。

3) 抽苔個体の開花早晚性

抽苔した個体間にも開花早晚性に変異が観察された。各 F_2 家系における抽苔個体の開花早晚性の変異を、1年生親系統および F_1 の変異と共に表3-4に示す。早期播種区では、早生個体に由来する「E1」および「E2」で、1年生親系統より早生のI型が多数観察されたが、晩生個体に由来する「L1」および「L2」では、I型は観察されず、1年生親系統より晩生のIV型およびV型が高頻度で観察された。

晩期播種区では、早期播種区に比べて定植後1ヶ月間の平均気温が約 5°C 高く、全般的に植物体の生育が進行した結果、1年生親系統および F_1 の開花早晚型もI型ないしはII型を示した。 F_2 の開花早晚性には、早期播種区と同様に F_1 における選抜効果が認められ、「E1」と「E2」ではI型およびII型が高頻度で観察されたが、「L1」および「L2」では晩生のIV型、V型およびVI型が多数観察された。また、開花早晚性の分離様式は「L1」と「L2」の間で異なり、「L1」では最終的に花芽形成に至らなかったVI型の分離頻度が高かったが、「L2」では「E1」や「E2」と同様にI型やII型が多数観察された。

4) F_3 における開花早晚性

F_2 で観察された開花早晚性の分離様式から、 F_1 の早生個体に由来する「E1」や「E2」では、1年生親系統には存在しない早期開花に関与する遺伝子が、一方、晩生個体に由来する「L1」や「L2」では晩期開花に関与する遺伝子が、それぞれ分離しているものと予想される。以下、抽苔した個体の

表 3 - 3. 開花早晩性で選抜した 4 家系の F_2 における抽苔個体と未抽苔個体の分離

系統	早期播種区			晩期播種区		
	個体数		χ^2 値 (3:1)	個体数		χ^2 値 (3:1)
	抽苔	未抽苔		抽苔	未抽苔	
E 1	94	28	0.27	88	29	0.003
E 2	91	29	0.04	65	19	0.25
L 1	103	32	0.12	69	46	12.26 **
L 2	69	18	0.86	93	34	0.13

注 1 ; 「E 1」と「E 2」は晩期播種区で選抜した早生の F_1 個体に由来する系統, 「L 1」と「L 2」は早期播種区で選抜した晩生の F_1 個体に由来する系統を示す

注 2 ; χ^2 値は B 座の期待分離頻度に対する抽苔個体の観察頻度の適合性を示す

** : 1 % 水準で有意

表3-4. 開花早晚性で選抜した4家系のF₂において抽苔した
個体の開花早晚性の変異

系統	各開花早晚型に属する個体数						合計
および家系	I	II	III	IV	V	VI	
早期播種区							
TA33-0		13	7				20
F ₁		7	6	5	3		21
F ₂ E 1	49	34	2	6	3		94
E 2	64	18		5	4		91
L 1		15	18	24	46		103
L 2		11	7	25	26		69
晩期播種区							
TA33-0	17	4					21
F ₁	13	7					20
F ₂ E 1	34	42	12				88
E 2	30	31	4				65
L 1		6	16	12	2	33	69
L 2	28	28	16	15	3	3	93

開花早晩性の遺伝機構について、 F_3 における開花早晩性の分離様式の解析から検討を加える。

a) B 座の遺伝子型と開花早晩性

2年生系統と B を有する1年生系統の交雑後代では、B 座の優性ホモ接合型（以下、ホモ型と略す）がヘテロ接合型（以下、ヘテロ型と略す）と比較して、開花期に関して、早生であることが報告されてきた（Abegg 1936; Owen & McFarlane 1958）。本実験では、B 座と密接に連鎖する Idh₁ 座の遺伝子型に基づいて F_3 個体の B 座の遺伝子型を推定し、B 座のホモ型とヘテロ型の間で開花早晩性を比較した。なお、Abe et al. (1993) に従い B 座と Idh₁ 座の組換え価を2.5%とすると、Idh₁ 座の遺伝子型に基づく B 座の各推定遺伝子型に占める真の遺伝子型の割合は、いずれの遺伝子型においても約95%と期待される（表3-5）。これは実験精度上許容される範囲内にあると考えられる。

1992年に F_3 の開花日の変異を調査した「E1」および「L1」由来の22家系のうち任意に選んだ8家系について B 座の各推定遺伝子型における開花日の分布を表3-6に示す。「E1」および「L1」のいずれにおいても、B 座のヘテロ型に比べてホモ型で早生個体が多数観察され、全ての家系で平均開花日に遺伝子型間差が認められた。これらの結果は、Abegg (1936) や Owen & McFarlane (1958) の結果と一致し、2年生系統と1年生系統間の交雑後代で観察された開花早晩性の変異は、B の多面発現か、またはその近傍に連鎖する遺伝子の存在が示唆される。

b) 開花早晩性に関与するその他の遺伝子

このように、2年生系統と1年生系統の交雑後代で観察された開花早晩性の変異は、B 座の遺伝子型に依存していることが示唆された。そこで、B 座（または B 座と連鎖する遺伝子）とは独立に遺伝する開花早晩性の関与遺伝子を検討する目的で、B 座のホモ家系に着目し、それらの開花早晩性を解析

表3-5. Idh₁ 座の各遺伝子型に占める B 座の遺伝子型の割合

<u>Idh₁</u> 座の遺伝子型	<u>B</u> 座の遺伝子型		
	<u>B B</u>	<u>B b</u>	<u>b b</u>
TA33型	$(1-r)^2$ (0.9506)	$2r(1-r)$ (0.0488)	r^2 (0.0006)
F ₁ 型	$r(1-r)$ (0.0244)	$(1-r)^2+r^2$ (0.9513)	$r(1-r)$ (0.0244)
TK118型	r^2 (0.0006)	$2r(1-r)$ (0.0488)	$(1-r)^2$ (0.9506)

注1; Idh₁ 座の遺伝子型については, 1年生親系統に由来する対立遺伝子のホモ型 (Idh₁²²) を「TA33型」, 2年生親系統に由来する対立遺伝子のホモ型 (Idh₁¹¹) を「TK118型」, 両者のヘテロ型 (Idh₁¹²) を「F₁型」と表す

注2; Idh₁ 座の遺伝子型における B 座の遺伝子型の割合は両遺伝子の組換え価を r として表した

注3; 括弧内の数字は, Abe et al. (1993) に従い r を0.025としたとき, Idh₁ 座の遺伝子型における B 座の遺伝子型の割合を示す

表3-6. 「E1」および「L1」のF₃家系におけるB座の推定遺伝子型と開花早晚性

系統	家系	B 座の推定遺伝子型	開花日 (月/日)										調査 個体数	平均開花日 ±標準偏差	t 値
			7/5	9	13	17	21	25	29	8/2	6				
E 1	I 1	<u>BB</u>		1	6	9	4					20	15.0±3.3	4.34 **	
		<u>Bb</u>				12	8	7				27	18.9±4.5		
	I 3	<u>BB</u>	4	16								20	6.1±2.4	5.85 **	
		<u>Bb</u>		11	11	2						24	10.3±3.7		
	I 4	<u>BB</u>		10	4							14	9.0±2.3	4.66 **	
		<u>Bb</u>		4	17	3						24	12.3±1.8		
	II 1	<u>BB</u>		5	6	2						13	11.5±2.7	9.86 **	
		<u>Bb</u>				8	19	6				33	19.6±2.5		
L 1	II 2	<u>BB</u>			3	1	8		2			14	19.1±4.4	3.82 **	
		<u>Bb</u>					5	16	4	1	1	27	23.9±3.2		
	II 6	<u>BB</u>			2	6	7		1			16	17.8±3.8	4.52 **	
		<u>Bb</u>			1		4	16	3	3		27	23.6±3.9		
	IV 2	<u>BB</u>					19	3				22	20.4±1.9	5.59 **	
		<u>Bb</u>					1	18	3	1		23	24.2±2.3		
	V 3	<u>BB</u>					3	8	2		1	14	24.6±4.5	7.29 **	
		<u>Bb</u>							3	18	10	31	33.1±3.1		

注1; B座の遺伝子型は Idh₁ 座の遺伝子型に基づいて推定した

注2; 表中の数字は, 各開花日の階級に含まれる個体数を示す

** : BB と Bb の間で平均開花日が1%水準で有意に異なる

した。

1991年の早期播種区で観察された「E 1」の B 座のホモ家系における開花早晚性の変異を1年生親系統の変異とともに表3-7に示す。1年生親系統は、調査した21個体中19個体でⅢ型を示し、Ⅱ型とⅣ型が各1個体観察された。一方、F₃では、家系により異なるが、開花早晚型は全体を通じⅠ型からⅣ型まで観察された。調査した22家系中、Ⅰ型で固定した家系と、1年生親系統で最も出現頻度の高いⅢ型で固定した家系が各1家系認められたが、他の家系では開花早晚性が分離した。これら分離家系におけるⅠ型の頻度は25%~79%まで観察され、Ⅱ型を含めた1年生親系統より早生の個体が多くの家系で多数分離した。仮に、「E 1」で分離したⅠ型が単一の優性遺伝子に支配されると仮定すると、F₃では、Ⅰ型で固定する家系、開花早晚性の分離する家系、1年生親系統型(Ⅲ型)で固定する家系が1:2:1の期待比で分離する。しかし、各階級に属する家系数の比は1:20:1であり、上述の期待比には適合しなかった($\chi^2=14.7$, $df=2$, $p<0.01$)。また、分離家系におけるⅠ型の頻度は家系間で連続的であったことから、Ⅰ型の分離には少なくとも2つ以上の遺伝子座が関与すると推察される。

晩生開花型が分離した「L 1」の B 座のホモ家系における開花早晚性の変異を表3-8に示す。調査した25家系のうち、1年生親系統型(Ⅲ型)で固定した家系や最も晩生のⅤ型で固定した家系は認められず、全ての家系でⅣ型が高頻度で観察された。特に、1年生親系統に相当するⅢ型が分離した家系は全体の9家系にすぎず、また、その頻度も多くの家系で5%ないし6%と低かった。したがって、「L 1」で観察された晩生個体についても、「E 1」で観察された早生個体の場合同様に、少なくとも2つ以上の遺伝子座が関与していると考えられる。

表3-7. 「E1」の B 座のホモ型F₃家系における開花早晚性
の変異

系統 および家系	開花早晚型			
	I	II	III	IV
TA33-0		1 (5)	19 (90)	1 (5)
I 1	5 (26)	10 (53)	4 (21)	
I 5	5 (25)	11 (55)	4 (20)	
I 7	8 (40)	3 (15)	7 (35)	2 (10)
I 9	8 (40)	7 (35)	3 (15)	2 (10)
I 11	14 (70)	3 (15)	2 (10)	1 (5)
I 13	7 (100)			
I 15	15 (79)	4 (21)		
I 16	12 (63)	3 (16)	4 (21)	
I 18	12 (67)	6 (33)		
I 19	9 (45)	6 (30)	5 (25)	
I 20	9 (45)	9 (45)	2 (10)	
I 22	10 (50)	6 (33)	3 (17)	1 (5)
I 28	12 (67)	5 (28)		1 (5)
I 31	7 (35)	5 (25)	7 (35)	1 (5)
I 34	8 (40)	6 (33)	3 (10)	1 (6)
I 35	8 (40)	10 (50)	2 (10)	
I 36	7 (47)	4 (22)	7 (17)	
II 5		2 (11)	13 (68)	4 (21)
II 9			12 (100)	
II 10	6 (30)	2 (10)	9 (45)	3 (15)
III 1	15 (79)	3 (16)	1 (5)	
IV 1	5 (26)	1 (5)	12 (63)	1 (5)

注1; 表中の数字は各開花早晚型に属する個体数を示す

注2; 括弧内の数字は各開花早晚型の割合(%)を示す

表3-8. 「L1」の B 座のホモ型F₃家系における開花早晩性の変異

系統	開花早晩型			
	II	III	IV	V
TA33-0	1 (5)	19 (90)	1 (5)	
II 4		1 (5)	17 (85)	2 (10)
III 3			19 (95)	1 (5)
III 4			19 (100)	
III 5			19 (95)	1 (5)
III 9			20 (100)	
III10		1 (5)	17 (95)	
III12			20 (100)	
III13		1 (5)	18 (95)	
III14			20 (100)	
IV 1			17 (85)	3 (15)
IV 3		1 (5)	19 (95)	
IV 5			13 (68)	6 (32)
IV 6			17 (85)	3 (15)
IV 7			19 (100)	
IV11			18 (90)	2 (10)
IV12			21 (100)	
IV13			19 (95)	1 (5)
IV16		6 (35)	11 (65)	
IV17			17 (89)	2 (11)
V 1			20 (100)	
V 2		1 (5)	19 (95)	
V 4		1 (6)	15 (94)	
V15		4 (23)	13 (77)	
V21		3 (17)	15 (83)	

注1; 表中の数字は各開花早晩型に属する個体数を示す

注2; 括弧内の数字は各開花早晩型の割合(%)を示す

第3節 抽苔抑制の遺伝機構

第1項 材料および方法

前節で調査した「TK118」×「TA33-0」の4組合せの F_2 家系のうち、晩期播種区で抽苔個体頻度が期待比に適合せず、未抽苔個体が過剰に分離した「L1」について、その原因を、 F_3 および F_4 家系を、また、「E1」の F_3 家系を比較として用いて解析する。

1991年、「E1」および「L1」由来の F_3 家系における抽苔性を、家系あたり約20個体について早期播種区と晩期播種区で調査した。また、「L1」のB座のヘテロ接合型家系（以下、ヘテロ家系と略す）から抽苔が抑制された4家系を選び、11～18家系（平均16）の F_4 を育成した。1994年、 F_4 の種子を6月10日にペーパーポットに播種し、温室内で育苗した後、7月8日に実験圃場に定植して抽苔性を調査した。また、 F_4 家系の一部を、同一期日に実験圃場に設定した20時間日長区に定植して抽苔性を調査した。日長処理は、500Wの白熱灯を2時～6時および18時～22時までの計8時間照射して行い、自然日長を補光して日長を20時間に延長した。白熱灯の照射による地上10cmでの平均光量子量は $4.25 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ であった。

第2項 アイソザイム遺伝子の分析

分離個体のB座の遺伝子型を、B座と2.5%の組換え価で連鎖する Idh_1 座の遺伝子型に基づいて推定した。 Idh_1 座の遺伝子型は、デンプンゲル電気泳動法により調査した（付表A）。

第3項 結果および考察

1) 抽苔抑制の様式

F_2 の抽苔個体より育成された F_3 家系は、B座のホモ接合型家系（ F_2 にお

ける B B、以下、ホモ家系と略す)と、抽苔個体と未抽苔個体が3 : 1の比で分離する B 座のヘテロ家系 (F_2 における B b) に分類される。 F_2 における抽苔性の分離様式は、晩期播種区で未抽苔個体が過剰に分離した「L 1」においても早期播種区では正常であったことから、早期播種区の結果に基づいて、 F_3 家系を B 座のホモ家系とヘテロ家系に分類した。その結果、「E 1」では、供試46家系のうち19が、また、「L 1」では供試65家系のうち25が B 座のホモ家系とした。

両播種区における F_3 家系の抽苔性を、各家系を B 座のホモ家系とヘテロ家系に分けて表3-9に示す。ヘテロ家系における抽苔個体頻度は、早期播種区では「E 1」および「L 1」とともに60%~84.2%の範囲に分布し、平均で77.9%および73.7%と、いずれも期待比に適合した。一方、晩期播種区では、「E 1」で早期播種区の結果と一致し、ホモ家系では調査した全ての個体が抽苔したが、ヘテロ家系では65%~83% (平均74.8%) の個体が抽苔した。しかし、晩期播種区の「L 1」では、早期播種区での観察結果とは異なり、抽苔が抑制される家系が認められた。すなわち、B 座のホモ家系では、調査した全ての個体が抽苔すると期待されたが、調査した25家系中3家系で未抽苔個体が観察され、また、ヘテロ家系では、全体の3/4が抽苔する (B B または B b) と期待されたが、抽苔個体頻度は10%~80%と幅広く変異し、期待頻度に比べて抽苔個体頻度の低下する家系が多数観察された。早期播種区の結果に基づき、B 座のヘテロ家系を、抽苔個体頻度が60%以上の家系を正常型、60%未満の家系を抽苔抑制型に分類すると、調査した40家系の63%にあたる25家系が抽苔抑制型であった。

抽苔が抑制された B 座のヘテロの25家系のうち、B 座と連鎖する Idh₁ 座が分離した24家系について、Idh₁ 座の遺伝子型に基づいて各個体の B 座の遺伝子型を推定し、B 座の遺伝子型と抽苔性の関連を解析した。B 座の各推定遺伝子型における抽苔個体頻度を家系毎に表3-10に示す。いずれの家系においても劣性ホモ接合型 (b b) と推定された個体のほとんど全てが未抽苔であったのに対し、B B 型または B b 型と推定された個体にも未抽苔が観察された。すなわち、B B 型で未抽苔個体が認められた家系は、調査した24家系のうち4家系に過ぎなかったが、B b 型では全ての家系で未抽苔

表3-9. 「E1」と「L1」に由来するF₃家系の B 座のホモ家系とヘテロ家系
における抽苔個体頻度

系統および家系	調査	抽苔個体頻度（％）									
	家系数	100	90	80	70	60	50	40	30	20	10
早期播種区											
E 1											
ホモ家系	19	19									
ヘテロ家系	27			16	9	2					
L 1											
ホモ家系	25	25									
ヘテロ家系	40			9	21	10					
晩期播種区											
E 1											
ホモ家系	19	19									
ヘテロ家系	27			8	11	8					
L 1											
ホモ家系	25	22	2			1					
ヘテロ家系	40			6	4	5	6	4	9	5	1

注1；表中の数字は，抽苔個体頻度の各階級に含まれる家系数を示す

注2；F₃家系は，早期播種区の結果に基づいて B 座のホモ家系とヘテロ家系に分類した

表3-10. 未抽苔個体が過剰に分離した「L1」由来の B 座について
ヘテロ家系における推定遺伝子型と抽苔性の関連

家系	<u>B B</u> 型			<u>B b</u> 型			<u>b b</u> 型		
	抽苔	未抽苔	%	抽苔	未抽苔	%	抽苔	未抽苔	%
II 1	5	0	100	5	3	63	1	9	10
II 5	6	0	100	6	4	60	1	3	25
II 7	2	0	100	5	3	63	0	4	0
III 1	6	0	100	8	5	62	0	3	0
III 7	4	0	100	4	6	40	0	7	0
III 11	4	0	100	4	8	33	0	5	0
III 15	1	0	100	5	10	33	0	3	0
IV 9	4	0	100	6	5	55	0	6	0
IV 14	3	0	100	5	4	56	0	10	0
IV 18	4	0	100	8	6	57	0	3	0
V 3	2	2	50	0	10	0	0	5	0
V 5	5	0	100	4	7	36	0	4	0
V 6	4	0	100	3	7	30	0	6	0
V 7	5	0	100	0	13	0	0	3	0
V 9	3	1	75	3	12	20	0	2	0
V 10	5	1	83	0	12	0	0	2	0
V 13	4	0	100	2	9	18	0	5	0
V 14	5	0	100	7	2	78	0	7	0
V 16	1	0	100	5	6	46	0	6	0
V 17	5	0	100	0	13	0	0	2	0
V 18	0	0	-	0	9	0	0	3	0
V 22	2	0	100	10	2	83	0	5	0
V 23	4	0	100	8	4	67	0	5	0
V 24	3	1	75	2	4	33	0	2	0

注1; F_3 個体の B 座の遺伝子型は, Idh_I 座の遺伝子型に基づいて推定した

注2; 表中の数字は個体数を, また, %は抽苔個体割合を示す

個体が認められた。これらの結果は、表3-9に示した各家系の抽苔性の分離様式に基づく結果と一致した。

「L1」を晩期播種区で栽培したときに観察された抽苔の抑制を説明する遺伝機構として、以下に示す4つの仮説を設定し、それらの妥当性について検討を加える。

劣性遺伝子仮説； 劣性遺伝子 (su) により抽苔が抑制される。

重複劣性遺伝子仮説； 2つの劣性遺伝子 (su_1 および su_2) により抽苔が抑制される。

劣性抑圧遺伝子仮説； 優性遺伝子 (Su_1) と劣性遺伝子 (su_2) により抽苔が抑制される。この仮説のうち、以下のような2つの場合を設定した。

a) Su_1 が B と相反相で連鎖する場合。

b) su_2 が B と相反相で連鎖する場合。

これらの仮説を設定するにあたり、抽苔抑制は同じ環境条件下で栽培した「TK118」と「TA33-0」の交雑 F_1 では抑制されなかったことから、抑制に関与する遺伝子の中には少なくとも1つの劣性遺伝子が含まれること、また、抽苔抑制が B 座のヘテロ型に集中したことから、抽苔抑制遺伝子を2つ仮定したときに、少なくとも1つは、 B と相反相で連鎖することを仮定した。

B 座と抽苔抑制遺伝子の組換え価を r としたときの F_2 における抽苔個体と未抽苔個体の期待頻度を表3-11に、また、抽苔個体頻度が期待比に適合する正常家系と抽苔抑制遺伝子の分離により抽苔が抑制される抑制家系の期待頻度を、 F_3 家系を B 座のホモ家系とヘテロ家系に分けて表3-12に示す。また、これらの期待頻度と観察結果の適合性を検討する目的で、 B 座と抽苔抑制遺伝子の組換え価 (r) を0 (完全連鎖) から0.5 (独立遺伝) まで変化させたときの各々の期待頻度の推移を求め、実際の観察結果と比較した (図3-2および図3-3)。なお、これらの期待頻度を求める計算手順を付表D1～付表D4に示した。

設定した4つの仮説のうち、劣性遺伝子仮説と重複劣性遺伝子仮説では、 B

表3-11. B 座と抽苔抑制遺伝子座の分離により期待される F_2 における
抽苔個体と未抽苔個体の頻度

遺伝子仮説	期待分離頻度	
	抽苔個体	未抽苔個体
劣性遺伝子 (<u>su</u>)	$(3-2r+r^2)/4$	$(1+2r-r^2)/4$
重複劣性遺伝子 (<u>su</u> ₁ , <u>su</u> ₂)	$(12-2r+r^2)/16$	$(4+2r-r^2)/16$
劣性抑圧遺伝子 (<u>Su</u> ₁ , <u>su</u> ₂)		
a) <u>Su</u> ₁ が <u>B</u> と相反相で連鎖	$(10-r^2)/16$	$(6+r^2)/16$
b) <u>su</u> ₂ が <u>B</u> と相反相で連鎖	$(12-6r+3r^2)/16$	$(4+6r-3r^2)/16$

注1; r は抽苔抑制遺伝子座と B 座との組換え価を示す

表3-12. B 座と抽苔抑制遺伝子の分離により期待される F_3 の B 座のホモ家系とヘテロ家系における正常家系と抑制家系の頻度

遺伝子仮説	家系	家系数の期待頻度	
		正常家系	抑制家系
劣性遺伝子 (<u>su</u>)	ホモ家系	$1-2r+r^2$	$2r-r^2$
	ヘテロ家系	$(2r-2r^2)/2$	$(2-2r+2r^2)/2$
重複劣性遺伝子 (<u>su</u> ₁ , <u>su</u> ₂)	ホモ家系	$(4-6r+3r^2)/4$	$(6r-3r^2)/4$
	ヘテロ家系	$(2+6r-6r^2)/8$	$(6-6r+6r^2)/8$
劣性抑圧遺伝子 (<u>Su</u> ₁ , <u>su</u> ₂)			
a) <u>Su</u> ₁ が <u>B</u> と相反相で連鎖	ホモ家系	$(4-6r+3r^2)/4$	$(6r-3r^2)/4$
	ヘテロ家系	$(2+6r-6r^2)/8$	$(6-6r+6r^2)/8$
b) <u>su</u> ₂ が <u>B</u> と相反相で連鎖	ホモ家系	$(4-6r+3r^2)/4$	$(6r-3r^2)/4$
	ヘテロ家系	$(2+6r-6r^2)/8$	$(6-6r+6r^2)/8$

