朝顔の倍数体

Ⅱ 4倍体の次代に現われた3倍体について

島 津 斉 徳・樫 村 勝 司

Studies on Polyploid Plants in Pharbitis

II On a triploid plant obtained from the induced tetraploid plant

NARIYASU SHIMADZU and KATSUII KASHIMURA

I. 緒 言

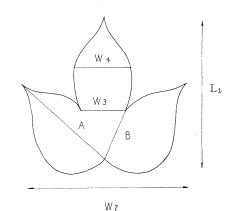
植物の染色体倍加に伴って、各種の形質がどのように変化するかを追究する目的のもとに、筆者らは1954年から1959年までに朝顔のコルヒチン処理によって9系統の4倍体(以下4xと記す。 $2x \cdot 3x$ も同様)を作出した(0)00 ものであるに、朝顔の(0)0 なが、(0)0 を作出した(0)0 ものである。ただ僅かに、(0)0 ものをである。この種子からは、翌年に(0)0 を生じた。本報ではこの(0)0 本のは現の機構について考察を加える。

II. 材料及び方法

4xの作出に用いた黄丸葉2xは1953年以来, 当学部で 自殖を続けている系統である。その主要な特性として, 葉は黄色の丸葉で,花は鼠色で斑紋のない全色花である。 これらの形質はいずれも他の遺伝の実験によって, 劣性 の表現であることが明らかにされているが, このことは 3xの出現機構を考察する際に重要となってくるので, その項目のところで詳述する。

4xは1956年に作出した個体を主として調査の対象としたが、他に1958及び1959年に作出した4xの一部も参考のため供試した。3xは1956年の黄丸葉4x No. 9個体に自由授粉によって着果した1粒から翌年生じたものである。したがって3xの調査は、1957年に行われている。

調査は主として葉・花及び種子について,形態的或い は生理的な形質に関して観察・測定を行った。葉は各個 体の中央位に着生し,品種の特性をよく備えたものを用 い, 葉形は並型葉においては第1図に示すような各部の 長さを測定した。



第1図 並型葉の葉形

 L_2 : 葉先から最広部 (W_2) までの長さ。 L_3 : 葉先から欠刻底部 (W_3) までの長さ。

その他, 葉肉組織・気孔・葉緑体・花粉・種子・開花 習性及び染色体等の調査はすべて前報の方法に準じて行った。

III. 結果及び考察

1) 3倍体の出現と一般特性

この個体の子葉は黄丸葉2xに較べてかなり大きく。



第2図 根端細胞の染色体(3倍体,2n=45)

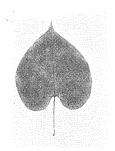
また茎は赤色(母親の4x は黄緑色)を帯びていた。本葉は緑色(4x は黄色)で、丸葉と並葉との F_1 型葉形(4xは丸葉)を呈していた。草勢が極めて旺盛で著しく繁茂し、着花も非常に多く、花径は黄丸葉2x に較べてやや大きかった。花は青色で白色爪覆輪(4x は鼠色の全色花)を有し、花筒は淡桃色(4x は白色)であった。これらの形質に関してはそれぞれの項目のところで検討を加えることにする。

この3x は高い不稔性を示し、自由授粉によって3果 $3粒が稔ったのみである。この種子から生じた次代の植物 (<math>C_8$) に関しては、後日報告する予定である。

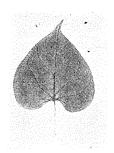
2) 葉の形状と組織

原種 2x の葉は黄色・丸葉 (cordate) を呈している。 4x の葉に関しては前報で精しく報告したが、2x とほぼ同様の外観を示している。ただ、4x の葉は他の多くの 4x 植物の場合と同様に、2x に較べて葉幅が増加しているのに対して、葉長は逆に減少しているために、やや扁平な幅広の葉となっている点が異なる(第3図)。

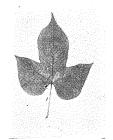
しかるに、この4x の次代に現われた3x の葉は、母親の4x の葉とは全く異なり、緑色・三尖葉を呈している。しかも、その形状は第3図に見られる通り並葉というよりは、並葉と丸葉との雑種が示すところの F_1 型葉形に極めて近い外観を呈している。その関係を明らかにするために、各葉の葉型に関する $2\cdot3$ の顕著な特徴をとりあげて比較してみることにする。まず、並葉は中央裂片が少し縊れていて W_3 < W_4 となっているが、3x 葉と F_1 型葉では W_3 = W_4 となっていて、いずれも並葉におけるような W_4 は存在していない。また裂込みの深浅を比較してみると、 L_1 : Aの数値は並葉・3x 葉・ F_1 型葉共に大差がないのに較べて、 L_1 : Bの数値は並葉では裂込みが深いために非常に大きいが、これに反して3x 葉と F_1 型



