

レンゲ人為同質4倍体子孫における異数体頻度の推定

IV 自然集団における異数体頻度

林 喜三郎・木綿 敏

(農学部作物・育種学研究室)

The Estimation of Aneuploid Frequencies in the progenies of Induced Autotetraploid Renge (*Astragalus sinicus* L.)

IV. Frequencies of Aneuploid in Natural Population

Kisaburo HAYASHI and Satoshi KIWATA

Laboratory of Crop Science and Plant Breeding, Faculty of Agriculture

Abstract: In the previous papers of this series¹⁻³⁾, we have studied on several factors affecting on aneuploid frequency of the induced autotetraploid Renge in natural cultivation condition. In the present paper, the other important factors, crossability between parents with different numbers of chromosome ($2n=30-37$), seed germination, seedling survivals and variation of chromosome numbers in the next progeny were studied.

The crossability varied remarkably according to parents chromosome number. Especially, it is worth noting that the crossability were higher in the combination which had 32-plants (plants with 32 chromosomes) as female or with 32- and 33-plants as male than in the other combinations (Table 1, Fig. 1.). The definite tendency could not have been observed on the ability of seed germination and seedling survivals in the different combinations. It is found that somatic chromosome number are not closely related to the ability of germination and survivals in the progeny (Table 2 & 3). In the cross combinations between euploid and aneuploids, the more distant from 32 in chromosome number of aneuploid parents, the more frequent aneuploid were observed in the progeny (Table 4). It is estimated that the ovule with below 15 or above 19 chromosomes and the pollen with below 15 or above 17 chromosomes had few ability of fertilization (Table 5).

The frequency of k-plants in the g-th generation, W_k^g (where k equals 31 to 35), were estimated by the parameters described as follows.

$$W_k^g = w_k^g / \sum_k w_k^g$$

$$w_k^g = \sum_i \sum_j F_{ijk} \cdot S_{ij} \cdot C_{ij}$$

1) F_{ijk} ; the frequency of k-plants in the next generation of the cross, i-plants x j-plants.

$$F_{ijk} = f_{ijk} / \sum_k f_{ijk}$$

$$f_{ijk} = \sum_i \sum_j G_{ie} \cdot E_e \cdot G_{jp} \cdot P_p$$

where e and p are chromosome number of ovule and pollen respectively, $e+p=k$. G_{ie} and G_{jp} are frequency of (e)-ovules (ovules with e chromosomes) in i-plants and frequency of (p)-pollens (pollens with p chromosomes) in j-plants. These values

have been already estimated in the first paper¹⁾. E_e and P_p are fertilization ability of (e)-ovules and (p)-pollens (Table 5).

- 2) S_{ij} ; Seed setting ability of the cross, i-plant x j-plants (Table 6).
3) C_{ij} ; Probability of the occurrence of the cross, i-plants x j-plants,

$$C_{ij} = W_i g^{-1} \cdot I_i \cdot W_j g^{-1} \cdot I_j$$

I_i and I_j are number of racemes produced on i-plants and j-plants. I_i and I_j have been already observed in the previous paper³⁾, were show in Table 7.

Change of euploid and aneuploid frequency over till ten generations calculated by the equations and the parameters above mentioned.

The frequency of euploid and aneuploids reach to the plateau in 4—5 generations when the initial population constitutes only euploid. The plateau values of euploid are 53.1% in outcross and 56.1% in self pollination. The plateau value are the same, even if when the initial population constitute only aneuploids. In the first report of this series¹⁾, we have estimated simply by the parameters, G_{ie} and G_{jp} . That plateau value was about 70%, higher than in this report. It seems to be dueing to fertilization of aneuploid pollen that the present estimated value is different from the previous estimation.

緒 言

4倍性品種の特性の安定性及び採種上、異数体頻度の高低は重要な問題であるので¹⁾、筆者らはレンゲの同質4倍体を材料として異数体頻度に影響すると思われる諸要因について検討して来た。すなわち、第1報¹⁾では正4倍体について異数性配偶子の形成頻度とそれらが子孫に伝達される割合について、第2報²⁾では異数体の競争力に関係深い諸形質について、第3報³⁾では実際に正4倍体と混植した場合の異数体の諸形質の変化、とくに子孫を残す割合について検討して来た。これら以外に実際の自然集団においては、各種異数体間の交雑も予想され、それらの交雑成功率あるいは次代の染色体数変異も重要な問題と考えられる。