注1; r は抽苔抑制遺伝子座と B 座の組換え価を示す

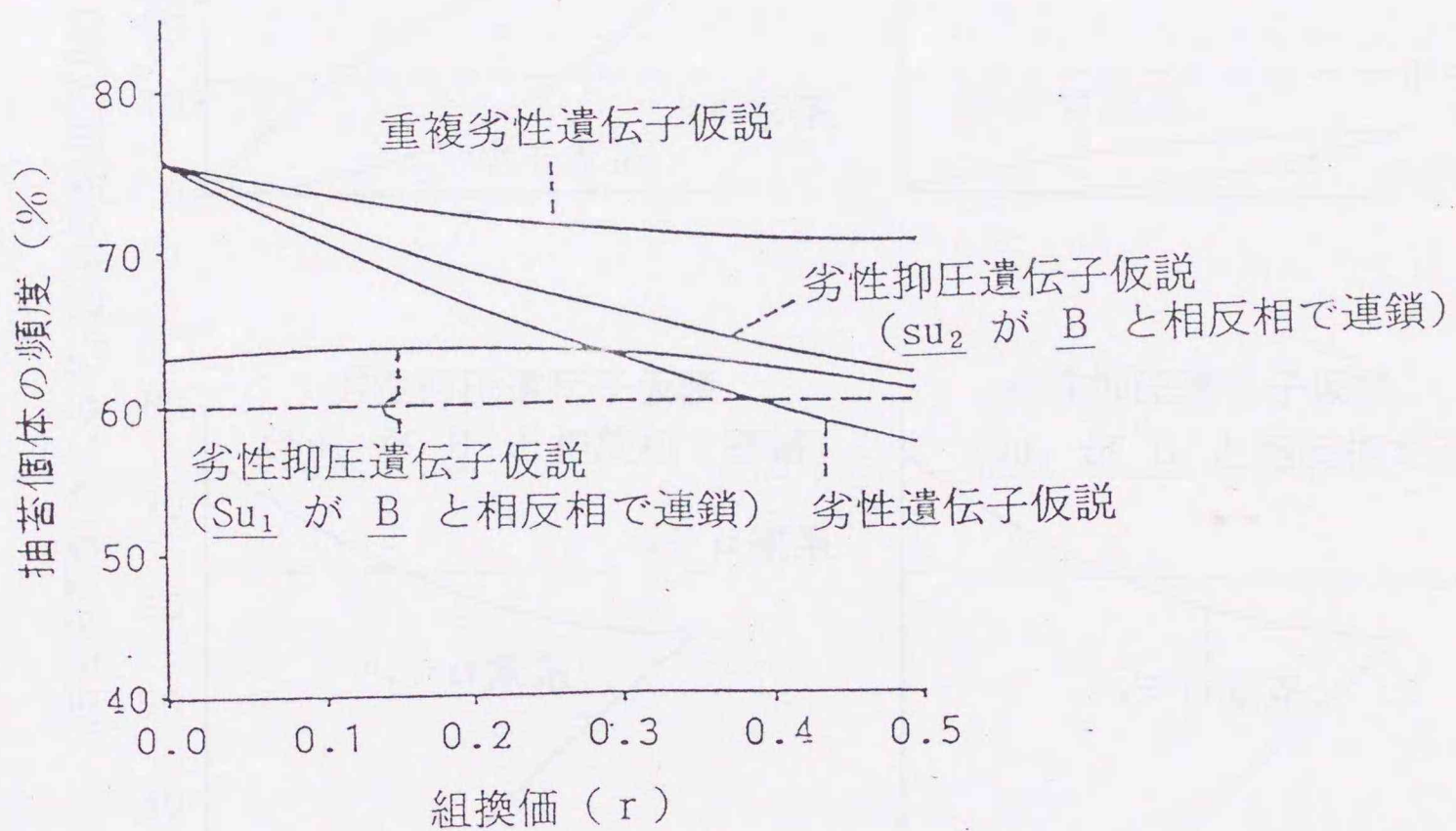


図3-2. B 座と抑制遺伝子座の組換え価を変えたときの F_2 における抽苔個体の期待頻度の推移

—— 期待値
 ----- 観察値

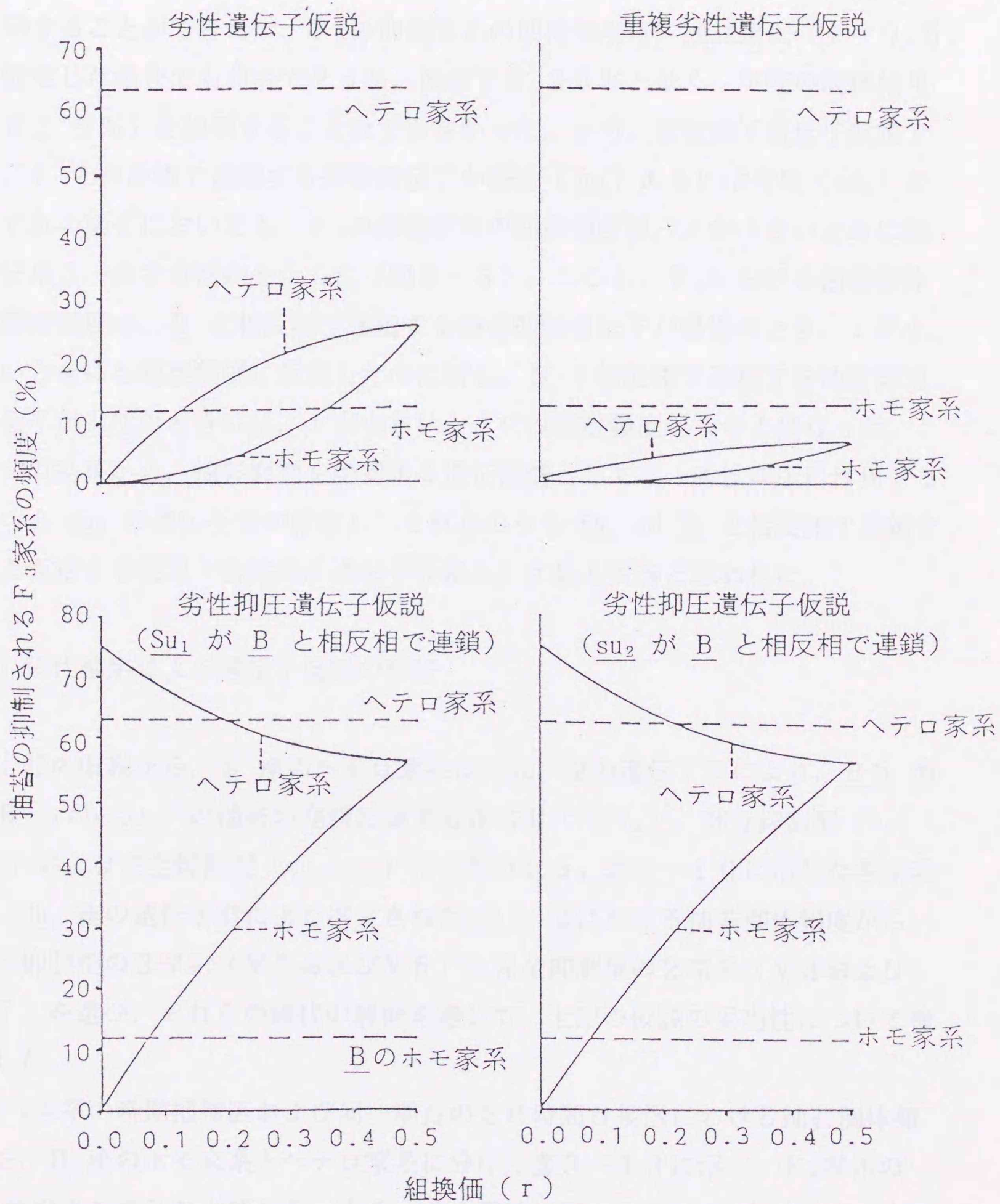


図 3-3. B 座と抑制遺伝子座の組換え価を変えたときの F₃ の B 座のホモ家系およびヘテロ家系における抽苔抑制家系の期待頻度の推移

—— 期待値
 ----- 観察値

座と抽苔抑制遺伝子の間の r が高いとき、 F_2 における抽苔個体の観察頻度を説明することができたが、 F_3 の抑制家系の期待頻度は、独立遺伝 ($r = 0.5$) を仮定した場合でも前者で25%、後者で6.25%と低く、実際の観察結果 (62.5%) を説明することはできなかった。一方、劣性抑圧遺伝子仮説では、 $\underline{B}$ と相反相で連鎖する抑制遺伝子が優性 ($\underline{Su}_1$) あるいは劣性 ($\underline{su}_2$) のいずれの場合においても、 F_3 の抑制家系の期待頻度は、 r が小さいときに観察結果と一致する傾向を示した (図3-3)。しかし、 F_2 における抽苔個体の期待頻度は、 $\underline{B}$ と相反相で連鎖する抽苔抑制遺伝子が優性のとき、 r が小さいときにも観察頻度に近似したのに対し、 $\underline{B}$ と相反相で連鎖する抽苔抑制遺伝子が劣性のときには、 r が小さいときには観察頻度と大きく異なった。これらの結果から、抽苔抑制を説明する遺伝機構としては、劣性抑圧に作用する $\underline{Su}_1$ と $\underline{su}_2$ の遺伝子座が存在し、それらのうち $\underline{Su}_1$ が $\underline{B}$ と相反相で連鎖すると仮定する仮説 (劣性抑圧遺伝子仮説 a) が最も妥当と思われた。

2) 後代検定による遺伝子仮説の検証

上記の仮説から、 $\underline{B}$ 座のヘテロ家系は、 $\underline{su}_2$ 座の遺伝子型により、 $\underline{B}b$ 型 ($\underline{B} \cdot +_1 / \underline{b} \cdot \underline{Su}_1$) の抽苔の発現に関する正常型 ($+_2 / +_2$)、部分抑制型 ($+_2 / \underline{su}_2$) および完全抑制型 ($\underline{su}_2 / \underline{su}_2$) に分類される。表3-10に示した各家系の $\underline{Idh}_1$ 座の遺伝子型により推定された $\underline{B}b$ 型における抽苔個体頻度から、部分抑制型の2家系 (V5およびV6) と完全抑制型の2家系 (V3およびV7) を選び、それらの後代の解析を通じて、上記の仮説の妥当性について検証した。

F_4 家系の晩期播種区および同一期日の20時間日長区における抽苔個体頻度を、 $\underline{B}$ 座のホモ家系とヘテロ家系に分けて表3-13に示す。 F_4 家系の $\underline{B}$ 座のホモ家系およびヘテロ家系への分類は、親である F_3 個体の $\underline{Idh}_1$ 座の遺伝子型に基づいて行った。 $\underline{B}$ 座のホモ家系では、V3およびV5に由来する各1家系で未抽苔個体が観察された。一方、 $\underline{B}$ 座のヘテロ家系では、いずれの後代においても抽苔個体頻度は広く変異し、期待頻度に比べて未抽苔個体が過剰に分離する家系が多数観察された。しかし、全体で38の $\underline{B}$ 座のヘテ

表3-13. 抽苔抑制型の B 座のヘテロ F_3 家系の後代における抽苔個体
頻度

系統および家系		調査	抽苔個体頻度 (%)									
		家系数	100	90	80	70	60	50	40	30	20	10
晩期播種区												
V3	ホモ家系	5	4	1								
	ヘテロ家系	13					2	5	1	3		2
V5	ホモ家系	7	6	1								
	ヘテロ家系	10			1			1	2	3	1	2
V6	ホモ家系	4	4									
	ヘテロ家系	7					2		2	2		1
V7	ホモ家系	4	4									
	ヘテロ家系	8						1	1	1	3	2
20時間日長区												
V3	ヘテロ家系	9			5	3	1					
V5	ヘテロ家系	2			2							
V6	ヘテロ家系	1				1						
V7	ヘテロ家系	5				5						

注1: 表中の数字は抽苔個体頻度の各階級に含まれる家系数を示す

注2: F_4 家系は、親の F_3 個体の Idh₁ 座の遺伝子型に基づいて B 座の
ホモ家系とヘテロ家系に分類した

ロ家系のうち17家系を20時間日長区で栽培したところ、抽苔個体頻度は66%~90% (平均77.7%) と、いずれも期待頻度に適合した。

晩期播種区における B 座のヘテロ家系を、20時間日長区の結果に基づき、抽苔個体頻度が60%以上の家系を正常型、60%未満の家系を抑制型と分類して、su₂ 座の分離による期待頻度と比較した。ここで、 F_3 家系の su₂ 座の遺伝子型を、部分抑制型については su₂/+₂、完全抑制型については su₂/su₂ と仮定すると、それらの後代の B 座のヘテロ家系における正常型 (+₂/+₂) と抑制型 (su₂/+₂ または su₂/su₂) の期待比は、前者で1:3、後者で0:1となる。実際の正常型と抑制型の観察比は、V3で2:11、V5で1:9、V6で2:5、V7で0:8と、部分抑制型由来の2家系 (V5とV6) で上述の期待比にはほぼ一致した (V5では、サンプル数=10, $\chi^2=1.2$, $df=1$, $0.25 < p < 0.50$; V6では、サンプル数=7, $\chi^2=0.1$, $df=1$, $0.75 < p < 0.90$) が、完全抑制型由来の2家系 (V3とV7) では、V3で正常型が分離し、 F_3 での期待比には適合しなかった。

V3およびV5に由来する B 座のヘテロ家系について、 F_3 で試みたように、Idh₁ 座の遺伝子型に基づいて推定した B 座の遺伝子型と抽苔性の関連を比較した。その結果、 F_3 の場合と同様に、B B 型では多くの個体が抽苔したのに対し、B b 型で未抽苔個体が多数観察された (表3-14)。B b 型における抽苔個体頻度に基づき、抽苔個体頻度が90%以上を正常型 (+₂/+₂)、89%~10%の家系を部分抑制型 (su₂/+₂)、10%未満の家系を完全抑制型 (su₂/su₂) とすると、観察比はV3で1:10:2、V5で1:6:3となり、前者は、完全抑制型 F_3 家系からの期待比 (0:0:1) と異なったが、後者は、部分抑制型 F_3 家系からの期待比 (1:2:1) に適合した (サンプル数=10, $\chi^2=1.2$, $df=2$, $0.50 < p < 0.75$)。また、20時間日長区で栽培したV3由来の4家系について、同様に Idh₁ 座を用いて解析したところ、B b 型と推定された個体のほとんど全てが抽苔し、期待比に適合した (表3-15)。したがって、晩期播種区で観察された抽苔抑制には、高温ではなく、むしろ日長が短くなることが関与したと考えられる。

3) 抽苔抑制の遺伝機構

表3-14. 未抽苔個体が過剰分離した2組のF₃家系(V3およびV5)に
由来する B 座についてヘテロ家系の後代における推定遺伝子型
と抽苔性の関連

家系	B B 型			B b 型			b b 型		
	抽苔	未抽苔	%	抽苔	未抽苔	%	抽苔	未抽苔	%
V3-1	3	1	75	1	11	8	0	6	0
V3-2	10	0	100	8	7	53	1	10	9
V3-3	3	0	100	2	11	15	0	2	0
V3-4	3	0	100	0	11	0	0	4	0
V3-5	7	0	100	5	12	29	0	11	0
V3-6	10	0	100	11	7	61	0	11	0
V3-7	11	0	100	9	4	69	0	9	0
V3-8	12	0	100	15	1	94	0	11	0
V3-9	9	0	100	4	9	31	2	10	17
V3-10	9	0	100	5	6	46	0	7	0
V3-11	7	0	100	7	3	70	0	7	0
V3-12	10	0	100	8	7	53	0	9	0
V3-13	11	0	100	10	6	63	0	7	0
V5-1	6	0	100	0	12	0	0	7	0
V5-2	6	2	75	1	20	5	0	9	0
V5-3	7	0	100	4	14	22	0	9	0
V5-4	12	0	100	5	15	25	0	8	0
V5-5	5	3	63	0	22	0	0	8	0
V5-6	4	2	67	4	10	20	0	5	0
V5-7	11	0	100	3	18	14	0	8	0
V5-8	7	2	78	3	15	17	0	11	0
V5-9	5	0	100	10	8	56	0	8	0
V5-10	7	0	100	15	0	100	0	4	0

注1; F₄個体の B 座の遺伝子型は Idh₁ 座の遺伝子型に基づいて推定した

注2; 表中の数字は個体数を, また, %は抽苔個体割合を示す

表3-15. 未抽苔個体が過剰分離したV3家系由来の B 座についてヘテロ家系の後代における20時間日長区での推定遺伝子型と抽苔性の関連

家系	<u>B B</u> 型			<u>B b</u> 型			<u>b b</u> 型		
	抽苔	未抽苔	%	抽苔	未抽苔	%	抽苔	未抽苔	%
V3-1	10	0	100	10	1	91	0	9	0
V3-2	9	0	100	21	0	100	0	5	0
V3-9	9	0	100	17	0	100	0	9	0
V3-12	7	0	100	10	0	100	0	3	0

注1; F₄個体の B 座の遺伝子型は Idh₁ 座の遺伝子型に基づいて推定した

注2; 表中の数字は個体数を, また, %は抽苔個体割合を示す

これらの結果に基づき、晩期播種区の「L1」で観察された未抽苔個体の過剰分離を説明する遺伝機構について考察する。

F₂およびF₃の解析から、観察された抽苔抑制は、優性遺伝子 (Su₁) と劣性遺伝子 (su₂) が関与し、それらのうち、Su₁ が B と相反相で連鎖すると仮定する仮説により説明することができた。また、F₄の解析から、これらの抽苔抑制は長日要求性に関連することが指摘される。一方、それらの対立遺伝子は、比較的短い日長下でも抽苔を誘導する長日要求性の抽苔性を支配する遺伝子 (su₁ および Su₂) とみなされる。これら2つの遺伝子座と非低温要求性の抽苔を支配する1年生遺伝子 (B) に基づいて、本実験結果を以下のように説明しなおすことができる。

B 座が存在すれば、低温を必要とせずに抽苔を誘導する能力を有し、人工的に日長を延長した長日条件下では、長日要求性の抽苔遺伝子の遺伝子型にかかわらず全ての個体が抽苔する。しかし、晩期播種区のように日長が短くなる環境条件下では、抽苔を誘導するには B 座に加え長日要求性の抽苔遺伝子の働きが必要となる。ここで、想定した2つの長日要求性の抽苔遺伝子のうち、劣性遺伝子 (su₁) は優性遺伝子 (Su₂) に対し上位に作用し、B B 型 (Idh₁ 座の「TA33型」) では su₁/su₁ となり、Su₂ 座の遺伝子型に関わりなく抽苔するが、B b 型 (Idh₁ 座のヘテロ型) では su₁ の作用がその優性対立遺伝子 (Su₁) により阻害されるため、Su₂ の存在下 (Su₂/Su₂, Su₂/su₂) で始めて抽苔する。

上記の遺伝子仮説の妥当性をF₄の解析から検討を加えたところ、B を有する個体の抽苔は、B 座と連鎖する su₁ 座の変異に大きく依存することが確認された。しかし、この遺伝子座の長日要求性の抽苔遺伝子の作用を補足する他の長日要求性の抽苔遺伝子が Su₂ 座の一つであるのか、または複数個存在するのかについては明確な結論を得ることはできなかった。

従来、B 座の遺伝子発現は、栽培環境や遺伝背景の影響を強く受けることが報告されてきた (Abegg 1936; Owen 1954; Owen & McFarlane 1958; 今西・武田 1971; 島本ら 1990; Boudry et al. 1994)。前述のように、2年生系統と1年生系統の交雑後代では、多くの場合、B 座の遺伝子型間に開花早晚性

の差が認められる。これは、b と共に2年生系統より導入された補足遺伝子または変更遺伝子等の働きに原因すると考えられる (Owen & McFarlane 1958; 今西と武田 1970)。Boudry *et al.* (1994) も同様に、B に対し上位に作用する遺伝子座の存在を B. vulgaris ssp. maritima の1年生系統に認めた。

本実験で明らかにしたように、テンサイの1年生を支配する B 座は、非低温要求性と長日要求性を支配する抽苔遺伝子が互いに連鎖する遺伝子複合体であった。両遺伝子は、抽苔の異なる過程で作用し、他の長日要求性の抽苔遺伝子との相互作用を通じて、最終的に抽苔を決定する。また、遺伝子複合体内の長日要求性の抽苔遺伝子の作用により、本研究を含め多くの研究者により報告されてきたような B 座の遺伝子型による開花早晚性の差をもたらすものと思われる。

B 遺伝子は、元来、Munerati (1929, 1931) により商業品種内で見いだされた生育1年目で抽苔を導く遺伝子として定義された。しかし、本研究の結果から指摘されるように、抽苔には低温要求性と共に長日要求性を支配する抽苔遺伝子が関与しており、B 座は両者の抽苔遺伝子から成る遺伝子複合体であった。

第4章 2年生系統の抽苔性および抽苔変異体の遺伝様式の解析

第1節 緒言

2年生系統の栄養生長期に観察される抽苔性を支配する遺伝子座としては、これまでに、B と同一遺伝子座の主働遺伝子として弱低温要求性の抽苔遺伝子座 (B') (Owen *et al.* 1940) や単胚性遺伝子座 (m) と連鎖する晩期抽苔遺伝子座 (lb) (Savitsky 1952) などが報告されてきた。また、統計遺伝学的解析から、抽苔性には相加効果または優性効果を有する遺伝効果が関与することも指摘されている (Bolelova *et al.* 1984; Le Cochec & Soreau 1989; Jolliffe 1990; Sadeghian *et al.* 1993; Sadeghian & Johansson 1993)。第2章で抄録したように、テンサイの抽苔には、主として低温と低温感応後の日長や温度が関与するが、解析された遺伝子または遺伝的要因がこれらの環境要因のいずれと関連するかは明らかにされてはいない。前章では、B を利用した解析から、低温要求性とは独立に作用する開花の早生性や晩生性を支配する遺伝子、ならびに、抽苔の発現に影響を与える長日要求性の抽苔遺伝子の存在を明らかにした。特に、テンサイの抽苔性を支配する B 座は、非低温要求性と長日要求性を支配する抽苔遺伝子が互いに連鎖する遺伝子複合体として把握された。

本章では、第1に、抽苔性の異なる2年生系統間の交雑後代の解析より、2年生系統間にみられる抽苔性の差の遺伝機構について、第2に、2年生品種および自殖系統に見いだされた抽苔変異体の遺伝機構について検討する。これらの解析結果に基づき、抽苔性を低温要求性と低温感応後の長日要求性に区分し、それらの遺伝機構について考察する。

第2節 易抽苔系統および難抽苔系統間の交雑

第1項 材料および方法

1) 供試材料の育成方法

供試親として、易抽苔系統の「TK80-2mm-BS2」, 「TK76-49/2mm-CMS」, 「TK76-49/2mm-0」および「NK185mm-0」と難抽苔系統の「NK169mm-BR1」, 「NK198-Rf」, 「NK226-BRmm-0」および「NK195mm-0」を用いた。いずれも北海道農業試験場で育成された系統またはその派生系統である。「NK185mm-0」, 「NK198-Rf」, 「NK226-BRmm-0」および「NK195mm-0」は自殖因子 (S') を有し自家和合性であるが、その他の系統は自家不和合性である。これらの易抽苔および難抽苔系統の間で4組合せの交雑, 「TK80-2mm-BS2」×「NK169mm-BR1」, 「TK76-49/2mm-CMS」×「NK198-Rf」, 「TK76-49/2mm-0」×「NK226-BRmm-0」および「NK195mm-0」×「NK185mm-0」を行った。各交雑後代の育成方法を以下に示す。

「TK80-2mm-BS2」×「NK169mm-BR1」

各系統より任意に選んだ2個体の交雑より得られた2組合せの F_1 種子 (IとII) を実験に用いた。1992年, F_1 および親系統の幼苗を、後述の方法に準じて春化处理し、実験圃場に設定した20時間日長区で栽培した。抽苔した F_1 個体から任意に選んだ2個体間で交雑を行い、4組の F_2 家系 (以下、抽苔家系と呼ぶ) を育成した。また、抽苔しなかった F_1 個体については、再度春化处理して抽苔させた後、任意の2個体で交雑を行い、2組の F_2 家系 (以下、未抽苔家系と呼ぶ) を育成した。

「TK76-49/2mm-CMS」×「NK198-Rf」

北海道農業試験場で交配された両系統の F_1 種子を実験に用いた。1993年, 親系統および F_1 の幼苗を春化处理した後、実験圃場に設定した20時間日長区で栽培した。抽苔した F_1 個体を自殖させて4組の抽苔家系を、また、抽苔しなかった F_1 個体については、再度春化处理して抽苔させた後、自殖させて1組の未抽苔家系を育成した。

「TK76-49/2mm-0」×「NK226-BRmm-0」

両系統より任意に選んだ2個体で交雑を行い、得られたF₁を自殖させて得た2組のF₂家系を実験に用いた。また、「NK226-BRmm-0」については、交雑に供試した個体の自殖種子を親系統の種子として用いた。

「NK195mm-0」×「NK185mm-0」

両系統より任意に選んだ2個体で交雑を行い、得られたF₁を自殖させて得た2組のF₂家系を実験に用いた。また、両系統ともに、交雑に供試した個体の自殖種子を親系統の種子として用いた。

2) 春化处理および栽培条件

春化处理は、温室内で育苗された4週齢の出芽個体について、5℃16時間日長下で8週間行った。処理終了後、処理個体を数日間野外で順化させた後、実験圃場に設定した20時間日長区に定植して抽苔性を調査した。各年次の播種日および定植日を表4-1に示す。なお、1994年の「TK76-49/2mm-CMS」×「NK198-Rf」については、播種期の異なる2つの環境条件下で抽苔性を調査した。

3) アイソザイム遺伝子の分析

各家系の個体のアイソザイム遺伝子座の遺伝子型をデンプンゲル電気泳動法により調査した(付表A)。調査した遺伝子座は、Ak₁、Gdh₂、Idh₁、Lap、Mdh₁、Pgi₂ および Pgm₁ である。

第2項 結果および考察

1) F_2 における抽苔性の分離様式

各交雑における8週間の低温処理とその後の20時間日長により誘導された抽苔個体の分離様式を、親系統ならびに F_1 の結果と共に表4-2～表4-5に示す。以下、交雑組合せ毎に抽苔性の分離様式を記す。なお、1994年、供試系統を低温処理せずに20時間日長区で栽培したところ、いずれの系統においても抽苔個体は観察されなかった。

