

# 蕎麥自交不親和性之探討

廖宜倫

## 摘 要

普通蕎麥為具有自交不親合之特性，可防止自交進而促進雜交獲得雜交種子，但野生種蕎麥中有雜交親和基因  $S^h$  基因，可利用該基因獲得自交種子進行育種研究， $S$  超級基因( $S$  supergene)控制蕎麥花器外表形態及自交親合特性，利用蕎麥親和基因之研究，可探討蕎麥遺傳行為，進而應用育種技術。

## 前 言

蕎麥為蓼科(Polygonaceae)蕎麥屬(*Fagopyrum*)，為世界性栽培的雜糧作物，其栽培種一般可分為普通蕎麥(common buckwheat, *Fagopyrum esculentum*)和韃靼蕎麥(tatary buckwheat, *Fagopyrum tataricum*)。普通蕎麥產量約每公頃 1,500 公斤~2,000 公斤，低於一般穀類作物，造成普通蕎麥低產量的原因，主要為蕎麥開花時需要蜜蜂、蒼蠅等外來昆蟲媒介協助授粉進而結成種子，即普通蕎麥具有自交不親和能力(self incompatibility, SI)；自交不親和性是開花植物中一個重要的系統，主要功用為防止作物自交稔實，進而促進雜交。

為改善蕎麥產量低及不穩定的情況，研究人員致力研究蕎麥自交不親和性，並朝育成具自交親和性之普通蕎麥為目標，進而提高其產量潛能。

## 內 容

### 一、具有 $S^h$ 基因的蕎麥種源

Ohnishi(1998)發現中國雲南地區野生蕎麥 *F. homotropicum* 的親源關係要比韃靼蕎麥還近於普通蕎麥，其形態上為同形態花柱(homostyle)，即其雌蕊及雄蕊長度相近(Fig. 1)，並發現具有自交親和能力(self compatibility)(Ohnishi, 1998; Yasui *et al.*, 2004)。*F. homotropicum* 可與普通蕎麥進行種間雜交產生後代，因此常用來改善蕎麥自交不親和性之問題(Cambell, 1995)。Woo *et al.* (1999)則利用普通蕎麥 *F.*

*esculentum* (thrum)與 *F. homotropicum* 進行種間雜交(Fig. 2.)，產生雜種後代並進行花朵形態等資料分析。



Fig. 1. Flower morphology in common buckwheat. A: Pin, B: Thrum, C: Long homostyle, D: Short homostyle. (Matsui *et al.*, 2007)

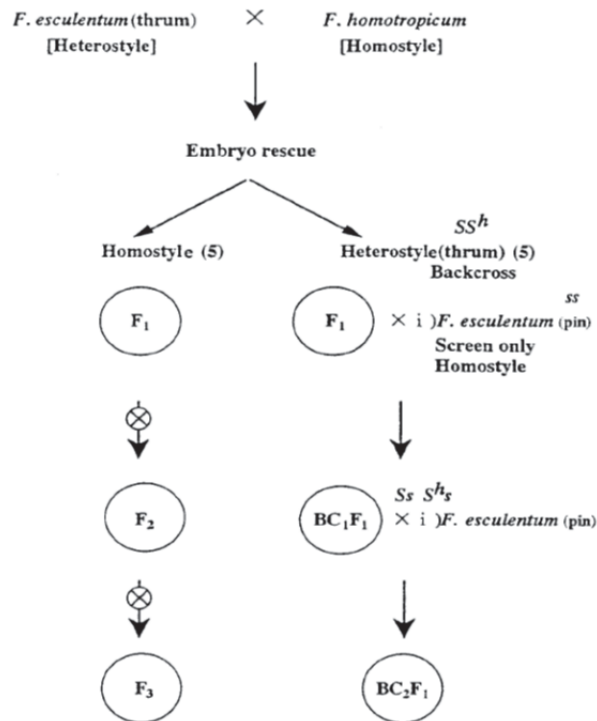


Fig. 2. Genealogy of restored material crossed to produce successive progenies in hybrids between *F. esculentum* and *F. homotropicum*. (Woo *et al.*, 1999)

