二倍体と四倍体の間にみられる異数性甜菜とそれが示す数種形態的形質の形質表現[1)]

— 甜菜の倍数性品種に関する研究，第XI報 —

安藤　桜・高橋萬右衛門・木下俊郎

緒　　論

倍数性の予備検定に利用される形質として古くから知られているものに，外貌のギガス性 (gigas)，花粉粒の稔性と大きさ，気孔々辺細胞の大きさと葉緑粒数，仁と染色中心の数などがある。それはこれらの形質が環境条件に対して比較的安定であるうえに，染色体組数の違いにより表現を異にするからである。

甜菜では倍数体，特に三倍体が育種に実用されている。そのため，交雑母本たる二倍体と四倍体を大量且つ迅速に判別したり，四倍体を大規模に育成したりする際に，染色体を検鏡するまえに倍数性関係を予知しうることが望ましい。花粉粒の稔性や大きさ，孔辺細胞の大きさや葉緑粒数などについては望月・末岡 (1955)，BUTTERFASS (1958, 1959, 1961 a, 1961 b, 1963)，長尾・高橋・木下 (1960) その他の報告があり，適用に際しての有用な指針が与えられている。また甜菜では花粉粒の発芽孔数が倍数性と密接な関係にあることから，これを能率的で精度の高い判定法であるとする報告もある (長尾・高橋 1963)。

これらは何れも真正倍数体間の判別という立場からの研究であった。既に報告した如く甜菜倍数体の後代中には少なからぬ異数体が認められ，しかも充分な生育力を示し，再び能力ある異数性配偶子を生じて倍数体集団の純殖に支障をきたさしめている (長尾・高橋 1960, 高橋・木下 1963, 三石 1965)。従って四倍体の原種管理には染色体数の絶えざる検定が必要とされている。

前記の各種形質が個々染色体の数的変化に伴って如何にその表現を変えてゆくか，すなわち異数性と形質との間に如何なる関係が存在するかは他の作物でもそれ程は知られていないようである。甜菜では古く LEVAN (1942) により一般的な生育調査が行なわれたことはあるが，それ以外では他作物の場合と同様である。甜菜では特に実際上の要望もあるので，著者らは二倍体 ($2n=18$) から四倍体 ($2n=36$) にいたる間に位する一連の異数体を作出して，前記の形態的形質の表現程度が染色体の増減と共に如何に推移してゆくかにつき研究を進めてきた。ここに一応の成績が納められたので本報として報告する。なお前記形質中，仁と染色中心の数，並びに姿形を中心とする外貌の変化については別に報告する。外貌に関する変化の一部は既報の論文を参照せられたい (安藤・木下・高橋 1967)。因に仁と染色中心の数については染色中心の数が仁染色体の数に相当し，甜菜においては1染色体組に1対しかない。

材料及び方法

2種類の三倍体すなわち「二倍体 GW-359 とその倍化体 H-4002 の間の交雑によるもの」及び「二倍体雄性不稔系統 M-14 と H-4002 の間の交雑によるもの」を作り，これに二倍体として GW-359，四倍体として H-4002 を加えて，その間に $3x\times3x$, $2x\times3x$, $3x\times2x$, $3x\times4x$ 及び $4x\times3x$ なる交雑組合せを設け，それらの母株から一連の異数性染色体を持つ交雑種子を得た。それを製糖原料用の母根養成規準の下で圃場栽培し，越年株を本研究の調査材料とした。調査個体数は第1表に示す如くである。すなわち $2n=18$ から

1) 北海道大学農学部育種教室及農場育種部業績

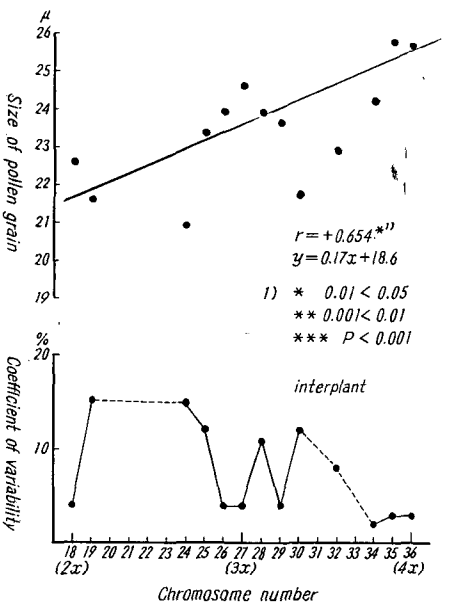
第1表　染色体数の各階級と調査個体数

Table 1.　Number of plants observed in each class of chromosome numbers.