「TK80-2mm-BS2」×「NK169mm-BR1」

易抽苔系統「TK80-2mm-BS2」では、調査した3年間共に調査個体の90%以上が抽苔したが、難抽苔系統「NK169mm-BR1」では、1994年に少数の抽苔個体が観察されたのを除き、1992年と1993年では、抽苔個体は観察されなかった（表4-2）。 F_1 の抽苔個体頻度は、2組の交雑組合せが類似しており、平均で70%と、易抽苔系統の値に比べて低かったが、両親の平均値（45.5%）に比べて高かった。

F_2 における抽苔個体頻度は、17.7%～62.3%と、家系により異なったが、概して親系統の間に位置した。特に、交雑組合せⅠの抽苔家系Aについては、1993年と1994年に抽苔性を調査したが、年次間に大差は認められず、分離様式が年次間で一定していた。また、抽苔性の分離様式は調査した2組の交雑組合せ間でやや異なり、交雑組合せⅠ由来の抽苔家系では、交雑組合せⅡ由来の抽苔家系に比べて抽苔個体頻度が高かった。一方、未抽苔 F_1 個体に由来する未抽苔家系では、両交雑組合せともに、同じ交雑組合せに由来する抽苔家系に比べて抽苔個体頻度が約25%低下した。

「TK76-49/2mm-CMS」×「NK198-Rf」

易抽苔系統「TK76-49/2mm-CMS」では1993年および1994年の早期播種区で調査個体の90%以上が抽苔したが、難抽苔系統「NK198-Rf」の抽苔個体割合は両年平均で8.5%と低かった（表4-3）。また、1994年の晩期播種区では、

表4-1. 2年生系統間の交雑後代で抽苔性を調査した各年次の播種日,
春化处理開始日および定植日

調査年次		播種日	春化处理開始日	定植日
1992		2月14日	3月14日	5月29日
1993		2月10日	3月18日	5月18日
1994	早期播種区	2月17日	3月17日	5月18日
	晩期播種区	3月18日	4月15日	6月10日

表4-2. 「TK80-2mm-BS2」および「NK169mm-BR1」と、それらの交雑F₁およびF₂における抽苔個体と未抽苔個体の分離

親系統		調査 年次	個体数			抽苔個体 割合(%)	
および世代	家系		抽苔	未抽苔	合計		
TK80-2mm-BS2		1992	20	2	22	90.9	
		1993	25	0	25	100.0	
		1994	35	0	35	100.0	
NK169mm-BR1		1992	0	11	11	0.0	
		1993	0	26	26	0.0	
		1994	3	33	36	8.3	
F ₁ — I		1992	10	4	14	71.4	
	— II	1992	21	7	28	75.0	
F ₂ — I	抽苔家系 A	1993	99	60	159	62.3	
		1994	74	45	119	62.2	
	未抽苔家系 B	1994	48	83	131	36.6	
	— II	抽苔家系 A	1993	45	56	101	44.6
		抽苔家系 B	1994	34	51	85	40.0
		抽苔家系 C	1994	33	44	77	42.9
		未抽苔家系 D	1994	6	28	34	17.7

注1; 抽苔家系と未抽苔家系は、それぞれ、抽苔したF₁個体に由来するF₂家系と抽苔しなかったF₁個体に由来するF₂家系を示す

表4-3. 「TK76-49/2mm-CMS」および「NK198-Rf」と、それらの交雑F₁およびF₂における抽苔個体と未抽苔個体の分離

親系統 および世代	家系	調査 年次	個体数			抽苔個体 割合(%)
			抽苔	未抽苔	合計	
TK76-49/2mm-CMS		1993	13	1	14	92.9
		1994-E	28	3	31	90.3
		1994-L	16	10	26	61.5
NK198-Rf		1993	2	21	22	8.7
		1994-E	2	22	24	8.3
		1994-L	0	23	23	0.0
F ₁		1993	31	6	37	83.8
F ₂	抽苔家系A	1994-E	68	46	114	59.6
	抽苔家系B	1994-E	105	42	147	71.4
	抽苔家系C	1994-L	76	24	100	76.0
	抽苔家系D	1994-L	14	86	100	14.0
	未抽苔家系E	1994-L	8	76	84	9.5

注1；抽苔家系と未抽苔家系は、それぞれ、抽苔したF₁個体に由来するF₂家系と抽苔しなかったF₁個体に由来するF₂家系を示す

注2；表中のEおよびLは、それぞれ、2月17日に播種した早期播種区と3月17日に播種した晩期播種区を示す

表4-4. 「TK76-49/2mm-0」および「NK226-BRmm-0」と、それらの
交雑F₂における抽苔個体と未抽苔個体の分離

親系統 および世代	家系	個体数			抽苔個体 割合(%)
		抽苔	未抽苔	合計	
TK76-49/2mm-0		33	3	36	92
NK226-BRmm-0		21	14	35	60
F ₂	A	60	12	72	83
	B	49	6	55	89

表4-5. 「NK195mm-0」および「NK185mm-0」と、それらの交雑
F₂における抽苔個体と未抽苔個体の分離

親系統 および世代	家系	個体数			抽苔個体 割合(%)
		抽苔	未抽苔	合計	
NK185mm-0		23	0	23	100
NK195mm-0		19	15	34	56
F ₂	A	83	8	91	91
	B	56	22	78	72

両系統共に、早期播種区と同一の春化处理を施したにもかかわらず、早期播種区に比べて抽苔個体割合が減少した。これは、移植後1ヶ月間の平均気温が晩期播種区で18℃と、早期播種区に比べて4℃ほど高く推移した（付表C）ため、処理個体の一部が高温による離春化を受けた結果と考えられる。F₁の抽苔個体頻度は、同じ調査年次の両親の平均値（50.8%）より高く、易抽苔親に近い値を示した。

F₂の抽苔家系における抽苔個体頻度は、早期播種区では、調査した2家系共に、59.6%および71.4%と親系統の平均値（49%）に比べて高かったが、晩期播種区では、易抽苔親系統の値より高い家系（C）と、親系統の平均値（30.8%）に比べて著しく低い家系（D）が認められた。また、未抽苔家系Eの抽苔個体頻度は、抽苔家系Dの値に比べて更に低かった。

「TK76-49/2mm-0」×「NK226-BRmm-0」

易抽苔系統「TK76-49/2mm-0」は、上述の交雑で用いたその雄性不稔同質遺伝子系統と同様に高い抽苔個体割合を示した。一方、難抽苔系統として用いた「NK226-BRmm-0」においても60%の比較的高い抽苔個体割合が認められた（表4-4）。北海道農業試験場の試験資料（1990年）によると、「NK226-BRmm-0」は、上述の交雑で用いた難抽苔系統「NK169mm-BR1」や「NK198-Rf」と同程度の難抽苔性を有すると記載されているが、本実験で観察された高い抽苔個体割合は、この系統が本実験で設定した20時間の日長条件に反応した結果と思われる。

F₂における抽苔個体頻度は、調査した2家系間ではほぼ等しく、平均で86%と、親系統の平均値（75.9%）に比べて高く、易抽苔親系統に近い値を示した。

「NK195mm-0」×「NK185mm-0」

易抽苔系統「NK185mm-0」では調査した全ての個体が抽苔したが、難抽苔系統として用いた「NK195mm-0」においても、「NK226-BRmm-0」の場合同様に

56%と比較的高い抽苔個体割合が認められた(表4-5)。

F₂における抽苔個体頻度は、調査した2家系間でやや異なり、親系統の平均値(78%)に比べて、抽苔個体頻度の高い家系(A)と低い家系(B)が認められた。

2) アイソザイム遺伝子座との連鎖分析

以上の結果が示すように、低温処理後の抽苔性の分離様式は、交雑組合せ間や交雑組合せ内の家系間で異なり、F₂での分離様式の解析結果に基づいてその抽苔性を支配する遺伝機構を推定することは困難である。そこで、系統間で多型的なアイソザイム遺伝子座を遺伝標識として用い、アイソザイム遺伝子座と抽苔性の連鎖関係を通じて、抽苔性を支配する遺伝子解析を試みた。すなわち、F₂個体をアイソザイム遺伝子座の遺伝子型に基づいて、易抽苔親系統由来の対立遺伝子のホモ接合型(易抽苔親型)、難抽苔親系統由来の対立遺伝子のホモ接合型(難抽苔親型)および両者のヘテロ接合型(F₁型)に分類し、遺伝子型間で抽苔個体頻度を比較した。ここで、アイソザイム遺伝子座の遺伝子型間の抽苔個体頻度に異質性が認められたとき、標識として用いたアイソザイム遺伝子座の近傍に抽苔性を支配する遺伝子または遺伝子群が存在すると推定した。

調査した各家系のデータを集計して交雑組合せ毎に行った連鎖分析の結果を表4-6に示す。調査した7個のアイソザイム遺伝子座のうち、全ての交雑組合せで Idh₁ 座に、また、「NK195mm-0」×「NK185mm-0」では Lap 座および Pgi₂ 座に、「TK80-2mm-BS2」×「NK169mm-BR1」では調査した6家系中1家系で Ak₁ 座に、抽苔性との連鎖関係が認められた。

Idh₁ 座では、解析した全ての家系で抽苔個体頻度に遺伝子型間で差異が認められた(表4-7)。いずれの家系においても、抽苔個体頻度は、Idh₁ 座の「易抽苔親型」および「F₁型」で高く、「難抽苔親型」で低かった。特に、2年間調査した「TK80-2mm-BS2」×「NK169mm-BR1」の交雑組合せIの抽苔家系Aでは、Idh₁ 座の各遺伝子型における抽苔個体頻度が年次間で異ならず($\chi^2 = 3.5$, $df = 5$, $0.50 < p < 0.75$), Idh₁ 座と抽苔性の連鎖

表4-6. 抽苔性を支配する遺伝子とアイソザイム遺伝子座との連鎖分析

交雑	遺伝子座	調査 家系数	連鎖検定		有意性を示 した家系数
			χ^2	p	
TK80-2mm-BS2×NK169mm-BR1					
	<u>AK₁</u>	6	0.03	>0.90	1
	<u>Idh₁</u>	6	143.88	<0.01	6
	<u>Lap</u>	3	3.81	0.10~0.25	0
	<u>Pgm₁</u>	2	2.71	0.25~0.50	0
TK76-49/2mm-CMS×NK198-Rf					
	<u>AK₁</u>	2	0.02	>0.90	0
	<u>Idh₁</u>	4	75.80	<0.01	4
	<u>Lap</u>	2	0.28	0.75~0.90	0
	<u>Mdh₁</u>	4	2.86	0.10~0.25	0
	<u>Pgm₁</u>	1	2.10	0.25~0.50	0
TK76-49/2mm-0×NK226-BRmm-0					
	<u>Gdh₂</u>	1	1.90	0.25~0.50	0
	<u>Idh₁</u>	2	46.22	<0.01	2
	<u>Pgi₂</u>	1	2.88	0.10~0.25	0
NK195mm-0×NK185mm-0					
	<u>Idh₁</u>	2	31.56	<0.01	2
	<u>Lap</u>	2	9.25	<0.01	1
	<u>Pgi₂</u>	2	8.43	<0.05	0
	<u>Pgm₁</u>	2	2.36	0.25~0.50	0

注1；連鎖検定は、アイソザイム遺伝子型間の抽苔個体頻度に関し、各交雑の家系を集計して行った

注2；有意性を示した家計数は、家系毎の解析により有意な連鎖関係が認められた家系数を示す

表4-7 a. 抽苔性と Idh₁ 座の連鎖関係

交雑組合せ および家系		調査 年次	Idh ₁ 座の遺伝子型										連鎖検定 χ^2 値
			易抽苔親型			F ₁ 型			難抽苔親型				
			抽苔	未抽苔	%	抽苔	未抽苔	%	抽苔	未抽苔	%		
TK80-2mm-BS2 × NK169mm-BR1													
I 抽苔家系 A		1993	34	2	94.4	61	27	69.3	4	31	11.4	56.23	**
		1994	28	3	90.3	39	18	68.4	7	24	22.6	32.06	**
I 未抽苔家系 B		1994	21	15	58.3	25	39	39.0	2	29	6.5	19.63	**
II 抽苔家系 A		1993	18	2	90.0	23	25	47.9	4	29	12.1	30.99	**
II 抽苔家系 B		1994	11	7	61.0	21	26	44.7	2	18	10.0	12.67	**
II 抽苔家系 C		1994	11	10	52.4	17	15	53.1	5	19	20.8	6.91	*
II 未抽苔家系 D		1994	4	3	57.1	2	15	11.8	0	10	0.0	10.06	**
TK76-49/2mm-CMS×NK198-Rf													
抽苔家系 A		1994-E	22	7	75.8	43	15	74.1	3	24	11.1	34.65	**
抽苔家系 B		1994-E	19	9	67.9	74	10	88.1	12	23	34.2	35.27	**
抽苔家系 C		1994-L	20	3	87.0	50	4	92.6	6	17	26.0	41.08	**
抽苔家系 D		1994-L	4	16	20.0	10	40	20.0	0	30	0.0	6.98	*

注1: %は抽苔個体割合を示す

注2: 表中の数字は個体数を示す

*, **: それぞれ5%および1%水準で有意

表4-7 b. 抽苔性と Idh₁ 座の連鎖関係

交雑組合せ および家系	調査 年次	Idh ₁ 座の遺伝子型								連鎖検定 χ^2 値				
		易抽苔親型				F ₁ 型					難抽苔親型			
		抽苔		未抽苔 %		抽苔		未抽苔 %			抽苔		未抽苔 %	
		抽苔	未抽苔 %	抽苔	未抽苔 %	抽苔	未抽苔 %	抽苔	未抽苔 %		抽苔	未抽苔 %	抽苔	未抽苔 %
TK76-49/2mm-0×NK226-BRmm-0														
家系 A	1994	20	0	100.0	32	1	97.0	8	11	42.1	31.67 **			
家系 B	1994	14	0	100.0	30	2	93.8	5	4	55.6	12.84 **			
NK195mm-0×NK185mm-0														
家系 A	1994	30	0	100.0	42	1	97.7	11	7	61.1	25.47 **			
家系 B	1994	18	3	85.7	30	8	78.9	8	11	42.1	11.24 **			

注1: %は抽苔個体割合を示す

注2: 表中の数字は個体数を示す

** : 1%水準で有意

関係が年次間で一定していた。また、Idh₁ 座の「F₁型」における抽苔個体頻度は、交雑組合せ間ならびに交雑組合せ内の家系間で異なり、「TK80-2mm-BS2」×「NK169mm-BR1」では Idh₁ 座の「易抽苔親型」の値に比べて低下したが、他の3交雑組合せでは「易抽苔親型」の値にはほぼ一致した。一方、他の3つの遺伝子座で認められた抽苔性との連鎖関係は、特定の交雑組合せまたは特定の家系に限られた（表4-8）。いずれの場合も、Idh₁ 座と同様に、抽苔個体頻度は、アイソザイム遺伝子座の「易抽苔親型」や「F₁型」で高く、「難抽苔親型」で低かった。これら遺伝子座のうち、Pgi₂ 座については、家系毎の解析では、抽苔性との連鎖関係は認められなかった。

3) 2年生系統の抽苔性の遺伝機構

以上の結果に基づき、2年生系統の抽苔性の遺伝機構について考察する。得られた観察結果の主要な点は、以下のように整理される。

1) 抽苔性の分離様式は、交雑系統ならびに交雑後代の家系により異なり、抽苔性の遺伝様式の多様性が示唆された。特に、F₁での未抽苔個体に由来するF₂家系では、抽苔個体に由来するF₂家系に比べて抽苔個体頻度が低く、F₁の個体間で観察された抽苔性の差が遺伝的であることが示唆された。

2) 系統間の差が最も大きかった「TK80-2mm-BS2」×「NK169mm-BR1」および「TK76-49/2mm-CMS」×「NK198-Rf」の早期播種区の結果に基づき、観察された抽苔個体頻度が単因子分離を仮定したが、「TK76-49/2mm-CMS」×「NK198-Rf」の抽苔家系Bを除き、観察された抽苔個体頻度は、両親の平均値に近い値を示し、期待頻度には適合しなかった。したがって、系統間にみられた抽苔性の差を単一の遺伝子により説明することはできなかった。

3) アイソザイム遺伝子座との連鎖分析の結果、AK₁ 座、Idh₁ 座、Lap 座および Pgi₂ 座の近傍に抽苔性を支配する遺伝子（群）の存在が示唆された。これらのアイソザイム遺伝子座のうち、Idh₁ 座で観察された連鎖関係は調査

表4-8. 抽苔性と Ak_1 座, Lap 座および Pgi_2 座の連鎖関係

アイソザイム遺伝子型										
遺伝子座	交雑組合せ	易抽苔親型			F ₁ 型			難抽苔親型		連鎖検定 χ ² 値
		抽苔	未抽苔	%	抽苔	未抽苔	%	抽苔	未抽苔	
	TK80-2mm-BS2×NK169mm-BR1									
<u>Ak₁</u>	Ⅱ 抽苔家系 A	15	14	52	28	25	53	2	16	11 10.19 **
	NK195mm-0×NK185mm-0									
<u>Lap</u>	家系 B	19	1	95	30	10	75	5	11	31 18.20 **
<u>Pgi₂</u>	家系 A	22	2	92	50	3	94	9	3	75 4.49
	家系 B	16	3	84	17	7	71	15	9	63 2.47
	合計	38	5	88	67	10	87	24	12	67 8.43 *

注1: %は抽苔個体割合を示す

注2: 表中の数字は個体数を示す

*, **: それぞれ5%および1%水準で有意

した全ての家系で認められ、2年生系統の抽苔性を支配する主要な遺伝子座が Idh₁ 座の近傍に存在することが示唆された。

2年生系統の抽苔性には、1年生系統の場合とは異なり、日長に加え、春化過程における低温が主として関与する。2年生系統の抽苔性を支配する遺伝機構を、低温要求性の異なる抽苔遺伝子と低温感應後の長日要求性の異なる抽苔遺伝子に分けて考察する。

a) 低温要求性

抽苔性を支配する複数の遺伝子座と連鎖するアイソザイム遺伝子座のうち、第3章で明らかにしたように、Idh₁ 座には低温要求性と長日要求性を支配する抽苔遺伝子座が連鎖する。前述のように、2年生系統は、低温に感應しなければ長日下においても抽苔しない。したがって、分離集団で観察された抽苔個体は、実験圃場への定植前に与えた低温に感應した結果であり、本実験で検出された Idh₁ 座と連鎖する抽苔遺伝子は、低温要求性を支配する抽苔遺伝子であると考えられる。交雑に供試した易抽苔系統は、難抽苔系統に比べて比較的短い期間の低温処理により抽苔が誘導されたことから、易抽苔系統の有する抽苔遺伝子は短期間の低温に感應して抽苔を誘導する弱低温要求性であり、また、難抽苔系統の有する抽苔遺伝子は、抽苔を誘導する上でより長い期間の低温を必要とする強低温要求性として理解される。また、分離集団における Idh₁ 座の遺伝子型での抽苔個体頻度が、「易抽苔親型」と「F₁型」ではほぼ等しいか、または、後者でやや低かったことから、弱低温要求性の抽苔遺伝子は、強低温要求性の抽苔遺伝子に対して優性または部分優性であると推察される。これらの観察結果は、胚軸色遺伝子座 (R) を標識とした抽苔性の遺伝解析の結果 (Owen et al. 1940) と一致する。第2章に抄録したように、Owen et al. (1940) は、この易抽苔遺伝子を B と同座の弱低温要求性の抽苔遺伝子 (B') とみなした。本実験で検出された弱低温要求性の抽苔遺伝子も、Owen et al. (1940) の報告した B' に相当するものと考えられる。本研究では、Owen et al. (1940) に従い、これらの遺伝子を B' と呼ぶ。

B' 座は、解析した全ての交雑組合せおよび家系で検出されたことから、2年生系統の抽苔性に主要な役割を果たす遺伝子と考えられる。特に、 F_1 の未抽苔個体に由来する F_2 家系においても B' 座の分離が認められたが、これは、1) 親の未抽苔 F_1 個体に B' の作用を抑制する他の抽苔遺伝子が存在した、2) B' の作用が F_1 個体間で異なり、未抽苔家系で検出された B' は他に比べて作用力の弱い抽苔遺伝子であった、または後述するように、3) 同様の B' を有するが、長日要求性の抽苔遺伝子の作用により抽苔が抑制された、などのいずれかに原因しよう。

一方、強低温要求性の抽苔遺伝子のホモ接合型と予想される Idh₁ 座の「難抽苔親型」においても、多くの家系で抽苔個体が観察された。したがって、強低温要求性の抽苔遺伝子の間にも低温要求性の程度に差が存在するか、あるいは、B' 座とは独立に遺伝する他の低温要求性の抽苔遺伝子が存在することが示唆される。

b) 長日要求性

前述のように、非低温要求性の抽苔遺伝子である B 座には長日要求性の抽苔遺伝子が連鎖する(第3章)。抽苔性に関わる長日要求性の抽苔遺伝子の役割を把握するには、日長処理に対する反応の解析や、または、B 座のように作用性の明らかな遺伝子を用いた解析が必要である。本実験のように、抽苔性の異なる系統間の交雑後代で分離した未抽苔個体が、強低温要求性の抽苔遺伝子に原因するのか、または、弱低温要求性の抽苔遺伝子を有するものの、適切な長日要求性の抽苔遺伝子を欠くことに原因するのかを区別するのは困難である。しかし、2年生系統にみられる抽苔性の差にも、前章で指摘したような B 座と連鎖する劣性の長日要求性の抽苔遺伝子座(su₁)が関与することを示唆する結果が、「TK80-2mm-BS2」×「NK169mm-BR1」の交雑組合せⅠ抽苔家系Aや交雑組合せⅡ抽苔家系Aで観察された。表4-7aに示したように、これらの家系では、Idh₁ 座の「易抽苔親型」ではほとんど全ての個体が抽苔したのに対し、「 F_1 型」では抽苔個体数が減少し、遺伝子型間で抽苔個体頻度が異なった(交雑組合せⅠ抽苔家系A:1993年, $\chi^2=9.0$, $df=1$, $p<0.01$,

1994年, $\chi^2 = 10.4$, $df = 1$, $p < 0.01$; 交雑組合せⅡ抽苔家系A:
 $\chi^2 = 5.4$, $df = 1$, $p < 0.05$)。このような Idh₁ 座の遺伝子型間の
抽苔個体頻度の差は, 第3章で解析した2年生系統と1年生系統の交雑後代で
観察された高温・短日による抽苔抑制の結果と類似しており, B' 座の近傍に
他の長日要求性の抽苔遺伝子に対し上位に作用する劣性の長日要求性の抽苔遺
伝子が存在すると仮定することにより説明されよう。すなわち, Idh₁ 座の
「易抽苔親型」と「F₁型」は, B' の存在により処理した低温に感応するが,
前者では B' と連鎖する劣性の長日要求性の抽苔遺伝子がホモ接合型となり,
最終的に抽苔が誘導されるのに対し, 後者では b と連鎖する優性対立遺伝子
により劣性の長日要求性の抽苔遺伝子の発現が抑制され, 他の長日要求性の抽
苔遺伝子によりその作用が補われたとき始めて抽苔が誘導される。第3章で指
摘した B と長日要求性の抽苔遺伝子の連鎖関係は, 抽苔性の異なる2年生系
統間の交雑後代で観察された抽苔性の分離様式を説明する一つの遺伝機構にな
りうるものと思われる。

第3節 品種「エマ」で見いだされた抽苔変異体

第1項 材料および方法

実験には、通常の品種栽培試験に供試した2倍体品種「エマ」で見いだされた抽苔変異体の自殖種子 (S_1) とこの個体を花粉親として2年生系統「TK80-2mm-0」に交雑した F_1 種子を用いた。

1992年、 S_1 種子の一部を6月1日にペーパーポットに播種し、温室内で育苗した後、7月1日に実験圃場に設定した20時間日長区と対照の自然日長区に定植して抽苔性を調査した。1993年、残りの S_1 種子と F_1 種子を5月18日にペーパーポットに播種し、温室内で育苗した後、6月14日に20時間日長区と自然日長区に定植して抽苔性を調査した。また、抽苔した F_1 個体を自殖させ、自然日長区からは2家系 (A, B) の F_2 を、20時間日長区からは3家系 (C, D, E) の F_2 を育成した。1994年、 F_2 の種子を5月19日にペーパーポットに播種し、温室内で育苗した後、6月21日に20時間日長区と自然日長区に定植して抽苔性を調査した。

第2項 アイソザイム遺伝子の分析

S_1 、 F_1 ならびに F_2 で分離するアイソザイム遺伝子座の遺伝子型をデンブーゲル電気泳動法により調査した (付表A)。調査した遺伝子座は、Aco₁, Idh₁, Mdh₃, Pgi₂ および Pgm₁ である。

第3項 結果および考察

1) 抽苔性の分離様式

実験に供試した抽苔変異体は、1991年の直播栽培による品種試験に供試した品種「エマ」の約1680個体の中から見いだされた。同試験の播種後1ヶ月間の平均気温は16.6℃と高く (付表C)、同時に供試した易抽苔品種の

「モノヒカリ」においても抽苔個体は全く観察されなかった。したがって、この抽苔変異体の抽苔性には、通常の2年生系統に時折観察される抽苔性に関与する要因とは異なる要因が関与すると予想される。