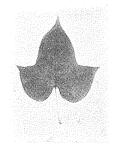
丸葉 2倍体



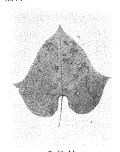
丸葉 4倍体



並葉 2 倍体



F₁型葉 2 倍体 (丸葉と並葉とのF₁)



3 倍体 (丸葉 4 倍体の次代) 形

第3図 葉

葉ではその数値が小さく、裂込みの浅いことを示している。またさらに、側方裂片の形状を比較するために、 L_2 と L_3 とを較べてみると、並葉では L_2 < L_3 であるが、3x葉と F_1 型葉では逆に L_2 > L_3 となっている。したがってこれらの数値の関係はいずれも3x葉が並葉よりも F_1 型葉に近いことを示している(第1表及び第3図)。

以上を要約すると3x の有する葉は、黄色・丸葉の品種と緑色・並葉の品種との間の F_1 が示す筈の葉に近い表現をなしているということができる。このことは、後に述べる花に関する形質と共に、この3x が4x(♀)×2x(含)の自然交雑によって出現したと推定される根拠の1つになるのであるが、これに関しては後の項目で精しく検討することにしたい。

葉肉組織の厚さと幅について、各組織別に測定した結果は第2表に示す通り、3xは2xに対していずれも増加

100	4	-to	25552
第	1	表	葉

倍数性		型	調査数	W_2	W_3	W_4	L_1	L_2	L ₃	A	В	L_1/W_2	L ₁ /A	L ₁ /B	年次
3 x	-		3	cm 9.64	cm 6.08	cm	cm 8.24	cm 6.50	cm 5.29	cm 5.10	cm 4.37	0.855	1.616	1.886	1957
2 x	F ₁ 型	棄	4	8.23	4.25		7.43	5.38	5.10	4.55	3.13	0.903	1.633	2.374	1956
//	並	葉	6	7.65	2.60	2.78	6.92	4.72	5.08	4.47	2.20	0.905	1.548	3.145	- //

第2表 葉肉組織 (パラフィン切片法, 1957)

倍 数 性	調査数	表 皮(上) 厚 さ	棚 状厚 さ	組織幅	海綿状組織 厚 さ	表皮(下)厚 さ	合計(厚さ)
2 x	40	μ 45.65		μ 27.48	90. 13 ^{μ}	43.35	274.01^{μ}
3 x	//	70.55	143.20	34.60	130.58	51.08	395.41
3x/2x		1.545	1.590	1.259	1.449	1.178	1.443

の傾向がみられる。

2xと4xとは複雑なキメラ状の個体の場合を除いて、一般に草状の全般的な観察と葉片の手による触覚とによってまず誤りなく両者を識別することができる $^{16)}$ 。 しかしてれに較べて、3xと2xとの識別は、3xが非常に生育旺盛であったことを除くと、肉眼的及び触覚的の差異はそれほど明瞭ではなかった。

3) 気孔と葉緑体

葉裏の気孔の孔辺細胞の長さ・幅,一定面積内の気孔数,1個の孔辺細胞中の葉緑体数を調査したが,いずれも3xは2xと4xとの中間の数値を示していた(第3表)。

第3表 気孔と葉緑体(黄丸葉)

a) 気孔の大きさと数

倍数 性	調査数	長さ	比数	幅	比数	一定面 積内の 数	比数	年次
2 x	110	μ 31.93	100	μ 7. 39	100	14.20	100	1956
3 x	100	38 . 22	119.7	8.60	116.4	6.83	48.1	1957
4 x	110	45.08	141.2	9.76	132.1	5.50	38.7	1956

b) 孔辺細胞中の葉緑体

倍 数 性	調查数	粒 数	比 数	年 次
2 x	40	5.98	100	1956
3 x	100	8.48	141.8	1957
4 x	40	9.00	150.2	1956

孔辺細胞の大きさについて、茶樹 (志村 1960)では 2x と 3x と の間には明瞭な差があるが、 3x と 4x とは区別ができなかったという。ところが葉緑体の 粒数は 2x ・ 3x ・ 4x の間で明瞭な差があり、それによって倍数性

