

プリムラ・オブコニカのプリミン保有品種とフリー品種との交雑後代における プリミン分泌形質の異常分離

樋口幸男^{1*}・荻原 勲²・箱田直紀²

¹ 恵泉女学園大学人文学部 206-0032 東京都多摩市南野 2-10-1

² 東京農工大学農学部 183-8509 東京都府中市幸町 3-5-8

Distorted Segregation of Primin Secretion Phenotypes in the Progenies of Crosses between Primin-Secreting Cultivars and Primin-Free Cultivars in *Primula obconica*

Yukio Higuchi^{1*}, Isao Ogiwara² and Naotoshi Hakoda²

¹ Faculty of Humanities, Keisen University, 2-10-1, Minamino, Tama, Tokyo 206-0032

² Faculty of Agriculture, Tokyo University of Agriculture and Technology, 3-5-8, Saiwaicho, Fuchu, Tokyo 183-8509

Summary

The factors causing distorted segregation of primin secretion phenotypes in *Primula obconica* were studied.

1. In reciprocal crossing between F₁ (primin-free × primin-secreting) plants and primin-free cultivars, distorted segregation occurred only when the F₁ plants were used as the male parent. The results indicated that the distorted segregation observed in primin secretion phenotypes was caused by selective fertilization.
2. In crossing between some primin-free female parents and common F₁ male parent, the segregation ratio differed according to female cultivars. In crossing between common female parents and certain F₁ male parents, the segregation ratio differed according to the male F₁ parent. Thus, selective fertilization was influenced by the genotypes of both male parents and female parents.
3. There were some cases in which the difference in the female genotypes affected the segregation ratio even in the same F₂ progenies, indicating that the primin-secretion gene linked two or more gametophytic genes.
4. Furthermore, it is better to use the heterozygote plants as the male parent in BC₁ seed production for breeding primin-free *Primula obconica*.

キーワード 配偶体遺伝子, 異常分離, プリミン, プリムラ・オブコニカ, 選択受精

緒言

プリムラ・オブコニカ (*Primula obconica* Hance) は葉や花房の毛じから接触性皮膚炎を引き起こすプリミンを分泌することが知られており、このことが需要増加を阻害する一要因となっている。近年、プリミンを分泌しないプリミンフリーのいくつかの品種が育成されたが、さらに早生性のものなどの改良が求められていることから、プリミン分泌の遺伝特性を明らかにすることはフリー品種の育種を進めるうえで極めて重要である。

著者らはプリミン保有品種とフリー品種を交配し、その後代におけるプリミン保有個体とフリー個体の分離比から、プリミン分泌の遺伝は単一遺伝子に支配されており、保有がフリーに対して完全優性であることを報告した (Higuchi ら, 2001)。すなわち、プリミン分泌に関する遺伝

子を P (優性), p (劣性) で表すと、保有品種が PP 、フリー品種が pp 、保有品種とフリー品種の F_1 が Pp となり、 pp の場合のみフリーとなる。しかし、 F_1 (Pp) のきょうだい交配により得られた F_2 における分離比が期待値と合致しない場合もあり、その原因として選択受精が考えられることを報告した (Higuchi ら, 2001)。

選択受精はトウモロコン (Mangelsdorf・Jones, 1926)、イネ (岩田ら, 1964)、オオムギ (Konishi ら, 1990) などでも報告されているが、これらは戻し交雑を正逆交雑で行ない、その結果を比較することにより異常分離が選択受精によることを確認している。従って、プリムラ・オブコニカのプリミン分泌形質に関しても、戻し交雑を正逆交雑で行なうことにより異常分離が選択受精によるものか否かを確認する必要がある。

また、Mangelsdorf・Jones (1926) が花粉の受精率を支配する配偶体遺伝子が関与して選択受精が起っていることを報告してから、イネ (岩田ら, 1964)、オオムギ (Konishi ら, 1990) などにおいても配偶体遺伝子が選択受精に

2001年9月21日 受付. 2002年1月8日 受理.

* Corresponding author.

