

第3章 カラシナ類の生殖様式に關与する諸形質の解析

不完全他殖性や不完全自殖性を示す植物において生殖様式の進化や分化を追究する上では、他殖性または自殖性の正確な程度を知ることが必要である。近年になって、結実種子の実生におけるアイソザイムやアロザイムを利用して自殖率または他殖率を詳しく調査する方法が取られている。これらの方法でいろいろな植物の他殖率が調査され、1980年代の半ばにはかなりの数のデータが蓄積された。これらのデータをもとに Schamske and Lande (1985) は植物の生殖様式を文献調査による 55 種について他殖率と自殖率で頻度分布を表している。

しかし、花粉媒介者排除下における植物自身の自動自家受粉による真の自殖性程度について調査した例は少ない。花粉媒介者排除下で Wyatt (1983, 1984) は自動自家受粉結果率を、Levin (1995) は自動自家受粉結実率を求めている。自動自家受粉結実率は自家和合性程度と自動自家受粉能力が加味された植物自身の真の自殖性程度であるといえる。すなわち、自家和合性程度と自動自家受粉能力が生殖様式を支配する要因であると考えられる。しかし、その生殖様式を支配する要因である自家和合性程度や自動自家受粉能力についてその詳細を明確に示した例は少ない。

カラシナ類の自殖性程度を知ることが、適応と分化を生殖生物学的に追究する上で重要な基礎知識となる。第2章において、カラシナ品種における自動自家受粉結実率すなわち真の自殖性程度の差異には、自動自家受粉能力と自家和合性程度の他に植物自身の結実能力も影響していることが明らかになった。しかし、植物自身の結実能力は、種子生産を制限する要因ではあっても自殖性を支配する要因とは考えにくい。ただし、結実能力を無視することは、生殖様式を検討する上で重大な誤解を生じることになる。したがって、結実能力を考慮に入れた上で、自殖性を支配する要因を Namai *et al.* (1992) によって論じられた

自動自家受粉能力と自家和合性程度に基づいて論議することが、カラシナ類の適応と分化について追究するためには必須と思われた。

また、植物の自殖性の程度は 1 花における胚珠 (O) 当たりの花粉生産量 (P) である P/O 比と関係があることが知られている (Cruden 1977; Ritland and Ritland 1989; Inoue 1990)。すなわち、一般に自殖性が高ければ花粉生産量が少なくなつて P/O 比は低くなり、自殖性が低ければ P/O 比が高くなるといわれている。これは自殖性植物では花粉を遠くへ飛散させる必要がないため、多量の花粉を作る必要がなく無駄が少ないためであると考えられる。したがって、この P/O 比も自殖性を支配する要因の一つと考えられる。

そこで、本章ではカラシナ類の適応と分化を生殖生物学的に追究するための基礎として、自家和合性程度と自動自家受粉能力の評価法について検討するとともに、生殖様式が P/O 比に及ぼす作用を解析するために自家和合性程度や自動自家受粉能力などの生殖様式と P/O 比の関係を追究した。第 1 節では自家和合性程度の評価法について、第 2 節では自動自家受粉能力の評価法について、それぞれ簡便かつ正確な方法を検討した。また、その過程で自殖性の低い「Knock out」(T4) と自殖性の高い「瘤子芥」(C6) の 2 品種の自家和合性程度と自動自家受粉能力を明らかにした。さらに、第 3 節では自殖性程度が P/O 比に及ぼす作用について明らかにした。

第 1 節 自家和合性程度の評価

胚珠や花粉に受精機能があるにもかかわらず生理的な原因から受精が行われないとき不和合性があるという。とくに異株間の交配では受精が行われるのに対し、自家受粉では受精できないとき、自家不和合性という。自家受粉したと

きに受精できない理由は、花粉の不発芽、花粉管の雌蕊への不侵入、花柱内での花粉管の伸長抑制などが生じるからである。

しかし、多くの他殖性植物種が部分的な自家和合性を示すことも古くから知られている (Cooper and Brink 1940; Crowe 1971; Stephenson and Bertin 1983; Inoue 1990)。したがって、自家和合性と自家不和合性は非連続的な性質ではなく、完全な自家和合性と自家不和合性を両極端として、和合性 (不和合性) の程度が様々な多くの中間型を含む連続的な性質であると考えられる (Willson 1982; 生井 1991)。また、自家受粉では結実できるが、他家花粉と自家花粉による混合受粉では自家花粉が受精できないことがあり、このような現象は隠蔽的自家不和合性 (cryptic self-incompatibility) と呼ばれている (Weller and Ornduff 1977, 1989; Bowman 1987; Casper *et al.* 1988; Cruzan and Barrett 1993; Jones 1994)。Levin (1996) は偽自家稔性という概念を提起している。これは *S* 遺伝子座にある自家不和合性を示す *S* 対立遺伝子の発現を変化させる多数の対立遺伝子によって決まる自家稔性である。この種の植物では、自家和合性程度が完全ではなく中間的であるとも考えられる。自家和合性や不和合性に関する過去の研究には、一定数以上結実すれば和合性、それ以下なら不和合性としている例 (Sampson 1957; Karron *et al.* 1990) や、柱頭への花粉管の侵入を顕微鏡観察によって調べ和合性・不和合性を判断している例 (Zuberi *et al.* 1981; Bawa and Beach 1983) などがある。

これまで、同一種内または品種内における自家和合性程度の変異を連続的と捉え、種子生産量として数値的に示した例は非常に少ない。第 1 章ではカラシナ類 21 品種における自家和合性程度の品種間差異を多量の花粉を用いた人工自家受粉結実率で示した。これは、自家和合性程度が自家花粉で受精・結実できる程度であるため、多量の自家花粉を用いた人工自家受粉結実率が自家和合性程度の一つの目安になると考えたためである。しかし、この時点では自家和合

性程度を評価するために植物自身の結実能力は考慮に入れていなかった。第 2 章において結実率に植物自身の結実能力の影響があることが分かったことから、自家和合性程度を評価するためには基準となる詳細な実験が必要である。自家和合性程度を数値的に示すための実験には、自家和合性程度の品種間変異を持った種を供試することが望ましい。カラシナ類は不完全自殖性で自家和合性程度と自動自家受粉能力に様々な変異があることが分かった。

そこで本節では、カラシナ類の中で自殖性の低い「Knock out」(T4) と自殖性の高い「瘤子芥」(C6) の 2 品種を供試して、適応や分化を論ずる上で不可欠な生殖様式を規定する要因の一つである自家和合性程度に関する、簡便かつ正確な評価法について検討した。

材料および方法

供試材料として、カラシナ類の中で自殖性の低いタイの「Knock out」(T4) と自殖性の高い中国の「瘤子芥」(C6) の 2 品種を用いた。これら 2 品種を 1994 年 4 月 16 日に筑波大学農林技術センター内の温室内で 5×5 の連結ポットの培養土 Metro-Mix350 (Grace Sierra 社製) に各品種の種子を 30 粒ずつ播種した。5 月 10 日に 6 号植木鉢に移植し、開花直前からはビニルハウス内の隔離網室 (#300 寒冷紗) 内の花粉媒介者排除下で生育させた。各品種から無作為に 18 個体ずつ供試して、6 月上旬に各個体の第一次分枝の開花当日花について 1 花房ずつ数日にわたって、多量の自花花粉による人工自家受粉および、同一品種における別の 2 個体の多量の混合花粉によって人工他家受粉した。また、主茎花房において自動自家受粉による結実率を調査した。7 月 25 日に収穫し、花房ごとに 20 莢ずつ結実種子数を胚珠数で割ることによって結実率を算出した。これらの結実率を用いて、自家和合性程度を評価する方法として以下の 2 つの方法について比較、検討した。

① 人工自家受粉結実率で表す方法

この方法では、多量の花粉を用いた人工自家受粉結実率をそのまま自家和合性程度の目安とする。これは第 1 章で用いた方法であり、対象植物間で結実能力に差がなければ利用できるものと思われる。

$$\text{自家和合性程度} = \text{人工自家受粉結実率} = \frac{\text{結実種子数}}{\text{胚珠数}} \quad (3-1)$$

② 人工他家受粉結実率に対する人工自家受粉結実率の割合で表す方法

この方法では、対象植物間の結実能力の差を考慮して自家和合性程度を評価するため、以下の式を用いる。多量の花粉を用いた人工他家受粉結実率は植物自身の結実能力を表しているため、この方法は対象植物間で結実能力が異なるときに有効と思われる。ただし、自家和合性程度が高い植物では、栽培中の環境変動によって人工自家受粉結実率が人工他家受粉結実率を上回ってしまうことがあり、以下の式の値が 1.00 を超える。この場合は 1.00 とし、自家和合性程度の最大値は 1.00 とした。

$$\text{自家和合性程度} = \frac{\text{人工自家受粉結実率}}{\text{人工他家受粉結実率}} \quad (3-2)$$

結果

表 3-1, 表 3-2 に「Knock out」(T4), 「瘤子芥」(C6) の両品種における自動自家受粉, 人工自家受粉および人工他家受粉による個体ごとの結実率を示した。なお, 「瘤子芥」(C6) について個体番号 C6-28~C6-30 が極めて異常な値を示したため, 以後これらの個体は除外して研究を進めた。両品種とも自動自家受粉結実率が人工自家受粉結実率および人工他家受粉結実率よりも有意に低い値を示したが, 人工自家受粉と人工他家受粉による結実率間に有意差は認められなかった。自動自家受粉結実率すなわち真の自殖性程度は, 自殖性の低い「Knock

表 3-1. 品種「Knock out」(T4) の各個体における自動自家受粉結実率，人工自家受粉結実率および人工他家受粉結実率

個体番号	自動自家受粉 結実率 (%)	人工自家受粉 結実率 (%)	人工他家受粉 ²⁾ 結実率 (%)
T4-2	2.9	5.6	15.8
T4-3	0.6	1.7	2.9
T4-4	1.1	1.7	2.0
T4-5	4.6	17.4	16.1
T4-6	4.4	13.1	19.0
T4-8	2.7	12.9	11.8
T4-9	0.0	12.2	12.1
T4-10	0.0	2.9	2.6
T4-11	0.6	31.7	35.1
T4-12	2.3	7.1	8.9
T4-14	1.3	15.9	19.5
T4-15	0.0	7.8	6.4
T4-17	6.7	24.2	19.6
T4-19	5.6	19.4	33.5
T4-25	2.6	36.7	17.7
T4-27	5.5	13.5	19.1
T4-29	7.8	35.4	17.6
T4-30	2.3	5.4	10.2
平均値	2.8 a ¹⁾	14.7 b	15.0 b
変動係数 (%)	85.6	75.5	61.7