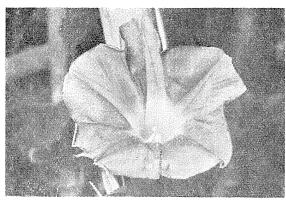
の程度を容易に鑑別できるとされている。このように倍数性に伴って葉緑体数が増加する傾向のあることは,筆者ら(1958)もさきに朝顔の $2x \cdot 4x \cdot 8x$? の間で報告し,また甜葉 (Mochizuki and Sueoka 1955),ミツマタ(西山・渡部 1958)等においても同様の傾向が報告されている。

4) 花冠の直径

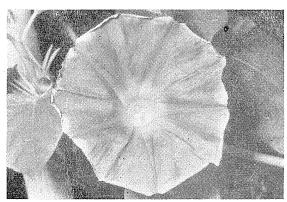
花冠の直径は特に調査の対象にはしなかった。ただ開花・凋花の習性を調べるために、数個の花冠を測定したのみである。したがって花径の大小を検討するには適当な資料ではないが、その調査の範囲内では、3xの花径は2xのそれに較べて1cmほど大きくなっている。また 圃場でも黄丸葉2xと比較して、常に3xの花径が少し大きいように観察された(第4図)。

しかしこのことを 4って、3xが大輪になると断定は できない。なぜならば、後記のようにこの3xは4x(9) $\times 2x$ (含)の自然交雑によって生じたと考える可能性が 強いからである。若しこの推定が正しいとすれば、この 3xの母親は黄丸葉であるが、父親の方はそれが大輪性 品種であったか、或いは原型に近い小輪性品種であった かは、全く分らないわけである。したがって、父親のも っていた花径に関与する遺伝子の種類によって、3xの 花径にはかなりの変異が現われる筈であって、3xそのも のが大輪になるか否かということは論議し難いことにな る。すなわち、その変異が染色体数の増加による3xの 特性であるのか、或いは父系の遺伝子の違いによっても たらされたものであるのかは、父系の品種が判明しない 限り決定はむづかしい。ただし、花径のような2xの品 種間でも甚しい差異のみられる形質と違って, 気孔・葉 緑体等のような2x 品種間に殆んど 差のみられない形質 の場合には、3x に現われた変異を一応3x自体の特性と

第4図 花形 (7時10分)



黄丸葉 2倍体



3倍体

考えて大過ないものと考える。

5) 開花と凋花

3xの開花・凋花の習性に関して、前報の方法に準じて $1\sim14$ 時まで3日間調査した。その結果は第5図に示す通りであって、黄丸葉2xに較べて花弁の展開も萎凋も共に時刻がやや後れる傾向がみられた。

しかし、筆者らが別に報告 15 したように、朝顔の開花・凋花にはかなり多数の遺伝子が関与しており、一方この3xの花粉親は不明であるので(第8項参照)、ここで単に黄丸葉2xと3xとの開花習性を比較するのはあまり重要な意義はないことになる。

6) 花粉とその稔性

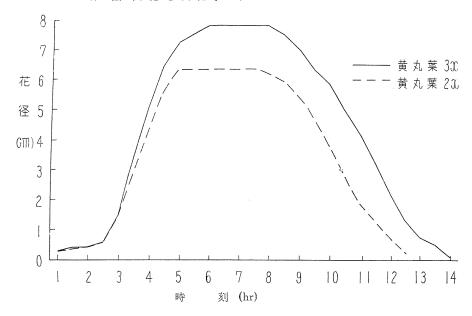
花粉は2xでは大きさが揃っており、内容の充実した正常花粉の割合も100%に近かったが、4xでは大きさや形が不揃いで、異常花粉は20%以上も含まれていた。3xではさらに異常花粉が多く、正常な外観を呈するものは約50%にすぎなかった(第4表及び第6図)。

花粉の直径はいずれも正常花粉のみを選んで測定した

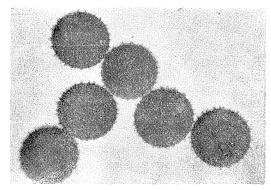
第4表 花粉(黄丸葉)

		直径	比数	正常率 花粉率	花粉膜 厚 さ	比数	年次
	60	μ 154.66	100	% 95.2	μ 5.75	100	1956
3 x	139	119.58	77.3	52.5	8.50	147.8	1957
4 x	78	190.72	123.3	76.3	8.70	151.3	17