Chromosome numbers		18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
No. of plants	Pollen grains	10	6	0	0	0	0	6	9	9	10	7	5	3	0	3	1	7	4	8
	Guard cells	20	66	19	3	2	1	5	6	20	20	20	12	16	6	14	8	11	6	20

$2n=36$ に至る全ての染色体数の個体が得られているが，その出現頻度は一様でなく，特に二倍体と三倍体 ($2n=27$) の中央近くに位する染色体数すなわち $2n=21$, 22 または 23 のものなどの頻度が低かった。従ってこれが実験の規模と精度に制限を加えたことは否み得ない。

花粉の観察には開花直前の花粉粒をアセトカーミンで染色したものを供用した。個体当り3花，各花5稔実花粉を測って個体の平均測定値とした。花粉粒の大きさは直径を以って，また花粉粒の発芽孔数は花粉粒上半面の孔数を以って示してある。気孔々辺細胞の大きさと孔辺細胞内葉緑粒数の観察には外側葉1枚を採り，その中央部一葉脈をさけて一の裏面表皮を硝酸銀1% 溶液で染色して得られた材料を当てた。個体内測定細胞数は5個である。なお細胞の大きさは縦径と横径の積を以って示されている。



第1図　染色体数と花粉粒の大きさとの関係

Fig. 1.　Relation between the size of pollen grains and the chromosome numbers.

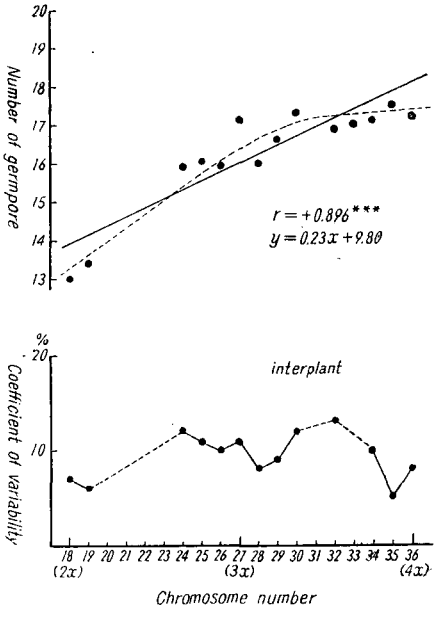
実験結果

1. 花粉粒の大きさ

体細胞染色体数が20から23，および31から33の個体では稔実花粉が極めて少ないため，花粉粒の大きさ及び発芽孔数の何れについても信のおける測値が得られなかった。第1図は染色体数による各階級内の個体平均値と染色体数との関係を示したものであるが，染色体数が増せば花粉粒も大形となる傾向は明らかである。しかし二倍体と四倍体の示す値はそれぞれ 22.5μ 及び 25.5μ であるから両者の差は僅か 3μ に過ぎない。なお相関係数は $r=+0.654$ と計算された。また各染色体数階級内での個体変異の幅は，これを変異係数で求めると 4% から 15% に亘る。一部異数体の成績が欠如しているが，真正倍数体に比べ異数体の方が変異大といってよい。

2. 花粉粒の発芽孔数

花粉粒の発芽孔数は第2図に示されている。すなわち染色体数が増すにつれ孔数も明らかに多くなり，その相関係数は $r=+0.896$ である。二倍体と四倍体の開きは13個と17個の差すなわち4個であるが，異数体を介在せしめた場合の推移につき回帰式を求めてみると $y=0.23x+9.80$ という直線が可能である。しかし見方によっては第2図の如く直線的な関係のほかに，$2n=18$ (二倍体) から $2n=27$ (三倍体) の間は急勾配，$2n=27$ と $2n=36$ (四倍体) の間ではそれが緩慢となる二つの直線の組合せ，または曲線的な関係になっているようにも思われる。染色体数階級毎に求めた個