Woo *et al.* (1999)在進行普通蕎麥與 *F. homotropicum* 種間雜交的結果顯示：F<sub>1</sub> 世代中同形態花柱(Ho)與長形態花柱(thrum)的比例是 1:1，顯示為花朵形態受單一顯性基因控制存在於 *F. homotropicum*，F<sub>2</sub> 世代之同形態花柱(Ho)與短形態花柱(pin)的分離比為 3:1，亦顯示為受單一顯性基因所控制。利用 F<sub>1</sub> 與長形態花柱(pin)雜交所得 BC<sub>1</sub>F<sub>1</sub> 的結果顯示：同形態花柱(Ho)與短形態花柱(thrum)的比例亦為 1:1 (Table 1)，綜合上述結果可發現，異型花柱形態是由單一 *S* 基因座(*S* locus)所控制，其控制異質形態的對偶基因為 *S* 及 *s* 兩個，分別為 *Ss* 控制著短形態花柱(thrum)及 *ss* 所控制的長形態花柱(pin)，而同形態花柱(Ho)是由另一對偶基因 *S<sup>h</sup>* 所控制，其顯性關係顯示為 *S* > *S<sup>h</sup>* > *s* (Table 2)。

Table 1. Inheritance of heterostylar and homostylar genes in interspecific hybrids between *F. esculentum* and *F. homotropicum* at different generations

| Generation  | Strain number | Genetic segregation |                 |                |          |    |   | $\chi^2$ | P         |
|---|---------------|---------------------|-----------------|----------------|----------|----|---|----------|-----------|
|   |               | Observed            |                 |                | Expected |    |   |          |           |
|   |               | Ho <sup>2</sup>     | Th <sup>3</sup> | P <sup>4</sup> | Ho       | Th | P |          |           |
| F <sub>1</sub>  |               | 5                   | 5               | 0              | 1        | 1  | 0 | 0.1      | 0.75      |
| F <sub>2</sub>  | H1            | 6                   | 0               | 4              | 3        | 0  | 1 | 0.533    | 0.50-0.75 |
|   | H2            | 8                   | 0               | 4              | 3        | 0  | 1 | 0.111    | 0.75-0.90 |
|   | H3            | 12                  | 0               | 2              | 3        | 0  | 1 | 0.381    | 0.50-0.75 |
|   | H4            | 7                   | 0               | 3              | 3        | 0  | 1 | 0        | >0.90     |
|   | H5            | 9                   | 0               | 2              | 3        | 0  | 1 | 0.03     | 0.75-0.90 |
|   | Total         | 42                  | 0               | 15             | 3        | 0  | 1 | 0.006    | >0.9      |
| BC <sub>1</sub> F <sub>1</sub> (F <sub>1</sub> × pin) |               | 5                   | 5               | 1              | 1        | 1  | 0 | 0.1      | 0.75      |

<sup>2</sup>Homomorphic plant.

<sup>3</sup>Thrum plant.

<sup>4</sup>Pin plant.

(Woo *et al.*, 1999)

Table 2. Tentative scheme of the relationship of heterostyly and homostyly genes in buckwheat

|                           |           |                       |                                   |                        |
|---------------------------|-----------|-----------------------|-----------------------------------|------------------------|
| Genotype                  | <i>Ss</i> | <i>SS<sup>h</sup></i> | <i>S<sup>h</sup>S<sup>h</sup></i> | <i>ss</i>              |
| Phenotype                 | Thrum     | Thrum                 | Homo                              | Pin                    |
| Relationship of dominance |           | <i>S</i>              | >                                 | <i>S<sup>h</sup></i> > |
|                           |           |                       |                                   | <i>s</i>               |

(Woo *et al.*, 1999)

## 二、*S* 超級基因(*S* supergene)

Matsui *et al.* (2003)利用普通蕎麥 BTN 品系(thrum)與 *F. homotropicum* 進行種間雜交，並將所獲雜交植株連續自交得到品系 Kyukei SC2 (KSC2)。在 KSC2 的形

態性狀中可發現其花柱與雄蕊長度幾乎一樣，且可套袋獲得自交種子(Table 3)，此結果顯示來自 *F. homotropicum* 的  $S^h$  對偶基因已導入 KSC2，而且 KSC2 的花柱長度較 pin 花柱長度要短。