¹⁾ 受粉処理間で Duncan の多重検定を行い，同じアルファベットは 5%水準で有意差のないことを示す。

²⁾ 同一品種の別の 2 個体からの多量の混合花粉を用いた人工他家受粉による結実率を示す。

表 3-2. 品種「瘤子芥」(C6) の各個体における自動自家受粉結実率,
人工自家受粉結実率および人工他家受粉結実率

個体番号	自動自家受粉 結実率 (%)	人工自家受粉 結実率 (%)	人工他家受粉 ²⁾ 結実率 (%)
C6-1	3.5	45.0	32.9
C6-3	17.0	37.2	29.6
C6-4	8.6	29.8	39.1
C6-9	2.4	44.2	35.2
C6-10	26.9	52.2	27.9
C6-11	2.9	21.5	46.0
C6-13	7.6	41.3	32.9
C6-14	5.9	24.0	24.6
C6-15	11.3	30.9	34.8
C6-16	65.7	36.6	52.2
C6-18	10.2	21.3	29.2
C6-20	32.0	49.9	40.5
C6-24	0.4	13.2	34.4
C6-25	8.5	33.4	24.7
C6-26	24.3	46.2	44.2
C6-28	0.6	0.6	—
C6-29	5.5	30.5	—
C6-30	7.8	—	—
平均値	15.1 a	35.1 b	35.2 b
変動係数 (%)	118.6	49.7	51.3

¹⁾ 受粉処理間で Duncan の多重検定を行い、同じアルファベット
は5%水準で有意差のないことを示す。

²⁾ 同一品種の別の 2 個体からの多量の混合花粉を用いた人工他
家受粉による結実率を示す。

out」(T4) が 2.8%と低い値であるのに対し自殖性の高い「瘤子芥」(C6) が 15.1%と高い値を示し、品種間差が認められた ($t = 2.801 > t_{(14, 0.05)} = 2.145$)。また、人工自家受粉結実率と人工他家受粉結実率については、人工自家受粉結実率の平均値は「Knock out」(T4) で 14.7%、「瘤子芥」(C6) で 35.1%となって品種間差があり ($t = 5.158 > t_{(31, 0.05)} = 2.040$)、人工他家受粉結実率も「Knock out」(T4) で 15.0%、「瘤子芥」(C6) で 35.2%となって品種間差があった ($t = 6.649 > t_{(31, 0.05)} = 2.040$)。品種ごとの各人工受粉法による結実率間には「Knock out」(T4) ($t = 0.093 < t_{(34, 0.05)} = 2.032$)、「瘤子芥」(C6) ($t = 0.023 < t_{(28, 0.05)} = 2.048$) とも有意差はなかった (表 3-1, 表 3-2)。以上のことから、結実能力が異なることは明らかであり、評価法①の (3-1) 式による人工自家受粉結実率を用いて自家和合性程度とする方法は適当ではなく、自家和合性程度を評価する場合には結実能力を考慮すべきである。したがって、評価法①の (3-1) 式による人工自家受粉結実率を自家和合性程度の目安とすると、「瘤子芥」(C6) が「Knock out」(T4) よりも大きい値を示したが、この値を自家和合性程度とすることはできない。

一方、結実能力を考慮して人工他家受粉結実率に対する人工自家受粉結実率の割合で自家和合性程度を表す評価法②の (3-2) 式では、自家和合性程度の平均値は「Knock out」(T4) が 0.82、「瘤子芥」(C6) が 0.86 であり、品種間差は認められなかった ($t = 0.559 < t_{(31, 0.05)} = 2.040$) (表 3-3)。したがって、結実能力を考慮すれば、両品種とも自家和合性程度には差がないことが明らかとなった。

考察

アブラナ科植物において自家不和合性によって種子が実らない要因は、実際には様々である。アブラナ科植物の自家不和合性は孢子体型であり、柱頭に受粉された花粉は発芽しないか、発芽しても柱頭内に侵入できないことが多い。しかし、孢子体型自家不和合性であるにもかかわらず花粉管が柱頭から侵入し

表 3-3. 品種「Knock out」(T4) と「瘤子芥」(C6) の各個体における人工他家受粉結実率に対する人工自家受粉結実率で表した自家和合性程度

「Knock out」(T4)		「瘤子芥」(C6)	
個体番号	自家和合性程度	個体番号	自家和合性程度
T4-2	0.350	C6-1	1.000
T4-3	0.583	C6-3	1.000
T4-4	0.814	C6-4	0.764
T4-5	1.000	C6-9	1.000
T4-6	0.686	C6-10	1.000
T4-8	1.000	C6-11	0.467
T4-9	1.000	C6-13	1.000
T4-10	1.000	C6-14	0.975
T4-11	0.902	C6-15	0.888
T4-12	0.794	C6-16	0.701
T4-14	0.817	C6-18	0.728
T4-15	1.000	C6-20	1.000
T4-17	1.000	C6-24	0.384
T4-19	0.578	C6-25	1.000
T4-25	1.000	C6-26	1.000
T4-27	0.705	C6-28	—
T4-29	1.000	C6-29	—
T4-30	0.532	C6-30	—
平均値	0.820	平均値	0.860
変動係数 (%)	25.0	変動係数 (%)	23.4

たり、受精後に胚が退化したりすることもある。したがって、最終結果である結実率だけで自家和合性程度を正確に表すことは不可能である。従来、自家和合性や自家不和合性の研究では、それらの存在の有無のみを判断することが多かった (Sampson 1957; Zuberi *et al.* 1981; Bawa and Beach 1983; Karron *et al.* 1990).

そこで、自殖性の程度が異なるカラシナ 2 品種を用いて自家和合性程度について簡便かつ正確な評価法を検討した。自家和合性程度の評価法として、第 1 章で用いた人工自家受粉結実率をそのまま用いる方法と、結実能力を考慮して人工他家受粉結実率に対する人工自家受粉結実率で表す方法を検討した結果、自殖性の高い「瘤子芥」(C6) と自殖性の低い「Knock out」(T4) では、人工自家受粉結実率と人工他家受粉結実率の平均値ではともに両品種間に大きな差があったが、品種ごとの人工自家受粉結実率と人工他家受粉結実率の平均値に大きな差はなかった。このように、結実能力の異なる対象植物を用いる場合には、人工自家受粉結実率を自家和合性程度の評価法として用いることはできない。したがって、自家和合性程度の評価法として植物自身の結実能力を考慮して人工他家受粉結実率に対する人工自家受粉結実率の割合で表す方法によれば、自殖性の低い「Knock out」(T4) と自殖性の高い「瘤子芥」(C6) では、自家和合性程度に差はなかった。したがって、品種「Knock out」(T4) と「瘤子芥」(C6) の自殖性程度の差は自殖性を決めるもう一つの要因である自動自家受粉能力の差よると考えられるので、第 2 節ではその自動自家受粉能力について検討する。

第 2 節 自動自家受粉能力の評価

自動自家受粉能力とは、花粉媒介者がいない場合に植物が自分自身で自家受粉する能力のことであり、植物の種類によってその方法と程度は異なる。種子

繁殖植物の自殖性程度は自家和合性程度と自動自家受粉能力によって決まり、第 1 章により自家和合性程度と自動自家受粉能力は独立の形質であることが分かっている。しかし、Darwin (1876) でさえも自家受粉し易い植物は自殖性が高いと考えていた。実際には、自動自家受粉能力が高くても自家和合性を備えていなければ、必ずしも自殖性程度が高いとはいえない。したがって、自殖性を支配する要因としては、Namai *et al.* (1992) が示したように自家和合性程度と自動自家受粉能力に分けて考える必要があると思われる。

自動自家受粉能力の正確な評価は花粉媒介者排除下で自動自家受粉によって柱頭に到達した花粉粒数を計測することによって行うことができる。しかし、これには多大の時間と労力を必要とするので、簡便な評価法の確立が望まれるが、そのような方法はまだ確立されていない。自花受粉するためには柱頭と葯の距離が影響することが知られている (Schoen 1982; Holtsford and Ellstrand 1992; Lloyd and Schoen 1992)。Namai *et al.* (1992) は、開葯後の柱頭に接触している葯を持つ花数の頻度で示している。

そこで、簡便でかつ正確な自動自家受粉能力の評価法の確立を目指して、実際の自動自家受粉粒数を調べる方法の他に、花器特性による方法および、自動自家受粉結実率と人工自家受粉結実率を用いて算出する方法を比較、検討した。

材料および方法

本章第 1 節と同様にカラシナ類の中で自殖性の低いタイの「Knock out」(T4) と自殖性の高い中国の「瘤子芥」(C6) を用いた。1994 年 4 月 16 日に筑波大学農林技術センター内の温室内で 5×5 の連結ポットの培養土 Metro-Mix350 (Grace Sierra 社製) に各品種の種子を 30 粒ずつ播種した。5 月 10 日に 6 号植木鉢に移植し、開花直前からはビニルハウス内の隔離網室内の花粉媒介者を排除した第 1 節の条件で栽培中に調査を行った。各品種 18 個体を供試し、以下の 5 つの方法

で自動自家受粉能力を求めた。

① 自動自家受粉粒数を直接調べる方法

各品種 18 個体について各個体 6 花の開花 2 日後の柱頭を採取し、顕微鏡下で自動自家受粉粒数を計測した。開花当日以後の隣花受粉を含めて調べる方が望ましいが、日数を経るほど柱頭が硬化して観察が困難となるため、柱頭採取を開花 2 日後とした。この方法によれば実際に自動自家受粉によって柱頭に受粉された花粉粒数が確認できるので、自動自家受粉能力を最も正確に求めることができる。しかし、柱頭の採種時期によって得られる値が異なる可能性があることに加え、数が多くなると労力の面で現実的な方法とは思えない。

② 花器特性による評価法 (1) 開葯時の柱頭に対する葯の高さを調べる方法

アブラナ科の花には長い 4 本の雄蕊 (四強雄蕊) と短い 2 本の雄蕊がある。短い 2 本の雄蕊は柱頭に接し得ない低い位置にあるため、四強雄蕊について調査した。各個体の 18 花について開葯時の花器形質を柱頭に対する葯の高さで求めた。すなわち、葯の高さは葯の下端が柱頭の上端よりも高い位置にある葯を 5、葯の上端が柱頭の下端よりも低い葯を 1 とする 5 段階で評価し、花粉が受粉され易い柱頭と葯の位置関係を調査した (図 3-1)。

③ 花器特性による評価法 (2) 開葯時の柱頭への葯の接触本数を調べる方法

四強雄蕊について調査し、②と同様に各個体の 18 花について開葯時の葯の接触を実際に柱頭に接触している葯の本数 (1~4) で評価した。柱頭に接触する葯が多ければ受粉花粉粒数が多くなるものと思われる。

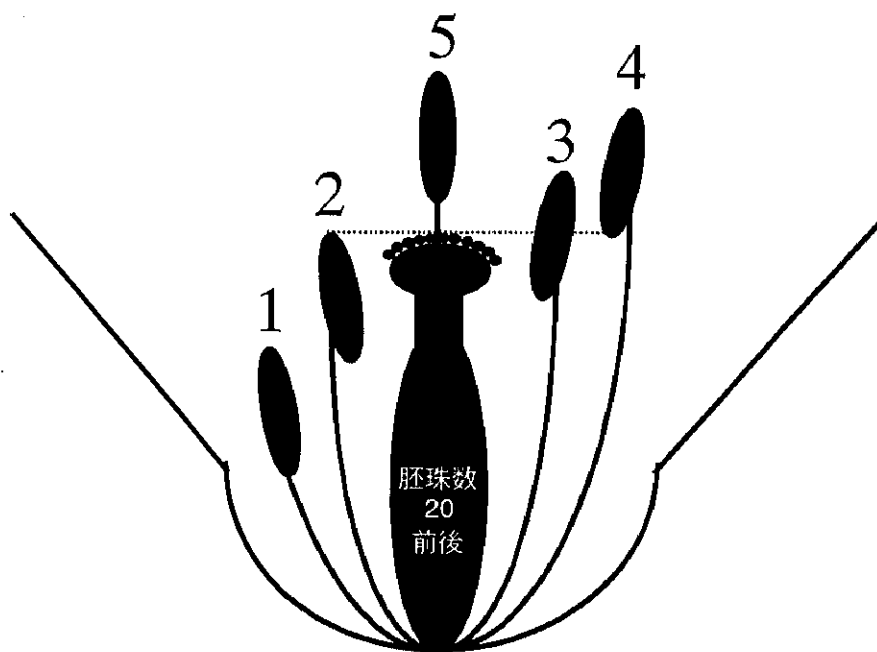


図 3-1. 柱頭に対する葯の高さの相対値.