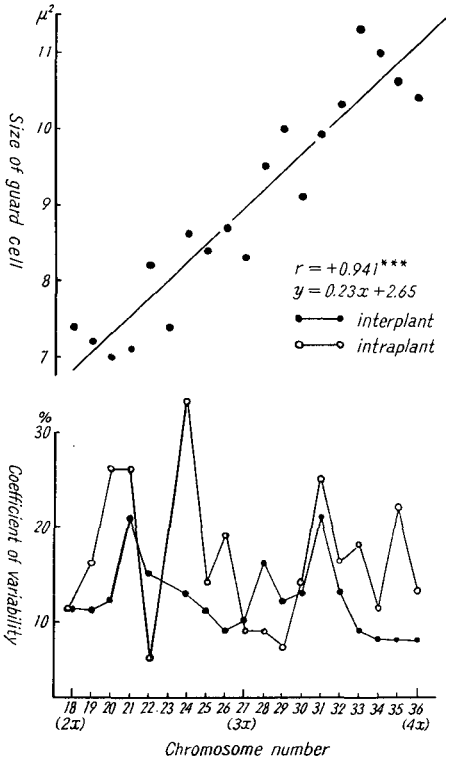
第2図　染色体と花粉粒発芽孔数の関係

Fig. 2. Relation between the number of germpores and the chromosome numbers.

体間変異係数は両端の二倍体と四倍体で小さく，それ以外すなわち異数体と三倍体 ($2n=27$) では大となっている。

3. 気孔孔辺細胞の予備調査

気孔孔辺細胞の大きさや分布密度はふれる可能性をもつ。従って予備調査として二倍体を用い着葉位置及び葉内部位と形質表現の変化の関係を調べてみた。或る個体の例を示せば第2表の如くである。着葉位置が内側，すなわち新生で小形のものから外側，すなわち早く着生した大形の葉に至るに従い孔辺細胞は例外なく大きくなるが，葉が或る一定の大きさに達し熟度も進むとも早やあま



第3図　染色体数と気孔々辺細胞の大きさとの関係

Fig. 3. Relation between the size of guard cells and the chromosome numbers.

第2表　二倍体甜菜1個体内の着葉順位，葉の大きさ及び葉内の部位を変えて測った気孔々辺細胞の大きさと葉緑粒の数

Table 2. The size of guard cells and number of chloroplasts in three portion of leaves with various stages in growth.

Stage of growth*	Size of leaves	Size of guard cells** (μ^2)			Chloroplast numbers		
		Leaf upper part	Leaf center part	Leaf lower part	Leaf upper part	Leaf center part	Leaf lower part
1	10.5× 4.7	3.8	3.8	3.0	14.5	14.6	14.2
2	13.0× 6.5	5.0	4.3	3.4	13.7	14.4	15.3
3	24.0×13.5	6.4	6.2	6.0	14.0	14.8	15.4
4	26.5×13.0	6.2	7.0	8.1	14.2	14.4	14.6
5	22.5×13.5	7.0	8.1	6.9	14.0	16.1	14.5

* 1–5: from young to old

** length×width

り変らなくなるようであった。また葉内の部位については葉身の先端，中央，下端の間には傾向的な差は認められなかった。一方，孔辺細胞の葉緑粒数は常に安定しているように思われた。

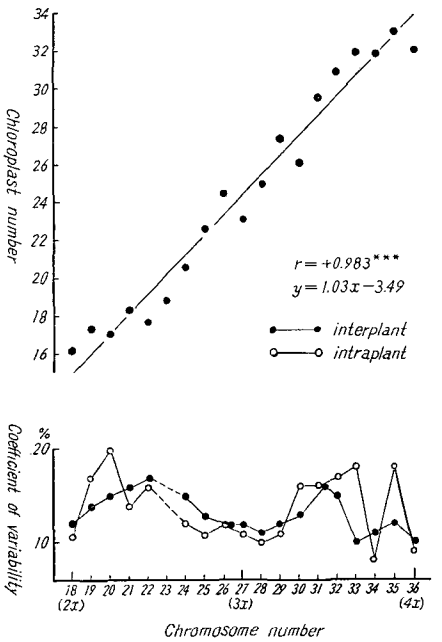
異数体においては植物体それ自体が矮小なものもあるが，以上のことを考慮に入れて材料の採取に当っては葉の大きさよりも熟度に留意し，一応似たような熟度と思われる葉を選んで供用することにした。