関係していることが報告されている。そして、これまでに花粉親と種子親双方の配偶体遺伝子型が異常分離に関係する場合 (Mangelsdorf・Jones, 1926; Emerson, 1934; Tabata, 1961) と種子親の遺伝子型が関係しない場合 (Konishiら, 1990) が報告されている。本研究で取り扱ったプリムラ・オブコニカのプリミン分泌形質の異常分離においても、配偶体遺伝子が存在し、交配に用いた品種や個体の相違が次代における分離に影響を及ぼしている可能性が高いものと考えられる。

そこで、本実験ではフリー品種 (pp) と F_1 (Pp) との正逆交雑により選択受精の確認を行なうとともに、複数のフリー品種に共通の F_1 花粉を交配した組合せと、共通のフリー品種に複数の F_1 花粉を交配した組合せにおける交雑次代の分離、および異なる F_1 個体の F_2 における分離を調査し、プリミン分泌形質における異常分離の要因を検討した。なお、交配に用いた 'Libre', 'Prino' および 'Crystal' の各品種はすべて F_1 品種であるか、プリミン分泌に関する遺伝子型はすべてホモ ('Libre', pp , 'Prino', pp , 'Crystal', PP) であることが前報 (Higuchiら, 2001) で確認されているので、本報告では保有品種とフリー品種の交雑次代を F_1 と表記し、品種名は混同を避けるため F_1 を省略して表記することにした。

材料および方法

実験 1. F_1 とフリー品種の正逆交雑におけるプリミン分泌形質の分離と種子親および花粉親の影響

1999年9月に 'Libre Light Salmon' × 'Crystal Apricot' ($P^-1 \times P^+1$, 各品種には第1表の脚注のようにプリミン保有品種は P^+ , フリー品種は P^- で示した略号を定め、本文および表中で使用した) 他計5組の F_1 およびフリー品種である 'Libre Light Salmon' (P^-) 他計4品種 (第1表) を播種した。 F_1 は前報 (Higuchiら, 2001) で使用した遺伝子型か Pp と確認されている種子を用いた。2000年3月に F_1 とフリー品種の正逆交雑 ($Pp \times pp$ および $pp \times Pp$) を行なった。これら正逆交雑に用いた F_1 およびフリー品種はそれぞれ短花柱花個体と長花柱花個体の2個体を選び、この間で交配を行なった。すなわち、 F_1 の短花柱花個体とフリー品種の長花柱花個体の間および F_1 の長花柱花個体とフリー品種の短花柱花個体の間で行ない、得られた種子を試験に供試した。従って、フリー品種および F_1 を複数の交配組合せに用いた場合も、すべて選んだ2個体を用いて交配を行なった。交配には開花直前から開花後1日以内の花を用い、雄ずいを花冠とともに除去した後、直ちに多量の花粉を受粉した。種子は2000年9月に播種し、70%遮光したビニルハウス内で育苗した。その後、第5葉から第6葉展開期となった2000年11月に、樋口らの報告 (2000) に基づき葉を実体顕微鏡下で観察し、各組合せごとにプリミン保有個体とフリー個体を区分し

た。そして分離比が単一遺伝子支配の時の期待値と合致するか否かを χ^2 検定により調査した。

実験 2. F_1 個体の相違が F_2 におけるプリミン分泌形質の分離に及ぼす影響

'Libre Light Salmon' × 'Crystal Apricot' ($P^-1 \times P^+1$) 他計5組 (第2表) の F_1 を供試し、交配は1998年と2000年に行なった。各 F_1 ともに短花柱花個体と長花柱花個体を1個体ずつ選び、その2個体間のきょうだい交配により F_2 を採種した。なお、供試した2個体は各年次で異なった。得られた F_2 におけるプリミン分泌形質の分離を実験1と同様に年次ごとに調査した。