④ 自動自家受粉結実率を人工自家受粉結実率で割って算出する方法 (1)

結実能力を考慮しない方法

自動自家受粉結実率すなわち真の自殖性は、基本的には自動自家受粉能力と自家和合性程度の両性質より成立していると考えられる。この場合、胚珠や花粉の結実能力に大差なければ、人工自家受粉結実率は自家和合性程度の目安になるので、以下の式により推定自動自家受粉能力を求めることができる。しかし、対象植物間で結実能力が異なる場合には、この方法では誤解を生じる可能性がある。そこで、本章第 1 節の値 (表 3-2) を用いて (3-3) 式により推定自動自家受粉能力を求めた。この際、通常、多量の自家花粉を用いた人工自家受粉結実率は自動自家受粉結実率よりも高いが、自動自家受粉結実率が人工自家受粉結実率よりも高い値を示した場合には、以下の式が 1.00 を超える。この場合は 1.00 とし、(3-3) 式による推定自動自家受粉能力の最大値は 1.00 とした。

$$\text{推定自動自家受粉能力} = \frac{\text{自殖性程度}}{\text{自家和合性程度}} = \frac{\text{自動自家受粉結実率}}{\text{人工自家受粉結実率}} \quad (3-3)$$

⑤ 自動自家受粉結実率を人工他家受粉結実率で割って算出する方法 (2)

結実能力を考慮する方法

本章第 1 節②において、対象植物の結実能力を考慮すると、人工他家受粉結実率を人工他家受粉結実率で割ることによって自家和合性程度を評価する方法が良いことが分かった。そこで、この方法によって求めた自家和合性程度 (表 3-3) で、表 3-2 に示す自動自家受粉結実率すなわち真の自殖性程度を割ることによって算出した。式は自家和合性程度に (3-2) 式を代入することにより以下のようなになる。ただし、本章第 1 節②における自家和合性程度と同様に人工他家受粉結実率が人工他家受粉結実率よりも高い場合には (3-2) 式の値を 1.00 とし、(3-4) 式による推定自動自家受粉能力の最大値は 1.00 とした。

$$\begin{aligned} \text{推定自動自家受粉能力} &= \frac{\text{自殖性程度}}{\text{自家和合性程度}} \\ &= \text{自動自家受粉結実率} \times \frac{\text{人工他家受粉結実率}}{\text{人工自家受粉結実率}} \quad (3-4) \end{aligned}$$

結果

顕微鏡下で計測した自動自家受粉粒数を表 3-4 に示した。①の方法による「Knock out」(T4)、「瘤子芥」(C6) 両品種間の平均自動自家受粉粒数に有意差はない ($t = 1.626 < t_{(22, 0.05)} = 2.074$) が、「Knock out」(T4) では平均 17.6 粒に対し「瘤子芥」(C6) が平均 29.1 粒と、数値的に大きな違いがみられ、「瘤子芥」(C6) では自動自家受粉し易い個体が多い傾向があった。また、自動自家受粉粒数およびその他の評価法について各品種の平均値を表 3-5 に示した。花器特性による方法③の葯の接触を除く全ての評価法において自殖性の高い「瘤子芥」(C6) が自殖性の低い「Knock out」(T4) よりも高い値を示し、花器特性による方法②の葯の高さを指標とする方法 ($t = 16.198 > t_{(31, 0.05)} = 2.040$) と⑤の胚珠の結実能力を考慮して自動自家受粉結実率と人工自家受粉結実率から評価する方法 ($t = 2.352 > t_{(14, 0.05)} = 2.145$) においても「瘤子芥」(C6) の推定自動自家受粉能力が有意に高かった。また、自動自家受粉結実率と人工自家受粉結実率を用いた評価法④と⑤を比較した場合でも胚珠の結実能力を考慮した評価法⑤が評価法④よりも品種間差が明確になった。これらのことから、自殖性の高い「瘤子芥」(C6) は自殖性の低い「Knock out」(T4) よりも自動自家受粉能力が高いことが明らかとなった。

次に、実際に計測した自動自家受粉粒数を指標とした自動自家受粉能力とその他の各評価法について関連を解析した。表 3-6 に「Knock out」(T4)、「瘤子芥」(C6) 両品種における自動自家受粉粒数と花器形質による評価法ならびに自動自家受粉結実率と人工自家受粉結実率を用いて算出する評価法の間的相关を

表 3-4. 品種「Knock out」(T4) と「瘤子芥」(C6) の各個体における自動自家受粉粒数 (方法①による)

「Knock out」(T4)		「瘤子芥」(C6)	
個体番号	自動自家受粉粒数	個体番号	自動自家受粉粒数
T4-2	50.8	C6-1	2.5
T4-3	24.2	C6-3	44.1
T4-4	6.7	C6-4	15.1
T4-5	25.4	C6-9	6.1
T4-6	3.8	C6-10	93.6
T4-8	2.4	C6-11	16.4
T4-9	5.7	C6-13	46.5
T4-10	3.1	C6-14	9.7
T4-11	4.8	C6-15	38.0
T4-12	9.0	C6-16	17.2
T4-14	2.0	C6-18	10.5
T4-15	14.2	C6-20	53.8
T4-17	30.1	C6-24	36.3
T4-19	39.4	C6-25	17.8
T4-25	21.1	C6-26	28.3
T4-27	22.2	C6-28	— ¹⁾
T4-29	32.9	C6-29	—
T4-30	19.2	C6-30	—
平均値	17.6	平均値	29.1
変動係数 (%)	81.5	変動係数 (%)	82.4

¹⁾ 自家和合性程度の評価に際して異常な値を示したため、自動自家受粉能力の評価でも除外した。

表 3-5. 各評価法における品種「Knock out」(T4) と「瘤子芥」(C6) の自動自家受粉能力

評価法	「Knock out」(T4) 平均値±標準偏差	「瘤子芥」(C6) 平均値±標準偏差	t 検定
①自動自家受粉粒数	17.6±14.3	29.1±23.9	N.S. ²⁾
②葯の高さを指標	1.2±0.3	2.5±0.2	***
③葯の接触を指標	0.1±0.2	0.1±0.1	N.S.
④推定自動自家受粉能力 (1) ¹⁾	0.250±0.195	0.350±0.261	N.S.
⑤推定自動自家受粉能力 (2)	0.038±0.032	0.178±0.229	*

¹⁾ 推定自動自家受粉能力 (1)

自動自家受粉結実率

人工自家受粉結実率

推定自動自家受粉能力 (2)

自動自家受粉結実率 × $\frac{\text{人工他家受粉結実率}}{\text{人工自家受粉結実率}}$

²⁾ N.S. は有意差なし, *, ***はそれぞれ 5%, 0.1%水準で有意差があることを示す.

表 3-6. 品種「Knock out」(T4) と「瘤子芥」(C6) における自動自家受粉粒数
(評価法①) と評価法②～⑤の相関係数

評価法	「Knock out」(T4)	「瘤子芥」(C6)	全体
②葯の高さを指標	-0.021	-0.430	0.227
③葯の接触を指標	-0.012	0.053	-0.020
④算出法 (1)	0.390	0.285	0.470**
⑤算出法 (2)	0.743***	0.137	0.696***

、*はそれぞれ 1%、0.1%水準で有意であることを示す。

示した。「Knock out」(T4)については、自動自家受粉粒数と花器形質による評価法で得られた値との間には有意な相関はなかったが、評価法⑤すなわち自動自家受粉結実率と人工自家受粉結実率を用いて胚珠の結実能力を考慮して(3-4)式より算出した値との間に $r = 0.743$ と0.1%水準で有意な正の相関がみられた。また、胚珠の結実能力を考慮せず、人工自家受粉結実率を自家和合性程度の目安として(3-3)式により算出した評価法④で得られた値では、有意ではないが $r = 0.390$ と比較的高い正の相関係数を示した。したがって、「Knock out」(T4)についてはこの評価法⑤が適切な自動自家受粉能力の評価法であると思われる。一方、「瘤子芥」(C6)については、全ての評価法において有意な相関は示さず、検討を要した。しかし、「Knock out」(T4)と「瘤子芥」(C6)の両方を含めて相関係数を求めた場合、花器形質による評価法では評価法②、③とも有意な相関は示されなかったが、計算によって求めた評価法④、⑤はそれぞれ $r = 0.470$ (1%水準で有意)、 $r = 0.696$ (0.1%水準で有意)でいずれも高い正の相関を示した。そこで、「Knock out」(T4)と「瘤子芥」(C6)について自動自家受粉粒数と他の4つの評価法との関係についてそれぞれ詳細に検討した。

まず、花器形質による評価法②すなわち柱頭に対する葯の高さを指標として自動自家受粉能力を評価する方法と自動自家受粉粒数の関係を図3-2に示した。

「Knock out」(T4)は葯の上端が柱頭と同じ位置である2.0よりも低い個体が大部分を占め、柱頭には接し得ない位置にある葯を持つ個体が多く、自動自家受粉粒数との関係は明確でなかった。一方、「瘤子芥」(C6)については全個体の葯の上端が柱頭と同じ位置である2.0以上であり、柱頭と葯の中央部が同じ位置である3.0以下であった(図3-2)。また、「瘤子芥」(C6)では柱頭に対して葯が高くなるほど自動自家受粉粒数が多い個体は減少し、柱頭と葯の上端が近い位置にある葯を持つ個体には自動自家受粉粒数も多い個体が多かった。したがって、「瘤子芥」(C6)では、柱頭と葯の上端が近い位置にあることが自動自家受