抽苔変異体の自殖後代 (S_1) および「TK80-2mm-0」との交雑 F_1 および F_2 における抽苔個体と未抽苔個体の分離を表4-9に示す。 S_1 では、抽苔個体に加えて未抽苔個体が観察され、この抽苔性には優性遺伝子が関与することが示唆された。 S_1 における抽苔性の分離様式は、調査年次間で異なり、1992年に比べて1993年の実験で抽苔個体が高頻度に観察された。この差は、1993年の実験では、前年に比べて播種期が2週間程早く、そのため、定植後1ヶ月間の平均気温が約5℃程低く推移したことの原因すると思われる(付表C)。また、両年共に抽苔個体頻度は日長処理により異なり、自然日長区に比べて20時間日長区で抽苔個体が多かった。

F_1 および F_2 における抽苔個体頻度も、自然日長区に比べて20時間日長区で高かった。 F_2 では、20時間日長区における抽苔個体頻度が家系間で異なり ($\chi^2 = 19.9$, $df = 4$, $p < 0.01$)、自然日長区に由来する2家系(AとB)では平均で73%と高かったが、20時間日長区に由来する3家系(C, DおよびE)では平均で55%と低かった。特に、前者の2家系では、観察された抽苔個体頻度は、優性遺伝子支配を仮定したときの期待頻度に適合した(家系A: サンプル数=69, $\chi^2 = 1.7$, $0.10 < p < 0.25$; 家系B: サンプル数=80, $\chi^2 = 0.3$, $0.50 < p < 0.75$)。

2) アイソザイム遺伝子座との連鎖分析

抽苔変異体の抽苔性を支配する遺伝子とアイソザイム遺伝子座の連鎖分析を行った。連鎖分析には、抽苔個体頻度が高かった20時間日長区の結果を用いた。

S_1 では、1992年の実験で、解析した4個のアイソザイム遺伝子座のうち Pgi_2 座に連鎖関係が認められた(表4-10)。この遺伝子座の分離は共優性の期待比に適合せず ($\chi^2 = 50.2$, $df = 2$, $p < 0.01$)、FF型が他の遺伝子型に比べて減少したが、これは、 Pgi_2 座と約12%の組換え価で連

表4-9. 品種「エマ」で見いだされた抽苔変異体の自殖後代 (S_1) と2年生
系統「TK80-2mm-0」との交雑 F_1 および F_2 における抽苔個体頻度

世代	家系	調査 年次	自然日長区			20時間日長区		
			個体数			個体数		
			抽苔	未抽苔	%	抽苔	未抽苔	%
S_1		1992	5	64	7	31	90	26
		1993	12	45	21	63	52	55
F_1		1993	11	19	37	18	15	55
F_2	家系A	1994	3	76	4	47	22	68
	家系B	"	2	76	3	62	18	78
	家系C	"	0	78	0	43	33	57
	家系D	"	1	78	1	35	43	45
	家系E	"	2	63	3	44	26	63

注1; %は抽苔個体割合を示す

表4-10. 品種「エマ」で見いだされた抽苔変異体の抽苔性を支配する遺伝子とアイソザイム遺伝子座の連鎖分析 (S₁世代)

		アイソザイム遺伝子型						連鎖検定 χ^2 値
遺伝 子座	調査 年次	F F 型		F S 型		S S 型		
		抽苔	未抽苔	抽苔	未抽苔	抽苔	未抽苔	
<u>Aco₁</u>	1992	9	20	12	46	10	24	1.44
	1993	20	19	30	18	13	15	2.14
<u>Mdh₃</u>	1992	7	32	14	40	9	17	4.60
	1993	11	11	35	28	17	13	0.26
<u>Pgi₂</u>	1992	3	5	17	33	9	52	6.32 *
	1993	6	4	37	22	20	26	3.98
<u>Pgm₁</u>	1992	12	20	10	39	7	29	3.83
	1993	18	9	31	32	14	11	2.35

注1: FとSは、それぞれ泳動距離の長いアイソザイムと短いアイソザイムを支配する対立遺伝子を示す

注2: 表中の数字は個体数を示す

*: 5%水準で有意

鎖する自家和合性遺伝子座 (S^1) (Aicher & Saunders 1990; Abe et al. 1993) に原因するものと思われる。抽苔個体頻度は、遺伝子型頻度が減少した $F F$ 型で高かったことから、この抽苔性を支配する遺伝子が不和合性遺伝子座の近傍に存在すると推察される。しかし、同じ S_1 を用いて行った1993年の実験では、 Pgi_2 座に抽苔性と同様の連鎖関係は認められなかった。

「TK80-2mm-0」との交雑 F_1 および F_2 におけるアイソザイム遺伝子座と抽苔性に関する連鎖分析の結果を表4-11に示す。 F_1 および F_2 個体は、それらのアイソザイム遺伝子型に基づいて、抽苔変異体由来の対立遺伝子のホモ接合型 (エマ型)、「TK80-2mm-0」由来の対立遺伝子のホモ接合型 (TK80型)、両者のヘテロ接合型 (F_1 型) に分類した。解析した5個のアイソザイム遺伝子座のうち、調査した全ての家系で Idh_1 座に、また1家系で Mdh_3 座に連鎖関係が認められた。しかし、 S_1 で観察された Pgi_2 座と抽苔性の連鎖関係は認められなかった。

Idh_1 座では、いずれの家系においても、「エマ型」と「 F_1 型」で抽苔個体が多数観察され、「TK80型」ではほとんど全ての個体が未抽苔であった。特に、抽苔個体頻度が単因子分離に適合した2家系 (AとB) では、抽苔性を支配する優性遺伝子と Idh_1 座の間に密接な連鎖関係が認められた。両者の組換え価は、2家系のデータを集計して最尤法 (Allard 1956) により推定したところ、5.9%であった。一方、20時間日長区由来の家系Dでは、前2家系とは異なり、「 F_1 型」においても抽苔個体と未抽苔個体がほぼ半数観察された。 χ^2 検定の結果、抽苔個体頻度は、 Idh_1 座の「エマ型」と「 F_1 型」の間で異なった ($\chi^2=5.3$, $df=1$, $p<0.05$)。

また、 Idh_1 座に加え、 Mdh_3 座においても、家系Aで抽苔個体頻度に遺伝子型間差が認められた。しかし、この場合、抽苔個体頻度は、「エマ型」や「 F_1 型」に比べて「TK80型」で高く、 Idh_1 座で観察された連鎖関係とは異なった (表4-11)。

3) 「エマ」で見いだされた抽苔変異体を支配する遺伝機構

以上の結果に基づき、品種「エマ」で見いだされた抽苔変異体の抽苔性を支

表4-11. 品種「エマ」で見いだされた抽苔変異体の抽苔性を支配する遺伝子と
アイソザイム遺伝子座の連鎖分析（「TK80-2mm-0」との交雑F₁および
F₂）

		アイソザイム遺伝子型						連鎖検定 χ^2 値
世代 および家系	遺伝 子座	エマ 型		F ₁ 型		TK80型		
		抽苔	未抽苔	抽苔	未抽苔	抽苔	未抽苔	
F ₁	<u>Aco</u> ₁			11	9	7	6	0.004
	<u>Mdh</u> ₃			6	8	11	5	2.04
	<u>Pgi</u> ₂			11	8	7	7	0.20
	<u>Pgm</u> ₁			12	6	6	9	1.73
F ₂								
家系 A	<u>Aco</u> ₁	10	4	20	14	17	4	3.02
	<u>Idh</u> ₁	14	2	33	1	0	19	56.47 **
	<u>Mdh</u> ₃	6	5	23	15	18	2	6.35 *
	<u>Pgi</u> ₂	20	6	18	9	6	4	1.21
	<u>Pgm</u> ₁	8	3	21	11	7	3	0.21
家系 B	<u>Idh</u> ₁	18	1	43	1	1	16	63.56 **
	<u>Mdh</u> ₃	25	4	27	9	10	5	2.40
家系 D	<u>Idh</u> ₁	15	3	19	18	1	22	26.66 **
	<u>Mdh</u> ₃	5	8	20	16	9	14	2.01

注1: 表中の数字は個体数を示す

*, **: それぞれ5%および1%水準で有意

配する遺伝機構について考察する。

抽苔性の分離様式は日長処理により異なり、20時間日長下における抽苔の発現には Idh_1 座と5.9%の組換え価で連鎖する優性遺伝子が関与していた。前述のように、 Idh_1 座にはテンサイの抽苔性を支配する2つの遺伝子座、非低温要求性の抽苔遺伝子座 (B) と劣性の長日要求性の抽苔遺伝子座 (su_1) が連鎖している。前節で示したように、2年生親として用いた「TK80-2mm-0」は低温処理をしなければ20時間日長下においても抽苔しない。したがって、本実験で検出された Idh_1 座と連鎖する抽苔遺伝子は B 座の非低温要求性の抽苔遺伝子として理解される。本研究では、この遺伝子を B^E とした。

B^E 座は、20時間日長下における抽苔の誘導に重要な役割を果たすが、家系Dの Idh_1 座の「 F_1 型」で観察された未抽苔個体をこの遺伝子だけに基いて説明することはできない。 Idh_1 座の「 F_1 型」で観察された未抽苔個体は、1) B^E の作用が家系Dと他の2家系の間で異なるか、または、2) 第3章で明らかにしたような B と相反相で連鎖する長日要求性の抽苔遺伝子 (Su_1) に原因するものと推察される。

一方、自然日長下では、20時間日長下で単因子分離を示した F_2 家系においても、抽苔個体頻度は著しく減少した。自然日長下で抽苔を誘導するには、 B^E に加え他の長日要求性の抽苔遺伝子の存在が不可欠と思われる。前述のように、「エマ」で見いだされた抽苔変異体が、テンサイの1年生系統で認められた B と連鎖する劣性の長日要求性の抽苔遺伝子 (su_1) を有するか否かについては、本実験結果からは、明らかにすることはできない。観察された抽苔個体頻度を考慮に入れると、自然日長下における抽苔性には、少なくとも B とは独立な2つ以上の長日要求性の抽苔遺伝子を仮定しなければならないであろう。 S_1 で抽苔性との連鎖関係を示した Pgi_2 座や Mdh_3 座は、このような長日要求性の抽苔遺伝子のいずれかとの連鎖関係を示唆するであろう。

第4節 自殖系統「N2n-35-70」で見いだされた抽苔変異体

第1項 材料および方法

細胞質雄性不稔性系統の不稔維持型（O型）として選抜された自殖系統「N2n-35-70」を低温処理をしないで温室内の全日長（24時間日長）下で栽培したところ、抽苔する個体が観察された（蔵之内ら 1990）。実験には、この個体の自殖後代である「N2n-35-70-2-4」および「N2n-35-70-2-5」と2年生系統「NK150」の交雑F₁および8組のF₂家系を用いた。なお、これらの材料は、北海道農業試験場の蔵之内利和氏より譲渡していただいた。

1992年、F₁およびF₂の種子を、5月27日にペーパーポットに播種し、温室内で4週間育苗した後、6月25日に実験圃場に設定した20時間日長区と対照の自然日長区に定植して抽苔性を調査した。また、8組のF₂家系のうち、抽苔個体頻度が最も高かった家系Hで観察された抽苔個体から1個体選び、自殖させてF₃家系を育成した。1993年、F₃種子を5月18日にペーパーポットに播種し、温室内で4週間育苗した後、6月15日に20時間日長区に定植して抽苔性を調査した。また、抽苔した個体を自殖させて4組のF₄家系を育成した。1994年、F₄種子を5月19日にペーパーポットに播種し、6月21日に実験圃場に設定した全日長区と自然日長区に定植して抽苔性を調査した。なお、全日長区における白熱灯の照射時間は18時～6時までの計12時間である。

第2項 胚軸色遺伝子およびアイソザイム遺伝子の分析

各世代における胚軸色遺伝子座（R）の遺伝子型とアイソザイム遺伝子座の遺伝子型を調査した。調査したアイソザイム遺伝子座は、Idh₁、Lap、Mdh₁、Pgi₂ および Pgm₁ である。アイソザイム遺伝子の分析方法は付表Aに従った。

第3項 結果および考察

1) 抽苔性の分離様式

2年生系統「NK150」と抽苔変異体(2個体)の交雑後代における抽苔性の調査結果を表4-12に示す。自然日長区では、 F_1 および F_2 と共に抽苔個体は観察されなかった。一方、20時間日長区では、両交雑共に調査した F_1 の全ての個体が未抽苔であったが、 F_2 では家系により2.7%~61.5%の抽苔個体が観察され、家系間で著しく異なった。蔵之内ら(1990)は、本実験に供試した「NK150」×「N2n-35-70-5」に由来する F_2 家系を温室内の全日長下で抽苔性の分離様式から、この抽苔性が優性遺伝子に支配されているとした。しかし、本実験では、抽苔個体頻度は家系平均で13.8%にすぎず、蔵之内ら(1990)の結果とは異なった。これは、両実験間の栽培環境、特に気温や日長条件の差に原因するものと思われる。8組の F_2 家系のうち、抽苔個体頻度が最も高かった家系Hに由来する F_3 家系(H-29)では、26.7%の抽苔個体が観察された。また、抽苔した個体から育成した F_4 家系を自然日長区と全日長区で栽培したところ、前者では全ての個体が未抽苔であったのに対し、後者では3家系で観察された各1個体の未抽苔個体を除く全ての個体が抽苔した。

2) R 座およびアイソザイム遺伝子座を用いた「N2n-35-70」由来の抽苔変異体の抽苔性を支配する遺伝子の連鎖分析

20時間日長区で抽苔個体が比較的多数観察された2組の F_2 家系(FとH)の結果を用いて、この抽苔変異体の抽苔性を支配する遺伝子とR座およびアイソザイム遺伝子座を標識とした連鎖分析を試みた。各 F_2 個体を、標識遺伝子型に基づいて、抽苔変異体由来の対立遺伝子のホモ接合型(N2n-35-70型)、「NK150」由来の対立遺伝子のホモ接合型(NK150型)および両者のヘテロ接合型(F_1 型)に分類し、抽苔個体頻度を遺伝子型間で比較した。その結果、家系HでR座および Idh_1 座に抽苔個体頻度に遺伝子型間差が認められた(表4-13)。しかし、観察された連鎖関係は、抽苔性を支配する遺伝子が抽苔変異体に由来したとする期待とは異なり、「N2n-35-70型」に比べて「 F_1 型」

表4-12. 抽苔変異体「N2n 35-70-2-4」および「N2n 35-70-2-5」と2年生系統「NK150」との交雑後代における抽苔個体と未抽苔個体の分離

		自然日長区				20時間日長（全日長）区			
		個体数				個体数			
世代	家系	抽苔	未抽苔	合計	%	抽苔	未抽苔	合計	%
NK150×N2n-35-70-2-4									
F ₁		0	2	2	0.0	0	2	2	0.0
F ₂	家系A	0	112	112	0.0	3	85	88	3.4
	家系B	0	97	97	0.0	5	78	83	6.0
	家系C	0	55	55	0.0	6	47	53	11.3
	家系D	0	140	140	0.0	4	122	122	3.2
	家系E	0	170	170	0.0	10	150	160	6.2
	家系F	0	129	129	0.0	18	94	112	16.1
NK150×N2n-35-70-2-5									
F ₁		0	8	8	0.0	0	5	5	0.0
F ₂	家系G	0	58	58	0.0	1	36	37	2.7
	家系H	0	77	77	0.0	48	30	78	61.5
F ₃	家系H-29					39	107	146	26.7
F ₄	家系H-29-1	0	20	20	0.0	66	0	66	100.0
	家系H-29-2	0	15	15	0.0	54	1	55	98.2
	家系H-29-3	0	16	16	0.0	35	1	36	97.2
	家系H-29-4	0	15	15	0.0	46	1	47	97.9

注1; F₄家系の解析は自然日長区と全日長区で行った

注2; %は抽苔個体割合を示す

表4-13. 標識遺伝子との連鎖分析に基づく自殖系統「N2n-35-70」で見いだされた抽苔性を支配する遺伝子の解析

		標識遺伝子の遺伝子型						連鎖検定 χ^2 値
遺伝		N2n-35-70 型		F ₁ 型		NK150 型		
家系	子座	抽苔	未抽苔	抽苔	未抽苔	抽苔	未抽苔	
家系F	<u>R</u>	4	32	14 (<u>R</u> -)	62 (<u>R</u> -)			0.97
	<u>Idh</u> ₁	2	30	9	41	7	22	3.80
	<u>Lap</u>	1	7	2	9	0	7	1.40
	<u>Mdh</u> ₁	3	22	10	41	3	30	1.96
	<u>Pgm</u> ₁	1	4	2	15	0	5	1.03
家系H	<u>R</u>	6	12	42 (<u>R</u> -)	18 (<u>R</u> -)			7.86 **
	<u>Idh</u> ₁	7	12	26	12	15	6	6.52 *
	<u>Lap</u>	12	6	17	15	18	9	1.44
	<u>Mdh</u> ₁	16	4	21	17	10	9	4.12
	<u>Pgi</u> ₂	21	9	13	10	3	0	2.68
	<u>Pgm</u> ₁	9	8	29	12	9	10	3.58

注1；表中の数字は個体数を示す

注2；R- は、2年生親系統由来の赤胚軸色遺伝子座の優性表現型 (RR および Rr) を示す

*, **: それぞれ5%および1%水準で有意

や「NK150型」で抽苔個体頻度が高かった。

3) 「N2n-35-70」で見いだされた抽苔変異体の抽苔性を支配する遺伝機構

この抽苔変異体の抽苔性の発現様式は、日長処理により異なり、抽苔性は自然日長を白熱灯により人工的に延長した20時間日長または全日長下で始めて発現する。蔵之内ら(1990)は、この抽苔変異体の有する抽苔性には R 座とは独立の優性遺伝子が関与すると報告した。本実験で調査した2家系のうち家系Hでは、標識遺伝子座(R 座と Idh₁ 座)との連鎖関係が認められた。しかし、観察された連鎖関係は、抽苔個体の分離が「N2n-35-70」由来の遺伝子に原因するとの期待と異なり、「NK150型」または「F₁型」で抽苔個体頻度が高かった。したがって、「N2n-35-70」で見いだされた抽苔変異体の抽苔性には、B 座とは異なる非低温要求性の抽苔遺伝子が関与していると考えられる。家系Hで認められた抽苔性と R 座および Idh₁ 座の連鎖関係は、B 座の近傍に位置する「NK150」由来の長日要求性の抽苔遺伝子が「N2n-35-70」で見いだされた抽苔変異体の抽苔の発現に寄与した結果として理解されるかもしれない。

本実験では調査したいずれのF₂家系においても、蔵之内ら(1990)が報告したような単因子分離は認められなかった。また、家系Hに由来するF₃家系で抽苔個体頻度が劣性遺伝子を仮定したときの期待比に近似し、分離した抽苔個体に由来する全ての家系で抽苔性が固定していたことから、関与遺伝子の中には劣性遺伝子の存在が予想されよう。「N2n-35-70」で見いだされた抽苔変異体の抽苔性は、品種「エマ」で見いだされた抽苔変異体の抽苔性と同様に、環境により作用性の異なった抽苔遺伝子が関与し、また、それらの抽苔遺伝子は交雑親として用いた2年生系統で多型的であったと推察される。

第5章 フダンソウと近縁野生種における1年生を支配する遺伝子の解析

第1節 緒言

テンサイを含む Beta 節植物は、Beta 属の他の節 (Corollinae 節, Procumbentes 節および Nanae 節) に比べて分布域が広く、生育習性に関し種内外に多様な変異が存在する (Coons 1954; Buttler 1977)。Beta 節の野生種である B. macrocarpa および B. vulgaris ssp. adanensis は1回結実性の1年生で、低温を必要とせずに開花し、種子形成後枯死する。一方、B. vulgaris ssp. maritima には、分布の広域性から、開花に低温を必要としない1回結実性の1年生、同じく低温を必要としないが種子形成後環境に応じて再栄養生長する多回結実性、開花に低温を必要とする多回結実性など様々な生活史を有する生態型が存在する。また、開花に低温を必要とする多回結実性の中にも、低温要求性の程度には多様な変異が存在する (Letschert 1993)。

これらの Beta 節の野生種は、細胞質雄性不稔性や種々の病害抵抗性等を有し、テンサイ育種の遺伝資源として重要な位置を占める。一方、野生種の有する匍匐性や易抽苔性、分岐根などの生理形態的特性が遺伝資源としての利用の障害となっている (Van Geyt et al. 1990)。しかし、これらの野生種のもつ特性に関する遺伝学的研究は少ない。Abe et al. (1987) は、野生種の有する1年生習性について、標識遺伝子を用いた解析を行い、ssp. maritima や B. macrocarpa の1年生には少数の遺伝子が関与し、両種とも B と対立性の1年生遺伝子を有することを示唆した。Van Dijk & Boudry (1991) も、フランスに自生する ssp. maritima の1年生系統の抽苔性がテンサイの1年生を支配する B により支配されていることを観察した。

本章では、第1に、B. vulgaris の栽培型であるフダンソウ (var. cicla) の中国および日本の在来系統における抽苔性について、第2に、テンサイの近縁野生種にみられる1年生について、テンサイ2年生系統との交雑後代を用いてそれらの遺伝様式を解析した。

第2節 フダンソウにおける抽苔性の変異

第1項 材料および方法

実験には、中国黒龍江大学郭徳棟教授より譲渡された中国の在来4系統ならびに農林水産省生物資源研究所、タキイ種苗および東北種苗より入手した日本の在来6系統を用いた（表5-1）。

1992年、これらの種子を6月3日にペーパーポットに播種し、温室内で育苗した後、6月30日に実験圃場に定植して抽苔個体頻度を調査した。また、「白茎ふだん菜唐ちしゃ」、「雲南在来」および「四川在来」の3系統について、抽苔個体を花粉親としてテンサイ2年生系統「TK80-2mm-0」と交雑し、 F_1 種子を得た。1993年、 F_1 を前年と同様に育苗した後、実験圃場に設定した20時間日長区で栽培し、抽苔した F_1 個体を自殖させて F_2 を育成した。また、「雲南在来」および「四川在来」については、抽苔した F_1 個体を花粉親として「TK80-2mm-0」に戻し交雑した。1994年、 F_2 ならびに B_1F_1 の種子を5月19日にペーパーポットに播種し、温室内で育苗した後、6月21日に20時間日長区と対照の自然日長区に定植して抽苔性を調査した。

第2項 アイソザイム遺伝子の分析

F_2 および B_1F_1 で分離するアイソザイム遺伝子座の遺伝子型をデンプンゲル電気泳動法により調査した（付表A）。調査した遺伝子座は、Idh₁、Mdh₁、Pgi₂、Pgm₁ および Skdh₂ である。

第3項 結果および考察

1) 抽苔個体頻度の系統間変異

自然日長区における各系統の抽苔個体頻度を表5-1に示す。供試系統中、「四川在来」では調査した全ての個体が、また、「雲南在来」や「江蘇在来」

表5-1. 実験に用いた中国および日本のフダソウ在来系統ならびに札幌の7月～8月にかけての自然

日長下における抽苔個体頻度

系統名	抽苔性		産地	緯度	導入先
	頻度 (%)	調査個体数			
白茎ふだん菜唐ちしゃ	3	32	茨城県	北緯36度5分	タキイ種苗
白茎西洋大葉恭菜	3	35	福島県	北緯37度5分	タキイ種苗
うまい菜系 (YS-2)	4	24	大阪府	北緯34度5分	東北種苗
赤根ふだんそう	15	26	岐阜県	北緯35度5分	農業生物資源研
河内唐ちしゃ	23	34	大阪府	北緯34度5分	農業生物資源研
雲南在来	65	43	雲南省昆明	北緯25度1分	黒龍江大学生物系
江蘇在来	71	45	江蘇省淮陰	北緯34度0分	黒龍江大学生物系
湖南在来	24	45	湖南省衡陽	北緯27度0分	黒龍江大学生物系
四川在来	100	26	四川省成都	北緯30度4分	黒龍江大学生物系

注1: 札幌の緯度は北緯43度01分

では多数の個体が抽苔した。一方、日本の在来系統では概して抽苔個体頻度が低く、特に、茨城県産の「白茎ふだん菜唐ちしゃ」および福島県産の「白茎西洋大葉恭菜」で抽苔個体頻度が最も低かった。

これらの結果より、日本および中国のフダンソウ在来系統には、本実験を行った札幌の7月以降の自然日長下で低温を必要とせずに抽苔する個体が存在すること、また、そのような抽苔個体頻度は四川省や江蘇省など低緯度地方の在来系統で高いことが明らかとなった。四川省や江蘇省など中国南部や内陸部では、11月～3月までの冬期間の平均気温が約 10°C と、高緯度に位置する日本の東北地方の同時期の平均気温(-0.7°C)に比べて高い。したがって、これら低緯度地方の在来系統では、栄養生長から生殖生長への転換が低温よりむしろ日長に依存していると推察される。抽苔個体頻度と栽培地域の緯度の間に観察された相関関係は、このようなフダンソウ在来系統の地域適応性を反応したものと思われる。