結果

実験 1. F_1 とフリー品種の正逆交雑におけるプリミン分泌形質の分離と種子親および花粉親の影響

F_1 とフリー品種の正逆交雑により得られた集団における分離比を第1表に示した。まず、フリー品種 (pp) を花粉親にした場合、供試した① ($P^-1 \times P^+1$) × P^-1 , ③ ($P^-1 \times P^+1$) × P^-2 , ⑤ ($P^-1 \times P^+1$) × P^-3 , ⑦ ($P^-2 \times P^+2$) × P^-2 , ⑨ ($P^-2 \times P^+2$) × P^-4 , ⑪ ($P^-5 \times P^+2$) × P^-4 , ⑬ ($P^-5 \times P^+2$) × P^-3 , ⑮ ($P^-6 \times P^+3$) × P^-3 および ($P^-7 \times P^+4$) × P^-4 の9組合せすべてにおいて、分離比は期待値である1対1と合致した。一方、 F_1 (Pp) を花粉親にした場合、⑥ $P^-3 \times (P^-1 \times P^+1)$ および $P^-3 \times (P^-6 \times P^+3)$ の2組合せにおいては分離比が1対1に合致したか、② $P^-1 \times (P^-1 \times P^+1)$, ④ $P^-2 \times (P^-1 \times P^+1)$, ⑧ $P^-2 \times (P^-2 \times P^+2)$, ⑩ $P^-4 \times (P^-2 \times P^+2)$, ⑫ $P^-4 \times (P^-5 \times P^+2)$, ⑭ $P^-3 \times (P^-5 \times P^+2)$ および $P^-4 \times (P^-7 \times P^+4)$ の計7組合せにおける分離比は期待値と合致しなかった。

実験 2. F_1 個体の相違が F_2 におけるプリミン分泌形質の分離に及ぼす影響

1998年と2000年に異なる F_1 個体を用いて採種した5組の F_2 におけるプリミン分泌個体とフリー個体の分離を第2表に示した。 ($P^-1 \times P^+1$) F_2 および ($P^-2 \times P^+2$) F_2 の2組合せでは、いずれの年次においても分離比が期待値に適合しなかった。また、 ($P^-6 \times P^+3$) F_2 では、いずれの年次においても分離比は期待値と合致した。しかし、 ($P^-5 \times P^+2$) F_2 および ($P^-7 \times P^+4$) F_2 においては、年次により分離比が期待値に適合する場合と適合しない場合が生じた。年次により交配に用いた個体が異なるので、同一 F_2 においても採種に用いた F_1 個体の相違により分離比が異なる場合があることがわかった。

考察

実験1で、花粉親の遺伝子型がヘテロの場合のみ異常分離が認められたことから、プリミン保有品種とフリー品種の交雑後代で観察されたプリミン分泌形質の異常分離は選択受精が原因であることが強く示唆された。

第1表 F₁ とフリー品種の交雑次代におけるプリミン保有個体とフリー個体の分離

供試したF ₁ ^z	組合せ番号	交配組合せ ^z	プリミン保有個体数	プリミンフリー個体数	χ ² 値 ^y
P ⁻ 1 × P ⁺ 1	①	(P ⁻ 1 × P ⁺ 1) × P ⁻ 1	188	174	0.467
	②	P ⁻ 1 × (P ⁻ 1 × P ⁺ 1)	146	228	17.543 *
	③	(P ⁻ 1 × P ⁺ 1) × P ⁻ 2	154	174	1.1
	④	P ⁻ 2 × (P ⁻ 1 × P ⁺ 1)	116	230	36.905 *
	⑤	(P ⁻ 1 × P ⁺ 1) × P ⁻ 3	181	168	0.413
	⑥	P ⁻ 3 × (P ⁻ 1 × P ⁺ 1)	168	177	0.186
P ⁻ 2 × P ⁺ 2	⑦	(P ⁻ 2 × P ⁺ 2) × P ⁻ 2	168	188	1.014
	⑧	P ⁻ 2 × (P ⁻ 2 × P ⁺ 2)	67	261	113.564 *
	⑨	(P ⁻ 2 × P ⁺ 2) × P ⁻ 4	160	156	0.028
	⑩	P ⁻ 4 × (P ⁻ 2 × P ⁺ 2)	63	275	131.719 *
P ⁻ 5 × P ⁺ 2	⑪	(P ⁻ 5 × P ⁺ 2) × P ⁻ 4	159	175	0.674
	⑫	P ⁻ 4 × (P ⁻ 5 × P ⁺ 2)	138	205	12.7 *
	⑬	(P ⁻ 5 × P ⁺ 2) × P ⁻ 3	158	173	0.592
	⑭	P ⁻ 3 × (P ⁻ 5 × P ⁺ 2)	81	257	90.607 *
P ⁻ 6 × P ⁺ 3	⑮	(P ⁻ 6 × P ⁺ 3) × P ⁻ 3	173	157	0.682
	⑯	P ⁻ 3 × (P ⁻ 6 × P ⁺ 3)	157	179	1.313
P ⁻ 7 × P ⁺ 4	⑰	(P ⁻ 7 × P ⁺ 4) × P ⁻ 4	150	168	0.909
	⑱	P ⁻ 4 × (P ⁻ 7 × P ⁺ 4)	63	279	135.161 *