本報告はこれら諸点の調査解析を行なうとともに、従来の知見をも総合して、第1報と同様に異数体頻度の世代推移をマルコフ連鎖としてとらえて再検討した結果の概要を述べたものである。

実験材料及び方法

供試系統は前報³⁾と同じ当研究室で保存中の4倍体系統である。1981年秋に播種し、幼植物期に2度にわたって根端細胞によって染色体数を確認した $2n=30\sim37$ の個体 (以下 ㊸ ~ ㊿ と表示する) を供試した。これらは 24cm の素焼鉢に移植し、ガラス室で翌春まで慣例の方法で栽培して、染色体数を異にする個体相互間に正逆交雑を行なうとともに、それぞれ自殖をも行なった。

交雑または自殖後、サヤの黒変をまって収穫し、結実サヤ数及び種子数をかぞえて、結莢率及び莢当たり種子数を算出したが、本文では簡単のために、種子数/交雑花数(自殖花数)を交雑率と呼んで、交雑の難易度を示す尺度とした。

発芽率は1981年9月にピートモス・バーク堆肥・土(1:1:2)の混合土に播種し、双葉の展開したものを発芽とみなし、播種数に対する百分率で表示した。生存率は発芽約1月後に生存個体数をかぞえ、発芽数に対する百分率で表示した。その後、その根端細胞について、前報¹⁾と同様の押しつぶし法で染色体数を調査した。

実験結果

1. 染色体数の異なる個体間の交雑可能度

交雑の結果は Table 1 及び Fig. 1 のとおりである。ただし、同染色体数間の組合せは、自殖の結果であり、⑳ × ㉑ の場合のみ自殖とともに交雑も行ったが、両者間に有意な差異はなかった。

Table 1. Crosses between parents with different numbers of chromosome

Female parent	Male parent							
	30	31	32	33	34	35	36	37
30	(100)		165	103		120		
	(8)	-	38	20	-	15	-	
	(19)		61	28		17		
31	87	(93)	180	75		78		
	17	(27)	56	30	-	22	-	
	21	(49)	113	52		27		
32	213	73	(347)	114	140	103	138	129
	26	16	(166)	71	43	34	29	25
	46	32	(538)	233	191	86	46	31
33	170	130	143	(180)	145	198	131	
	10	18	68	(68)	47	57	36	-
	15	31	231	(223)	115	113	66	
34	106	127	193	125	(164)	157	85	
	10	28	85	56	(35)	37	19	-
	14	48	226	171	(98)	61	25	
35	143	88	323	195	99	(145)		
	15	19	88	68	12	(15)	-	-
	25	31	188	121	13	(37)		
36			147				(80)	
	-	-	28	-	-		(0)	-
			59				(0)	

Upper lows: Numbers of flower examined, Middle lows: Numbers of pod,
Lower lows: Numbers of seed.
Figures in parenthesis are shown in the cases of self pollination

同表によると、母親に ㉑、あるいは父親に ㉑ または ㉓ を用いた場合には、他の組合せに比べ交雑率は高くなり、染色体数がこれより離れるほど交雑率は低下する。とくに低異数体を交雑の一方の親に選んだ場合、この傾向は顕著である。

2. 交雑次代

(1) 発芽率及び生存率

㉑ を一方の親とする交雑次代の発芽率及び生存率は Table 2 及び 3 のとおりである。

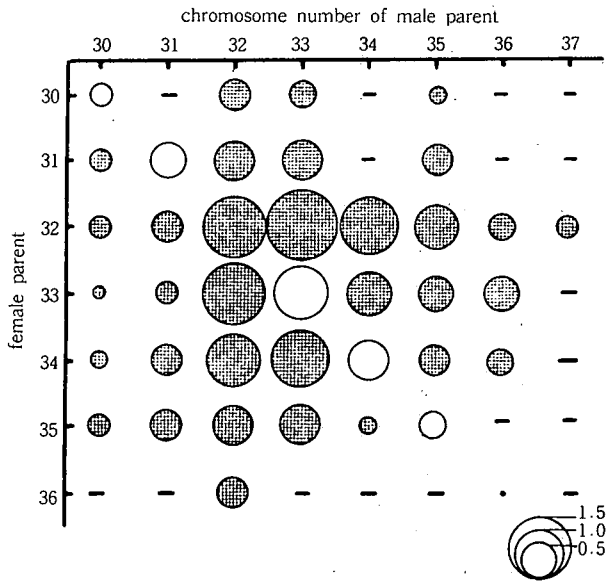


Fig. 1. Crossability between parents with different number of chromosome. Size of circle indicates the crossability, number of seed per one flower pollinated in the cross shown in Table 1.