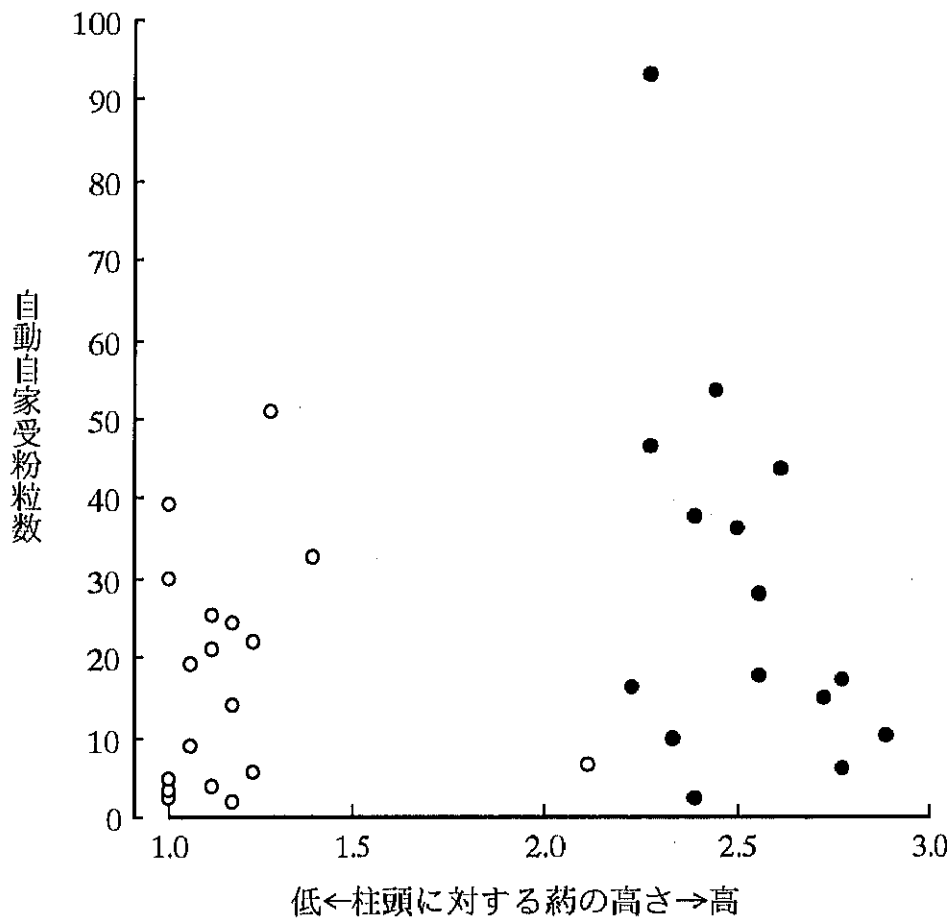


図3-2. 品種「Knock out」(T4) と「瘤子芥」(C6) の各個体における柱頭に対する葯の高さと自動自家受粉粒数の関係.

○ : Knock out, ● : 瘤子芥. 葯の高さの値は, 1: 柱頭よりも葯の上端が低い位置, 2: 柱頭と葯の上端が同じ位置, 3: 柱頭と葯の中央部が同じ位置である (図3-1参照).

粉し易い花器形質であることが分かった。

また、花器形質による評価法③すなわち柱頭と葯の接触程度によって自動自家受粉能力を評価する方法と自動自家受粉粒数との関係を図 3-3 に示した。柱頭への葯の接触が確認された個体数は「Knock out」(T4) で 18 個体中 7 個体、「瘤子芥」(C6) で 15 個体中 9 個体であったが、葯が一本も接触していない花を持つ個体でも一定量の自動自家受粉粒数を確保できていることが明らかとなり、「Knock out」(T4)、「瘤子芥」(C6) 両品種とも柱頭への葯の接触と自動自家受粉粒数との関係は特に認められなかった。したがって、今回調査したカラシナ 2 品種においては葯が柱頭と接触することが必ずしも自動自家受粉のために有利とはならないことが分かった。

次に、自動自家受粉結実率と人工自家受粉結実率を用いて自動自家受粉能力を算出した評価法④、すなわち (3-3) 式に基づいて人工自家受粉結実率を自家和合性程度の目安として真の自殖性の目安である自動自家受粉結実率を割ることによって算出した方法と自動自家受粉粒数との関係を、「Knock out」(T4) と「瘤子芥」(C6) についてそれぞれ図 3-4、図 3-5 に示した。この評価法④では、胚珠の結実能力が考慮されていないため、結実能力の異なる「Knock out」(T4) と「瘤子芥」(C6) の間で比較することは望ましくない。そこで、品種ごとにみた場合には、両品種とも評価法④と自動自家受粉粒数の間には有意な相関は示されなかった (表 3-6) が、自動自家受粉能力が高い個体には自動自家受粉粒数の多い個体が多い傾向があることが分かった。

最後に、評価法⑤すなわち (3-4) 式に基づいて胚珠の結実能力を考慮して自動自家受粉結実率と人工自家受粉結実率を用いて算出した推定自動自家受粉能力と自動自家受粉粒数の関係を品種ごとに図 3-6、図 3-7 に示した。「Knock out」(T4) においては評価法⑤による自動自家受粉能力と自動自家受粉粒数の間に正の相関があり (表 3-6)、自動自家受粉能力 (x) と自動自家受粉粒数 (y) の

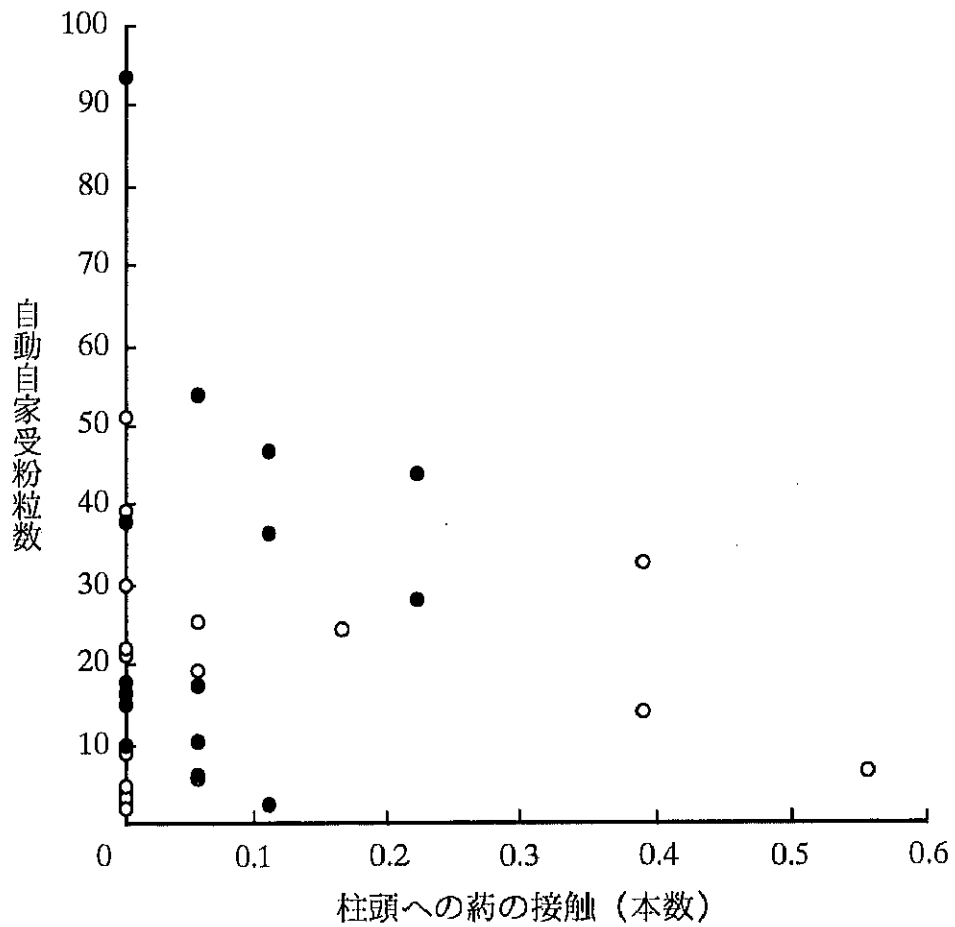


図3-3. 品種「Knock out」(T4)と「瘤子芥」(C6)の各個体における柱頭への葯の接触と自動自家受粉粒数の関係.

○ : Knock out, ● : 瘤子芥.

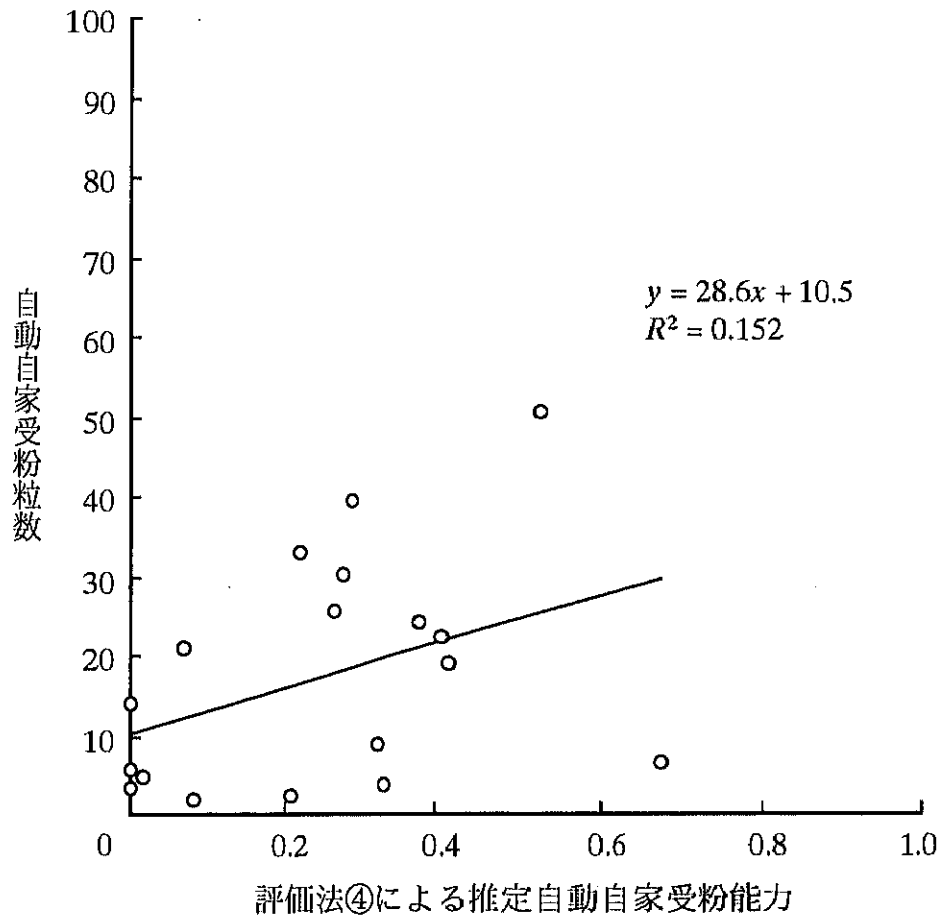


図3-4. 品種「Knock out」(T4) の各個体において自動自家受粉結実率と人工自家受粉結実率を用いて算出した評価法④による推定自動自家受粉能力と自動自家受粉粒数の関係.