4. 気孔孔辺細胞の大きさ

孔辺細胞の大きさは染色体数が増すにつれ連続的に大きくなる（第3図）。各染色体数階級の個体平均値と染色体数との間の相関は $r=+0.941$ と非常に高く，その直線回帰は $y=0.23x+2.65$ と推定された。階級内の個体間変異は大で，小さいものでも10%という変異係数，大きな場合は35%にも及んでいる。なおこの値は真正倍数体で小さく，異数体では一般に大であることは，花粉粒の場合と同傾向といってよい。

5. 孔辺細胞の葉緑粒数

孔辺細胞の葉緑粒数も染色体数が増すと明らかに増加する。階級内の個体平均値と染色体数との間で得られた相関係数は $r=+0.983$ であり，直線回帰は $y=1.03x-3.49$ で示される。これは染色体が1本増せば葉緑粒も1個増すという関係に近い。しかし各階級内での個体間変異係数及び個体内変異係数は二倍，三倍，四倍何れの真正倍数体においても小さいのに対し，異数体では大となっている。以上を図示すれば第4図の如くである。



第4図 染色体数と気孔々辺細胞の葉緑粒数との関係

Fig. 4. Relation between the number of chloroplasts in guard cells and chromosome numbers.

論　　考

甜菜の花粉粒の大きさは全体として四倍体の方が二倍体より明らかに大である。しかし両倍数体とも個々の花粉粒は変異に富み，従って両倍数体間で重複する部分も少なくない（長尾・高橋1963）。$r=+0.65$ なる相関係数をもって染色体数が増せば花粉粒の大きさが増大する程度では，階級内の変異係数も決して小さくないことから，異数体間では近接の階級とは実際上重複した関係にあるとさえいえる。従って花粉粒の直径はそれ丈けでは異数性の程度を示唆する尺度とはなり得ないようである。

今回の調査では母体の染色体数が増せばそれに着生した花粉粒の大きさも増していたから母体の染色体数が粒の大きさを規定する要因の一つであることは間違いなかろう。しかし異数体では，花粉の染色体数は母体により大きく制限されるものの相当に変異する（高橋・木下・安藤1967）。真正倍数体から遠ざかった異数体ほど階級内の個体間及び個体内変異が大であることの一因がこの辺にもあるのかも知れない。

異数体の染色体数と花粉粒の発芽孔数との間には $r=+0.896$ という強い相関があり，その直線回帰は $y=0.23x+0.980$ に適合するが，曲線の傾向もあることを指摘しておいた。二倍体と三倍体の間よりも三倍体と四倍体の間で勾配が緩いようにみえるからである。このことは先に発表した報告すなわち三倍体の示す値が二倍体と四倍体の中間ではなく，四倍体に近いという成績と一致する（長尾・高橋1963）。

なお今回は稔実花粉粒のみについて記したが，発芽孔の数は不稔花粉粒においても測定可能であ

り，且つ不稔小形であっても染色体数の変化につれ変化することは，稔実花粉粒の場合と大差がない。ただ，花粉粒が扁平不斉となるため観察誤差を生じやすいのである。

染色体数の階級毎にみられる個体間変異係数の範囲は6乃至 12% で，その間にさして大きな違いはないが，二倍体と四倍体では特に小さく，三三倍体は異数体の場合に近い。異数体で変異係数が増大するとしても，上記の如く全体として比較的に一定しているから，発芽孔数は染色体数を示唆する有力な指標の一つになり得るといえる。

発芽孔数に花粉そのものの染色体数が影響するか否かについて推測を加えるならば，母体の染色体数と非常に高い相関があり，変異係数一個体間，個体内共に一も小さく，不稔花粉粒でも稔実花粉と相似た発芽孔数をそなえていることから，孔数は母体染色体数の支配によるとみるべきであろう。

個体平均値で示した孔辺細胞の大きさと染色体数との関係は $r=+0.94$ と非常に高い相関係数でそれが示されている。しかし染色体数階級毎に求めた個体間の変異係数には 37% という大きな値のものもあり，かなり不安定である。個体内変異係数は真正倍数体では比較的に小さいが異数体では大である。しかも染色体数が真正倍数体から離れるほど孔辺細胞の大きさは個体間でも個体内でも不安定となる。また葉の成熟度にも左右されるから染色体数を示唆する形質としての適用には限度があるというべきである。