2) テンサイ2年生系統との交雑後代における抽苔性の分離様式

日本の在来系統「白茎ふだん菜唐ちしゃ」ならびに中国の「雲南在来」および「四川在来」の抽苔性について、テンサイ2年生系統「TK80-2mm-0」との交雑後代を用いて解析した。各交雑組合せの F_2 および B_1F_1 における抽苔性を表5-2に示す。いずれの交雑組合せおよび世代においても、抽苔個体は20時間日長区で高頻度で観察されたが、自然日長区における抽苔個体頻度は、 F_2 で平均6.9%、 B_1F_1 で平均2.6%と低かった。20時間日長区における抽苔個体頻度は、 F_2 で71.0%～83.9%、また B_1F_1 で57.1%および57.5%であり、いずれの交雑組合せにおいても単因子支配を仮定したときの期待頻度に適合した(表5-2)。したがって、これらフダンソウ在来系統の20時間日長区の抽苔は、各々優性遺伝子が関与していると考えられる。一方、自然日長区では、抽苔個体頻度が単因子支配の期待頻度に比べて著しく低かったことから、自然日長区の抽苔は、上述の優性遺伝子に加え、さらに複数の抽苔遺伝子の働きが必要と思われる。

表5-2. フダンソウ在来系統由来の抽苔個体と2年生系統「TK80-2mm-0」の交雑F₂およびB₁F₁における抽苔個体と未抽苔個体の分離

交雑 組合せ	世代 および家系	自然日長区			20時間日長区			括弧内の期待分離比との 適合性に関する χ^2 値
		個体数		%	個体数		%	
		抽苔	未抽苔		抽苔	未抽苔		
TK80-2mm-0×白茎ふだん菜唐ちゃ								
	F ₂ 家系A	5	68	6.9	57	19	75.0	0.00 (3:1)
	家系B	4	71	5.3	64	16	80.0	1.07 (3:1)
	合計	9	139	6.1	121	35	77.7	0.61 (3:1)
	異質性検定	$\chi^2 = 0.15, df = 1, 0.50 < p < 0.75;$		$\chi^2 = 0.57, df = 1, 0.25 < p < 0.50$				
TK80-2mm-0×雲南在来								
	F ₂ 家系A	8	60	11.8	52	10	83.9	2.60 (3:1)
	家系B	2	75	2.6	49	20	71.0	0.58 (3:1)
	合計	10	135	6.9	101	30	77.1	0.31 (3:1)
	異質性検定	$\chi^2 = 4.72, df = 1, p < 0.05;$		$\chi^2 = 3.06, df = 1, 0.05 < p < 0.10$				
	B ₁ F ₁	4	74	5.1	24	18	57.1	0.86 (1:1)
TK80-2mm-0×四川在来								
	F ₂ 家系A	6	72	7.7	59	17	77.6	0.07 (3:1)
	B ₁ F ₁	0	80	0.0	46	34	57.5	1.80 (1:1)

注1: %は抽苔個体割合を示す

3) アイソザイム遺伝子座を用いた連鎖分析

単因子分離を示した20時間日長区の結果に基づき、これらの抽苔性を支配する遺伝子とアイソザイム遺伝子座の連鎖分析を行った(表5-3)。調査した5個のアイソザイム遺伝子座のうち、全ての交雑組合せで、Idh₁座と抽苔性の間に連鎖関係が認められた。両遺伝子間の組換え価は、最尤法(Allard 1956)により、「白茎ふだん菜唐ちしゃ」との交雑組合せで12.0%、「雲南在来」との交雑組合せで11.2%、「四川在来」との交雑組合せで8.3%と推定された(表5-4)。これらの組換え価には交雑組合せ間で異質性が認められなかったことから($\chi^2=0.3$, $df=2$, $0.75 < p < 0.90$)、供試した3系統の20時間日長区での抽苔は、Idh₁座と連鎖する同一の遺伝子座に支配されていると考えられる。

4) フダンソウにおける抽苔性の遺伝機構

以上の結果に基づき、日本および中国のフダンソウ在来系統で観察された抽苔性の遺伝機構について考察する。

20時間日長区における解析結果から、供試したフダンソウ在来系統の抽苔性には、それらの起源とはかかわりなく、Idh₁座と平均10.9%の組換え価で連鎖する共通の優性遺伝子が関与することが明らかとなった。前述のように、Idh₁座にはテンサイの抽苔性を支配する2つの遺伝子座、低温要求性の抽苔遺伝子座と長日要求性の抽苔遺伝子座が連鎖している。第4章で指摘したように、2年生親として用いた「TK80-2mm-0」は、20時間日長下においても低温処理なしでは抽苔しないことから、本実験で検出されたIdh₁座と連鎖する抽苔性遺伝子は、B座の対立遺伝子として理解される。本研究では、フダンソウ在来系統で見いだされたこれらの抽苔遺伝子を一括して B^c と呼ぶ。

一方、自然日長区における抽苔個体頻度は各交雑組合せ共に著しく低く、自然日長下における抽苔は、この B^c に加え、さらに複数の抽苔遺伝子の働きが必要である。B^c に対し補足的に作用するこれらの抽苔遺伝子は、日長条件により発現が影響されることから、第3章や第4章で認められたように、長日

表5-3. フダンソウの抽苔性を支配する遺伝子とアイソザイム遺伝子座の連鎖分析

交雑 組合せ	遺伝子座	調査 家系数	連鎖に関する有意性検定		有意性を示 した家系数
			χ^2 値	p	
TK80-2mm-0×白茎ふだん菜唐ちゃ					
	<u>Idh₁</u>	2	78.97	<0.01	2
	<u>Mdh₁</u>	2	1.83	0.25~0.50	0
	<u>Pgm₁</u>	2	0.85	0.50~0.75	0
TK80-2mm-0×雲南在来					
	<u>Idh₁</u>	2	55.15	<0.01	2
	<u>Mdh₁</u>	2	1.64	0.25~0.50	0
	<u>Pgi₂</u>	2	2.75	0.25~0.50	0
	<u>Pgm₁</u>	2	3.07	0.10~0.25	0
	<u>Skdh₂</u>	1	1.43	0.25~0.50	0
TK80-2mm-0×四川在来					
	<u>Idh₁</u>	1	43.46	<0.01	1
	<u>Pgi₂</u>	1	4.08	0.10~0.25	0
	<u>Pgm₁</u>	2	2.12	0.25~0.50	0

注1；連鎖に関する有意性検定は、各交雑組合せの家系を集計して行った

注2；有意性を示した家系数は家系毎に解析したときの有意性が認められた家系数を示す

表5-4. フダソウにおける抽苔性遺伝子と Idh_1 座の連鎖関係

交雑 組合せ		世代	Idh ₁ 座の遺伝子型						連鎖検定	
			フダソウ型		F ₁ 型		TK80型			
			抽苔	未抽苔	抽苔	未抽苔	抽苔	未抽苔	χ ² 値	組換え価(%)
TK80-2mm-0×白茎ふだん唐ちゃ										
F ₂ 家系A			20	0	31	4	6	15	36.87 **	13.6
家系B			18	0	38	0	8	16	43.03 **	10.4
合計			38	0	69	4	14	31	78.97 **	11.9
異質性検定			χ ² = 5.03, df = 5, 0.25 < p < 0.50							
TK80-2mm-0×雲南在来										
F ₂ 家系A			15	0	32	3	5	7	13.43 **	15.1
家系B			12	1	37	4	0	15	46.14 **	8.3
合計			27	1	69	7	5	22	55.15 **	11.2
異質性検定			χ ² = 9.40, df = 5, 0.05 < p < 0.10							
B ₁ F ₁					21	0	3	18	30.85 **	7.1
TK80-2mm-0×四川在来										
F ₂ 家系A			20	0	35	2	4	15	43.46 **	8.3
B ₁ F ₁					42	1	4	33	61.25 **	6.3

注1: 表中の数字は個体数を示す

** : 1%水準で有意

要求性の抽苔遺伝子として扱えられよう。しかし、供試したフダンソウ在来系統が、テンサイの1年生系統で観察されたような B 座と連鎖する劣性の長日要求性の抽苔遺伝子 (su₁) を有するか否かについては、本実験結果からは明らかにすることはできない。自然日長区で観察された抽苔個体頻度を考慮に入れると、長日要求性には、B 座とは独立に遺伝する少なくとも2つ以上の抽苔遺伝子が関与するものと思われる。

第3節 近縁野生種における1年生を支配する遺伝子の解析

第1項 材料および方法

1) テンサイ2年生系統との交雑

Beta 節の野生種である *B. vulgaris* ssp. *maritima*, *B. vulgaris* ssp. *adanensis* および *B. macrocarpa* の抽苔性の遺伝機構を、これら野生種を1回親としたテンサイの2年生系統との戻し交雑後代で解析した。

供試した親系統は、ssp. *maritima* については1年生系統「W35b」、ssp. *adanensis* については「Acc. Egypt」および *B. macrocarpa* については「Acc. Imperial Valley」である。これらの野生種の1年生系統とテンサイの2年生系統（「SP561001-0」または「NK150」）を交雑し、得られたF₁の抽苔個体を花粉親として2年生系統「TK80-2mm-0」に戻し交雑した。戻し交雑後代は、温室内に設定した全日長区で栽培し、抽苔した個体を花粉親として「TK80-2mm-0」に戻し交雑した。このような戻し交雑を数回繰り返し、ssp. *maritima* 「W35b」および ssp. *adanensis* 「Acc. Egypt」についてはB₄F₁を、また、*B. macrocarpa* 「Acc. Imperial Valley」についてはB₃F₁を育成した。1992年、B₄F₁およびB₃F₁の種子を6月1日にペーパーポットに播種し、温室内で4週間育苗した後、7月1日に実験圃場に設定した20時間日長区と対照の自然日長区に定植して抽苔性を調査した。ssp. *maritima* 「W35b」および ssp. *adanensis* 「Acc. Egypt」との交雑では自然日長区で抽苔した個体を、*B. macrocarpa* 「Acc. Imperial Valley」との交雑では20時間日長区で抽苔した個体を、それぞれ花粉親として「TK80-2mm-0」に戻し交雑し、B₅F₁またはB₄F₁を育成した。また、抽苔個体間の兄妹交配によりB₄F₂およびB₃F₂を育成した。1993年、得られた分離集団の種子を5月18日にペーパーポットに播種し、温室内で4週間育苗した後、6月15日に20時間日長区と自然日長区に定植して抽苔性を調査した。また、*B. macrocarpa* 「Acc. Imperial Valley」との交雑では、抽苔した個体を用いてB₅F₁およびB₄F₂を育成した。1994年、これらの種子を5月19日にペーパーポットに播種し、温室内で4週間育苗し

た後、6月21日に20時間日長区に定植して抽苔性を調査した。

2) テンサイの1年生系統「TA33-CMS」と *ssp. maritima* の1年生系統「W35b」の交雑

テンサイの1年生系統「TA33-CMS」と *ssp. maritima* の1年生系統「W35b」の交雑 F_1 を自殖して得た3組の F_2 家系を用いて、両者の1年生を支配する遺伝機構の相同性を検討した。なお、「TA33-CMS」は、第3章で用いた1年生系統「TA33-0」の細胞質雄性不稔同質遺伝子系統である。1992年、 F_2 の種子を親系統の種子と共に4月17日にペーパーポットに播種し、温室内で4週間育苗した後、5月20日に実験圃場に定植して抽苔性を調査した。

3) アイソザイム遺伝子の分析

各世代で分離するアイソザイム遺伝子座の遺伝子型をテンブengel電気泳動法により調査した(付表A)。調査した遺伝子座は、Aco₁、Got₂、Idh₁、Lap、Mdh₁、Mdh₃、Pgi₂ および Pgm₁ である。

第2項 結果および考察

1) 抽苔性の分離様式

a) *ssp. maritima* 「W35b」の1年生を支配する遺伝子の解析

ssp. maritima 「W35b」を1回親として「TK80-2mm-0」に戻し交雑した B_4F_1 、 B_5F_1 および B_4F_2 における抽苔性を表5-5に示す。抽苔個体頻度は、 B_4F_1 および B_5F_1 共に日長処理により異なり、20時間日長区では、調査した全ての家系で抽苔個体と未抽苔個体がほぼ1:1の割合で分離し、単因子分離の期待比に適合したが、自然日長区では、抽苔個体頻度が減少し、単因子分離の期待比には適合しなかった。また、自然日長区における抽苔個体頻度

表5-5. 「W35b」を1回親とするテンサイ2年生系統との戻し交雑後代における
抽苔個体と未抽苔個体の分離

世代	家系	自然日長区			20時間日長区		
		個体数		χ^2 値	個体数		χ^2 値
		抽苔	未抽苔		抽苔	未抽苔	
B ₄ F ₁	2-1-13	8	48	28.57 **	33	33	0.00
	2-1-14	0	31	-	17	23	0.90
	2-1-16	3	71	62.49 **	33	41	0.87
	2-1-17	0	72	-	29	42	2.38
	2-2-9	4	72	60.84 **	44	30	2.65
	2-2-10	3	54	45.63 **	26	36	1.61
	2-2-11	2	68	60.24 **	45	33	1.85
	2-2-12	1	70	67.06 **	32	42	1.35
異質性検定 $\chi^2=21.0$, df=7, $p<0.01$;				$\chi^2=10.8$, df=7, $0.10<p<0.25$			
B ₅ F ₁	2-1-13-1	23	46	7.67 *	33	26	0.83
	2-1-16-1	19	52	17.25 **	37	37	0.00
	2-1-16-2	24	40	4.00 *	36	31	0.37
異質性検定 $\chi^2=1.80$, df=2, $0.25<p<0.50$;				$\chi^2=0.50$, df=2, $0.75<p<0.90$			
B ₄ F ₂	2-1-13 (2×3)	100	102	64.7 **	51	15	0.2
	2-1-13 (4×5)	64	19	0.2			
異質性検定 $\chi^2=18.4$, df=1, $p<0.01$							

注1; χ^2 値は単因子分離の期待頻度 (B_nF₁で1:1, B_nF₂で3:1) に対する
観察頻度の適合性を示す

*, **: それぞれ5%および1%水準で有意

は、 B_4F_1 に比べて B_5F_1 で高かった。これは、 B_4F_1 の育成が、温室内の全日長下で抽苔した個体を親として用いたため、後に考察するように、自然日長下での抽苔の発現に必要な種々の長日要求性の抽苔遺伝子を欠落したためと思われる。一方、 B_4F_2 では、自然日長区で調査した2家系のうち1家系で抽苔個体頻度が単因子分離の期待比に適合したが、他の1家系では適合せず、未抽苔個体が過剰に分離した。しかし、同じ家系を20時間日長区で栽培したところ、抽苔個体頻度は単因子分離の期待比に適合した。

抽苔個体頻度が単因子分離を示した20時間日長区の結果に基づき、「W35b」の抽苔性を支配する遺伝子と R 座および5個のアイソザイム遺伝子座の間に連鎖分析を行った。その結果、この1年生を支配する遺伝子と第1連鎖群に属する R 座および Idh₁ 座との間に連鎖が認められた(表5-6)。これら遺伝子間の組換え価を最尤法(Allard 1956)により推定したところ、「W35b」の1年生遺伝子と Idh₁ 座の間には B_4F_1 で3.2%、 B_5F_1 で2.3%の組換え価が、また、この1年生遺伝子と R 座の間には B_4F_1 で17.9%の組換え価が得られた(表5-7)。また、R 座と Idh₁ 座の組換え価は B_4F_1 で18.6%と推定され、同じ B_4F_1 で推定されたこの1年生遺伝子と R 座の組換え価に比べて大きかった。したがって、これらの3遺伝子座の配列順序は、R - 「W35b」の1年生遺伝子 - Idh₁ と推定された。

B_4F_2 についても同様に Idh₁ 座と「W35b」の1年生遺伝子の連鎖分析を行った(表5-8)。 B_4F_2 では、抽苔個体頻度が必ずしも単因子分離に適合しなかったことから(表5-5)、単因子分離を示した家系について組換え価を推定した。その結果、家系「2-1-13(2×3)」の20時間日長区の結果からは1.6%の組換え価が、また、「2-1-13(4×5)」の自然日長区の結果からは5.0%の組換え価が得られた。これらの値は、 B_4F_1 および B_5F_1 で得られた値にほぼ一致した。抽苔個体頻度が単因子分離と異なった自然日長区の「2-1-13(2×3)」では、Idh₁ 座の「W35b型」および「 F_1 型」においても未抽苔個体が観察され、その頻度は「W35b型」に比べて「 F_1 型」で高かった($\chi^2 = 18.2$, $df = 1$, $p < 0.01$)。

以上の結果から、ssp. maritima 「W35b」の抽苔性は、20時間日長下では優性遺伝子に支配されることが明らかとなった。また、標識遺伝子を用いた連

表5-6. 「W35b」由来の1年生遺伝子と R 座およびアイソザイム遺伝子座の連鎖分析

世代	遺伝子座	調査 家系数	連鎖に関する有意性検定		有意性を 示す家系数
			χ^2	p	
B ₄ F ₁					
	<u>R</u>	2	57.1	<0.01	2
	<u>Aco</u> ₁	2	3.7	0.05~0.10	0
	<u>Idh</u> ₁	4	245.2	<0.01	4
	<u>Mdh</u> ₁	2	0.7	0.50~0.75	0
	<u>Pgm</u> ₁	3	0.4	0.50~0.75	0
B ₅ F ₁					
	<u>Aco</u> ₁	2	0.2	0.50~0.75	0
	<u>Idh</u> ₁	2	121.3	<0.01	2
	<u>Mdh</u> ₁	1	0.4	0.50~0.75	0
	<u>Pgi</u> ₂	1	0.9	0.25~0.50	0

注1；連鎖検定は、アイソザイム遺伝子型間の抽苔個体頻度に関し、各交雑の家系を集計して行った

注2；有意性を示した家系数は、家系毎の解析により有意な連鎖関係が認められた家系数を示す

表5-7. 「W35b」由来の1年生遺伝子と Idh₁ 座および R 座の組換え価の推定
(B_nF₁の結果)

遺伝 子座	世代	家系	Idh ₁ 座および R 座の遺伝子型				連鎖検定 χ ² 値	組換え価 (%)
			F ₁ 型		2年生型			
			抽苔	未抽苔	抽苔	未抽苔		
Idh ₁ -1年生遺伝子								
	B ₄ F ₁	2-1-13	32	3	2	29	47.51 **	7.6
		2-1-16	34	1	0	39	70.05 **	1.4
		2-2-10	26	1	0	35	58.07 **	1.6
		2-2-11	45	2	0	31	70.21 **	2.6
		合計	137	7	2	134	245.20 **	3.2
	異質性検定		χ ² = 12.8, df = 9, 0.10 < p < 0.25					
	B ₅ F ₁	2-1-13-1	33	0	0	26	60.66 **	0.0
		2-1-16-1	36	2	1	35	62.54 **	4.1
		合計	69	2	1	61	121.30 **	2.3
	異質性検定		χ ² = 2.8, df = 3, 0.25 < p < 0.50					
R-1年生遺伝子								
	B ₄ F ₁	2-2-10	21	7	5	29	23.29 **	19.4
		2-2-11	41	4	9	24	34.67 **	16.7
		合計	62	11	14	53	57.90 **	17.9
	異質性検定		χ ² = 7.2, df = 3, 0.05 < p < 0.10					
R-Idh ₁								
	B ₄ F ₁	2-2-10	22	6	5	29	25.81 **	17.7
		2-2-11	41	9	6	22	29.54 **	19.2
		合計	63	15	11	51	55.30 **	18.6
	異質性検定		χ ² = 5.6, df = 3, 0.10 < p < 0.25					

注1; 表中の数字は個体数を示す

** : 1%水準で有意

表5-8. 「W35b」とテンサイ2年生系統の戻し交雑B₄F₂における1年生遺伝子とIdh₁座の連鎖分析

Idh ₁ 座遺伝子型												
家系	日長	W35b 型		F ₁ 型		2 年生型		連鎖検定				
		抽苔	未抽苔	抽苔	未抽苔	抽苔	未抽苔	抽苔	未抽苔	χ ²	組換価(%)	
		%	%	%	%	%	%	%	%			
2-1-13 (2×3)	自然	48	3	5.8	58	37	38.9	0	62	100.0	176.42 **	-
	長日	18	0	0.0	33	0	0.0	1	14	93.3	50.99 **	1.6
2-1-13 (4×5)	自然	19	0	0.0	43	3	6.5	1	16	94.1	51.04 **	5.0

注1；表中の数字は個体数を，また，%は未抽苔個体割合を示す

注2；長日は20時間日長区を示す

**：1%水準で有意

鎖分析により、この1年生遺伝子は、テンサイの1年生を支配する遺伝子 (B) と同一の座に位置していた。しかし、自然日長下で抽苔を誘導するには、この1年生を支配する遺伝子に加え、さらに長日要求性の抽苔遺伝子の働きが必要と思われる。

b) *ssp. adanensis* 「Acc. Egypt」の1年生を支配する遺伝子の解析

ssp. adanensis 「Acc. Egypt」を1回親として「TK80-2mm-0」に戻し交雑した B_4F_1 、 B_5F_1 および B_4F_2 における抽苔性を表5-9に示す。抽苔個体頻度は、 B_4F_1 および B_5F_1 共に日長により異なり、20時間日長区では、調査した全ての家系で抽苔個体と未抽苔個体がほぼ1:1の割合で分離し、単因子分離の期待比に適合したが、自然日長区では、抽苔個体頻度が減少し、単因子分離の期待比には適合しなかった。 B_4F_2 では、自然日長区でのみ抽苔性を調査したが、調査した2家系のうち1家系で単因子分離が認められたが、他の1家系では単因子分離の期待比に比べて未抽苔個体が過剰に分離した。

抽苔個体頻度が単因子分離を示した20時間日長区の結果に基づき、抽苔性を支配する遺伝子と R 座および5個のアイソザイム遺伝子座の間に連鎖分析を行った。その結果、*ssp. maritima* 「W35b」と同様に、この1年生遺伝子と第1連鎖群に属する R 座および Idh₁ 座との間に連鎖関係が認められた (表5-10)。これら遺伝子間の組換え価を最尤法 (Allard 1956) により推定したところ、「Acc. Egypt」の1年生遺伝子と Idh₁ 座の間には B_4F_1 で1.7%、 B_5F_1 で3.2%の組換え価が、また、この1年生遺伝子と R 座の間には B_4F_1 で19.5%、 B_5F_1 で32.8%の組換え価が得られた (表5-11)。また、R 座と Idh₁ 座の組換え価は、 B_4F_1 で21.2%および B_5F_1 で34.3%と推定された。これらの組換え価のうち、 B_5F_1 の結果に基づいて推定された R 座と1年生遺伝子および R 座と Idh₁ 座の組換え価は、 B_4F_1 で推定された値に比べて高かった。これは、 B_5F_1 で解析した家系「2-1-34-1」での R の表現型の評価に原因すると思われる。この家系では、1回目の交雑に供試した2年生親系統「NK150」を特徴づける植物体全体の着色にかかわる2つの遺伝子座 (Y と R) が分離しており、胚軸色のかわりに茎葉の着色に

表5-9. 「AC. Egypt」を1回親とするテンサイ2年生系統との戻し交雑後代における抽苔個体と未抽苔個体の分離

世代	家系	自然日長区			20時間日長区		
		個体数		χ^2 値	個体数		χ^2 値
		抽苔	未抽苔		抽苔	未抽苔	
B ₄ F ₁	1-1-26	0	75	-	40	38	0.05
	2-1-33	14	50	20.25 **	23	23	0.00
	2-1-34	6	71	54.87 **	39	33	0.50
	異質性検定	$\chi^2=20.0$, df=2, $p>0.01$;			$\chi^2=0.40$, df=2, $0.75<p<0.90$		
B ₅ F ₁	2-1-33-1	13	62	32.01 **	39	27	2.18
	2-1-33-2	9	63	40.50 **	37	33	0.23
	2-1-34-1	15	55	22.86 **	32	35	0.13
	異質性検定	$\chi^2=2.0$, df=2, $0.25<p<0.50$;			$\chi^2=1.70$, df=2, $0.25<p<0.50$		
B ₄ F ₂	2-1-33 (3×4)	53	32	7.25 **			
	2-1-33 (5×6)	52	23	1.28			
	異質性検定	$\chi^2=0.86$, df=1, $0.25<p<0.50$					

注1 ; χ^2 値は単因子分離の期待頻度 (B_nF₁で1 : 1, B_nF₂で3 : 1) に対する観察頻度の適合性を示す

** : 1%水準で有意

表5-10. 「Acc. Egypt」由来の1年生遺伝子と R 座およびアイソザイム遺伝子座の連鎖分析

世代	遺伝子座	調査 家系数	連鎖に関する有意性検定		有意性を 示す家系数
			χ^2	p	
B ₄ F ₁					
	<u>R</u>	2	40.6	<0.01	2
	<u>Aco₁</u>	2	3.7	0.05~0.10	0
	<u>Idh₁</u>	2	110.1	<0.01	2
	<u>Pgi₂</u>	2	0.3	0.50~0.75	0
B ₅ F ₁					
	<u>R</u>	1	8.2	<0.01	1
	<u>Aco₁</u>	2	3.5	0.05~0.10	0
	<u>Idh₁</u>	3	178.7	<0.01	3
	<u>Lap</u>	2	0.4	0.50~0.75	0
	<u>Pgi₂</u>	3	3.4	0.05~0.10	0
	<u>Pgm₁</u>	1	0.1	0.75~0.90	0