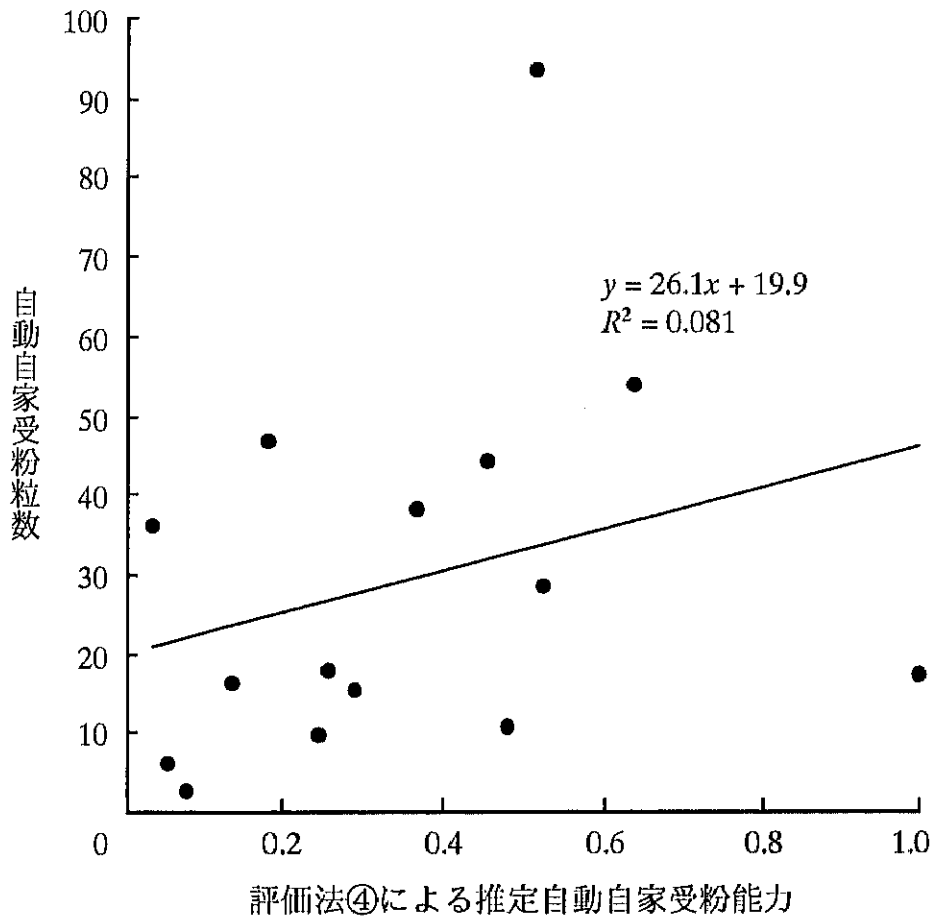


図3-5. 品種「瘤子芥」(C6) の各個体において自動自家受粉結実率と人工自家受粉結実率を用いて算出した評価法④による推定自動自家受粉能力と自動自家受粉粒数の関係.

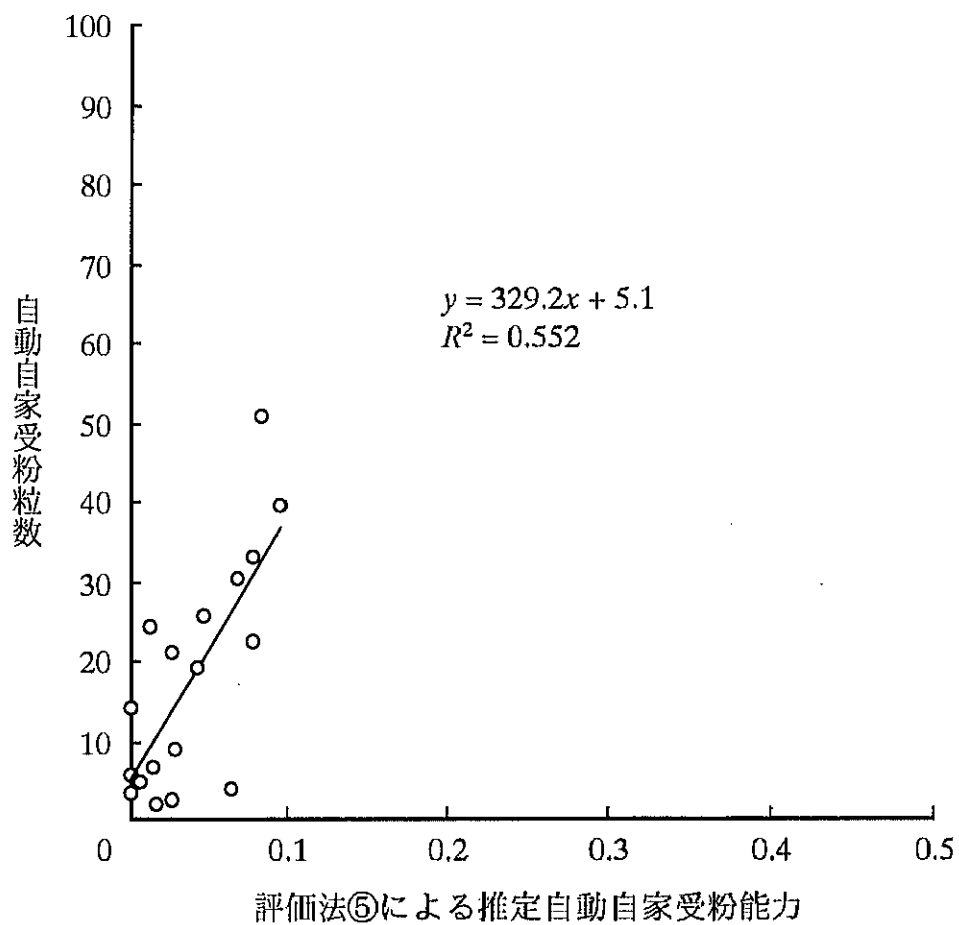


図3-6. 品種「Knock out」(T4) の各個体において胚珠の結実能力を考慮して自動自家受粉結実率と人工自家受粉結実率を用いて算出した評価法⑤による推定自動自家受粉能力と自動自家受粉粒数の関係.

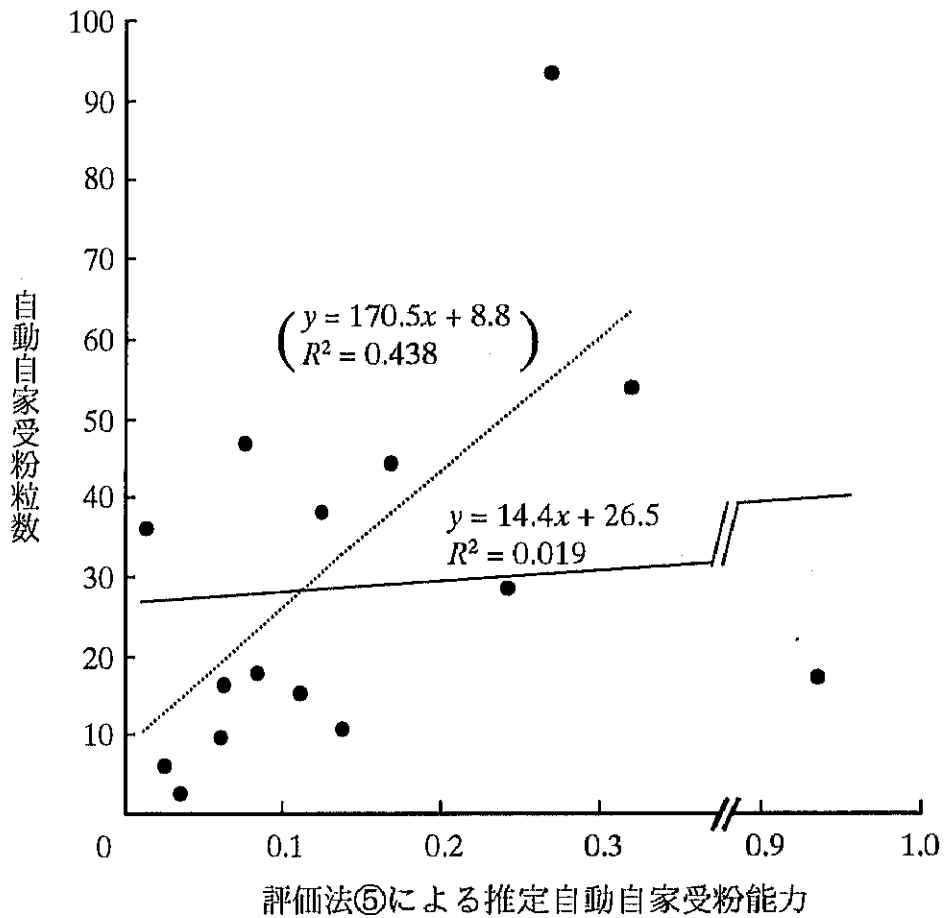


図3-7. 品種「瘤子芥」(C6) の各個体において胚珠の結実能力を考慮して自動自家受粉結実率と人工自家受粉結実率を用いて算出した評価法⑤による推定自動自家受粉能力と自動自家受粉粒数の関係.

点線は自動自家受粉能力が0.936, 自動自家受粉粒数が17.2粒の個体を異常値として除いた場合の回帰直線.