Table 3. Flower morphology and seed set of self-incompatible and compatible common buckwheat

| Line               | Flower type | Seed set              |                           | Flower morphology                      |                            |                             |                 |
|--------------------|-------------|-----------------------|---------------------------|--|----------------------------|-----------------------------|-----------------|
|                    |             | No. of bagged flowers | No. of obtained seeds (%) | Pollen size ( $\mu\text{m}$ ) $\pm$ SE | Style length (mm) $\pm$ SE | Stamen length (mm) $\pm$ SE |                 |
| BTN*               | P*          | 52                    | 0 (0.0)                   | 37.6 $\pm$ 0.4                         | a‡                         | 2.08 $\pm$ 0.16             | 1.03 $\pm$ 0.11 |
| BTN                | T           | 116                   | 0 (0.0)                   | 51.3 $\pm$ 1.5                         | b                          | 0.66 $\pm$ 0.07             | 1.97 $\pm$ 0.07 |
| SNA                | P           | 269                   | 0 (0.0)                   | 37.1 $\pm$ 0.5                         | a                          | 1.99 $\pm$ 0.10             | 1.09 $\pm$ 0.05 |
| SNA                | T           | 317                   | 0 (0.0)                   | 50.9 $\pm$ 0.3                         | b                          | 0.66 $\pm$ 0.02             | 1.98 $\pm$ 0.11 |
| KSC2               | LH          | 517                   | 91 (17.4)                 | 48.1 $\pm$ 0.1                         | bc                         | 1.33 $\pm$ 0.09             | 1.50 $\pm$ 0.21 |
| BTN/KSC2 ( $F_1$ ) | LH          | 767                   | 279 (34.0)                | 45.2 $\pm$ 0.5                         | c                          | 1.86 $\pm$ 0.06             | 1.89 $\pm$ 0.05 |

Seed set, mean style length, and stamen length of three flowers in three plants. Pollen size: mean diameter of 50 pollen grains in each of 3 plants. \*BTN, Botansoba; SNA, Shinano 1; KSC2, Kyukei SC2. †P = pin, T = thrum, LH = long homostyle. ‡The same letters are not significantly different according to Tukey's HSD test ( $P = 0.05$ ).

爲了觀察普通蕎麥與 *F. homotropicum* 相互雜交時是否具有親和性，以普通蕎麥 BTN 品系 thrum 形態及 pin 形態與 KSC2 相互雜交，並觀察所有雜交組合中其花粉管生長是否到達胚珠的表現。其試驗中正常的雜交組合，即執行 pin  $\times$  thrum 或是 thrum  $\times$  pin 之雜交處理時，花粉管柱均可正常伸長至胚珠(Table 4)。當 thrum 植株的花粉粒授粉至 KSC2 時，其花粉管可到達胚珠(Fig. 3a 及 Table 4)，但是當 pin 花朵的花粉粒授粉至 KSC2，其花粉管在花柱生長時卻受到阻礙(Fig. 3b 及 Table 4)，換句話說，當 KSC2 的花粉粒授粉至 pin 花朵時，花粉管到達胚珠，但是當 KSC2 的花粉到達 thrum 花朵時，其花粉管無法到達胚珠(Table 4)。

綜合以上結果顯示，如果具長同形態花柱的自交親和植株仍保有異質花柱不親和能力的元素，自交親和植株 KSC2 的花粉爲親和於 pin 植株於花柱，但是不親和 thrum 植株；以及於 pin 植株之花粉爲不親和於自交親和植株 KSC2，但是 thrum 花朵花粉管爲親和於自交親和植株 KSC2 的花柱(Fig. 4)。這結果顯示異質形態自交不親和仍然作用於自交親和蕎麥品系 KSC2，即 *S* 基因座所造成的不親和作用仍存在著。