注1 ; 連鎖検定は, アイソザイム遺伝子型間の抽苔個体頻度に関し, 各交雑の家系を集計して行った

注2 ; 有意性を示した家系数は, 家系毎の解析により有意な連鎖関係が認められた家系数を示す

表5-11. 「Acc. Egypt」由来の1年生遺伝子と Idh₁ 座および R 座の間の組換え価の推定 (B₄F₁の結果)

			Idh ₁ 座および R 座の遺伝子型				連鎖検定 χ ² 値	組換え価 (%)
遺伝 子座	世代	家系	F ₁ 型		2年生型			
			抽苔	未抽苔	抽苔	未抽苔		
Idh ₁ -1年生遺伝子								
	B ₄ F ₁	2-1-33	23	1	0	22	42.09 **	2.2
		2-1-34	39	1	0	32	68.06 **	1.4
		合計	62	2	0	54	110.10 **	1.7
	異質性検定		χ ² = 2.0, df = 3, 0.50 < p < 0.75					
	B ₅ F ₁	2-1-33-1	39	3	0	24	61.63 **	4.5
		2-1-33-2	36	0	0	33	69.26 **	0.0
		2-1-34-1	31	2	1	33	55.69 **	4.5
		合計	106	5	1	90	178.70 **	3.0
	異質性検定		χ ² = 7.5, df = 6, 0.25 < p < 0.50					
R-1年生遺伝子								
	B ₄ F ₁	2-1-33	18	2	5	21	22.26 **	15.2
		2-1-34	31	8	8	25	22.22 **	22.2
		合計	49	10	13	46	40.60 **	19.5
	異質性検定		χ ² = 3.3, df = 3, 0.25 < p < 0.50					
	B ₅ F ₁	2-1-34-1	21	11	11	24	8.16 **	32.8
R-Idh ₁								
	B ₄ F ₁	2-1-33	18	2	6	20	19.57 **	17.4
		2-1-34	31	8	9	24	20.06 **	23.6
		合計	49	10	15	44	39.20 **	21.2
	異質性検定		χ ² = 2.4, df = 3, 0.25 < p < 0.50					
	B ₅ F ₁	2-1-34-1	21	11	12	23	6.73 **	34.3

注1; 表中の数字は個体数を示す

** : 1%水準で有意

基づいて、R の表現型を評価した。この Y 遺伝子座は、第1連鎖群上で R 座を中心に B 座または Idh₁ 座とは反対方向に位置しており (Owen & Ryser 1942; Smed et al. 1989; Abe et al. 1993), この家系で得られた R 座と「Acc. Egypt」の1年生遺伝子ならびに Idh₁ 座の組換え価は、むしろ Y 座と「Acc. Egypt」の1年生遺伝子および Idh₁ 座の組換え価として理解した方がよいであろう。これらの結果から、これらの遺伝子座は、Y - R - 「Acc. Egypt」の1年生遺伝子 - Idh₁ の順に配列すると考えられ、テンサイの遺伝子配列と一致した (Owen & Ryser 1942; Smed et al. 1989; Abe et al. 1993)。

B_4F_2 についても同様に、Idh₁ 座と「Acc. Egypt」の1年生遺伝子の連鎖分析を行った (表5-12)。期待されるように、抽苔個体は、Idh₁ 座の「Acc. Egypt 型」と「 F_1 型」に限られ、「2年生型」では抽苔個体は観察されなかった。しかし、Idh₁ 座の「Acc. Egypt 型」では、ほとんど全ての個体が抽苔したのに対し、「 F_1 型」では14.6%および22.5%の未抽苔個体が観察された。仮に、Idh₁ 座と「Acc. Egypt」の1年生遺伝子の組換え価を B_4F_1 および B_5F_1 の平均値である2.9%と仮定すると、第3章の表3-5から、Idh₁ 座の「 F_1 型」における未抽苔個体の期待頻度は2.8%となる。したがって、Idh₁ 座の「 F_1 型」で観察された未抽苔個体の頻度は期待頻度に比べて高かった。

以上の結果から、ssp. adanensis 「Acc. Egypt」の抽苔性は、ssp. maritima 「W35b」同様に、20時間日長下では優性遺伝子に支配され、テンサイの1年生を支配する遺伝子 (B) と同一の座に位置するが、自然日長下での抽苔は、この1年生を支配する遺伝子に加え、さらに長日要求性の抽苔遺伝子の働きが必要と思われる。

c) B. macrocarpa 「Acc. Imperial Valley」

B. macrocarpa 「Acc. Imperial Valley」を1回親として「TK80-2mm-0」に戻し交雑した後代における抽苔性を表5-13に示す。 B_3F_1 では、自然日長区と20時間日長区の両方で抽苔性を調査したが、自然日長区では抽苔個体が認められなかったことから、 B_4F_1 以降の調査は20時間日長区でのみ行った。

表5-12. 「Acc. Egypt」とテンサイ2年生系統の戻し交雑B₄F₂における1年生遺伝子と Idh₁ 座の連鎖分析

Idh ₁ 座の遺伝子型										
家系	Acc. Egypt 型			F ₁ 型			2年生型			連鎖検定 χ ² 値
	抽苔	未抽苔	%	抽苔	未抽苔	%	抽苔	未抽苔	%	
2-1-33 (3×4)	22	1	4.3	31	9	22.5	0	22	100.0	83.76 **
2-1-33 (5×6)	17	0	0.0	35	6	14.6	0	17	100.0	41.79 **

注1; 表中の数字は個体数を, また, %は未抽苔個体割合を示す

** : 1%水準で有意

20時間日長区における抽苔個体頻度は、多くの家系で *ssp. maritima* 「W35b」や *ssp. adanensis* 「Acc. Egypt」で観察されたような単因子分離に適合せず、世代平均の抽苔個体頻度は、 B_3F_1 で9.7%， B_4F_1 で15.2%， B_5F_1 で26.8%であった。 B_3F_2 および B_4F_2 における抽苔個体頻度も全体的に低かったが、 B_4F_2 では抽苔個体頻度が家系間で異なり、単因子分離を示す家系（36-3-1（3×4））も認められた。

B. macrocarpa 「Acc. Imperial Valley」とテンサイ2年生系統の交雑では、前述の2種の野生1年生系統との交雑とは異なり、抽苔個体頻度は単因子分離に適合しなかったが、アイソザイム遺伝子座との連鎖分析を通じて抽苔性を支配する遺伝子の解析を試みた。抽苔個体頻度に関する遺伝子型間の異質性検定の結果を表5-14に示す。調査した7個のアイソザイム遺伝子座のうち、第1連鎖群の *Idh₁* 座と *Got₂* 座で抽苔個体頻度に遺伝子型間差異が認められた。いずれの場合においても、*B. macrocarpa* 「Acc. Imperial Valley」由来の対立遺伝子のホモ接合型（Acc. Imperial Valley 型）およびそれと2年生系統由来の対立遺伝子のヘテロ接合型（ F_1 型）で、後者のホモ接合型（2年生型）に比べて抽苔個体頻度が高く、これらの遺伝子座の近傍に *B. macrocarpa* 「Acc. Imperial Valley」の抽苔性を支配する遺伝子の存在が示唆された。しかし、 B_4F_1 家系「36-1-1」では、*Idh₁* 座との連鎖関係が認められず、その後代では、同様に連鎖関係が認められなかった家系（36-1-1-2 および 36-1-1（3×4））と連鎖関係を示した家系（36-1-1-1）が観察された。これら *Idh₁* 座との間に連鎖関係が認められなかった家系では、第1連鎖群上の抽苔遺伝子とは独立な1年生を支配する遺伝子が存在していると考えられる。

2) テンサイの1年生系統「TA33-CMS」と *ssp. maritima* の1年生系統「W35b」の有する1年生を支配する遺伝機構の相同性

テンサイの1年生系統「TA33-CMS」と *ssp. maritima* の1年生系統「W35b」の抽苔性を支配する遺伝機構の相同性を、両者の交雑 F_2 を用いて解析した。

両系統共に調査した全ての個体が自然日長下で抽苔したが、 F_2 では、未抽苔個体が11.1%～28.9%の頻度で分離した（表5-15）。前述のよう

表5-13. 「Acc. Imperial Valley」を1回親とするテンサイ2年生系統
との戻し交雑後代における抽苔個体と未抽個体の分離

世代	家系	個体数		抽苔個体 頻度(%)	χ^2 値
		抽苔	未抽苔		
B ₃ F ₁	36-1	1	76	1.3	73.05 **
	53-1	7	58	10.8	40.02 **
	53-3	7	67	9.5	48.65 **
	54-1	13	62	17.3	32.01 **
異質性検定 $\chi^2 = 11.4$, df = 3, p < 0.01					
B ₄ F ₁	36-1-1	15	54	21.7	22.04 **
	53-1-1	9	45	16.7	24.00 **
	53-1-2	3	42	6.7	33.80 **
	53-3-1	14	48	22.6	18.65 **
	54-1-1	5	55	8.3	41.67 **
異質性検定 $\chi^2 = 9.31$, df = 4, 0.05 < p < 0.10					
B ₅ F ₁	36-1-1-1	11	43	20.3	18.96 **
	36-1-1-2	15	39	27.8	10.67 **
	53-1-1-1	24	50	32.4	9.14 **
異質性検定 $\chi^2 = 2.28$, df = 2, 0.25 < p < 0.50					
B ₃ F ₂	53-1 (3×4)	19	60	20.3	109.37 **
	53-3 (2×3)	29	46	38.7	52.80 **
異質性検定 $\chi^2 = 3.83$, df = 1, 0.05 < p < 0.10					
B ₄ F ₂	36-1-1 (3×4)	44	15	74.6	0.01
	53-3-1 (4×5)	21	58	26.6	98.77 **
	53-3-1 (6×7)	12	63	16.0	139.24 **
	53-3-1 (8×9)	25	54	31.6	79.19 **
異質性検定 $\chi^2 = 55.42$, df = 3, p < 0.01					

注1; 戻し交雑後代の調査は、20時間日長区で行った

注2; χ^2 値は単因子分離の期待頻度 (B_nF₁で1:1, B_nF₂で3:1)
に対する観察頻度の適合性を示す

** : 1%水準で有意

表5-14a. アイソザイム遺伝子を用いた「Acc. Imperial Valley」由来の
1年生を支配する遺伝子の連鎖分析 (B_nF₁世代)

		アイソザイム遺伝子型							
		遺伝 子座	F ₁ 型			2年生型			連鎖検定 χ^2 値
世代	家系		抽苔	未抽苔	%	抽苔	未抽苔	%	
B ₃ F ₁	54-1	<u>Got₂</u>	12	22	35	1	38	3	13.29 **
		<u>Lap</u>	8	35	19	5	26	16	0.08
		<u>Mdh₁</u>	5	13	28	9	48	16	1.29
		<u>Mdh₃</u>	5	20	20	4	23	15	0.24
		<u>Pgi₂</u>	7	32	18	7	26	21	0.12
		<u>Pgm₁</u>	6	23	21	8	33	20	0.02
B ₄ F ₁	36-1-1	<u>Idh₁</u>	11	24	31	5	29	15	2.71
	53-3-1	<u>Got₂</u>	10	11	48	4	37	10	11.39 **
		<u>Idh₁</u>	13	10	57	1	38	3	24.09 **
		<u>Lap</u>	12	37	25	2	11	15	0.49
B ₅ F ₁	36-1-1-1	<u>Idh₁</u>	11	9	55	0	34	0	23.48 **
		<u>Pgm₁</u>	6	18	25	5	25	17	0.57
	36-1-1-2	<u>Idh₁</u>	8	23	26	7	16	30	0.14
		<u>Pgm₁</u>	5	21	19	10	18	36	1.83
	53-1-1-1	<u>Idh₁</u>	19	10	66	5	40	11	23.82 **

注1; 表中の数字は個体数を, また, %は抽苔個体割合を示す

** : 1%水準で有意

表5-14b. アイソザイム遺伝子を用いた「Acc. Imperial Valley」由来の1年生を
支配する遺伝子の連鎖分析 (B_nF₂世代)

世代	アイソザイム遺伝子型										連鎖検定 χ^2 値
および 家系	遺伝 子座	野生種型			F ₁ 型			2年生型			
		抽苔	未抽苔	%	抽苔	未抽苔	%	抽苔	未抽苔	%	
B ₃ F ₂											
53-1(3×4)	<u>Got₂</u>	6	12	33	13	31	30	0	17	0	6.95 *
	<u>Idh₁</u>	6	11	35	13	30	30	0	19	0	8.09 *
53-3(2×3)	<u>Got₂</u>	20	16	56	8	18	31	1	12	8	10.27 **
	<u>Idh₁</u>	13	11	54	16	19	46	0	16	0	13.25 **
	<u>Pgi₂</u>	5	0	100	10	8	56	10	37	27	16.17 **
B ₄ F ₂											
36-1-1(3×4)	<u>Idh₁</u>	8	3	73	25	4	86	11	8	58	4.88
	<u>Pgm₁</u>	24	8	75	12	4	75	8	3	73	0.02
53-3-1(4×5)	<u>Got₂</u>	2	8	20	17	24	42	2	26	7	10.30 **
	<u>Idh₁</u>	3	8	27	16	24	40	2	26	7	9.11 *
	<u>Pgm₁</u>	6	18	25	9	26	28	5	14	26	0.01
53-1-1(6×7)	<u>Got₂</u>	2	6	25	8	22	27	2	31	6	5.17
	<u>Idh₁</u>	1	7	13	10	26	28	1	30	3	7.55 *
	<u>Pgm₁</u>	3	20	13	8	25	24	1	18	5	3.45
53-1-1(8×9)	<u>Got₂</u>	6	3	67	18	18	50	1	30	3	21.78 **
	<u>Idh₁</u>	10	5	67	15	21	42	0	28	0	23.14 **
	<u>Pgm₁</u>	9	20	31	13	25	34	3	9	25	0.36

注1: 「野生種型」は「Acc. Imperial Valley」由来のホモ接合型を示す

注2: 表中の数字は個体数を, また, %は抽苔個体割合を示す

*, **: それぞれ5%および1%水準で有意

に, *ssp. maritima* 「W35b」は, 20時間日長下では, Idh_1 座と連鎖する非低温要求性の抽苔性を支配する遺伝子を有する。また, *ssp. maritima* 「W35b」と「TA33-CMS」は, 互いに異なる Idh_1 座の遺伝子型を有することから, 未抽苔個体の分離様式を Idh_1 座の遺伝子型間で比較した。その結果, 調査した3家系のうち家系Cを除き, 分離した未抽苔個体のほとんど全てが *ssp. maritima* 「W35b」に由来する対立遺伝子のホモ接合型(W35b型)に限られた(表5-16)。家系Cでは, 未抽苔個体は, Idh_1 座の「W35b型」で多く観察されたが, 「TA33-CMS」に由来する対立遺伝子のホモ接合型(TA33型)や両者のヘテロ接合型(F_1 型)においても少数ながら未抽苔個体が観察された。しかし, 分離した未抽苔個体を鉢に定植して, 低温処理をせずに温室内の20時間日長下で栽培したところ, 全ての個体が最終的に抽苔した。したがって, これらの未抽苔個体は, 非低温要求性の抽苔遺伝子を有するが, 戻し交雑後代で観察された抽苔性と同様に, 自然日長下での抽苔は長日要求性の抽苔遺伝子の働きが必要と思われる。

3) 近縁野生種の1年生を支配する遺伝機構

ssp. maritima 「W35b」, *ssp. adanensis* 「Acc. Egypt」および *B. macrocarpa* 「Acc. Imperial Valley」の1年生を支配する遺伝様式について考察する。

20時間日長下では, *ssp. maritima* 「W35b」および *ssp. adanensis* 「Acc. Egypt」の抽苔には各々優性遺伝子が関与していた。標識遺伝子を用いて連鎖分析を行った結果, これらの遺伝子座は, 第1連鎖群上で $R-1$ 年生遺伝子- Idh_1 の順に配列し, また, 推定された組換え価が両亜種でほぼ等しかったことから, 同一の遺伝子座に支配されていると考えられる。本研究では, これらの1年生遺伝子を, *ssp. maritima* 「W35b」由来の1年生遺伝子については B^m と, また, *ssp. adanensis* 「Acc. Egypt」由来の1年生遺伝子については B^a と呼ぶ。

一方, 自然日長下では, B^m 座あるいは B^a 座の存在だけでは抽苔は誘導されず, 抽苔は長日要求性の抽苔遺伝子の働きが必要であろう。 B^m 座または

表5-15. 「TA33-CMS」と「W35b」の交雑F₂における
抽苔個体と未抽個体の分離

親系統 および家系	個体数		抽苔個体 頻度 (%)
	抽苔	未抽苔	
TA33-CMS	10	0	100.0
W35b	10	0	100.0
F ₂ 家系A	48	11	81.4
家系B	40	5	88.9
家系C	86	35	71.1

表5-16. 「TA33-CMS」と「W35b」の交雑F₂における Idh₁ 座の遺
伝子型の抽苔性の関係

家系	<u>Idh₁</u> 座の遺伝子型					
	TA33 型		F ₁ 型		W35b 型	
	抽苔	未抽苔	抽苔	未抽苔	抽苔	未抽苔
家系A	43	0	5	1	0	10
家系B	14	0	16	0	10	5
家系C	33	3	49	8	4	24

注1; テンサイの1年生系統「TA33-CMS」由来の対立遺伝子のホモ接合型を「TA33 型」, *ssp. maritima* の1年生系統「W35b」由来の対立遺伝子のホモ接合型を「W35b 型」, 両者のヘテロ型を「F₁ 型」とした

注2; 表中の数字は個体数を示す

B^a 座とは独立な一つの長日要求性の抽苔遺伝子を仮定するならば、調査した戻し交雑後代 (B_0F_1) で、抽苔個体と未抽苔個体の期待分離比は 1 : 3 と期待される。しかし、観察された抽苔個体頻度はこの期待比に適合しなかったことから、自然日長下での抽苔は少なくとも複数個の長日要求性の抽苔遺伝子の働きが必要と思われる。

自然日長下で未抽苔個体が過剰に分離した B_4F_2 家系について、Idh₁ 座を標識として解析した結果、抽苔の発現が主にこれらの野生種の 1 年生遺伝子とテンサイ 2 年生遺伝子のヘテロ型で抑制されることが明らかとなった。この結果は、第 3 章で観察された高温・短日による抽苔の抑制と類似しており、これらの野生種の抽苔性を支配する長日要求性の抽苔遺伝子のうち一つが B^m や B^a の近傍に位置し、かつ劣性であると仮定することにより説明されよう。特に、ssp. maritima 「W35b」とテンサイの 1 年生系統の抽苔性を支配する遺伝機構の相同性を検討したところ、非低温要求性の抽苔遺伝子については同一と考えられたが、ssp. maritima 「W35b」の 1 年生遺伝子と連鎖する長日要求性の抽苔遺伝子は、抽苔を誘導するには、テンサイの 1 年生系統の有する長日要求性の抽苔遺伝子 (su₁) に比べてより長い日長を必要とする遺伝子として特徴づけられた。

B. macrocarpa 「Acc. Imperial Valley」の抽苔性には、20 時間日長下においても単因子分離の期待頻度に適合せず、複数の抽苔遺伝子の関与が示唆された。アイソザイム遺伝子座との連鎖分析の結果から、これらのうち一つは、第 1 連鎖群の Idh₁ 座および Got₂ 座の近傍に位置していると推察された。抽苔個体頻度は単因子分離の期待比に適合せず、これら遺伝子間の正確な組換え価は推察できなかったが、B. macrocarpa 「Acc. Imperial Valley」も ssp. maritima 「W35b」や ssp. adanensis 「Acc. Egypt」と同様に B 座の非低温要求性の抽苔遺伝子を有すると推察される。

また、調査した家系の中には、抽苔性が Idh₁ 座と連鎖関係を示さない家系も認められた。これらの家系では、B 座とは独立な非低温要求性の抽苔遺伝子が分離しているものと考えられる。Abe et al. (1987) は、B. macrocarpa 「Acc. Imperial Valley」とテンサイの 2 年生系統の交雑 F_2 を、アイソザイム遺伝子を標識として用いた解析から、非低温要求性を支配する抽苔遺伝子のう

ち1つが他の連鎖群に位置している Pox_2 の近傍に存在することを示唆した。したがって、 Pox_2 の近傍に存在する抽苔遺伝子は、本実験で検出された B 座とは独立な非低温要求性の抽苔遺伝子と同一のものと思われる。本実験では、 Pox_2 については分離集団に多型が認められず、遺伝標識として利用することができなかったが、 Pox_2 と抽苔遺伝子の連鎖については、今後の研究課題である。

第6章 総合考察

テンサイにおける生殖生長である抽苔現象は、低温要求性が長日要求性と結びついており、それらの遺伝的支配を明らかにすることが難抽苔性品種育成の基礎として肝要である。本研究では、テンサイを中心に、フダンソウや Beta 節の近縁野生種における抽苔現象を様々な温度および日長条件のもとでの遺伝様式を明らかにした。

1年生系統の抽苔性は、1つの非低温要求性の抽苔遺伝子と複数の長日要求性の抽苔遺伝子によって支配され、前者は後者の一つと連鎖し、遺伝子複合体を形成していることを明らかにした。この長日要求性の抽苔遺伝子は、抽苔の発現だけではなく、開花早晚性にも大きな影響を与えていると考えられる。

Owen & McFarlane (1958) を始めとする多くの研究者によって指摘されてきた B 座の遺伝子型間にみられる抽苔性の差や開花早晚性の差を支配する遺伝子は、これらの長日要求性の抽苔遺伝子の作用として理解されよう。実験に供試した B を有する系統は自殖系統であるため、上述の検出された多型性は、自家不和合性を有する2年生系統に由来したものと考えられる。また、B 座と連鎖する長日要求性の抽苔遺伝子の存在も、商業品種「エマ」で見いだされた抽苔変異体や、フダンソウおよび1年生野生種の抽苔性の解析より指摘された。しかし、B と連鎖するテンサイの1年生系統に由来する比較的短い日長下で抽苔を誘導する長日要求性の抽苔遺伝子 (su_1) に比べて、これらの長日要求性の抽苔遺伝子は、より長い日長条件にならない限り、抽苔は誘起されない。したがって、この長日要求性の抽苔遺伝子座 (su_1) は、比較的短い長日要求性、より長い長日要求性など作用性の異なる対立遺伝子が分化していたと考えられる。したがって、抽苔性を支配する種々の抽苔遺伝子が通常の育種母材となる系統内で多型的であることが示唆される。同様の遺伝的多型性は、抽苔性の異なる2年生系統間の交雑後代においても認められた。これらの事実から、従来指摘されてきたテンサイの抽苔性の選抜に対する高い反応 (Dudock van Heel 1927; Marcum 1948; McFarlane et al. 1948; O'Connor 1973; Longden 1980; O'Connor & Fitzgerald 1987) は、抽苔性に複数の遺伝子が関与し、それらが系統間あるいは系統内で多型的であることによると理解され

る。

遺伝子複合体を構成する B 座の非低温要求性対立遺伝子が、商業品種「エマ」で見いだされた抽苔変異体や、中国や日本のフダンソウ在来系統の抽苔変異体、B. vulgaris ssp. maritima の1年生系統、ssp. adanensis および B. macrocarpa に認められた。一方、2年生を支配する低温要求性の抽苔遺伝子にも、弱低温要求性や強低温要求性等の低温要求性の度合で異なる対立遺伝子が分化していることが、抽苔性の異なる2年生系統間の交雑後代の解析から明らかにした。B 座には、作用性の異なる複対立遺伝子が分化し、テンサイの品種系統や Beta 節の野生種に認められた低温要求性および非低温要求性の対立遺伝子に支配される抽苔性に関わる主要な差をもたらしていた。したがって、B 座は、テンサイを含む Beta 節植物の非低温要求性および低温要求性の抽苔性を支配する主要な遺伝子座であると言える。

B 座以外の非低温要求性の抽苔遺伝子の存在がテンサイの自殖系統で見いだされた抽苔変異体や B. macrocarpa の抽苔性の遺伝解析より指摘された。これらの遺伝子の対立性ならびに座乗染色体については、本研究では明らかにすることができなかった。

本研究の結果は、さらに、春化過程で進行する低温感応の形質発現が、春化後の過程で進行する長日要求性等の形質発現に強く影響をすることを示唆する。テンサイの2年生系統の抽苔が最終的に誘導されるには、植物体があらかじめ一定期間の低温に感応しなければならない。したがって、長日要求性の抽苔遺伝子など低温感応後に作用する遺伝子の発現は B 座の低温要求性の対立抽苔遺伝子の作用に強く依存する。このような抽苔性に関与する構成因子間の形質発現の順序は、形質発現の後期で作用する遺伝子の検出を困難にする。したがって、抽苔過程の後期で作用する抽苔遺伝子を解析するには、交雑や後代検定の方法に十分留意しなければならない。テンサイの抽苔性には複数の環境要因が関与しており、最終産物である抽苔の発現に基づいた遺伝機構の解釈を複雑なものとしてきた。したがって、テンサイの抽苔性の遺伝機構を理解するには、個々の要因に対する反応性を個別に解析することが必要である。そのためには、各環境要因に応答して生産される生長調節物質やタンパク質などの一次産物を同定することが不可欠であろう (Lexander 1975; Sadeghian & Lexander