葉緑粒の数と染色体数との関係は両者間の相関係数が $r=+0.98$ であり，両者の回帰は $y=1.034x-3.497$ に良く一致し，染色体が1本増す毎に葉緑粒も1個増すという興味ある結果である。しかし何れの染色体数の階級においても個体間と個体内に若干の変異が認められるから余り近い階級では個々の測定値が重複することはある。しかし葉緑粒数は葉の大きさや熟度に拘らず安定した形質といってよく，従ってこの形質は異数体の染色体数を推定するに当り花粉粒の発芽孔数に次いで有用なものと結論してよいであろう。実技上の指針としては $2n=18$ (二倍体) の葉緑粒数を15とみなして，葉緑粒が1個増すごとに染色体も凡そ1本増すものとしてよいであろう。これを表示すれば第3表の如くである。

第3表　染色体数推定用としての気孔々辺細胞の葉緑粒数と染色体数との関係

Table 3.　Relatin between chromosome numbers and chloroplast numbers in guard cells, as an aid of predicting chromosome numbers.

Chromosome numbers		18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
Cloroplast numbers	Observed	16	17	17	18	18	19	22	23	24	23	25	27	26	29	31	32	32	33	32
	Prediction	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
	Difference	+1	+1	0	0	−1	−1	+1	+1	+1	−1	0	+1	+1	+1	+2	+2	+1	+1	−1

以上を要するに花粉粒の発芽孔数や気孔孔辺細胞の葉緑粒数などが真正倍数体間で明らかに異なり，且つその間をつなぐ異数体においても染色体数の多いほど大きな値を示すことは確かである。このような反応が特定少数の染色体によって支配されるとみなすべきか，多数染色体又は染色体組が関与しているものなのかは目下のところ全く不明である。異数体にみられる個体間変異の増大傾向は，その何れの場合でも起り得る筈だからである。9種類の三染色体個体を揃えてそれらが示す形質表現を精査する必要があろう。既に BUTTERFASS (1964) の報告があるにしても，この点については余り明確に触れてはいない。著者ら自らの育成保持する一連の三染色体個体を用いて，この問題を追究中である。

摘　　要

1. 甜菜の二倍体 ($2n=18$) から四倍体 ($2n=36$) に至る間の全ての異数体を作り出し，倍数性の予備検定に利用されている数種の形質につき，

その形質表現程度が染色体数の数的変化につれて如何に変化するかを調査した。

2. 直径を以って示した花粉粒の大きさと，染色体数との間には $r=+0.65$ なる相関が得られたが，両端に位する二倍体と四倍体は，それぞれ 22.5μ 及び 25.5μ で，その差は 3μ に過ぎない。また個体内及び個体間の変異も大で，染色体数を推測するための指標としての有用性はあまり高くない。

3. 花粉粒の発芽孔数と染色体数との間には $r=+0.89$ の相関係数が計算された。二倍体から三倍体 ($2n=27$) に至る間では，染色体数の増加に伴なう孔数の増加度は高いが，三倍体と四倍体の間では幾分低めである。しかし染色体数の推知には役立つ形質の一つと結論された。

4. 気孔の孔辺細胞の大きさと染色体数との間に求められた相関係数は $r=+0.94$ であり，この値は極めて高い。しかしこれは各染色体数の階級内の平均値を用いたためであり，個体間及び個体内の変異性は異数体において特に大なる傾向があるため，全体として判断するならば本形質の有用性は発芽孔数より劣るものとみるべきである。

5. 孔辺細胞の葉緑粒数は比較的に安定した形質であり，染色体数との間で $r=+0.98$ なる非常に高い相関を示した。特に興味ある点は $2n=18$ (二倍体) における葉緑粒数を 15 として，染色体が 1 本増す毎に葉緑粒も 1 個増すという関係が成り立つことであり，従ってこの形質の有用性は花粉粒の発芽孔数に優るとも劣らないということができる。

6. 以上の諸形質を支配する遺伝要因が特定の染色体に限られているものか多数染色体または染色体組に依存しているかは，一揃いの三染色体個体の養成などを通じて明らかにしたいと考える。

— 謝　辞 —

おわりに臨み本報が北海道庁の昭和 41 年度北海道科学研究費による研究成果の一部であること，並びに研究材料の養成と管理に畠山明・佐藤コン両氏の助力を得たことを記し，共に心から感謝する。

引 用 文 献

安藤　桜・木下俊郎・高橋萬右衛門 (1967)：異数性てん菜とその形質表現．てん菜研究報告，補 7：43–46.