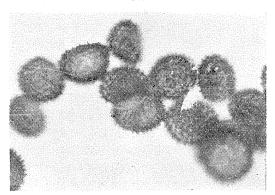
第5図 開花と凋花(1957) 9月13,15及び16日調査



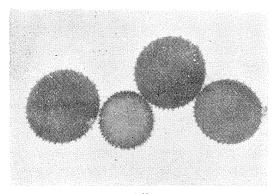
第6図 花 粉(黄丸葉)



2 倍体



3倍体 (スンプ法による)



4 倍体

が,第4表に示す通り3xは最も小さかった。 しかし, 花粉膜の厚さは2xよりも厚く,4xよりは僅かに薄い程 度であった。

7) 種子とその稔性

3x の生育は旺盛であって、茎葉も繁茂し、着花も非常に多かった。一応それらの花のうち、かなり多数のものに自殖を試みたが、期待した通りいずれも着果はみられなかった。ただ僅かに、自由授粉によって3 果 3 粒の種子が稔ったのみである。

これらの種子は 4x に結実した 1 粒の種子と 同様に,種皮の毛茸が顕著で,粗剛な感じであった。毛茸の長さ太さは第 5 表に 示す通り,2x に較べて 明瞭な差があった。なお 3x の毛茸の中には,稀に長さ 400μ を越えるものがあったが,それらは一応除外して平均を求めた。

第5表 種皮の毛茸 (スンプ法, 1957)

倍 数 性	調查数	長き	太さ	
2 x	20	67.58 159.17	14.93	
3x/2x	3x 19 $3x/2x$ —		24.08 1.613	

8) 3倍体の出現機構

3x個体が発生した成因について、種々の面から考えられる仮定と、各種植物における既往の実例・朝顔における実験結果等とを対照して考察を試みることにする。

4x の次代に 2x が出現する現象, いわゆる 4x が 2xに戻る(還元する)現象については、多くの4x植物に おいてしばしば問題となっている事柄である。しかしそ の原因については,まだ充分な説明がなされておらず, 今後の研究にまたねばならない点が多いようである。そ れらの現象の中には、実験上の誤りによる場合もあるか もしれない。たとえば4x個体と思ったものが、実際に は $4x \cdot 2x$ のキメラ個体であって、その2x部分から採 種したため、次代が2xとなる場合がある。またこの2x部分の雌花(x)が4x個体の花粉(2x)によって受精さ れると3x 雑種が生ずることになる。このような仮定は 十分に可能性のあることである。事実、筆者らの数年間 の朝顔コルヒチン処理による倍加の試みにおいても, か なり多数のキメラ個体が発生している。しかし、1956年 には4xは黄丸葉のほかに作出・栽培されておらず、本 報の3x 個体の花粉 親になるような4x 個体 は圃 場に 存在していなかったわけである。 また 2x 個体から、 そ のような2x-花粉が生ずる可能性も極めて少ないもの と考えられる。

しかしてのような場合と違って、確実な 4x 個体から 2x や 3x、稀に x (半数体)が発生した例もこれまでに 種々報告されている。それらの実例に対する成因として 西瓜などで 4x の次代に 2x が出現する場合は、4x 個体 に 2x 一卵ができて、それが花粉の 刺戟をうけて 単為生 殖を行い、一挙に 2x 個体ができるのではないかといわれている40。

また甜菜の4xの次代に現われた3xの場合は,成熟分裂の異常によって4x個体にx一配偶子ができ,それが正常の2x一配偶子と合一して、3x 個体が出現するので

はないかといわれている 4 。甜菜 4 xからは,また 2 xも現われているが,その成因はまだ明らかにされてはいないようである 4 。

斎藤氏 (1958) は花菱草 4x の次代に x (半数体) をえたが、同氏はその成因として 4x における 成熟分裂の異常によって x 一卵を生じ、これが花粉の刺戟をうけて単為生殖的に発育を開始し、x を出現するに至ったものと想像されている。

大倉氏 (1940) は稲の 4x (9)× 2x(8)の交雑の結果が,予期に反して 2xのみを生じた例を報告された。 2xの場合の原因として同氏は種々の結果を考慮して, 4xの成熟分裂の際に 1 組のゲノームが完全に消失したものと考えられている。 奇数倍数体で 1 価染色体の消失する現象については多くの発表があるが, 2x0 場合のような偶数倍数体では稀な例とされている。