Table 2. Survival rates in the progenies of crosses between euploid and aneuploids

Cross	Chromosome numbers of aneuploid parent							
	30	31	32	33	34	35	36	37
E x A *)	87.5	84.0	83.2	86.7	91.1	84.5	58.1	66.7
A x E	68.9	61.2	83.2	69.8	74.2	92.8	75.4	-

*) : E=Euploid, A=Aneuploids

Table 3. Survival rates in the progenies of crosses between euploid and aneuploids

Cross	Chromosome numbers of gamate							
	30	31	32	33	34	35	36	37
E x A *)	95.2	85.7	98.0	98.9	97.1	83.1	60.0	66.7
A x E	90.5	96.8	98.0	85.1	91.7	93.2	81.4	-

*) : E=Euploid, A=Aneuploids

両表によると発芽率及び生存率は、組合せによって多少の差異があるが、一定の傾向は認められず、また分散分析の結果も有意ではない。後述のように組合せによって、次代の染色体数変異は大きく異なるが、このように発芽率及び生存率に差異が認められないことは、発芽及び幼植物の間に

は、染色体数の違いにもとづく淘汰は働かないと考えることができる。

(2) 染色体数の変異

(1)項の材料について、染色体数を調査した結果は Table 4 のとおりである。

Table 4. *Distribution of somatic chromosome numbers observed in the hybrid progenies between euploid and aneuploids*

Combina- tion	Somatic chromosome numbers						Total	Mean
	31	32	33	34	35	36		
32 x 30	6 (15.8)	21 (55.3)	7 (18.4)	3 (7.9)	1 (2.6)		38	32.3
32 x 31	2 (11.1)	12 (66.7)	3 (16.6)	1 (5.6)			18	32.2
32 x 32	6 (6.6)	58 (63.7)	23 (25.3)	4 (4.4)			91	32.3
32 x 33	8 (4.3)	113 (61.1)	54 (29.2)	9 (4.9)	1 (0.5)		185	32.4
32 x 34	4 (2.6)	36 (23.7)	79 (52.0)	26 (17.1)	5 (3.3)	2 (1.3)	152	33.0
32 x 35	2 (3.4)	18 (31.0)	23 (39.7)	13 (22.4)	2 (3.4)		58	32.9
32 x 36	1 (7.7)	3 (23.1)	4 (30.8)	5 (38.5)			13	33.0
32 x 37		3 (25.0)	3 (25.0)	6 (50.0)			12	33.3
b. Aneuploids x euploid								
30 x 32	3 (10.0)	16 (53.3)	5 (16.7)	4 (13.3)			30 [*])	32.2
31 x 32	4 (6.6)	38 (62.3)	15 (24.6)	4 (6.6)			61	32.3
32 x 32	6 (6.6)	58 (63.7)	3 (25.3)	4 (4.4)			91	32.3
33 x 32	3 (5.4)	23 (41.1)	7 (48.2)	2 (3.6)	1 (1.8)		56	32.6
34 x 32	2 (2.7)	15 (20.3)	30 (40.5)	20 (27.0)	6 (8.1)	1 (1.4)	74	33.2
35 x 32	1 (1.1)	17 (18.9)	36 (40.0)	29 (32.2)	6 (6.7)	1 (1.1)	90	33.3
36 x 32	1 (3.6)	2 (7.1)	8 (28.6)	14 (50.0)	3 (10.7)		28	33.6

Figures in parentheses are shown percentages

^{*}) Each one plant with 29 and 30 chromosomes were also observed apart from 28 plants shown in the table.