BUTTERFASS, Th. (1958)：Die practische Ermittlung des Ploidiegrads von Zuckerrüben durch Zählen der Schliesszellen-Chloroplasten. Züchter, 28：309–314.

_____ (1959)：Ploidie und Chloroplastenzahlen. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 72：440–451.

_____ (1961 a)：Das Verhalten der Chloroplastenzahlen in den Sdhliesszellenpaaren von Zuckerrüben verschiedener Ploidiestufen vom keimling bis zur blühenden Pflanze. Züchter, 31：62–71.

_____ (1961 b)：Die Chloroplastenzahl als Merkmal. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 74：217–218.

_____ (1963)：Die Abhängigkeit der Plastidenvermehlung von der Reproduktion der Erbsubstanz im Kern. Ber Dtsch. Bot. Ges., 76：123–134.

_____ (1964)：Die Chloroplastenzahlen in verschiedenartigen Zellen trisomer Zuckerrüben, *Beta vulgaris* L. Zeitsch. Bot., 52：46–77.

LEVAN, A. (1942)：The effect of chromosomal variation in sugar beets. Hereditas, 28：345–399.

三石昭三 (1965)：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．育種学雑誌，15：253–259．

MOCHIZUKI, A. and N. SUEOKA (1955)：Genetic studies on the number of plastid in stomata, I. Effect of autopolyploidy in sugar beets. Cytologia, 28：356–366.

長尾正人・高橋萬右衛門・木下俊郎 (1960)：甜菜の倍数性品種に関する研究，第 VII 報．人為四倍体品種の染色体的純殖とそれに関連する二三の問題．甜菜研究会報告，2：193–204.

_____・_____ (1963)：同上，第 IX 報．花粉粒発芽孔数による倍数性の判定．甜菜研究会報告，3：71–77.

高橋萬右衛門・木下俊郎 (1966)：倍数性甜菜の交雑後代の染色体数．てん菜研究報告，補 5：118–121.

TAKAHASHI, M., S. ANDO and T. KNOSHITA (1967)：Studies in polyploid varieties of sugar beet, X. Chromosomal variation in the progeny of the croses involving diploid, triploid and tetraploid sugar beets. Jour. Fac. Agaic. Hokkaid Univ., 56：(in the press).

Change of Character Expression in Some Morphological Characters with The Change of Chromosome Numbers in A Series of Aneuploids, located Between Diploid and Tetraploid Sugar Beets.

—Studies in Polyploid Varieties of Sugar Beets, XI.—

Sakura ANDO, Man-emon TAKAHASHI and
Toshiro KINOSHITA

Summary

1. The whole series of anueploids between diploid and tetraploid, in sugar beets, had been performed. Several individual characteristics and how they change in different chromosome number level had been studied.

2. The coefficient, $r=+0.65$, exsited between the size of pollen grain and chromosome number. However, the diploid and tetraploid, situated at each extreme end, appeared to be 22.5 μ and 25.5 μ respondently, and its difference is 3 μ. Furthermore, the interindividuals variation is relatively large. As an indicator for presumption of chromosome number, its value had been considered inavailable.

3. Between the number of germpores and chromosomes, there existed a relativelyhigh coefficient, $r=+0.89$. The chromosome number of aneuploids, between diploid and triploid, increased as the germpore number had increased, however, between triploid and tetraploid they are not respondent as well. Anyhow, it had been considered as an indicator for predicting the chromosome number counting.

4. The size of guard cell and chromosome number of aneuploids appeared a coefficient as $+0.94$ and is highly corelated. Here, an average value within each aneuploids had been used and in some examples depending the aneuploid concerned, its interplant and intraplant variation tends to be very high. As a whole, its value should not be better than that of germpore number.

5. The chloroplast number within the guard cells is, a relatively stabilized characteristic that shows a highest coefficient, $r=+0.98$, to the chromosome number. The most intriguing results is that the relation, in which the basic chloroplast number of diploid is 15, and as it increased one in number the chromosome number increased one as well, had been established. Consequently, this characteristic should be considered much more better than that of germpore number.

6. The genetic factors, controlling these characteristics, whether specified on any one of the chromosomes, whether depended upon any group of chromosomes or chromosome set might be understood through the detailed study of trisomics.