4x個体から3x種子を生ずる過程として,最も普通に考えられることは $4x(9)\times 2x(3)$ の交雑の結果による場合である。西山氏らっによると, $4x \ge 2x$ との闇の交雑によって3xをうるのに,組合せの正逆によってその結果は植物により著しい差異を示し,その交雑和合性の有無によって4型に類別できるとされている。しかして, $4x(9)\times 2x(3)$ の場合のみ3xがえられる例は比較的多く報告されている。

斎藤氏 (1952) は数種の花卉において、4xと 2x との交雑からそれぞれ 3xをつくり、それらの育種的な利用性に関して報告されている。

既に周知の通り、3xの利用は西瓜と甜菜において実用の域に達している。それらの種子をうるには、西瓜では4x(9)に2xの花粉を媒助する方法 3 、また 甜菜では4xと2xとを混植して、自然交雑によって4x 個体から採種する方法 4 がそれぞれ実用化している。また大根においても3x の利用及び採踵が検討されている 6

つぎに、朝顔の倍数体に関するこれまでの実験において、飯塚氏(1955)の柱頭上における花粉の発芽及び花粉管の伸長に関する実験の結果によると、2x—柱頭上でのx—花粉の発芽・x—柱頭上での2x—花粉の発芽はいずれも共に非常に困難なようである。また飯塚氏及び筆者ら(1958)による4x・2x 間の正逆交雑の結果は、供試数は少なかったがいずれも不成功に終っている(第6表)。

これらの実験の結果によると、朝顔においては 3x が 4xと 2xとの自然交雑によって出現する可能性は極めて 稀であるといわざるをえない。

しかし、CO3xが示す $2\cdot3$ の外観上の顕著な特徴— 一緑色・ F_1 型葉と青色・白覆輪花——から判断して、筆

第6表 4xの着粒状況

交配組合せ	調査	花 数	着果•着粒数		
♀ × ♂	飯塚	島津	飯塚	島津	
$4 \times 4 \times$	花 261	花 622	果•粒 0	果•粒0	
$4 \ x \times 2 \ x$	76	29	0	0	
$2~x \times 4~x$	98	17	0	0	
$4 x \times ?$	302		2 • 2	1 • 1	

- 註 (a) 飯塚 (1955) 及び島津・樫村(1958)による。
 - (b) $4x \times ?$ の計 3 粒のうち、飯塚・2 粒の次代は 共に 4x、島津・1 粒の次代は 3x であった。

者らは黄色・丸葉で鼠色・全色花の外観をもった4x個 体の卵(2x) が、緑色・並葉をもった或る 2x 品種の花粉 (x)によって 受精されて、この 3x 種子が生じたものと 推定せざるをえない。なぜならば、4xの示している前記 の形質のうち、黄色葉・丸葉はいずれも単純な劣性であ り、鼠色花・全色花には数対の遺伝子が関与しているた めにやや複雑ではあるが、一応青色花・覆輪花に対して 劣性と考えて誤りはないと考えられる。したがって、4x の葉と花に関与するこれらの遺伝子が、交雑によらない で一挙に全部が優性の方向に突然変異を起したと考える ことは困難であって, 前記のように自然交雑によるとす るのが妥当と考える次第である。野口氏(1950)はヒマ ワリの倍数体の子孫から、2x に還元した数系統をえて、 この還元に伴って極めて屢々遺伝子突然変異と思われる 現象が起ったことを報告されている。しかしこのヒマワ リの場合は、1個体に同時に多数の突然変異が起ったも のではない。

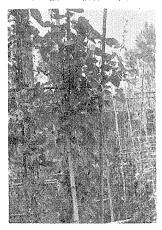
朝顔の 4x は確かに非常に高い不稔性ではあるが,しかし一方自由授粉によって 4x2 粒(販冢),3x1 粒(島津)の種子がえられているわけである。 もっとも第6表に示した筆者らの花数は,特に稔性を調べるために調査した数値であって,媒助に使った資材の量から推察すると,実際には約3,000 花の 自殖を 行っていると 思われる。また放任花は圃場での生育状態等から考えて,これと同数或いはそれ以上に達すると考えられるので,実際の着果率はさらに非常に稀なものとなるわけである。またこれまでの花粉及び交雑に関する実験は,その供試数が多いとはいえないので,さらに最適の条件のもとで多数の花を供試すれば着果するものがあると思われる。さらにまた着果の良否には,環境条件の他に品種による差異もありうるであろう。