同表によると、㉔同志の交雑次代では正4倍体 ㉔の割合が最も高く、一方の交雑親の染色体数が ㉔から離れるほど異数体頻度が増加する。しかも、親の染色体数が増すほど高異数体が、減少するほど低異数体割合が増加する。これはそれぞれの親において高異数性及び低異数性配偶子が増加するためと予想される。したがって、次代の平均染色体数は異数体親の染色体数にともなって増減する傾向がみられるが、㉔以下及び ㉔以上ではこの傾向は顕著でなくなる。これは後述のように $n=16$ の正倍数性配偶子から染色体数が離れるほど、その配偶子の受精能力が低下するためと考えられる。

考 察

1 異数体頻度の推定方法

第1報¹⁾において、異数体頻度の世代推移をマルコフ連鎖としてとらえ、第1成熟分裂中期の染色体接合状況から、実験結果にもとづいて配偶子の染色体数頻度を推定し、このうち異数性配偶子は雌性側のみから次代に伝わると考えて計算した。ここでは第2、3報^{2,3)}及び本実験結果より、子孫の異数体頻度に影響すると思われる諸パラメーターを加えて、検討することにした。

今、 g 世代において ① 個体と ① 個体の交雑次代に得られる ㉔ 個体の頻度 w_k^g を次の〔1〕式で決定されるものとする。

$$w_k^g = \sum_i \sum_j F_{ijk} \cdot S_{ij} \cdot C_{ij}^{g-1} \dots\dots\dots [1]$$

ここで、 F_{ijk} : ① × ① 交雑次代の ㉔ の頻度

S_{ij} : ① × ① 交雑の交雑率

C_{ij}^{g-1} : $g-1$ 世代における ① × ① 交雑の行なわれる頻度

また、 w_k^g の g 世代全個体中の頻度 W_k^g は

$$W_k^g = w_k^g / \sum_k w_k^g$$

で表わされる。以下上記の各パラメーターについて検討する。ただし Table 1~4 の結果から出現頻度の極めて少ない個体を考慮外とし、㉓ ~ ㉕ の個体についてのみ検討することにする。

(1) 染色体数の異なる個体間の交雑次代の異数体頻度— F_{ijk} の検討

今、① × ① の交雑において、 e 個の染色体をもつ胚珠と p 個の染色体をもつ花粉 (以下それぞれ (e) 及び (p) と表現する) が受精し、㉔ の個体が生じる頻度 f_{ijk} は〔2〕式で表わされる。

$$f_{ijk} = \sum_e \sum_p G_{ie} \cdot E_e \cdot G_{jp} \cdot P_p \dots\dots\dots [2]$$

ただし、 $e+p=k$ であり、

G_{ie} : ① 個体で (e) 胚珠が形成される頻度

G_{jp} : ① 個体で (p) 花粉が形成される頻度

E_e 及び P_p : (e) 胚珠及び (p) 花粉の受精能力とし、 E_{16} 及び P_{16} を 1 とした比数で示す。

このようにすると、〔1〕式の F_{ijk}

$$F_{ijk} = f_{ijk} / \sum_k f_{ijk} \dots\dots\dots [3]$$

で表わされる。

ここで G_{ie} 及び G_{ip} の推定は第1報¹⁾に示しておいた。そこでこの方法で推定した値を用い、本報告 Table 4 にできるだけ近似するように E_e 及び P_p を推定した結果は Table 5 のとおりである。なお、この値を用いた交雑次代の各染色体数頻度は、Table 4 の値と χ^2 検定を行なった結果は有意ではなく、実測値に適合していると云える。

Table 5. Fertilization ability of aneuploid gametes

Gamete	Chromosome numbers of aneuploid parent				
	15	16	17	18	19
Ovule	0.2	1	0.9	0.6	0.1
Pollen	0.1	1	0.6	0.2	0.0

同表によると、全般に(16)の正倍数性配偶子から染色体数が離れるほど、受精能力が低下するが、とくにこの傾向は花粉側に強く現われる。しかし、従来 a) 異数性花粉は全く受精能力がない b) 異数性胚珠は全て受精すると考えて来たが、この表の結果ではこれらの考えを否定しなければならない。すなわち、(17)の花粉は6割方受精能力があり、逆に(15)以下及び(19)以上の胚珠はほとんど子孫を残し得ないことは注目される。

(2) 交雑率— S_{ij} の検討

交雑率には Table 1 の値をそのまま用いてもよいが、簡単のために、Table 1 の ② の各行各列の値を1とした比数を算出すると、Table 6 のとおりとなる。