関係は $y = 329.2x + 5.1$ となる直線回帰式で表され、回帰係数は 1%水準で有意であり、決定係数は $R^2 = 0.552$ であった (図 3-6)。したがって、「Knock out」(T4) では評価法⑤による判定で自動自家受粉能力の高い個体は自動自家受粉粒数が多いことが分かった。しかし、「Knock out」(T4) は「瘤子芥」(C6) よりも自動自家受粉能力が低い個体が多かった。また、「瘤子芥」(C6) においては、有意な相関は示さなかった (表 3-6)。「瘤子芥」(C6) には、自動自家受粉能力が 0.936 と極めて高い値を示したにもかかわらず、自動自家受粉粒数が 17.2 粒と少ない個体もあった。これはいわゆる異常値と思われたため、この個体を除いて自動自家受粉能力と自動自家受粉粒数の相関係数を調べたところ、 $r = 0.662$ となり 1%水準の有意な正の相関があった。評価法⑤による自動自家受粉能力 (x) と自動自家受粉粒数 (y) の関係は $y = 170.5x + 8.8$ となる直線回帰式で表され、回帰係数は 1%水準で有意であり、決定係数は $R^2 = 0.438$ であった (図 3-7)。したがって、「瘤子芥」(C6) においても評価法⑤による自動自家受粉能力が大きい個体ほど自動自家受粉粒数も多い個体が多い傾向があることが分かった。

考察

不完全自殖性植物の自殖性程度を自家和合性程度と自動自家受粉能力に分けてその評価法を追究するとともに自殖性の低い「Knock out」(T4) と自殖性の高い「瘤子芥」(C6) の 2 品種を用いて両性質の程度を解析し、自動自家受粉能力の評価法として利用できる簡便な方法について検討した。

まず、「瘤子芥」(C6) は「Knock out」(T4) よりも自動自家受粉粒数が多く、自動自家受粉能力が高いことを示していた (表 3-4)。また、今回考案した各種評価法において、柱頭に対する葯の接触による評価法を除く全ての評価法で「瘤子芥」(C6) が高い値を示した。すなわち、「瘤子芥」(C6) は「Knock out」(T4) よりも自動自家受粉能力が高いことを示していた。本章第 1 節において自殖性

程度を支配する要因のうち自家和合性程度は自殖性の高い「Knock out」(T4) と自殖性の低い「瘤子芥」(C6) で差がなかったことから、「Knock out」(T4) の自殖性が低い原因は自動自家受粉能力が低いためであることが明らかとなった。

自動自家受粉能力の評価法として簡便かつ正確な評価法を検討するために、自動自家受粉能力の評価法②～⑤すなわち花器形質による評価法ならびに自動自家受粉結実率と人工自家受粉結実率によって算出する方法と自動自家受粉粒数の関係を解析したところ、「Knock out」(T4) における評価法⑤すなわち胚珠の結実能力を考慮して自動自家受粉結実率と人工自家受粉結実率を用いる (3-4) 式によって算出した評価法と実際の自動自家受粉粒数の間においてのみ有意な正の相関が示された。さらに、「Knock out」(T4) では (3-3) 式により胚珠の結実能力を考慮しない評価法④でも比較的高い正の相関がみられた (表 3-6)。したがって、計算により算出する方法が自動自家受粉能力の評価法として有効であることが分かった。しかし、「瘤子芥」(C6) においては有意な相関はみられず、どの評価法が正確であるかを判断できなかった。しかし、「Knock out」(T4) と「瘤子芥」(C6) を含めて全体で相関係数を求めたところ、計算で求めた値はいずれも有意な相関が示された。そこで、自動自家受粉粒数と自動自家受粉能力の評価法②～④について詳しく検討した。

花器形質による評価法において柱頭に対する葯の高さを指標として自動自家受粉能力を評価する方法では、「Knock out」(T4) の大部分の個体は葯が柱頭よりも低く柱頭に接し得ない位置にある花を咲かせ、自動自家受粉粒数との関係も明確でなかったことから (図 3-2)、自動自家受粉は自花受粉によるよりも同一個体の隣花受粉によって行われるため花器形質の効果はそれほど重要ではないものと考えられる。また、「瘤子芥」(C6) においては全ての個体が柱頭と葯の上端が同じ位置からやや高い位置にある葯を持つ花器形質を示しており、葯の位置が柱頭よりも高いほど自動自家受粉粒数が多い個体は減少した (図 3-2)。こ

の原因について考察すると、「瘤子芥」(C6)の花の葯は開葯が進むに連れて柱頭から離れる傾向にあることを観察しており、開葯時に柱頭の位置にあった葯は上部から中位までが開葯を終えた頃には柱頭から離れるため、自動自家受粉されないためと考えられる。これは、花器形質の調査を開葯時に行っており、開葯は葯の上端から起こるため、柱頭と葯の接触が少なくても(図 3-3)、柱頭と葯の上端が近い位置にあることで、同一花内の葯からの花粉の落下によって自動自家受粉が行われる可能性が高いものと考えられる。したがって、花粉はさらに落下して同一個体の別の花への隣花受粉も起こるものと推測される。

Namai *et al.* (1992) の示した花器形質による自動自家受粉能力の評価法や今回用いた花器形質による評価法は調査の手法が開花当日の開葯時に限られるため、隣花受粉が起きにくい少数の花しか咲かない植物では利用することも可能と思われる。花数が多くなると虫媒受粉によって隣花受粉を起こし易くなることが知られている (Klinkhamer and de Jong 1993; Lloyd and Schoen 1992) が、花数が多い植物では自動自家受粉についても同様のことが考えられる。

したがって、アブラナ科植物のような無限花序で多数の花を咲かせる植物では隣花受粉による自動自家受粉が起きているにもかかわらず、花器形質を指標とした方法ではその程度を評価することができないため、自動自家受粉能力の評価法としては不完全であると思われる。すなわち、実際の花単位で見た場合には、開葯時に葯が接触していれば受粉能力が高いことは確実であるが、たとえば自花の自動自家受粉能力が低くても隣花受粉による植物個体としての自動自家受粉能力を有している場合があり、花器形質のみによる自動自家受粉能力の評価法は必ずしも有効な方法であるとはいえない。

そこで、自動自家受粉結実率と人工自家受粉結実率を用いて算出した自動自家受粉能力を評価する方法について自動自家受粉粒数との関係を検討した。

(3-3) 式に基づいて人工自家受粉結実率を自家和合性程度の目安として、自動

自家受粉結実率をこれで割ることによって自動自家受粉能力を算出した評価法④では、胚珠の結実能力が考慮されていないので結実能力の異なる品種間では正確に比較できない。そこで、「Knock out」(T4)と「瘤子芥」(C6)について品種ごとに検討した。各品種とも評価法④と自動自家受粉粒数との関係は有意ではないが正の値を示した。また、図 3-4、図 3-5 によると、両品種において一頭ずつ自動自家受粉能力が高いにもかかわらず、自動自家受粉粒数が低い頭すなわち「Knock out」(T4)における自動自家受粉能力が 0.676、自動自家受粉粒数が 6.7 粒、「瘤子芥」(C6)におけるそれぞれ 1,000、17.2 粒を示した頭があったが、これらの頭を異常値として除いた場合には、両品種とも自動自家受粉能力が高い頭には自動自家受粉粒数も多い頭が多い傾向があった。したがって、同一品種の系統など対象植物間における胚珠の結実能力に差がなければ、人工自家受粉結実率を自家和合性程度の目安として、自動自家受粉結実率をこれで割って算出する評価法④は利用できる簡便な方法であると思われる。

また、(3-4)式に基づいて胚珠の結実能力を考慮して自動自家受粉結実率を人工自家受粉結実率で割ることで自動自家受粉能力を算出する評価法⑤では、自殖性の低い「Knock out」(T4)が自殖性の高い「瘤子芥」(C6)よりも低い頭が多く、両品種間に明確な違いがみられた(図 3-6、図 3-7)。また、「Knock out」(T4)の自動自家受粉能力は全体的に低かったが、自動自家受粉能力が高い頭ほど自動自家受粉粒数も多い頭であることが明らかとなった。「瘤子芥」(C6)では有意な相関はなく、自動自家受粉能力が極めて高いにもかかわらず自動自家受粉粒数が少ない頭があり、この一頭を異常値として除いた場合には、自動自家受粉能力が高い頭ほど自動自家受粉粒数が多い頭であるという関係が明らかとなった。したがって、胚珠の結実能力を考慮して自動自家受粉結実率を人工自家受粉結実率で割ることで算出する評価法⑤は自動自家受粉能力の評価法として比較的正確な方法であると結論できる。評価法⑥による自動自

家受粉能力の検定の結果、「Knock out」(T4)が「瘤子芥」(C6)よりも自殖性が低い原因は、自動自家受粉能力が低いことによることが明らかとなった。

以上のことから、不完全自殖性カラシナ品種における自動自家受粉能力の評価法としては、対象植物間に胚珠の結実能力が異なる場合には、特に胚珠の結実能力を考慮する必要がないため、評価法④が最も簡便かつ正確な方法である。しかし、胚珠の結実能力が異なる場合にも「Knock out」(T4)と「瘤子芥」(C6)を含めた全体について計算で求めた評価法はいずれも有意な正の相関を示したことから、計算で求めた評価法は自動自家受粉能力の評価法として利用できる。このうち評価法⑤は評価法④よりも相関係数が高いことから、胚珠の結実能力の考慮した評価法⑤が最も正確な方法といえる。評価法④についても一つの目安とすることはできる。

本研究の結果、不完全自殖性植物カラシナ品種の適応と分化について生殖生物学的に追究する際には、本章第1節により求めた自家和合性程度の評価法と第2節における自動自家受粉能力の評価法を用いると良いことが分かった。すなわち、自家和合性程度は人工自家受粉結実率を人工他家受粉結実率で割る方法が、自動自家受粉能力は求めた自家和合性程度で自動自家受粉結実率を割る方法が簡便で正確にこれらの生殖様式を求められることが明らかとなった。

第3節 生殖様式とP/O比の関係

花粉(P)と胚珠(O)の比であるP/O比と自殖性の程度の関係は種間において負の相関があり、自殖性が高いほどP/O比は低くなる(Crudén 1977; Ritland and Ritland 1989; Inoue 1990)。このことは、他殖では花粉を他個体に受粉して結実させるため花粉を多く放出する必要があり、自殖ではその必要がないためと考え

られる。すなわち、P/O 比は自殖性程度を反映していると考えられる。しかし、Gallardo *et al.* (1994) はマメ科の *Astragalus* 属 *Epiglottis* 亜属の 5 品種群において P/O 比と自殖性に相関がないとしている。また、アブラナ科においては Preston (1986) が 66 の野生の品種・系統群において他殖性の品種・系統は自殖性の品種・系統よりも P/O 比が高いことを報告している。Yashiro *et al.* (1999) は一遺伝子由来の自殖後代で自殖性程度の異なる 8 系統について、自殖性程度が高い系統は P/O 比が低いことを示している。一方、Damgaard and Abbott (1995) は *Brassica napus* の 10 系統においてはアイソザイムを用いた自殖率と P/O 比の関係は正の相関があるとしており、これまでと異なる見解を示している。

そこで本研究では、自殖性の程度の異なるカラシナ 2 品種を用いて生殖様式が P/O 比に及ぼす作用を解析するため、自殖性程度を支配する要因である自家和合性程度および自動自家受粉能力などの生殖様式と P/O 比の関係を追究した。

材料および方法

第 1 節、第 2 節同様、カラシナ類の中で自殖性の低い「Knock out」(T4) と自殖性の高い「瘤子芥」(C6) の 2 品種を用いた。これら 2 品種を 1996 年 3 月 10 日に筑波大学農林技術センター内の温室内で 5×5 の連結ポットの培養土 Metro-Mix350 (Grace Sierra 社製) に各品種の種子を 30 粒ずつ播種した。5 月 1 日に 6 号植木鉢に各品種から無作為に 10 個体ずつ移植し、開花直前からはビニルハウス内の花粉媒介者排除下で生育させた。「Knock out」(T4) では生育中に 2 個体が枯死した。開花直後の開葯前に各個体から 3 花ずつ採取し、酢酸エタノール (酢酸 : エタノール = 3 : 1) に浸漬して固定した。固定した 3 花について、レーザーパーティクルカウンター PC-2000 (SPECTREX 社製) を用いて、1 葯当たりの花粉粒数を求めた。カラシナでは 1 花に 6 本の葯があることから、この値を 6 倍して 1 花当たりの花粉粒数を算出した。さらに 3 花の平均を求めて個体