なお、3x が自然交雑によって生じたとする推定が正しいものとしても、1956年には黄丸葉 4x の周囲には数10

種の品種・系統と、 F_2 以降の各種世代に属する多数の個体が栽培されていたので、花粉親の2x 品種を判定するのは不可能に近いことである。またここに供試している2x の黄丸葉は1953年以来自殖を続けているもので、その間に夫婦咲、葉の先端が僅かに捩れるもの等、ささいな点で形質の異なる $2\cdot3$ の系統が分離固定されてはいるが、本報の3x が示したような極端な変異——しかも数形質ともがいずれも優性の表現——を現わすような分離はこれまでに全く発生したことはなかった。

本報の 3x が非常に生育旺盛であったことも、3x 自体の特性というよりは、むしろ雑種強勢の現われと考えられる (第7回)。





IV. 摘 要

(1) a. 筆者らは 1954~'59年にわたり 9系統の朝顔 4x を作出したが、4x は非常に稔性が低いために、自殖種子は 1 粒もえられなかった。ただ僅かに、1956年に栽培した黄丸葉 4x に、自由授粉によって 1 粒の種子をえたのみである。

b. この種子からは,翌年に1個の植物をえたが,これは染色体観察の結果,3x(2n=45)であることが確認された。本報にはこの3xの諸特性に関する調査の結果をとりまとめ,さらに3xの成因に関して考察を加えた。

(2) a. 朝顔における花粉の発芽及び花粉管の伸長に関する報告,並びに交雑実験の結果によると, 3x が 4xと 2x との自然交雑によって出現する可能性は極めてまれである。

b. しかし、co3xが示す $2\cdot3$ の外観上の特徴から判断して、筆者らは黄色・丸葉の4xが、緑色・並葉をもった或る2x 品種のx —花粉によって受精されて、co3x 種子が生じたものと推定せざるをえない。

(3) CO3x は生育が極めて旺盛で、着花も非常に多かったが、高い不稔性を示し、僅かに3粒の種子が稔った。CO種子から生じた次代の植物に関しては、後日報告する予定である。

この研究に協力された高橋浩平及び山西純一の両 君に対し、感謝の意を表する。

文 献

- 1) 飯塚: 生研時報 7,94 (1955)
- 2) 池田•宇渡: 育種誌 9, 21 (1959)
- 3) 木原•西山:生研時報 3-Ⅲ, 93 (1947)
- 4) 松村(編): 甜菜の三倍体による育種 p.14, p.30 ~31, p.115 東京 (1953)
- 5) Mochizuki, A. and N. Sueoka: Cytologia 20, 358 (1955)
- 6) Nishiyama, I.: Mem. Res. Inst. Food Sci., Kyoto Univ. 3 (1952)
- 7) 西山•柄沢:育種誌 3:3~4, 36 (1954)
- 8) --- 渡部: 育種誌 8, 75 (1958)
- 9) 野口: 非メンデル式作物育種法 p.194~208 東京 (1943)
- 10) ---: 育種研究 4, 105 (1950)
- 11) 大倉:遺伝雑 16, 228 (1940)
- 12) Punjasingh, K.: Genetics 32, 541 (1947)
- 13) 斎藤: 園学雑 20, 202 (1952)
- 14) ——: 育種誌 7, 152 (1958)
- 15) 島津・樫村: 茨大農学術報告 「5, 5 (1957)
- 16) • : 茨大農学術報告 6, 17 (1958)
- 17) 志村: 育種誌 10, 130 (1960)

Summary

- (1) a) The authors bred from 1954 to 1959, 9 strains of tetraploid plants of Japanese morning glories, but due to an exceedingly low fertility, not a selfing seed was obtained. Only one seed was procured through open pollination from the variety "Ki-maruba (4x)" cultivated in 1956.
- b) From this seed a plant was obtained in the following year, but as a result of observation on chromosomes this was confirmed to be triploid plant. In this report the results of observation and determination in respect of morphological properties and flowering habits of this triploid plant has been collected.
- (2) a) According to the results of the pollen germination test as well as of the crossing experiment, possibility in the Japanese morning glory for appearance of the triploid plant by means of natural crossing between the tetraploid plant and the diploid plant is extremely rare.
- b) However, judging from a couple of external characteristics possessed by this triploid plant, the authors can not help presuming that through the fertilization of the tetraploid plant with yellow cordate leaves by x-pollen of a certain diploid variety with green normal leaves this triploid seed was produced.
- (3) This triploid plant was excessively vigorous and was having many flowers, but showed a high sterility and only 3 seeds were obtained. As regards a next progeny produced from these seeds, the report will be made in the future.