Table 6. Seed setting ability of aneuploid parents

a. Female parent

Female	Chromosome numbers of male parent					Mean
	31	32	33	34	35	
31	—	0.41	0.34	—	0.41	0.39
32	1	1	1	1	1	1.00
33	0.54	1.06	—	0.58	0.68	0.72
34	0.86	0.77	0.67	—	0.47	0.69
35	0.80	0.38	0.30	0.10	—	0.40

b. Male parent

Female	Chromosome numbers of male parent				
	31	32	33	34	35
31	—	1	1.10	—	0.55
32	0.29	1	1.35	0.90	0.55
33	0.15	1	—	0.49	0.35
34	0.32	1	1.17	—	0.33
35	0.61	1	1.07	0.23	—
Mean	0.34	1.00	1.17	0.54	0.45

同表によると、実験結果の項で述べたように、② から染色体数が離れるほど交雑能力が低下するが、③ の個体は花粉親として用いた時には、② と同等あるいは以上の交雑能力のある点が注目される。何れにしても、1部の例外を除けば、同 a 表の各行間及び b 表の各列間の値はほぼ似合っているので、それぞれの平均値でもって各染色体数親の花粉あるいは雌ずい親としての交雑能力と考え、 S_{ij} の算出に用いることとした。

(3) 交雑頻度— C_{ij}^{g-1} の検討

$g-1$ 世代における自然集団中での ① × ① 交雑の起る頻度は ① 及び ① 個体の頻度 W_i^{g-1} 及び W_j^{g-1} と ① 及び ① 個体が生産する花房数 I_i 及び I_j の積〔4〕式で表わされるものとする。

$$C_{ij}^{g-1} = W_i^{g-1} \cdot I_i \cdot W_j^{g-1} \cdot I_j \dots\dots\dots [4]$$

ここで I_i 及び I_j は第3報³⁾の競合条件下での花房数を用いることとし、② 個体を1とした比数を算出すると Table 7 のとおりである。

Table 7. Numbers of raceme in the competitive condition

	Somatic numbers of chromosome				
	31	32	33	34	35
No. of raceme	63.5	128.0	58.8	48.0	
(Rate)	(0.5)	(1)	(0.5)	(0.4)	(0.2)

2. 異数体頻度の世代にわたる推移

以上検討した各パラメーターを用い、第1報¹⁾と同様にマルコフ連鎖として、当初世代 ② のみの集団と考えてコンピューターで計算した。ただし、レンゲの自然交雑率は高いが(未次⁴⁾)、決して完全他殖ではない。〔1〕式は完全他殖と考えた場合であるので、〔1〕式の $C_{ij}^{g-1} = C_{ij}^{g-1}$ 、 $C_i^{g-1} = W_i^{g-1} \cdot I_i$ と置きかえて、完全自殖の場合をも計算した。これら計算の結果は Fig. 2 のとおりである。

同図によると、完全他殖の場合はやや遅れるが完全自殖の場合とはほぼ同様に約4～5世代後には平衡状態に到達する。なおこのことは初期集団がどの異数体でスタートしても、ほぼ同じ速度で同じ割合に到達して安定することも判明している。

平衡に達した時の平衡値は完全他殖で ② が53.1%完全自殖で56.2%であり、実際にはこの中間になるものと考えられる。第1報において平行に達した時の値が70%弱と推定したことに比べると、さらに低い値である。これは前述のように第1報で受精にあずからないとした異数性花粉の一部が受精に関与することが最も大きい理由であろう。この平衡値は三石⁵⁾のサトウダイコンよりやや低いが、永田・岡部⁶⁾のイタリアンライスグラスとはほぼ一致する。レンゲ4倍体では育成後長年放任された系統について、異数体頻度を確認していないが、本推定結果に大きな誤りはないと考えられる。

このように4倍体品種では特別に手を加えない限り、半数近くの異数体が混入することは避け難いが、同時に無制限に異数体が増加するものでない。このことは上記の諸研究者の指摘するところでもある。ただし、Fig. 2 から明らかなように、当初 ② 個体のみであっても翌代にはすでに60%