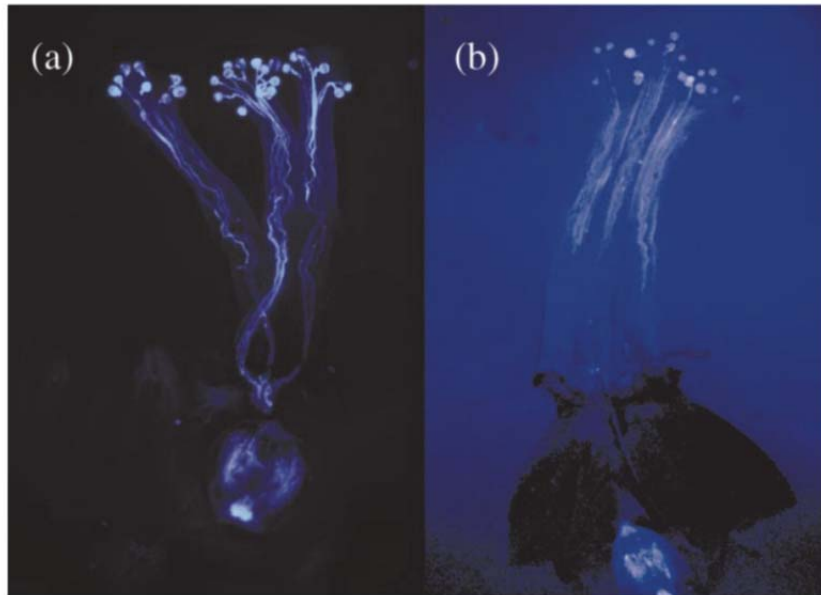


Fig. 3. Pollen tube growth on the self-compatible plant. When the self-compatible line was used as a female, the thrum pollen tubes reached the ovule (a), but the pollen tubes of pin were arrested in the style (b). Both photographs were taken at 6 h. (Matsui *et al.*, 2003)

Table 4. Pollen tube growth in each cross combination

| Female                     | Male      |             |            |                            |
|----------------------------|-----------|-------------|------------|----------------------------|
|                            | BTN (pin) | BTN (thrum) | KSC2       | BTN/KSC2 (F <sub>1</sub> ) |
| BTN (pin)                  | 0/3       | 3/3         | 3/3        | 3/3                        |
| BTN (thrum)                | 3/3       | 0/3         | 0/3 (3/5)* | 1/3                        |
| KSC2                       | 0/3       | 3/3         | 3/3        | NT                         |
| BTN/KSC2 (F <sub>1</sub> ) | 1/3       | 3/3         | NT         | NT                         |

Values were scored as No. of pollen tubes reaching ovule/No. of flowers tested. NT = not tested. \*Values in parenthesis is at 24 h after pollination.

(Matsui *et al.*, 2003)

除此之外，也可觀察出普通蕎麥 BTN 的 pin 形態的花粉直徑要比 thrum 形態的小，且 KSC2 的花粉直徑與以 BTN 之 pin 形態植株雜交及 KSC2 所產生的 F<sub>1</sub> 植株花粉直徑沒有顯著差異。顯示 KSC2 具有一個主要於控制花粉大小的顯性基因 (Table 4)。Matsui *et al.*(2003)認為有個 S 超級基因同時控制蕎麥花朵形態及自交不親和能力。普通蕎麥的 S 超級基因包含五個對偶基因：G：雌蕊長度；I<sup>S</sup>：柱頭不親和能力；I<sup>P</sup>：花粉不親和能力；P：花粉大小及 A：花藥高度，所以普通蕎麥 pin 為隱性及其基因型為  $gi^s i^p pa/gi^s i^p pa$ ，而 thrum 為顯性，基因型為  $GI^S I^P PA/gi^s i^p pa$  (Fig. 5)。

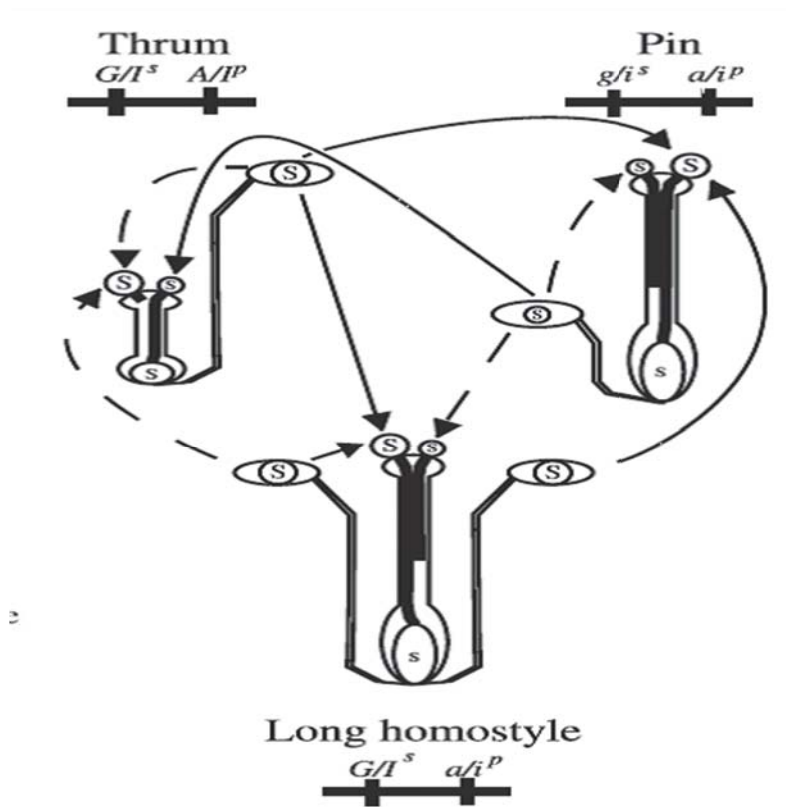


Fig. 4. Expected compatibility interactions among a pin, thrum and long homostyle plant. Expected compatibility interactions caused by loss of S function in pollen or style and recombination in the S allele. Crosses shown by arrows are compatible cross and arrows with broken lines are incompatible cross. (Matsui *et al.*, 2003)