における 1 花当たりの花粉粒数とした。1 花当たりの胚珠数は自動自家受粉結実率を算出する時に、2 花房について花房中程の 20 花で胎座数に基づいて数え、平均することによって個体当たりの胚珠数を算出した。各個体の花当たりの P/O 比は 1 花当たりの花粉粒数を 1 花当たりの胚珠数で割ることによって算出した。自殖性の程度を示すために自動自家受粉結実率を求めた。また、各個体における人工自家受粉結実率も求めた。人工他家受粉結実率は求めなかったため、第 1 節で求めた自家和合性程度の値を用いて各個体の自家和合性程度を換算して求めた。また、自動自家受粉能力は自殖性程度を自家和合性程度によって割ることによって算出した。これらの生殖様式と P/O 比の関係を解析した。

結果

各品種各個体の 1 花当たりの花粉粒数、胚珠数、P/O 比および生殖様式の程度を表 3-7 に示した。1 花当たりの花粉粒数では品種間に差がなかった ($t = 1.328 < t_{(9, 0.05)} = 2.262$) が、胚珠数は自殖性の高い「瘤子芥」(C6) が自殖性の低い「Knock out」(T4) よりも有意に多かった ($t = 14.345 > t_{(16, 0.05)} = 2.120$)。ただし、1 花当たりの花粉粒数についても 3 万粒以上の個体が「Knock out」(T4) では供試した 8 個体中 6 個体あったのに対し、「瘤子芥」(C6) では供試した 10 個体中には存在せず、「Knock out」(T4) がやや多い傾向がみられた。P/O 比については自殖性の低い「Knock out」(T4) が自殖性の高い「瘤子芥」(C6) よりも有意に高かった ($t = 7.017 > t_{(8, 0.05)} = 2.306$)。すなわち、今回用いたカラシナ品種では P/O 比の大小は胚珠数の大小によって決定したことが分かった。

また、自動自家受粉結実率と P/O 比の関係をみると、「Knock out」(T4) および「瘤子芥」(C6) における品種内の相関係数はそれぞれ $r = -0.431$, $r = 0.092$ とも有意な相関はなかったが、両品種を含めて全体的にみると「Knock out」(T4) は自動自家受粉結実率が低く、P/O 比が高かった (図 3-8)。すなわち、自殖

表 3-7. 品種「Knock out」(T4) と「瘤子芥」(C6) における各個体の花粉粒数，
胚珠数，P/O 比および生殖様式

「Knock out」(T4)

個体番号	花粉粒数	胚珠数	P/O比	自動自家受粉 結実率 (%)	人工自家受粉 結実率 (%)	自家和合性 程度	自動自家受 粉能力
T4-1	30900	15.7	1964.0	2.5	33.7	0.716	0.034
T4-2	33000	14.4	2293.6	16.5	47.3	1.000	0.165
T4-3	31800	15.6	2043.9	19.4	45.0	0.955	0.203
T4-4	32100	17.4	1848.5	10.2	37.4	0.795	0.129
T4-5	30900	17.8	1733.0	8.2	28.3	0.602	0.136
T4-7	31200	15.3	2037.1	20.4	40.2	0.853	0.239
T4-9	24900	16.4	1519.9	9.9	36.6	0.778	0.127
T4-10	22200	16.0	1387.5	20.1	40.3	0.856	0.234
平均	29625	16.1	1853.5	13.4	38.6	0.820	0.158

「瘤子芥」(C6)

個体番号	花粉粒数	胚珠数	P/O比	自動自家受粉 結実率 (%)	人工自家受粉 結実率 (%)	自家和合性 程度	自動自家受 粉能力
C6-1	25200	26.6	946.8	49.5	82.7	0.835	0.593
C6-2	29400	26.0	1129.4	39.2	88.4	0.893	0.439
C6-3	29400	26.3	1117.8	29.1	76.2	0.770	0.377
C6-4	28800	25.3	1136.4	57.8	83.6	0.845	0.683
C6-5	29100	26.3	1108.6	35.9	87.5	0.884	0.406
C6-6	28800	26.0	1107.7	63.1	84.4	0.853	0.740
C6-7	26700	25.7	1039.9	54.0	83.9	0.848	0.636
C6-8	24600	27.8	885.7	53.6	82.6	0.835	0.643
C6-9	27600	25.4	1088.8	50.1	89.2	0.902	0.556
C6-10	27000	21.6	1251.8	33.2	92.4	0.934	0.356
平均	27660	25.7	1081.3	46.6	85.1	0.860	0.543

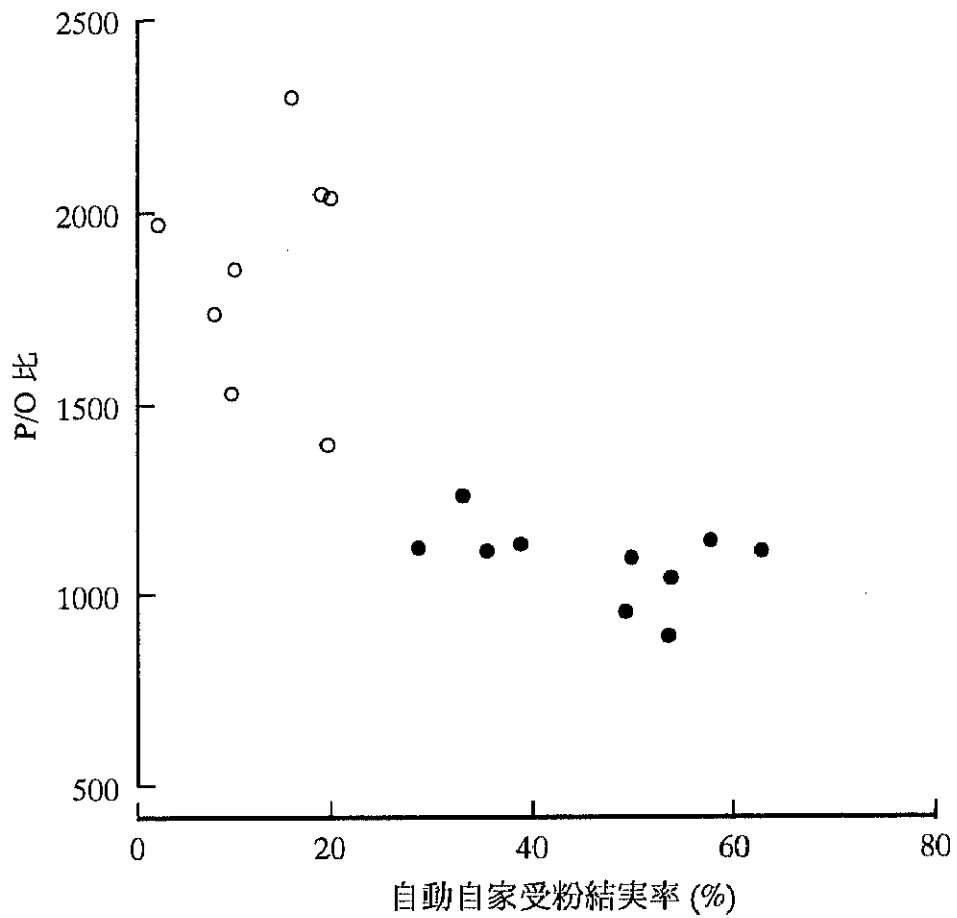


図3-8. 品種「Knock out」(T4) と「瘤子芥」(C6) の各個体における自動自家受粉結実率とP/O比の関係.

○: Knock out, ●: 瘤子芥

性程度と P/O 比の関係は品種内よりも品種間において明確に現れた。次に、自家和合性程度と P/O 比の関係をみると、「Knock out」(T4) および「瘤子芥」(C6) における品種内の相関係数はそれぞれ $r = 0.468$, $r = 0.463$ でともに有意な相関はなく、両品種を含めて全体的に見た場合にも自家和合性程度と P/O 比は無関係であった (図 3-9)。さらに、自動自家受粉能力と P/O 比の関係をみると、「Knock out」(T4) および「瘤子芥」(C6) における品種内の相関係数はそれぞれ $r = -0.498$, $r = -0.070$ でともに有意な相関はなかったが、両品種を含めて全体的にみると「Knock out」(T4) は自動自家受粉能力が低く、P/O 比が高かった (図 3-10)。すなわち、自動自家受粉能力と P/O 比の関係においても品種内よりも品種間において明確に現れた。

以上のことから、今回供試した 2 品種について品種内においては生殖様式と P/O 比の関係が明確ではなかったが、品種間においては自殖性が高い場合には P/O 比が低いという結果が得られた。さらに、その自殖性を支配する要因のうち特に自動自家受粉能力が高い場合に P/O 比が低いことが分かった。

考察

これまでも生殖様式と P/O 比の関係はいくつか論じられてきた。Cruden (1977) は種間において P/O 比と花器特性に基づいて評価した他殖の指標 (outcrossing index = OCI) の間の正の相関を示した。一方、Damgaard and Abbott (1995) は *B. napus* 内の 10 系統を放任受粉採種した集団内で P/O 比とアイソザイムを用いた自殖率の間で正の相関を示した。すなわち、両者は異なる手法で求めた生殖様式と P/O 比の関係について相反する結果を示した。Cruden (1977) によって提案された OCI は雌雄蕊の熟期や空間的位置関係を利用した花器特性に基づいているため、生殖様式の指標として本研究において提案した自殖性の程度と大きく異なるものではないと考えられる。しかし、Damgaard and Abbott