1993)。また、本研究で試みたように、B 座のような作用性の明らかな遺伝子の利用も有効である。本研究では、2年生系統と B を有する1年生系統の交雑後代で開花早晚性の異なる B 座のホモ接合型系統を利用した遺伝解析により、低温要求性とは独立に作用する長日要求性の開花早晚性を支配する遺伝子を検出した。これらの系統の開花早晚性を支配する遺伝子と連鎖する遺伝標識を利用して、低温要求性の抽苔遺伝子が分離する交雑後代においても、それらの遺伝標識を利用することにより、抽苔過程の後期で作用する長日依存性の遺伝子の検出が期待される。

以上のテンサイの抽苔性の遺伝機構の考察から、難抽苔性の育種を考えたとき、第1に、B 座での非あるいは弱低温要求性の抽苔遺伝子から強低温要求性の抽苔遺伝子への置換が必要であろう。この場合、B 座と密接に連鎖する Idh₁ 座は幼苗期での検定が可能であることから、間接的な選抜の標識として有効であると考えられる。また、対立性や所属連鎖群を同定することはできなかったが、長日要求性の抽苔遺伝子も複数個存在しているものと推察され、これらの改変による難抽苔性の育種も有効であると期待される。

一方、抽苔性を支配する遺伝子を検出するための遺伝標識の開発も必要であろう。本研究では、多型的なアイソザイム遺伝子を利用して、関与遺伝子の解析を試みた。しかし、標識としての有用性は、主にそれらの利用しうる多型性に依存しており、B 座以外の種々の抽苔遺伝子を捕捉するには、本研究で用いたアイソザイム遺伝子だけでは不十分であった。近年、他の作物と同様に、テンサイにおいても RFLP を用いた染色体地図が構築されている (Barzen et al. 1992; Pillen et al. 1992; Boudry et al. 1994)。アイソザイム遺伝子に加えて、RFLP の利用や RAPD 標識 (Pillen et al. 1992) の利用が抽苔性を支配する抽苔遺伝子を検出する上で有効な方法となろう。これらの標識は、抽苔性を支配する抽苔遺伝子の検出、ならびに遺伝子間の相互作用等を理解する上で利用されるだけでなく、品種育成の際の抽苔性の選抜にも十分に役立つものと期待される。

摘要

本研究は、テンサイの抽苔性を支配する遺伝機構を明らかにするため、1年生遺伝子(B)を利用したテンサイの開花早晚性や抽苔抑制に関する遺伝解析、抽苔性の異なる2年生系統間の交雑後代の遺伝解析、商業品種および自殖系統で見いだされた抽苔変異体の遺伝解析、フダンソウおよびテンサイの近縁野生種の抽苔性の遺伝解析を行った。

得られた結果は、以下のように要約される。

1) 1年生遺伝子を利用した開花早晚性および長日要求性の抽苔遺伝子の解析

2年生系統と非低温要求性を支配する抽苔遺伝子(B)を有する1年生系統の交雑後代で分離した開花早晚性ならびに高温・短日による抽苔抑制を支配する遺伝様式を解析した。

開花早晚性の異なるF₁個体に由来するF₂では、家系間および家系内に開花早晚性の変異が観察された。F₃後代の解析から、開花早晚性の変異は、B座の近傍に位置する長日要求性の抽苔遺伝子の存在が示唆される。また、それに加え、開花の早生性と晩生性の分離にはそれぞれ少なくとも2つ以上の遺伝子が関与していると推察された。

高温・短日による抽苔抑制には、優性と劣性の2つの抽苔遺伝子が関与し、それらのうち優性遺伝子がB座と相反相で連鎖すると推察された。また、日長処理に対する反応から、これらの抽苔抑制遺伝子は比較的短い日長下で作用する遺伝子と考えられた。したがって、テンサイの1年生を支配するB座は、非低温要求性の優性抽苔遺伝子と長日要求性の劣性抽苔遺伝子が連鎖する遺伝子複合体として理解された。

2) 2年生系統の抽苔性および抽苔変異体の遺伝様式の解析

抽苔性の異なる系統間の交雑後代において、抽苔性の分離様式は交雑ならびに家系により異なり、抽苔性には系統内外で多型的な複数の抽苔遺伝子が関与

することが示唆された。また、抽苔性は複数のアイソザイム遺伝子座との連鎖関係が認められた。これらのうち、Idh₁ で認められた連鎖関係は、調査した全ての交雑後代で観察され、抽苔性を支配する遺伝子が Idh₁ の近傍に位置することを明らかにした。易抽苔性は、比較的短い期間の低温に感応して抽苔を誘導する抽苔遺伝子に支配され、また、長い期間の低温を必要とする抽苔遺伝子に対し優性であると考えられた。また、抽苔性には、B 座と連鎖する長日要求性の抽苔遺伝子の存在が示唆された。

品種「エマ」で見いだされた抽苔変異体の遺伝様式は、長日条件で B 座の非低温要求性の抽苔対立遺伝子により説明されたが、自然日長条件では、それに加え、さらに複数の長日要求性の抽苔遺伝子の関与が示唆された。自殖系統「N2n-35-70」で見いだされた抽苔変異体は、B 座とは異なる非低温要求性の抽苔遺伝子と長日要求性の抽苔遺伝子の存在が示唆された。

3) フダンソウおよび近縁野生種における1年生を支配する遺伝子の解析

中国および日本のフダンソウ在来系統について、抽苔性を調査した結果、中国の四川省や江蘇省など低緯度地方の在来系統に抽苔個体が高頻度で観察された。抽苔性には、Idh₁ と平均10.9%の組換え価で連鎖する非低温要求性の抽苔遺伝子が関与していた。また、複数の長日要求性の抽苔遺伝子の関与が示唆された。

近縁野生種の1年生の遺伝様式を、テンサイ2年生系統との戻し交雑後代で解析した。B. vulgaris ssp. maritima および ssp. adanensis の1年生には、B 座の非低温要求性の抽苔遺伝子と複数の長日要求性の抽苔遺伝子が関与していた。ssp. maritima とテンサイの1年生系統の非低温要求性を支配する遺伝子(B)座は同一であったが、それと連鎖する長日要求性の抽苔遺伝子の作用が異なり、ssp. maritima の有する長日要求性の抽苔遺伝子はテンサイの1年生系統の有する長日要求性の抽苔遺伝子に比べて、抽苔を誘導する上でより長い日長を必要とする抽苔遺伝子として特徴づけられた。B. macrocarpa の抽苔性には、B 座に加え、それとは異なる非低温要求性の抽苔遺伝子が関与していた。

4) テンサイを含む Beta 節植物の抽苔性は、低温要求性の抽苔遺伝子と複数の長日要求性の抽苔遺伝子に支配され、前者は後者の一つと連鎖し、遺伝子複合体を構成していた。B 座と密接に連鎖している長日要求性の抽苔遺伝子座は、比較的短い長日要求性、より長い長日要求性など作用性の異なる対立遺伝子が分化していた。非低温要求性には、Idh₁ と強く連鎖している B 座の主働遺伝子が関与し、非低温要求性、弱低温要求性および強低温要求性など作用性の異なる対立遺伝子が分化しており、テンサイならびにその近縁野生種の抽苔の低温要求性に多様な変異をもたらしていた。

謝辞

本研究の遂行と取りまとめに当たり、終始丁寧な御指導を賜りました北海道大学農学部教授島本義也博士，同教授中嶋博博士，同教授三上哲夫博士，同助教授阿部純博士に謹んで感謝いたします。

また、終始相談相手になっていただき、絶えざるご教示と激励をいただきました同助手大原雅博士に感謝の意を表します。

また、長い間、私の身元保証人として生活と研究の面でお世話いただきました農業先端技術研究協会会長桃野作次郎博士に心より感謝いたします。

さらに、研究の遂行に際し、絶大なるご協力とご援助をいただきました山下雅幸博士（静岡大学農学部助手），北海道農学部植物遺伝資源学講座の院生の皆様，そして、終始お世話いただきました竹田紀子事務官，三沢為一技官に厚く御礼申し上げます。

引用文献

- Abe, J., H. Yoshikawa & Ch. Tsuda 1987. Genetic analysis for annual and early-flowering habit of Beta macrocarpa Guss., a related species of B. vulgaris L.: an analysis with enzyme-coding loci as chromosome marker. J. Fac. Agric., Hokkaido Univ. 63 (3) : 245-252.
- Abe, J. & Y. Shimamoto 1989. Evolutionary aspects and species relationships. Paper presented at an International Beta Genetic Resources Workshop, held at the Centre for Genetic Resources, the Netherlands. International Crop Network Series. 3: 71-79.
- 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, 低温および長日の影響. テン菜研究会報 31: 40-44
- 阿部 純 1990. Beta 属のアイソザイム変異と系統分化に関する研究. 北海道大学農学部邦文紀要. 17 (3) : 324-355.
- Abe, J., G. P. Guan & Y. Shimamoto 1993. Linkage maps for nine isozyme and four marker loci in sugarbeet (B. vulgaris L.). Euphytica 66: 117-126.
- Abegg, F. A. 1936. A genetic factor for the annual habit in beets and linkage relationship. Jour. Agric. Res. 53: 493-511.
- Aicher, L. D. & J. W. Saunders 1990. Inheritance studies and clonal fingerprinting with isoenzymes in sugarbeet. Crop Sci. 30: 1064-1072.
- Allard, R. W. 1956. Formulas and tables to facilitate the calculation of recombination values in heredity. Hilgardia 24: 235-278.
- Arnold, M. H. 1985. Sugar beet. Outlook on Agriculture 14 (3) : 109-114.
- Bachmann, L. P., P. Cueth & H. J. Rostel 1963. Untersuchungen über gibberellin-verabreichung in verschiedenen wachstumsphasen der Beta-Ruben. Zuchter 33 (1) : 50-58.

- Barzen, E., W. Mechelke, E. Ritter, J. F. Seitzer, & F. Salamini 1992. RFLP markers for sugar beet breeding - chromosomal linkage maps and location of major genes for Rhizomania resistance, monogerm and hypocotyl color. *Plant J.* 2: 601-611.
- Bolelova, Z. A., V. G. Tikhonova & E. Leshchenko 1984. Genetical and physiological aspects of bolting in sugar beet plants. *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya* 10: 95-99.
- Bosemark, N. O. 1969. Influence of seed-crop environment on root-crop characteristics. 32nd Winter Congress of the I. I. R. B., Paper No. 1.6: 1-11.
- Boudry, P., R. Wieber, P. Saumitou-Laprade, K. Pillen, H. Van Dijk and C. Jung 1994. Identification of RFLP markers closely linked to the bolting gene B and their significance for the study of the annual habit in beets (Beta vulgaris L.). *Theor. Appl. Genet.* 88: 852-858.
- Buttler, K. P. 1977. Variation in wild population of annual beet Beta (Chenopodiaceae). *Plant Syst. Evol.* 128: 123-136.
- Campbell, G. K. G. 1953. Selection of sugar beet for resistance to bolting. 16th Winter Congress of the I. I. R. B. pp. 5.
- Cardy, B. J. & W. D. Beversdorf 1984. Identification of soybean cultivars using isoenzyme electrophoresis. *Seed Sci. & Tech.* 12: 943-954.
- 中国農業科学院甜菜研究所 1984. 中国甜菜栽培学. 中国農業出版社. 北京. pp. 70-83. (中国語).
- Coons, G. H. 1954. The wild species of Beta. *Proc. Am. Soci. Sugar Beet Tech.* 8: 142-147.
- Curth, P. 1955. Temperatur und licht als bluhinduzierende faktoren bei der zuckerruben I. *Zuchter* 25: 14-17.
- Curth, P. 1960. Der ubergang in die reproduktieve phase bei der zuckerrube in abhangigkeit von verschiedenen umwelfaktoren.

Wiss. Abh. Dtsch. Akad. Landwirtschaftswissensch. Berlin. nr. 46. (Beitr. Z. Rubenforsch. nr.4) .

Curth, P. 1962. Spezielle untersuchungen zu vernalization und photoperiodismus der zuckereube. Z. Pflanzenzuchtg. 47: 254-276.

Curtis, G. J. & K. G. Hornseg 1964. Graft-transmissible induction of elongation and flowering in scions of sugar beet bred for resistance to bolting. Nature 202: 1238.

Curtis, G. J. 1964. Graft-transmissible of the flowering stimulus from a wild Beta species to a line of beet selected for resistance to bolting. Nature 203: 201-202.

Dudock van Heel, J. P. 1927. Inheritance of bolting in sugar beet. Genetica 9: 217-237.

Durant, M. J. & K. W. Jaggard 1988. Sugar beet seed advancement to increase establishment and decrease bolting. Jour. Agric. Sci. Camb. 110: 367-374.

Durant, M. J., S. J. Mash & K. W. Jaggard 1993. Effect of seed advancement and sowing date on establishment, bolting and yield of sugar beet. Jour. Agric. Sci. Camb. 121: 333-341.

Fife, J. M. & C. Price 1953. Bolting and flowering of sugar beet in continuous darkness. Plant Physiol. 28: 475-480.

Gaskill, J. O. 1952. Induction of reproductive development in sugar beet seedlings by photothermal treatment of young seedlings. Proc. Am. Soci. Sugar Beet Tech. 7: 112-120.

Gaskill, J. O. 1963a. Influence of age and supplemental light flowering of photothermally induced sugar beet seedlings. Jour. Am. Soci. Sugar Beet Tech. 12 (6) : 530-537.

Gaskill, J. O. 1963b. Comparison of fluorescent and incandescent lamps for promotion of flowering in sugar beet seedling. Jour. Am. Soci. Sugar Beet Tech. 12 (7) : 623-634.

- 管 国平・阿部 純・松田聡子・島本義也 1991. テンサイの開花早晚性に関する遺伝子の解析. てん菜研究会報 33: 119-125.
- 管 国平・阿部 純・島本義也 1992. テンサイにおける1年生遺伝子(B)の抑制遺伝子. てん菜研究会報 34: 51-57.
- 管 国平 1994. テンサイの砂糖収量に影響をおよぼす抽苔反応の遺伝学的研究. 飯島記念食品科学振興財団 平成4年度年報 pp. 266-269.
- 管 国平・阿部 純・島本義也 1994. テンサイの抽苔耐性に関する遺伝子の解析. てん菜研究会報 36: 印刷中.
- 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. てん菜研究会報 28: 62-67.
- Heide, O. M. 1973. Environmental control of bolting and flowering in red garden beets. *Meld. Nor. Landboukshoegsk.* 52 (15) : 17.
- 北海道農業試験場てん菜部 1985. テンサイ品種「モノヒカリ」に関する特性の追録. pp. 1-17.
- 北海道農業試験場てん菜部 1990. テンサイ試験成績概要(北農試編).
- 細川定治 1980. 甜菜. 養賢堂. 東京. pp. 91-180.
- 藤田正平 1989. テンサイの抽苔性に関する生理遺伝学的研究. 北海道大学農学部卒業論文 pp. 47-59.
- 藤目幸擴 1991. 抽苔生理と遺伝. 園芸学会平成3年度秋季大会シンポジウム講演要旨 pp. 118-146.
- 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. てん菜研究会報 11: 5-14.
- 金 善宝 1991. 中国小麦生態. 金善宝主編. 科学出版社. pp. 334-345. (中国語).
- Jaggard, K. W., R. Wickens, D. J. Webb & R. K. Scott 1983. Effect of sowing date on plant establishment and bolting and the influence of

these factors on yield of sugar beet. Jour. Agric. Sci. Camb.
101: 147-161.

Jolliffe, T. H. 1990. Genetical studies in relation to breeding objectives in sugar beet. Thesis, Univ. East Anglia, Norwich, England, pp. 35-48.

刈屋国男 1992. イネ開花期耐冷性の品種間差異. 育種・作物学会北海道談話会会報 33: 22-23.

黒沢厚基・斎藤英俊・佐山晃司 1984. モノヒカリの抽苔について. てん菜研究会報 26: 50-57.

蔵之内利和・関村 潔・川勝正夫・永田伸彦 1990. てんさいの一年生系統およびそれらと二年生系統との雑種にみられた抽苔性の差. 育種・作物学会北海道談話会会報 30: 16.

Lasa, J. M. 1977. Sugar beet bolting in the root crop. Jour. Agric. Sci. Camb. 89 (1) : 223-228.

Lasa, J. M. & B. Medina 1978. Multiplication of bolting resistant sugar beet (Beta vulgaris L.) . Consejo Superior de Investigaciones Cientificas. Anales de la Estacion Experimental de Aula dei. 14 (1-2) : 163-171.

Le Cochec, F. & P. Soreau 1989. Mode d'action des genes et heterosis pour le caractere montee au graine dans le croisement de deux linees fixees de betterave a sucre (B. vulgaris L.) . Agronomie 9: 585-590.

Letschert, J. P. W. 1993. Beta section Beta: biogeographical patterns of variation and taxonomy. Wageningen Agricultural University Papers 93-1: pp. 1-154.

Lexander, K. 1969. Increase in bolting as an effect of low temperature on unripe sugar beet seed. 32nd Winter Congress of the I. I. R. B. Paper No. 1. 8: 1-6.

Lexander, K. 1975. Bolting susceptibility of sugar beet (Beta vulgaris) in relation to sulfhydryls and disulfides and to protein

- composition of membranes. *Physiologia Plantarum* 33: 142-150.
- Lexander, K. 1980. Present knowledge of sugar beet bolting mechanisms. 43rd Winter Congress of the I. I. R. B. pp. 245-258.
- Lexander, K. 1985. Beta vulgaris. Beet crop (Sugar, Forage, and Vegetable) . In: Abraham H. Halevy (Ed.) , Handbook of Flowering, Vol. II pp. 24-32. CRC Press Boca Raton, Florida.
- Lexander, K. 1987. Characters related to the vernalization requirement of sugar beet. Manipulation of Flowering . J.G. Atherton. Butterworths pp. 147-158.
- Longden, P., N. Clarke & T. Thomas 1994. Why are bolting and flowering important in sugar beet?. Beet Review 62 (2) : 23-26.
- Longden, P. C., R. K. Scott & J. B. Tyldesley 1975. Bolting of sugar beet grown in England. Outlook on Agriculture 8 (4) : 188-193.
- Longden, P. C. 1980. Control of bolting in sugar beet. Joint Sci./BPGRG Monograph 6: 123-130.
- Lysgaard, C. P. 1978. Selection for reduced bolting susceptibility in beet and swedes, and the influence of environmental factors on bolting. Kgl. Vet. og Landbohøjsk. Arsskrift pp. 138-158.
- Marcum, W. B. 1948. Inheritance of bolting resistance. Proc. Am. Soci. Sugar Beet Tech. 5: 154-155.
- McFarlane, J. S., Charles Price & F. V. Owen 1948. Strains of sugar beet extremely resistant to bolting. Proc. Am. Soci. Sugar Beet Tech. 5: 151-153.
- Munerati, O. 1929. La possibilit  d'obtenir plusieurs generations de Beta vulgaris dans l'espace d'une ann e. Z. Vererb. lehre 49: 163-165.
- Munerati, O. 1931. Inheritance of the annual tendency in the common cultivated beet. [In Italian] . Z. Zuchtung, Reihe, A., Pflanzenzuchtung 17: 84-89.

- 中野睦子・川勝正夫・林 孝道・田中征勝 1994. テンサイ新品種「北海62号」の諸特性. てん菜研究会報 36: 印刷中.
- Nelson, R. T. & G. W. Deming 1952. Effect of bolters on yield and sucrose content of sugar beets. Proc. Am. Soci. Sugar Beet Tech. 441-444.
- O'Connor, L. 1973. Better bolting resistance in sugar beet. Biatas 27 (7) : 319-321.
- O'Connor, L. & P. Fitzgerald 1987. Out-of season sugar beet searching for bolting resistant varieties. Farm and Food Research 27-29.
- Owen, F. V., E. Carsner & M. Slout 1940. Photothermal induction of flowering in sugar beets. Jour. Agric. Res. 61 (2) : 101-124.
- Owen, F. V. & G. K. Ryser 1942. Some mendelian characters in Beta vulgaris and linkage observed in the Y-R-B group. Jour. Agric. Res. 65: 155-171.
- Owen, F. V. 1954. The significance of single gene reactions in sugar beets. Proc. Am. Soci. Sugar Beet Tech. 392-398.
- Owen, F. V. & J. S. McFarlane 1958. Successive annual backcrosses to a nonbolting inbred line of sugar beets. Jour. Am. Soci. Sugar Beet Tech. 10 (2) : 124-132.
- Pillen, K., G. Steinrucken, G. Wricke, R. G. Herrmann & C. Jung 1992. A linkage map of sugar beet (Beta vulgaris L.). Theor. Appl. Genet. 84: 129-135.
- Sadeghian, S. Y., H. C. Becker & E. Johansson 1993. Inheritance of bolting in three sugar beet crosses after different periods of vernalization. Plant Breeding 110: 328-333.
- Sadeghian, S. Y. & E. Johansson 1993. Genetic study of bolting and stem length in sugar beet (Beta vulgaris L.) using a factorial cross design. Euphytica 65: 177-185.

- Sadeghian, S. Y. & K. Alexander 1993. Fatty acid composition of plasma membranes in relation to bolting in sugar beet. *Flowering News Letter* 16: 39-43.
- Savitsky, V. F. 1952. genetic study of monogerm and multigerm characters in beets. *Proc. Am. Soci. Sugar Beet Tech.* 7: 331-338.
- Schwanitz, F. 1940. Beitrage zur zuchtung und genetik selbstfertiler ruben (Beta vulgaris L.) I. Erste ergebnisse von kreuzungen zwischen selbststeriler Beta vulgaris L. und selbstfertiler Beta maritima L. *Zuchter* 12: 167-178.
- Shaw, C. R. & R. Prasad 1970. Starch gel electrophoresis of enzymes - A complication of recipes. *Bioch. Genet.* 4: 297-320.
- 島本義也・棚田健生・阿部 純 1990. 一年生系統との検定交雑によるテンサイ系統の抽苔特性の解析. *てん菜研究会報* 32: 134-137.
- Second, G. 1982. Origin of the genetic diversity of cultivated rice (Oryza spp.) : study of polymorphism scored at 40 isozyme loci. *Jpn. J. Genet.* 57: 25-57.
- Smed, E., J. P. C. Van Geyt & M. Oleo 1989. Genetical control and linkage relationships of isozyme markers in sugar beet (Beta vulgaris L.) . 1. Isocitrate dehydrogenase, adenylate kinase, phosphoglucumutase, glucose phosphate isomerase and cathodal peroxidase. *Theor. Appl. Genet.* 78: 97-104.
- Smit, A. L. 1982. Influence of temperature and daylength on bolting in sugar-beet. 45th Winter Congress of the I. I. R. B. 17-18: 25-36.
- Smit, A. L. 1983. Influence of external factors on growth and development of sugar-beet (Beta vulgaris L.) . Centre for Agricultural Publishing and Department Wagenigen. pp. 1-109.
- Smith, G. A. 1980. Sugarbeet. Hybridization of crop plants. W. R. Fehr and H. H. Hadley eds. American Society of Agronomy and Crop Science Society of America, Publishers. Madison, Wisconsin, USA 1980: 601-616.

Stout, M. 1946. Relation of temperature to reproduction in sugar beet.
Jour. Agric. Res. 72: 49.

須藤千春 1960. 甜菜の育種. 日本ビート糖業協会. pp. 21-31.

Tasopoulou, D. P. & A. G. Sficas 1978. Bolting, fresh root yield, and soluble solids of sugar beets as affected by sowing date and gibberellin treatment. Jour. Am. Soci. Sugar Beet Tech. 20 (2) : 115-126.

Van Dijk, H. & P. Boudry 1991. Genetic variability for life-histories in Beta maritima. In: L. Frese (Ed) , International Beta Genetic Resources Word Shop held at the Institute for Crop Science and Plant Breeding, Germany, 24-28 June 1991. International Crop Network Series 7: 9-16. IBPGR, Rome.

Van Gety, J. P. C. & E. Smed 1984. Polymorphism of some marker enzyme of the sugarbeet (Beta vulgaris L.) investigated by polyacrylamide gel electrophoresis and starch gel electrophoresis. Z. Pflanzenzuchtg. 92: 295-308.

Van Gety, J. P. C., W. Lange, M. Oleo & Th. S. M. De Bock 1990. Natural variation within the genus Beta and its possible use for breeding sugar beet: A review. Euphytica 49: 57-76.

Voss, J. 1936. Experimentelle auslosung des schossens und prufung der schossneigung der rubensorten (B. vulgaris L.) . Angew. Bot. 58: 370-408.

王 立芳 1979. 光照和温度条件对甜菜抽苔開花的影響. 甜菜糖業 1979 No. 2: 12-17. (中国語) .

Wareing, P. F. & I. D. J. Phillips 1981. Growth & differentiation in plants. 古谷雅樹 監訳 1983. 植物の成長と分化<下>. 学会出版センター. pp. 344-370.

Wellensiek, S. J. & F. A. Hakkaart 1955. Vernalization and Age. Nederlandse akademie van wetenschappen, Proceedings 58: 16-21.

Willey, L. A. 1970. Bolting in early-sown beet. British Sugar Beet

Review 39 (2) : 67-68.

Wood, D. W. & R. K. Scott 1975. Sowing sugar beet in autumn in England.
Jour. Agric. Sci. Camb. 84: 97-108.

Wood, D. W., R. K. Scott & P. C. Longden 1982. Effects of seed crop
ripening temperatures on bolting in the sugar beet root crop.
45th Winter Congress of the I. I. R. B. 17-18: 15-24.