^zフリー品種: Libre Light salmon (P⁻1), Libre Pink (P⁻2), Libre Blue (P⁻3), Libre Mazenta (P⁻4), Prino Rose (P⁻5), Plino Light blue (P⁻6), Prino White (P⁻7)

保有品種: Crystal Apricot (P⁺1), Crystal Rose (P⁺2), Crystal Deep blue (P⁺3), Crystal Pink (P⁺4)

^y期待値1:1に対するχ² 値

* 5%水準で有意

第2表 F₁ 個体の相違がF₂ におけるプリミン保有個体とフリー個体の分離に及ぼす影響

交配組合せ ^z	年次 ^y	プリミン保有個体数	プリミンフリー個体数	χ ² 値 [*]
(P ⁻ 1 × P ⁺ 1) F ₂	2000	249	125	13.704 *
	1998	142	72	8.075 *
(P ⁻ 2 × P ⁺ 2) F ₂	2000	187	130	42.483 *
	1998	197	170	84.848 *
(P ⁻ 5 × P ⁺ 2) F ₂	2000	231	118	13.984 *
	1998	191	81	3.064
(P ⁻ 6 × P ⁺ 3) F ₂	2000	272	100	0.606
	1998	251	87	0.063
(P ⁻ 7 × P ⁺ 4) F ₂	2000	159	132	63.259 *
	1998	244	88	0.325

^z 第1表と同じ

^y 年次の相違は個体の相違を意味する

* 期待値3:1に対するχ² 値

* 5%水準で有意

また、実験1で共通のF₁ (Pp) 花粉を複数のフリー品種 (pp) に交配した組合せ、すなわち、P⁻1 × P⁺1を花粉親にした②、④および⑥、P⁻2 × P⁺2を花粉親にした⑧および⑩、P⁻5 × P⁺2を花粉親にした⑫および⑭に着目して種子親と次代におけるプリミン分泌形質の分離との関連をみると、(P⁻2 × P⁺2) および (P⁻5 × P⁺2) を花粉親にした各2組合せ (⑧および⑩、⑫および⑭) においては種子親が異なっても異常分離が確認された。しかし、(P⁻1 × P⁺1) を花粉親にした3組合せでは、種子親がP⁻1 (②) およびP⁻2 (④) の場合は異常分離となったが、P⁻3の場合 (⑥) には期待値に適合した。

同様に、共通の種子親に異なるF₁ を交配した場合、P⁻3を共通の種子親にした⑥、⑭およびに着目して花粉親と次代におけるプリミン分泌形質の分離との関連をみると、花粉親がP⁻5 × P⁺2の場合 (⑫) に分離比に異常が認められた。しかし、花粉親がP⁻1 × P⁺1 (⑥) およびP⁻6 × P⁺3

(⑯) の場合、分離比は期待値に適合した。

以上のように、種子親および花粉親の相違により保有個体とフリー個体の分離比が異なったことから、プリミン分泌形質の異常分離には種子親および花粉親双方の遺伝子型が影響していると考えられた。

次に、実験2で、交配に用いたF₁ 個体の相違がF₂ におけるプリミン分泌形質の分離に影響する場合があった。F₁ 個体の相違と異常分離との関係について、他の作物での報告例をみると、Konishiら (1990) はオオムギのエステラーゼアイソザイムの異常分離で、F₁ 個体間で次代の分離比に差異はないことを報告している。一方、森ら (1972, 1973) はイネのジャポニカ種とインディカ種との交雑における胚乳糯硬形質の異常分離に関して、F₁ 個体の相違により次代の分離比が異なることを報告し、これを第1連鎖群の胚乳形質を支配する遺伝子座と2つの配偶体遺伝子座 *ga_A*、*ga_B* との間の連鎖関係により説明している。本実

