

称号及び氏名	博士（応用生命科学） 築瀬 雅則
学位授与の日付	平成19年2月20日
論文名	「日長および温度感応ソルガム品種における出穂開花性の生理生態に関する資源植物学的研究」
論文審査委員	主査 山口 裕文 副査 原田 二郎 副査 大門 弘幸

## 論文要旨

ソルガム (*Sorghum bicolor* Moench) は、イネ科の短日植物で、比較的高温条件で良く生長し、半砂漠地帯でも栽培できる耐乾性の強いC<sub>4</sub>植物である。約5000年前にアフリカ・サハラ東南縁で栽培化され、熱帯および亜熱帯の各地に広まり、温帯に適応した品種も分化している。温帯型品種の成立過程には、出穂開花性に関する遺伝子の消失あるいは新たな遺伝子の付加をともなった短日感応品種から温度感応品種へ人為的選抜があったと考えられ、現在さまざまな日長・温度反応を示す系統の存在が明らかになってきている。日本のソルガム品種では一代雑種 (F<sub>1</sub>) を使うので、交配母本のもつ出穂開花を制御する遺伝子の性質を把握することが、戦略的な品種の育成と栽培技術の確立に極めて重要である。

ソルガムの出穂開花性の違いは、これまで熟性遺伝子座 *Ma1*~*Ma4* における複対立遺伝子の量的効果によって説明されていたが、F<sub>1</sub>品種‘風立’の出穂開花性は、*Ma1*~*Ma4* 遺伝子では説明できず、両親が早生品種であるにも関わらずF<sub>1</sub>品種‘風立’はわが国の夏季には極晩生を示す。本研究では、この‘風立’にみられる特異な出穂開花性の解明をとおして、日長および温度感応性に関して異なる遺伝的背景をもつソルガム品種について、限界日長と基本栄養生長性、日長感応時期などを分析し、その結果に基づいてソルガムにみられる3型の出穂開花性を考察した。

### 第1章 ソルガムの出穂開花性に関する遺伝的変異

特異な出穂反応を示す‘風立’や‘天高’などを含む多様な変異を示す品種について出穂開花性に関して解析を行った。緯度の異なる4箇所の試験地で、‘風立’ (MS138.A×Chohin232) , ‘天高’ (MS79.A×Chohin232) , ‘スズホ’ (3048A×Chohin1684) , ‘ヒロミドリ’ (390A×Regs.Hegari) とその親系統の計11品種を7播種期に栽培して、止葉抽出期および総葉数を指標として日長および気温と花芽分化との関係を調べたところ、‘風立’および‘天高’は短日により花芽分化が誘導される短日要求型品種、‘MS138’、‘MS79’、‘Regs.Hegari’ および‘ヒロミドリ’は初期生育時夜間の低温 (20℃以下) により花芽分化が促進される夜低

温要求型品種、また‘Chohin232’、‘3048B’、‘スズホ’、‘Chohin1684’および‘390B’は長日と夜低温に中立な品種に分類された。

出穂開花を制御する温度感応遺伝子 ( $T$ ) と日長感応遺伝子 ( $D$ ) に関する遺伝子型をそれぞれの品種について推定し、 $F_1$ 品種の‘ヒロミドリ’ ( $Ttdd$ ) を自殖した $F_2$ 集団を6月30日に播種して止葉抽出期の変異を調べたところ、温度感応遺伝子に関する分離がみられ ( $tt : T=1:3$ ,  $\chi^2=1.88$ ,  $0.10 < p < 0.25$ )、‘ヒロミドリ’の出穂開花性は2種類の温度感応遺伝子と日長感応遺伝子の劣性上位支配によって説明された。

## 第2章 ソルガム品種の出穂開花性に関する生理生態学的特性

短日要求型品種の限界日長および基本栄養生長性の指標となる短日感応時期を明らかにするため、短日要求型 $F_1$ 品種‘風立’ ( $TtDd$ ) とその両親品種を供試し、3種類 (日長 12, 12.25, 12.5 時間) の日長処理を行った。その結果、ソルガムの適日長は12時間以下にあり、‘風立’の限界日長は12.25時間近傍と推察された。また、‘風立’の短日による花芽誘導には、出芽後15~30日 (約3~5葉齢時) に12.25時間日長下にあることが最低条件として必要であった。