吉武哲夫・須藤千春・今西 茂・牧田道夫 1969. 育種手段としてのてん菜の
栄養生長ならびに生殖生長の調節に関する研究. てん菜研究会報 4:
1-83.

付表A： アイソザイム遺伝子の分析方法

アイソザイムの分析は、Abe & Shimamoto (1989) の方法を参考に実施した。3%のショ糖を含む13%のデンプンゲルを担体とし、粗酵素液は、40mgの成熟葉に、50 μ lの抽出液 {0.1 M トリス塩酸緩衝液 (pH 7.5), 1% 2-メルカプト-エタノール, 10 mM MgCl₂, 1 mM エチレンジアミン4酢酸2ナトリウム塩, および4%ポリビニルピロリドン (分子量40,000)} を加え磨碎して得た。電気泳動は、付表A-1に示す4種類の緩衝液を用いて、4℃の低温条件下で行った。泳動時間は、トリス-クエン酸緩衝液では20 mAの定電流下で5時間、トリス-ヒスチジン酸緩衝液では25 mAの定電流下で6時間、水酸化リチウム緩衝液では150 Vの定電圧下で1時間、その後250 Vの定電圧下で6時間、ならびにヒスチジン-クエン酸緩衝液では250 Vの定電圧下で4時間行った。

本研究で調査した10種類の酵素は、アコニターゼ (ACO), アデニルキナーゼ (AK), グルタミン酸脱水素酵素 (GDH), グルタミン酸オキサロ酢酸転移酵素 (GOT), イソクエン酸脱水素酵素 (IDH), ロイシンアミノペプチダーゼ (LAP), リンゴ酸脱水素酵素 (MDH), フォスフォグルコースイソメラーゼ (PGI) フォスフォグルコムダーゼ (PGM) およびシキミ酸脱水素酵素 (SKDH) である。各酵素の染色方法は、Abe & Shimamoto (1989) および阿部 (1990) に従った (表A-2)。

付表A-1. アイソザイム遺伝子の分析に用いた4種類の電気泳動緩衝液

緩衝液	成分
トリス-クエン酸緩衝液 (pH 7.0) (Van Geyt & Smed 1984)	
泳動用緩衝液	0.135 M トリスアミノメタン 0.043 M クエン酸1水和物
ゲル用緩衝液	0.009 M トリスアミノメタン 0.003 M クエン酸1水和物
トリス-ヒスチジン酸緩衝液 (pH 7.5) (Second 1982)	
泳動用緩衝液	0.400 M トリスアミノメタン 0.124 M クエン酸1水和物
ゲル用緩衝液	0.015 M ヒスチジン塩酸塩 0.019 M トリスアミノメタン
水酸化リチウム緩衝液 (pH 8.3) (Shaw & Prasad 1970)	
泳動用緩衝液	0.190 M ホウ酸 0.029 M 水酸化リチウム1水和物
ゲル用緩衝液	0.046 M トリスアミノメタン 0.007 M クエン酸1水和物 0.003 M 水酸化リチウム1水和物 0.019 M ホウ酸
ヒスチジン-クエン酸緩衝液 (pH 6.5) (Cardy & Beversdorf 1984)	
泳動用緩衝液	0.065 M L-ヒスチジン 0.007 M クエン酸1水和物
ゲル用緩衝液	0.016 M L-ヒスチジン 0.002 M クエン酸1水和物

付表A-2a. 酵素染色法

酵素	酵素番号	染色成分	
ACO	E. C. 4. 2. 1. 3	25 ml	0.1 M トリスクエン酸緩衝液 (pH 8.0)
		75 mg	シス-アコニット酸
		10 mg	NADP
		5 mg	テトラゾリウムチアゾールブルー
		1 mg	フェナジンメトサルフェート
		50 mg	MgCl ₂
		5 mg	NaCO ₃
		60 units	イソクエン酸脱水素酵素
AK	E. C. 2. 7. 4. 3	25 ml	0.1 M トリスクエン酸緩衝液 (pH 8.0)
		100 mg	グルコース
		40 units	グルコース-6-リン酸脱水素酵素
		170 units	ヘキソキナーゼ
		20 mg	NAD
		5 mg	テトラゾリウムチアゾールブルー
		1 mg	フェナジンメトサルフェート
		20 mg	アデノシン2リン酸
		50 mg	MgCl ₂
		5 mg	NaCO ₃
GDH	E. C. 1. 4. 1. 2	25 ml	0.1 M トリスクエン酸緩衝液 (pH 8.0)
		1 g	L-グルタミン酸ナトリウム塩
		20 mg	NAD
		5 mg	テトラゾリウムチアゾールブルー
		1 mg	フェナジンメトサルフェート
		50 mg	CaCl ₂
GOT	E. C. 2. 6. 1. 1	25 ml	基質溶液 (pH 7.4)
			365 mg d-ケトグルタル酸
			5 g ポリビニルピロリドン(K-30)
			500 mg エチレンジアミン四酢酸二ナトリウム塩
			1.3 g L-アスパラギン酸
		50 mg	Fast Blue BB塩
		5 mg	リン酸ピリドキサル

注; NAD: β -ジホスホピリジンヌクレオチド, 酸化型

NADP: β -ジホスホピリジンヌクレオチドリッ酸, 酸化型

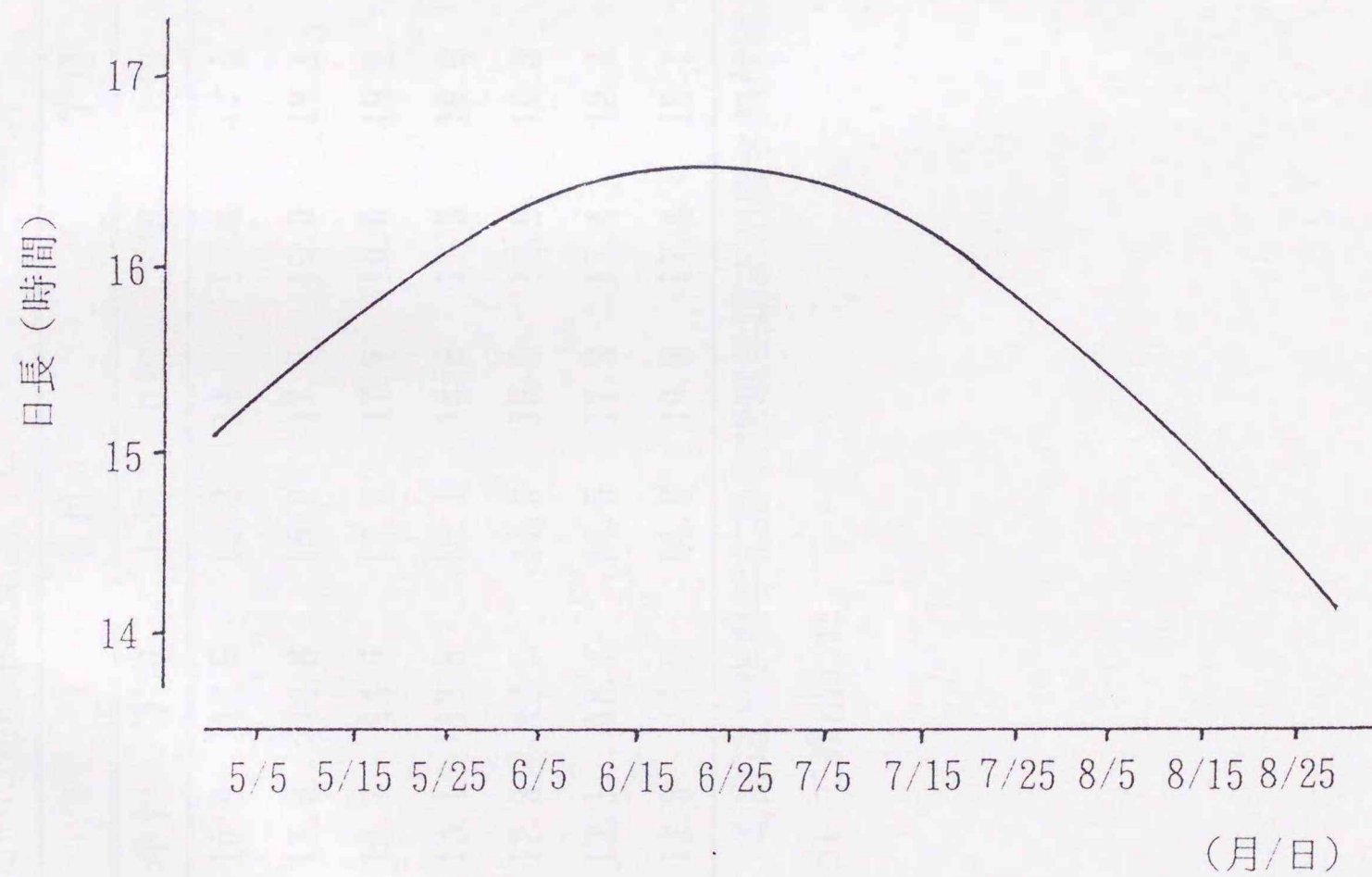
付表A-2b. 酵素染色法

酵素	酵素番号	染色成分	
IDH	E.C.1.1.1.42	25 ml	0.1 M トリスクエン酸緩衝液 (pH 8.0)
		20 mg	イソクエン酸ナトリウム塩
		10 mg	NADP
		5 mg	テトラゾリウムチアゾールブルー
		1 mg	フェナジンメトサルフェート
		50 mg	MgCl ₂
		5 mg	NaCO ₃
LAP	E.C.3.4.11.1	25 ml	0.1 M リン酸緩衝液 (pH 7.0)
		20 mg	L-ロイシン-β-ナフチルアミド塩酸塩
		50 mg	Fast Garnet GBC塩
MDH	E.C.1.1.1.37	25 ml	0.1 M トリスクエン酸緩衝液 (pH 8.0)
		150 mg	DL-リンゴ酸 (pH 7.5)
		20 mg	NAD
		5 mg	テトラゾリウムチアゾールブルー
		1 mg	フェナジンメトサルフェート
PGI	E.C.5.3.1.9	25 ml	0.1 M トリスクエン酸緩衝液 (pH 8.0)
		20 mg	フルクトース-6-リン酸ナトリウム塩
		20 units	グルコース-6-リン酸脱水素酵素
		20 mg	NAD
		5 mg	テトラゾリウムチアゾールブルー
		1 mg	フェナジンメトサルフェート
PGM	E.C.5.4.2.2	25 ml	0.1 M トリスクエン酸緩衝液 (pH 8.0)
		20 mg	グルコース-1-リン酸ナトリウム塩
		20 mg	NAD
		20 units	グルコース-6-リン酸脱水素酵素
		5 mg	テトラゾリウムチアゾールブルー
		1 mg	フェナジンメトサルフェート
		50 mg	MgCl ₂
SKDH	E.C.1.1.1.25	25 ml	0.1 M トリスクエン酸緩衝液 (pH 8.0)
		10 mg	シキミ酸
		10 mg	NADP
		5 mg	テトラゾリウムチアゾールブルー
		1 mg	フェナジンメトサルフェート
		50 mg	MgCl ₂

注; NAD: β-ジホスホピリジンヌクレオチド, 酸化型

NADP: β-ジホスホピリジンヌクレオチドリン酸, 酸化型

付表B. 実験期間中の日長の推移



札幌（北緯43度1分）の夏至の日長は16.5時間である

付表C. 実験期間中の旬別平均気温 (°C)

年次	5月			6月			7月			8月		
	上旬	中旬	下旬	上旬	中旬	下旬	上旬	中旬	下旬	上旬	中旬	下旬
1989	9.5	10.8	12.5	13.2	14.7	16.4	17.5	19.4	24.2	23.7	21.5	21.6
1990	10.8	12.9	14.8	15.2	17.7	19.0	19.1	20.4	21.2	23.3	21.8	22.2
1991	10.9	13.7	14.9	17.3	17.7	19.6	19.2	18.8	20.9	20.6	21.8	20.0
1992	7.8	13.1	12.5	15.1	14.8	17.3	19.9	18.8	21.2	18.9	20.6	21.7
1993	9.5	12.3	12.5	14.3	15.9	14.6	19.3	18.8	18.0	17.9	18.9	21.4
1994	10.4	12.1	16.1	14.5	17.2	17.4	19.4	20.9	24.3	25.6	23.6	22.6
平均	9.8	12.5	13.9	14.9	16.3	17.4	19.1	19.5	21.6	21.7	21.4	21.6

注: この資料は、北海道大学農学部農業物理学講座が農学部付属農場に設定した観察所で観察した

データに基づいて算出した

付表D-1. 劣性遺伝子仮説に基づく F_2 における $\underline{B}$ 座と抑制遺伝子の遺伝子型とその表現型, 期待頻度, ならびに, F_3 における抽苔個体と未抽苔個体の期待頻度

F_2 世代			F_3 における期待分離比
遺伝子型	表現型	期待頻度	(抽苔 : 未抽苔)
$\underline{B}$ 座のホモ接合型家系 ($\underline{B} \underline{B}$)			
$\underline{B} +/\underline{B} +$	抽苔	$(1-r)^2$	1 : 0
$\underline{B} +/\underline{B} \underline{su}$	抽苔	$2r(1-r)$	3 : 1
$\underline{B} \underline{su}/\underline{B} \underline{su}$	未抽苔	r^2	0 : 1
$\underline{B}$ 座のヘテロ接合型家系 ($\underline{B} \underline{b}$)			
$\underline{B} +/\underline{b} +$	抽苔	$2r(1-r)$	3 : 1
$\underline{B} +/\underline{b} \underline{su}$	抽苔	$2(1-r)^2$	$3-2r+r^2 : 1+2r-r^2$
$\underline{B} \underline{su}/\underline{b} +$	抽苔	$2r^2$	$2+r^2 : 2-r^2$
$\underline{B} \underline{su}/\underline{b} \underline{su}$	未抽苔	$2r(1-r)$	0 : 1

注1; r は $\underline{B}$ 座と $\underline{su}$ 座との間の組換え価を示す

注2; 1年生親系統および開花早晚性に選抜した晩生 F_1 個体 ($L1$) の遺伝子型は, $\underline{B} +/\underline{B} +$ および $\underline{B} +/\underline{b} \underline{su}$ と仮定した

付表D-2. 重複劣性遺伝子仮説に基づく F_2 における B 座と抑制遺伝子の遺伝子型とその表現型, 期待頻度, ならびに, F_3 における抽苔個体と未抽苔体の期待頻度

F_2 世代			F_3 における期待分離比
遺伝子型	表現型	期待頻度	(抽苔 : 未抽苔)
B 座のホモ接合型家系 ($B B$)			
$B +_1/B +_1, -/-$	抽苔	$4(1-r)^2$	1 : 0
$B su_1/B +_1, +_2/+_2$	抽苔	$2r(1-r)$	1 : 0
$B su_1/B +_1, su_2/+_2$	抽苔	$4r(1-r)$	15 : 1
$B su_1/B +_1, su_2/su_2$	抽苔	$2r(1-r)$	3 : 1
$B su_1/B su_1, +_2/+_2$	抽苔	r^2	1 : 0
$B su_1/B su_1, su_2/+_2$	抽苔	$2r^2$	3 : 1
$B su_1/B su_1, su_2/su_2$	未抽苔	r^2	0 : 1
B 座のヘテロ接合型家系 ($B b$)			
$B +_1/b +_1, -/-$	抽苔	$8r(1-r)$	3 : 1
$B +_1/b su_1, +_2/+_2$	抽苔	$2(1-r)^2$	3 : 1
$B +_2/b su_1, su_2/+_2$	抽苔	$4(1-r)^2$	$12-2r+r^2 : 4+2r-r^2$
$B +_2/b su_1, su_2/su_2$	抽苔	$2(1-r)^2$	$3-2r+r^2 : 1+2r-r^2$
$B su_1/b +_2, +_2/+_2$	抽苔	$2r^2$	3 : 1
$B su_1/b +_2, su_2/+_2$	抽苔	$4r^2$	$11+r^2 : 5-r^2$
$B su_1/b +_2, su_2/su_2$	抽苔	$2r^2$	$2+r^2 : 1+2r-r^2$
$B su_1/b su_1, +_2/+_2$	抽苔	$2r(1-r)$	3 : 1
$B su_1/b su_1, su_2/+_2$	抽苔	$4r(1-r)$	9 : 7
$B su_1/b su_1, su_2/su_2$	未抽苔	$2r(1-r)$	0 : 1

注1; r は B 座と su_1 座との間の組換え価を示す。

注2; 1年生親系統および開花早晚性に選抜した晩生 F_1 個体 (L_1) の遺伝子型は, $B +_1/B +_1, +_2/+_2$ および $B +_1/b su_1, +_2/su_2$ と仮定した

注3; $-/-$ は su_2 座の3つの遺伝子型 ($+_2/+_2, +_2/su_2$ および su_2/su_2) を示す

付表D-3. 劣性抑圧遺伝子仮説(a)に基づくF₂におけるB座と抑制遺伝子の遺伝子型とその表現型, 期待頻度, ならびに, F₃における抽苔個体と未抽苔個体の期待頻度

F ₂ 世代			F ₃ における期待分離比
遺伝子型	表現型	期待頻度	(抽苔: 未抽苔)
B座のホモ接合型家系(BB)			
B ⁺ ₁ /B ⁺ ₁ , -/-	抽苔	4(1-r) ²	1:0
B Su ₁ /B ⁺ ₁ , + ₂ /+ ₂	抽苔	2r(1-r)	1:0
B Su ₁ /B ⁺ ₁ , su ₂ /+ ₂	抽苔	4r(1-r)	13:3
B Su ₁ /B ⁺ ₁ , su ₂ /su ₂	未抽苔	2r(1-r)	1:3
B Su ₁ /B Su ₁ , + ₂ /+ ₂	抽苔	r ²	1:0
B Su ₁ /B Su ₁ , su ₂ /+ ₂	抽苔	2r ²	3:1
B Su ₁ /B Su ₁ , su ₂ /su ₂	未抽苔	r ²	0:1
B座のヘテロ接合型家系(Bb)			
B ⁺ ₁ /b ⁺ ₁ , -/-	抽苔	8r(1-r)	3:1
B ⁺ ₁ /b Su ₁ , + ₂ /+ ₂	抽苔	2r(1-r)	3:1
B ⁺ ₁ /b Su ₁ , su ₂ /+ ₂	抽苔	4(1-r) ²	10-r ² :6+r ²
B ⁺ ₁ /b Su ₁ , su ₂ /su ₂	未抽苔	2(1-r) ²	1-r ² :3+r ²
B Su ₁ /b ⁺ ₁ , + ₂ /+ ₂	抽苔	2r ²	3:1
B Su ₁ /b ⁺ ₁ , su ₂ /+ ₂	抽苔	4r ²	9+2r-r ² :7-2r+r ²
B Su ₁ /b ⁺ ₁ , su ₂ /su ₂	未抽苔	2r ²	2r-r ² :4-2r+r ²
B Su ₁ /b Su ₁ , + ₂ /+ ₂	抽苔	2r(1-r)	3:1
B Su ₁ /b Su ₁ , su ₂ /+ ₂	抽苔	4r(1-r)	9:7
B Su ₁ /b Su ₁ , su ₂ /su ₂	未抽苔	2r(1-r)	0:1

注1; rはB座とSu₁座との間の組換え価を示す。

注2; 1年生親系統および開花早晚性に選抜した晩生F₁個体(L1)の遺伝子型は, B⁺₁/B⁺₁, +₂/+₂ および B⁺₁/b Su₁, +₂/su₂ と仮定した

注3; -/-はsu₂の3つの遺伝子型(+₂/+₂, +₂/su₂ および su₂/su₂)を示す

付表D-4. 劣性抑圧遺伝子仮説 (b) に基づく F_2 における $\underline{B}$ 座と抑制遺伝子
遺伝子型とその表現型, 期待頻度, ならびに, F_3 における抽苔個体
と未抽苔個体の期待頻度

F_2 世代			F_3 における期待頻度比
遺伝子型	表現型	期待頻度	(抽苔 : 未抽苔)
$\underline{B}$ 座のホモ接合型家系 ($\underline{B} \underline{B}$)			
$\underline{B} +_2 / \underline{B} +_2, -/-$	抽苔	$4(1-r)^2$	1 : 0
$\underline{B} \underline{su}_2 / \underline{B} +_2, +_1/+_1$	抽苔	$2r(1-r)$	1 : 0
$\underline{B} \underline{su}_2 / \underline{B} +_2, \underline{Su}_1/+_1$	抽苔	$4r(1-r)$	13 : 3
$\underline{B} \underline{su}_2 / \underline{B} +_2, \underline{Su}_1/\underline{Su}_1$	抽苔	$2r(1-r)$	3 : 1
$\underline{B} \underline{su}_2 / \underline{B} \underline{su}_2, +_1/+_1$	抽苔	r^2	1 : 0
$\underline{B} \underline{su}_2 / \underline{B} \underline{su}_2, \underline{Su}_1/+_1$	未抽苔	$2r^2$	1 : 3
$\underline{B} \underline{su}_2 / \underline{B} \underline{su}_2, \underline{Su}_1/\underline{Su}_1$	未抽苔	r^2	0 : 1
$\underline{B}$ 座のヘテロ接合型家系 ($\underline{B} \underline{b}$)			
$\underline{B} +_2 / \underline{b} +_2, -/-$	抽苔	$8r(1-r)$	3 : 1
$\underline{B} +_2 / \underline{b} \underline{su}_2, +_1/+_1$	抽苔	$2(1-r)^2$	3 : 1
$\underline{B} +_2 / \underline{b} \underline{su}_2, \underline{Su}_1/+_1$	抽苔	$4(1-r)^2$	$12-6r+3r^2 : 4+6r-3r^2$
$\underline{B} +_2 / \underline{b} \underline{su}_2, \underline{Su}_1/\underline{Su}_1$	抽苔	$2(1-r)^2$	$3-2r+r^2 : 1+2r-r^2$
$\underline{B} \underline{su}_2 / \underline{b} +_2, +_1/+_1$	抽苔	$2r^2$	3 : 1
$\underline{B} \underline{su}_2 / \underline{b} +_2, \underline{Su}_1/+_1$	抽苔	$4r^2$	$9+4r-r^2 : 7-4r+r^2$
$\underline{B} \underline{su}_2 / \underline{b} +_2, \underline{Su}_1/\underline{Su}_1$	抽苔	$2r^2$	$2+r^2 : 2-r^2$
$\underline{B} \underline{su}_2 / \underline{b} \underline{su}_2, +_1/+_1$	抽苔	$2r(1-r)$	3 : 1
$\underline{B} \underline{su}_2 / \underline{b} \underline{su}_2, \underline{Su}_1/+_1$	未抽苔	$4r(1-r)$	9 : 7
$\underline{B} \underline{su}_2 / \underline{b} \underline{su}_2, \underline{Su}_1/\underline{Su}_1$	未抽苔	$2r(1-r)$	0 : 1

注1; r は $\underline{B}$ 座と $\underline{su}_2$ 座との間の組換え価を示す。

注2; 1年生親系統および開花早晚性に選抜した晩生 F_1 個体 (L1) の遺伝子
型は, $\underline{B} +_2 / \underline{B} +_2, +_1/+_1$ および $\underline{B} +_2 / \underline{b} \underline{su}_2, +_1/\underline{Su}_1$ と仮定した

注3; $-/-$ は $\underline{Su}_1$ の3つの遺伝子型 ($+_1/+_1, +_2/\underline{Su}_1$ および $\underline{Su}_1/\underline{Su}_1$) を示す

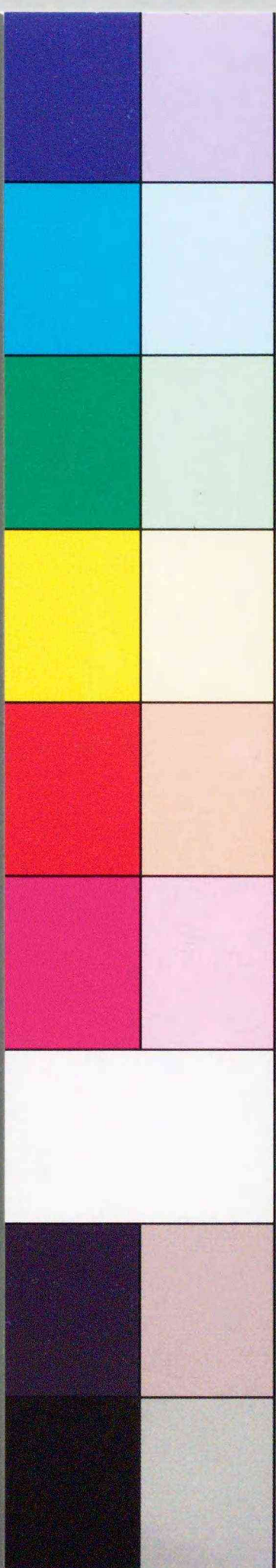
康乃爾大學圖書館藏

Inches 1 2 3 4 5 6 7 8
cm 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19

Kodak Color Control Patches

© Kodak, 2007 TM: Kodak

Blue Cyan Green Yellow Red Magenta White 3/Color Black



Kodak Gray Scale



© Kodak, 2007 TM: Kodak

A 1 2 3 4 5 6 M 8 9 10 11 12 13 14 15 B 17 18 19