験の結果においても、複数の配偶体遺伝子座がプリミン分泌遺伝子座と連鎖することにより、 F_2 の分離比が F_1 個体により異なった可能性も考えられる。さらに、配偶体遺伝子の数や連鎖関係および上位性を明らかにするには交配によって純系を育成する必要があるが、プリムラ・オブコニカは異形花型自家不和合植物であるので、多くの時間と労力を必要とするであろう。

最後にプリミン分泌形質における異常分離のフリー品種の育種への利用について検討したい。Hayting・Toxopeus (1989)らはプリムラ・オブコニカのプリミンフリー品種の育種を目的とした研究において、 F_2 集団でプリミン分泌個体の出現率が増加した異常分離を報告している。しかし、本実験では異常分離はいずれの場合もフリー個体の出現率が増加する形で観察され(第1表, 第2表), フリー個体の出現率が最も高かった $P^+4 \times (P^+7 \times P^+4)$ ではプリミン保有フリーが1/4.43となった(第1表)。従って、フリー品種の育種ために保有品種と交雑する場合、 BC_1 の採種に際してはヘテロ個体を花粉親に用いることによりフリー個体の割合を高めることができると考えられる。

摘 要

プリムラ・オブコニカのプリミン保有品種とフリー品種の交雑後代におけるプリミン分泌形質の異常分離の要因を調査した。

1. F_1 とフリー品種を交配した場合、異常分離はフリー品種を花粉親にした場合は観察されず、 F_1 を花粉親にした場合のみ観察されたことから、プリミン分泌形質の異常分離は選択受精によることが強く示唆された。

2. 共通の F_1 花粉 (Pp) を複数のフリー品種 (pp) に交配した場合、種子親により分離比が異なる場合があり、また、共通のフリー品種に複数の F_1 花粉を交配した場合、花粉親により分離比が異なる場合があることから、異常分離には種子親と花粉親双方の遺伝子型が影響していると考えられた。

3. 採種に用いた個体が異なると同一 F_2 の分離比が異なる場合があり、プリミン分泌遺伝子と複数の配偶体遺伝子

との間に連鎖関係があることが推察された。

4. さらに、フリー品種に保有品種を交配して育種する場合、 BC_1 の採種に際してはヘテロ個体を花粉親に用いることによりフリー個体の割合を高めることができると考えられる。

引用文献

- Emerson, R.A. 1934. Relation of the differential fertilization genes, *Ga-ga*, to certain other genes of the *Su-Tu* linkage group of maize. *Genetics* 19: 137-156.
- Hayting, J. and S. J. Toxopeus. 1989. Breeding primin free *Primula obconica*. *Neth. J. Agric. Sci.* 37: 371-378.
- 樋口幸男・北島章好・萩原 勲・箱田直紀・志村 勲. 2000. 育苗温度の相違がプリムラ・オブコニカのプリミン分泌に及ぼす影響. *園学雑*. 69: 744-748.
- Higuchi, Y., A. Kitajima, I. Ogiwara and N. Hakoda. 2001. The inheritance of primin secretion in *Primula obconica*. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 70: 41-45.
- 岩田伸夫・永松土巳・大村 武. 1964. イネの第1連鎖群に属する配偶体遺伝子によるモチ性および稈先色の異常分離. *育種学雑誌* 14: 33-39.
- Komishi, T., K. Abe, S. Matsuura and Y. Yano. 1990. Distorted segregation of the esterase isozyme genotypes in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Jpn. J. Genet.* 65: 411-416.
- Mangelsdorf, P. C. and D. F. Jones. 1926. The expression of mendelian factors in the gametophyte of maize. *Genetics* 11: 423-455.
- 森 宏一・木下俊郎・高橋萬右衛門. 1972. 遠縁稲間交雑に見られる胚乳の糯稈性の異常分離, 予報 稲の交雑に関する研究, 第X LVI報. 北海道大学農学部邦文紀要 8: 85-90.
- 森 宏一・木下俊郎・高橋萬右衛門. 1973. 遠縁稲間交雑における胚乳の糯稈性に関する分離の歪みとその原因, 稲の交雑に関する研究, 第X LVIII報. 北海道大学農学部邦文紀要 9: 74-86.
- Tabata, M. 1961. Studies of a gametophyte factor in barley. *Japan. J. Breed.* 36: 157-167