‘ヒロミドリ’や‘Regs.Hegari’などの夜低温要求型品種の出穂開花の特性を解明する目的で  $TT$  または  $Tt$  遺伝子型の4品種と  $tt$  遺伝子型の2品種について①温度25°C一定で12, 12.5, 14時間の日長処理, ②14時間日長で25°C一定および30/20°C (昼温30°C, 夜温20°C) の夜低温処理, ③14時間日長で35/25°C, 30/20°C, 30/15°Cの変温処理を行ったところ, ①では12.5時間日長は14時間日長 (自然日長) と同じ長日効果を示し, ②では30/20°Cの夜低温変温処理によって  $TT$  と  $Tt$  遺伝子型品種では幼穂分化が早くなり, ③では夜低温が20°C, 15°Cと低くなるにつれ,  $TT$  と  $Tt$  遺伝子型品種では止葉抽出期が早くなり, 止葉まで葉数は少なくなった。優性の温度感応遺伝子を持つ夜低温要求型品種は, 長日条件下においても, 20°C以下の夜低温により出穂開花が早くなること解った。

## 第3章 出穂開花に関する $Ma_1 \sim Ma_n$ 遺伝子および $T$ , $D$ 遺伝子の関係

$Ma_1 \sim Ma_n$ 遺伝子は温帯で夏季の栽培期間内に稔実するグレイソルガムで発見され, 劣性遺伝子の数が増えるほど早生化する。一方 $T$ ,  $D$ 遺伝子は飼料用ソルガムで発見され,  $T$ ,  $D$ 座とも劣性または $T$ 座のみ劣性では早生となり, 両座とも優性では極晩生,  $T$ 座のみ優性では中生となる。これらの遺伝子の関係を解明するため $Ma_1 \sim Ma_n$ 遺伝子が特定された品種と $T$ ,  $D$ 遺伝子が判明している品種について出穂反応を比較した。

$T$ ,  $D$ 遺伝子が不明な, 生育中期の著しい夜低温に反応して出穂する品種‘100M’について交雑 $F_1$ (MS79 ( $Tt$ )  $\times$  100M)集団の出穂反応の分離を調べたところ,  $F_1$ は‘MS79’と同時期に出穂し, 品種‘100M’は  $T$ 遺伝子をもつと推定された。また夜高温によって花芽分化が遅延する‘60M’については, 交雑 $F_1$ (390A ( $tt$ )  $\times$  60M)は‘60M’と同時期に出穂し,  $T$ 遺伝子をもつと推定された。これまで $Ma_1 \sim Ma_n$ 遺伝子で説明されてきたソルガムの出穂開花性は, 例外も含めて $T$ ,  $D$ 遺伝子によって十分に説明できた。

ソルガムの出穂開花性は, イネ科作物と同様に限界日長や基本栄養生長によって決まっている。出穂開花性を決定すると考えられていた $Ma_1 \sim Ma_n$ 遺伝子は, 花芽分化を制御する遺伝子 $T$ ,  $D$ 遺伝子より大きな効果を示さず, 用いたソルガム品種の出穂性は $T$ ,  $D$ 遺伝子

によって充分説明された。夜温を 18°C以下と 20°C以上の 2 つの期間を含むように設定した長日条件下で 2 播種期の止葉期を比較すればソルガム品種の出穂開花性を支配する遺伝子型は容易に推定可能である。T, D 遺伝子型に基づくソルガム品種の分類は戦略的育種において効果的で適切な F<sub>1</sub> 品種の母本の選抜を可能とする。

ソルガムに夜高温で出穂を遅延させるソルガム品種が発達したのは明らかであり、ソルガムは温帯の気候へ適応的に変化するにしたがって、温度感応性が強く、日長の刺激には鈍感な早生の性質を持つようになったと推定される。

## 審査結果の要旨

ソルガム (*Sorghum bicolor* Moench) は、比較的高温条件で良く生長し、半砂漠地帯でも栽培できる耐乾性の強い植物である。ソルガムはアフリカ・サハラ東南縁で約 5000 年前に栽培化されたのち、亜熱帯から温帯へと伝播し飼料および澱粉資源として重要な作物となっている。ソルガムでは一代雑種 (F<sub>1</sub>) 品種を使うので適正な母本の戦略的準備が必要である。出穂開花特性は採種や実際栽培のうえで大きな影響を与えるため、母本の選択にあたっては、その遺伝的背景を含めた評価が極めて重要である。

本研究では、ソルガムの出穂開花に関わる生理生態的特性を資源植物学的視点から分析している。まず、第 1 章では、熟成に関する既知の複対立遺伝子  $Ma_1 \sim Ma_4$  の量的効果では説明できない出穂開花を示す F<sub>1</sub> 品種 ‘風立’ (MS138.A×Chohin232) および ‘天高’ (MS79.A×Chohin232) と比較のための ‘スズホ’ (3048A×Chohin1684) および ‘ヒロミドリ’ (390A×Regs.Hegari) とその親系統を緯度の異なる 4 箇所の試験地において 7 播種期で栽培し、止葉抽出期および総葉数を指標として日長および気温と花芽分化との関係を調べ、‘風立’および‘天高’は短日により花芽分化が誘導される短日要求型品種、‘MS138’, ‘MS79’, ‘Regs.Hegari’および‘ヒロミドリ’は初期生育時夜間の 20°C 以下の低温により花芽分化が促進される夜低温要求型品種、‘Chohin232’, ‘3048B’, ‘スズホ’, ‘Chohin1684’および‘390B’は長日と夜低温に中立な品種であるとした。また、それぞれの品種について出穂開花を制御する温度感応遺伝子 (T) と日長感応遺伝子 (D) に関する遺伝子型を推定し、F<sub>1</sub> 品種の ‘ヒロミドリ’ (*Ttdd*) を自殖した F<sub>2</sub> 集団を 6 月 30 日に播種して止葉抽出期の変異を調べ、その分離 ( $tt:T=1:3$ ,  $\chi^2=1.88$ ,  $0.10 < p < 0.25$ ) 等から出穂開花性を温度感応遺伝子と日長感応遺伝子による劣性上位支配とした。