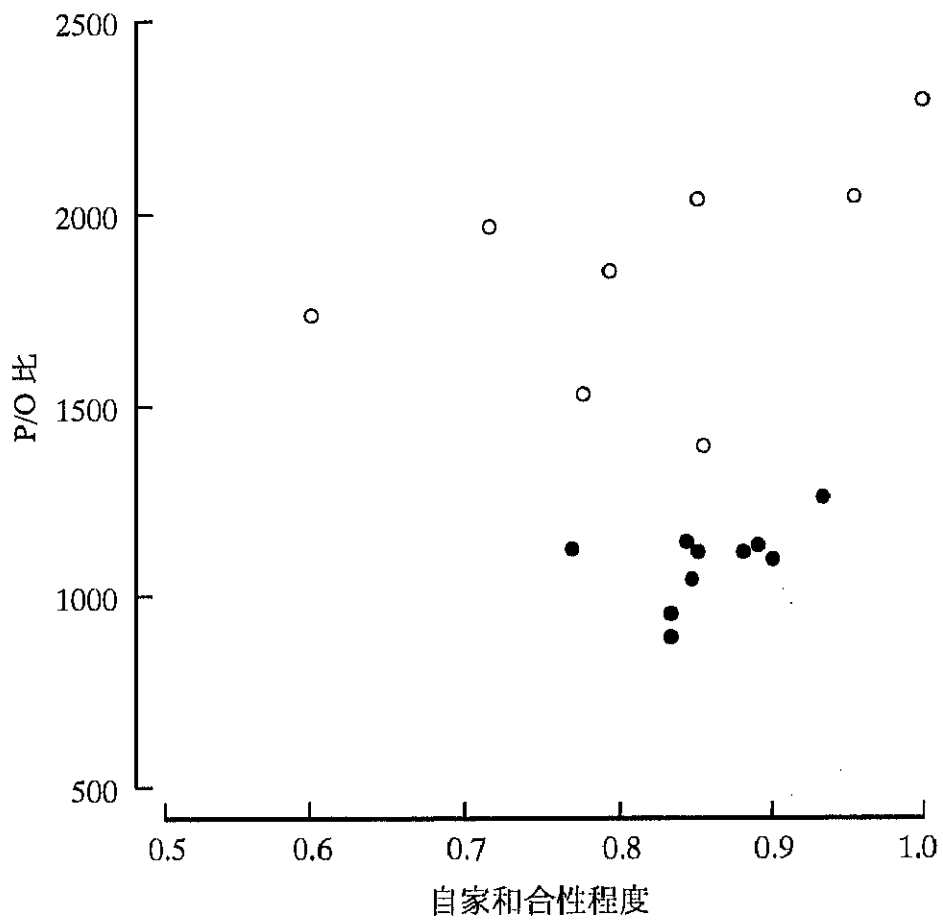


図3-9. 品種「Knock out」(T4) と「瘤子芥」(C6) の各個体における自家和合性程度とP/O比の関係.

○ : Knock out, ● : 瘤子芥

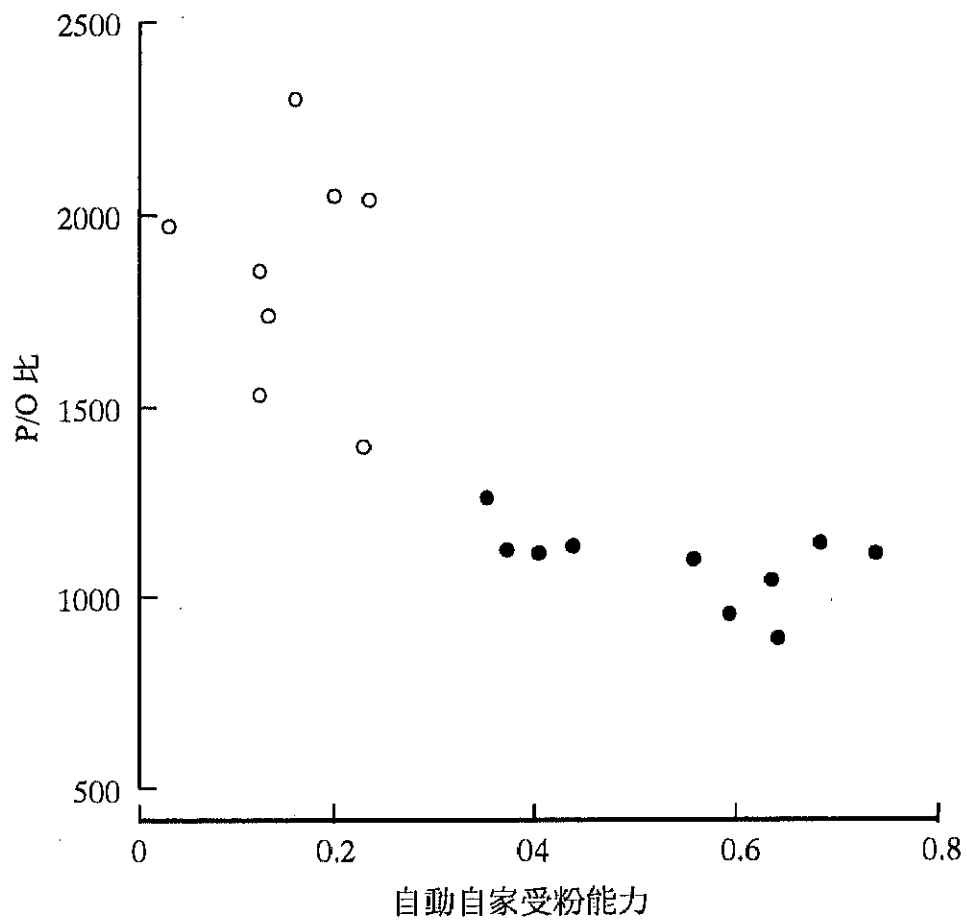


図3-10. 品種「Knock out」(T4) と「瘤子芥」(C6) の各個体における自動自家受粉能力とP/O比の関係.

○ : Knock out, ● : 瘤子芥

(1995) は供試した集団が放任採種集団であるため、花粉媒介者の影響を受け、アイソザイムを用いた自殖率ではその植物の真の自殖性の程度を示しているとはいえない。そこで、本研究では自殖性の程度を表す方法として、花器特性やアイソザイムによる自殖率の代わりに自動自家受粉結実率を用いた。これは花粉媒介者を排除した条件下で植物自身に自動自家受粉をさせて結実するため、自動自家受粉能力と自家和合性程度および胚珠の結実能力が結実率に現れ、真の自殖性程度であると考えられる。供試した 2 品種において、自動自家受粉結実率と P/O 比の関係は品種内において明確ではなかったが、品種間では「Knock out」(T4) よりも自殖性の程度が高い「瘤子芥」(C6) は「Knock out」(T4) よりも P/O 比が低かった。このことは自殖性が高ければ高いほど P/O 比は低くなるというこれまでの見解 (Cruden 1977; Ritland and Ritland 1989; Preston 1986) と一致した。さらに、自家和合性程度と P/O 比の間に相関はみられず、自動自家受粉能力と P/O 比の間にのみ相関がみられたことから、P/O 比は自殖性程度を支配する要因のうち主として自動自家受粉能力と強い関係があることが分かった。

これはカラシナ類のようにある程度の自家和合性を備えた植物の場合、自動自家受粉能力が高い品種では、たとえ花粉媒介者がいない場合であっても、1 花内で 1 胚珠当たりの花粉生産量が少なくても自動自家受粉できて子孫を残すことができる。しかし、自動自家受粉能力が低い品種では、花粉媒介者がいない場合には子孫を残すことが難しく、花粉生産量を多くすることで花粉媒介者に依存して子孫を残すように植物が適応しているものと考えられる。すなわち、「Knock out」(T4) は花粉媒介者のいる環境に適応している品種であるといえる。

本研究の結果、カラシナ類の生殖様式と P/O 比の関係は品種内よりも品種間で明確に現れ、自殖性が高い品種は P/O 比が低いことが分かった。また、自殖性を支配する要因のうち特に自動自家受粉能力が高ければ P/O 比が低いことが明らかとなった。

要約

植物の他殖性や自殖性などの生殖様式は種や品種および個体によって様々な変異が連続的にみられる。これら生殖様式を他殖率，自殖率といった表現によってその程度を示した例はあるが，生殖様式を支配する要因についてその程度を詳細に示した例は少ない。

そこで，第 3 章では不完全自殖性カラシナ品種を用いて自殖性程度を支配する要因を自家和合性程度と自動自家受粉能力の 2 つの性質に分けて考え，その評価法を確立するとともに自殖性の低い「Knock out」(T4) と自殖性の高い「瘤子芥」(C6) の 2 品種についてこれらの様相を解析した。また，花粉と胚珠の比である P/O 比について調査し，生殖様式が P/O 比と関係があるか否か調査した。

自動自家受粉結実率は結実能力による影響も受けるが，自家和合性程度と自動自家受粉能力から成立していると考えられる。自家和合性程度は植物における同一花内または同一個体内の花間で自家受粉して受精・結実できる性質であるから，品種内の系統間など対象植物間の結実能力に差がない場合には自家和合性程度は多量の花粉による人工自家受粉結実率で表せるが，対象植物間で結実能力が異なる場合には結実能力による影響が大きいために，これだけでは自家和合性程度を正確に評価できない。今回供試した自殖性の低い「Knock out」(T4) と自殖性の高い「瘤子芥」(C6) においても，両品種における結実能力が異なるため人工自家受粉結実率を自家和合性程度を目安とすることはできなかった。そこで，同一品種の別の 2 個体の混合花粉による人工他家受粉結実率を求めることによって胚珠の結実能力調べ，この値で人工自家受粉結実率を割ることが正確な自家和合性程度を求める評価法であることを明らかにした。自殖性の低い「Knock out」(T4) と自殖性の高い「瘤子芥」(C6) について胚珠の結実能力を考慮して自家和合性程度を解析した結果，「Knock out」(T4) が 0.82，「瘤子芥」(C6) が 0.86 で，自家和合性程度に品種間差はないことが明らかとなった。

また、自動自家受粉能力の評価法としては、花器形質による評価法では調査が開花当日に限られるため開花当日以後の隣花受粉による自動自家受粉粒数を計測することができず、自動自家受粉粒数との関係が必ずしも明確ではなかった。したがって、花器形質によるよりも自動自家受粉結実率を自家和合性程度で割ることによって算出する方法が正確であると思われた。この場合も対象植物間に胚珠の結実能力が異なる場合には、胚珠の結実能力を表す品種内人工他家受粉結実率で人工自家受粉結実率を割ることによって自家和合性程度を求める方法を用いる必要がある。また、品種内の系統など結実能力に差がないと考えられる場合は、人工自家受粉結実率を自家和合性程度の目安として算出しても相対的な比較は可能である。

自殖性の低い「Knock out」(T4) と自殖性の高い「瘤子芥」(C6) について胚珠の結実能力を考慮して自動自家受粉能力を解析した結果、自殖性の低い「Knock out」(T4) は「瘤子芥」(C6) よりも自動自家受粉能力が低いことが明らかになり、「Knock out」(T4) の自殖性が低い原因は、自家和合性程度が「瘤子芥」(C6) と同じく 0.80 台であるが、自動自家受粉能力が約 0.04 と「瘤子芥」(C6) の約 0.18 よりも低いためであることが明らかになった。

また、「瘤子芥」(C6) よりも自殖性が低い「Knock out」(T4) は P/O 比が高く、P/O 比は特に自動自家受粉能力と強い関係があることが明らかになった。

以上のことから、自家和合性程度と自動自家受粉能力の簡便かつ正確な評価法が確立でき、これらの評価法に基づいて不完全自殖性カラシナ品種の適応と分化を生殖生物学的に追究することが可能となった。また、「Knock out」(T4) は自動自家受粉能力が低いために自殖性が低く、P/O 比は高いことが分かった。したがって、「Knock out」(T4) は花粉媒介者のいる環境に適応している品種であり、花粉媒介者排除下の自動自家受粉採種の継代栽培による生殖様式の分化を追究する上で適した材料であることが分かった。