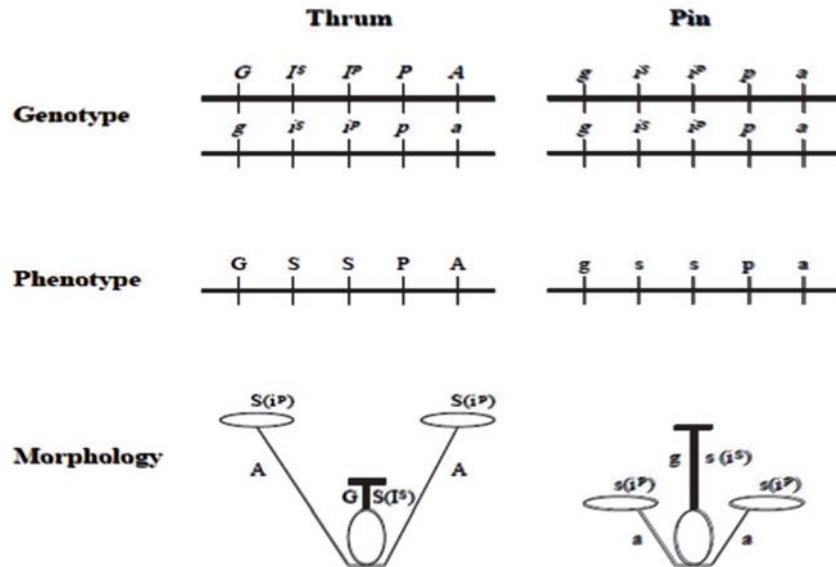


Fig. 5. The  $S$  supergene in buckwheat.  $G$ : Style length,  $I^S$ : Styler incompatibility,  $I^P$ : Pollen incompatibility,  $P$ : Pollen size,  $A$ : Anther height. (Matsui *et al.*, 2003)

## 結 論

蕎麥自交不親和性係屬於形態自交不親和，由  $S$  基因座上的  $S$  及  $s$  對偶基因所控制，在發現含有  $S^h$  對偶基因的野生蕎麥 *F. homotropicum* 為同形態花柱且具自交親和特性，可進行蕎麥自交不親和性之研究，除  $S^h$  基因外， $S$  超級基因同時控制蕎麥花器形態及自交不親和特性。利用研究並改善蕎麥自交不親和特性，可協助育成自交親和性之普通蕎麥，進而增加產量提高效益。

## 參考文獻

1. Campbell, C. 1995. Inter-specific hybridization in the genus *Fagopyrum*. *Curr. Adv. Buckwheat Res.* 6: 255-263.
2. Matsui, K., T. Tetsuka, T. Nishio, and T. Hara. 2003. Heteromorphic incompatibility retained in self-compatible plants produced by a cross between common and wild buckwheat. *New phytol.* 159: 701-708.

3. Matsui, K., T. Nishio, and T. Tetsuka. 2007. Use of self-compatibility and modifier genes for breeding and genetic analysis in common buckwheat (*Fagopyrum esculentum*). *Jarq.* 41: 1-5.
4. Ohnishi, O. 1998. Search for the wild ancestor of buckwheat. I. description of new *Fagopyrum* (Polygoaceae) species and their distribution in China and the Himalayan hills. *Fagopyrum* 15: 18-28.
5. Woo, S. H., T. Adachi, S. K. Jong, and C. Campbell. 1999. Inheritance of self-compatibility and flower morphology in an inter-specific buckwheat hybrid. *Can. J. Plant Sci.* 79: 483-490.
6. Yasui, Y., Y. Wang, O. Ohnishi, and C. Campbell. 2004. Amplified fragment length polymorphism linkage analysis of common buckwheat (*Fagopyrum esculentum*) and its wild self-pollinated relative *Fagopyrum homotropicum*. *Genome* 47: 345-351.