第 2 章では限界日長および基本栄養生長性の指標となる短日感応時期を明らかにするため、短日要求型 F<sub>1</sub> 品種 ‘風立’ (*TtDd*) とその両親品種を供試し、3 種類 (日長 12, 12.25, 12.5 時間) の日長処理によって出穂を生理生態的に評価した。ソルガムの適日長は 12 時間以下にあり、‘風立’の限界日長は 12.25 時間近傍と推定され、‘風立’の短日による花芽誘導には出芽後 15~30 日 (約 3~5 葉齢時) に 12.25 時間の日長であることが最低条件であるとした。また、‘ヒロミドリ’や‘Regs.Hegari’などの夜低温要求型品種の出穂開花の特性を解明するため *TT* または *Tt* 遺伝子型の 4 品種と *tt* 遺伝子型の 2 品種について温度 25°C 一定で 12, 12.5, 14 時間の日長処理、14 時間日長で 25°C 一定および 30/20°C (昼温 30°C, 夜温 20°C) の夜低温処理、14 時間日長で 35/25°C, 30/20°C, 30/15°C

の変温処理を行い、12.5 時間日長は 14 時間日長（自然日長）と同じ長日効果を示し、30/20℃の夜低温変温処理によって *TT* と *Tt* 遺伝子型品種は幼穂分化を早め、夜低温の低下が止葉抽出期を早め止葉まで葉数を減少させることを明らかにし、優性の温度感応遺伝子を持つ夜低温要求型品種は、長日条件下において 20℃以下の夜温により出穂開花を早めることを明らかにした。

第3章では従来の熟成遺伝子 *Ma1*~*Ma4* と花芽分化を制御する遺伝子 *T*, *D* 遺伝子との関係を分析した。*Ma1*~*Ma4* 遺伝子は温帯で夏季の栽培期間内に稔実するグレインソルガムで発見され、*T*, *D* 遺伝子は飼料用ソルガムで発見されている。そこで *Ma1*~*Ma4* 遺伝子が特定された品種と *T*, *D* 遺伝子が判明している品種について出穂反応を比較したところ、すべての品種は第1章で示した3群の開花特性のいずれかであった。また、生育中期の著しい夜低温に反応して出穂する品種‘100M’について交雑  $F_1$ (MS79 (*Tt*) × 100M) 集団での出穂反応を調べたところ、 $F_1$  は‘MS79’と同時期に出穂し、品種‘100M’は *T* 遺伝子をもつと推定され、交雑  $F_1$  世代(390A (*tt*) × 60M) でも品種‘60M’と同時期に出穂し、*T* 遺伝子をもつと推定された。これまで *Ma1*~*Ma4* 遺伝子で説明されてきたソルガムの出穂開花性は、*T*, *D* 遺伝子によって十分に説明できるとした。

本研究は、このようにソルガムの出穂開花性がほかのイネ科作物と同様に限界日長や基本栄養生長によって決まっており、出穂開花性に関する *Ma1*~*Ma4* 遺伝子は花芽分化を制御する遺伝子 *T*, *D* 遺伝子より大きな効果を示さず、ソルガム品種の出穂性は *T*, *D* 遺伝子によって充分説明されるとした。また、夜温を 18℃以下と 20℃以上の2つの期間を含むように設定した長日条件下で2播種期の栽培によって止葉期を比較すればソルガム品種の出穂開花性を支配する遺伝子型を容易に推定できることも明らかとした。さらにソルガムは伝播にともなって温帯の気候へ遺伝的に適応するにしたがって温度感応性が強くなり、日長の刺激には鈍感な早生の性質を持つようになったと出穂開花性の一般的性質を考察している。本研究の成果は、資源植物学だけでなく、遺伝資源保全や育種学、草地学など、植物バイオサイエンス領域の発展に大きく寄与すると考えられる。よって、本論文の審査ならびに学力確認の結果と併せて、申請者に対し、博士（応用生命科学）の学位を授与することを適当と認める。