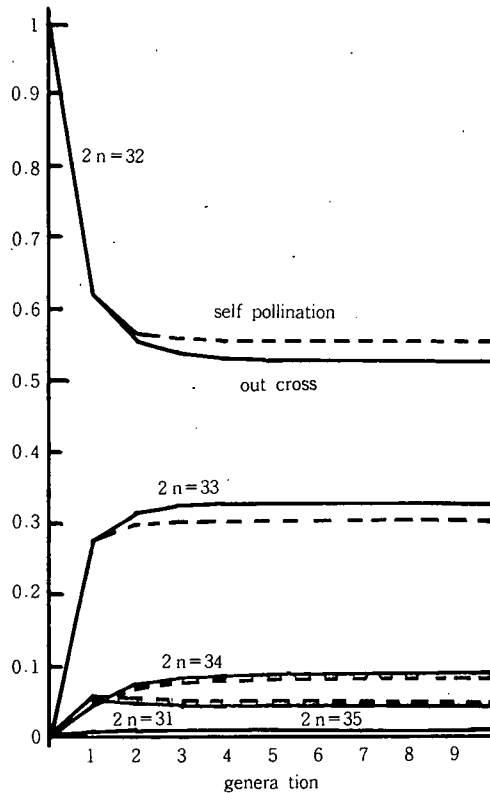


Fig. 2. Change of eu- and aneu-ploids frequency estimated in the progeny of induced autotetraploid Renge.

強, すなわち, 40%弱の異数体が生じ, しかも最終平衡値の50%弱に非常に近い。このことは4倍体品種中の異数体を完全に除去しても, 翌年には40%近い異数体が混入することになり, 異数体の減少に努力しても, 子孫の異数体頻度を低下させるには大きな効果を期待できない。また, 4倍体品種では4~5世代で異数体頻度は平衡するが, 上述のように1~2世代で4~5世代の平衡値にすでに極めて似てくるので, 4倍体品種の育成に当っては, 育成後1~2世代たてば, 諸特性の調査, 検討に移っても大きな誤りはないものと思われる。

要 約

人為同質4倍体品種の自然の栽培条件下での異数体頻度に影響する諸要因について検討して来たが, 今回は最も影響が著しいと思われる異染色体数個体間の交雑率, 次代の種子発芽及び生存率, 次代個体の染色体数変異を調査した。これらの結果ならびに従来の実験結果を考慮して, 第1報と同様にマルコフ連鎖と考へて, 異数体頻度の世代頻度について検討した結果はつぎのとおりである。

異染色体数個体間の交雑率では, 母親に ② あるいは父親に ② または ③ 個体をもった組合せは, その他の組合せに比べ交雑率は高くなる。しかもこの場合でも, 他の親の染色体数が ② から離れるほど交雑率が低下する。

これら組合せ次代における種子発芽率及び生存率には、組合せによって一定の傾向が見出せない。組合せによって次代の異数体頻度が異なるので、一定の傾向が見出せなかったのは、発芽及びその直後の幼植物期の生長には、異数体と云えどもとくに大きな違いがないためと考えられる。

正倍数体と異数体間交雑後代では、異数体親の染色体数が $2n=32$ から離れるほど次代の異数体頻度が増加する。この結果から配偶子の受精能力を推定すると染色体数が15以下及び19以上の胚珠及び15以下及び17以上の花粉は子孫を残すことが極めて少ない。これは異数性胚珠の全てが受精能力があるが、異数性花粉は全て受精能力を欠くとした従来の見解を改めねばならない。

以上の結果及び前報までの諸結果にもとづき、異数体頻度を算出した結果によると、たとえ初期に1個体の正倍数体からスタートしても、翌代には異数体頻度は40%も生じ、2～3代に約50%弱で平衡に達する。この値は先に報告した場合と比べ、約10%ずつ増加した以外、同じである。異数体頻度が約10%増えたのは、16前後の染色体をもった異数性花粉も受精にあづかるためと考えられる。

引用文献

- 1) 林喜三郎・森澤徹男, レンゲ人為同質4倍体子孫における異数体頻度の推定, 高知大学学研報, 26, 125—133 (1978).
- 2) _____・_____, レンゲ人為同質4倍体子孫における異数体頻度の推定, II, 高知大学学研報, 29, 83—88, (1980).
- 3) _____・奥田 緑, _____, III 高知大学学研報, 31, 63—68 (1982).
- 4) 未次 勲・伊藤達雄・宮本松太郎・山崎信蔵・堀茂, レンゲの自然交雑率に関する実験, 育雑, 10: 69—72 (1960).
- 5) 三石昭三, てん菜の人為四倍性系統における異数体の出現とその平衡について, 育雑, 13, 253—259 (1965).
- 6) 永田保・岡部俊, イタリアンライグラスの同質4倍体品種における異数体の頻度, 育雑, 25, 別冊I, 64—65 (1975).

(昭和58年9月22日受理)

(昭和59年3月5日発行)