

第 4 章 自殖性の低いカラシナ品種を花粉媒介者排除下で継代栽培すること による生殖様式の変化の実態解明

花粉媒介者のいない状況下では、両性花を備えた植物の中でも花粉媒介者の助けなしに植物自身で自然受粉できる性質である自動自家受粉能力を備えた植物だけが自動自家受粉することができる。すなわち、花粉媒介者のいない状況下では、自家和合性と自動自家受粉能力の両方を備えた植物だけが自殖によって次世代を残すことができる。Namai and Ohsawa (1987) は、ナタネ (*B. napus*) は花粉媒介昆虫が豊富に存在する日本では自殖性の高い品種から低い品種まで存在しているが、花粉媒介昆虫が著しく不足しているカナダでは自殖性の低い品種は存在しないことを報告している。このことから、彼らは花粉媒介者が著しく不足した環境下で継代的に栽培されると自動自家受粉能力や自家和合性程度の高い個体だけが自然選択され自殖性の高い集団に分化するものと推察している。また、Inoue (1988, 1990) は、伊豆諸島のホタルブクロ属植物において花粉媒介者が少ない場合に自家和合性程度が高まり自殖性程度が高くなったと報告している。さらに、Levin (1995) はクサキョウチクトウ属植物において花粉媒介者排除下で採種した植物は親世代よりも自殖性程度が高くなったことを報告している。

ところで、Lande and Schemske (1985) は、近交弱勢がそれほど大きくない場合に植物は他殖性から自殖性に進化することを理論的に予測した。したがって、自動自家受粉採種によって自殖性の高い植物を選抜しながら継代栽培すれば自殖性が向上する可能性がある。さらに、花粉媒介者によって多量の花粉が受粉されて自家受精や他家受精している自家和合性植物において、花粉媒介者が一時的にいなくなった時に自動自家受粉能力を向上させるような選択が起こる場合が考えられる。自動自家受粉能力も備えながら花粉媒介者の活動が十分なた

めに他家受粉による他殖を行っている自家不和合性植物においても、花粉媒介者がいなくなった時には、自家和合性程度が向上する場合なども考えられる。しかし、花粉媒介者のいない状況下で何世代も継代栽培し自殖性程度が変化するか否かを、自殖性程度を決める必須要因である自家和合性程度と自動自家受粉能力の評価をあわせて実験的に追究した例はこれまでにない。

そこで本章では、不完全自殖性であるカラシナ類の中で最も自殖性の低い品種「Knock out」(T4) を供試して生殖様式の変化を実験的に明らかにしようと試みた。すなわち第 1 節では、ビニルハウス内の隔離網室で自動自家受粉によって継代栽培した場合に、自殖性程度が変化するか否かを検討した。第 2 節では、自殖性程度が変化した場合に、付随して生育特性も変化するか否かを追究した。第 3 節では、自殖性程度が変化した場合に、自殖性を構成する自家和合性程度と自動自家受粉能力がどう変化するかを解析した。最後の第 4 節では自殖性程度が変化した場合に、それに伴って P/O 比も変化するか否かを調査した。

第 1 節 自動自家受粉採種の継代栽培による自殖性程度の変化

花粉媒介者のいない環境下の植物は、自動自家受粉によってのみ受粉できるために、たとえ自家和合性であっても自動自家受粉能力を備えた植物のみが種族を維持することができる。したがって、このような環境下で継代栽培された場合には、自動自家受粉能力のない植物は後代を残すことができずに淘汰され、やがて集団としての自殖性が向上するものと考えられる。Levin (1995) は、自殖率の低いクサキョウチクトウ属の *Phlox drummondii* を用いて花粉媒介者排除下で自動自家受粉によって採種した次代は親よりも自殖率が高くなることを示した。しかし、不完全自殖性植物を花粉媒介者排除下で自動自家受粉採種の継代

栽培によって、自殖性が変化するか否かについて、自家和合性程度と自動自家受粉能力に分けて解析した報告はない。

そこで、本節ではカラシナ類の中で自殖性の最も低い品種「Knock out」(T4)を花粉媒介者排除下の隔離網室で5世代にわたって継代栽培したときの自殖性の変化の様相について追究した。

材料および方法

不完全自殖性のカラシナ類の中で自殖性の最も低い品種「Knock out」(T4)の原集団(S₀)から花粉媒介者排除下で継代栽培した自殖第2代(S₂)を供試し実験を開始した。ビニルハウス内の隔離網室で自動自家受粉によって原集団(S₀)から5世代にわたって継代栽培した(図4-1)。

筑波大学育種学研究室において保存中の原集団(S₀)種子を、1989年に筑波大学農林技術センター内の花粉媒介者排除下の隔離網室で30個体を栽培した。主茎花房の中程の20花について各花ごとに結実種子数を胚珠数で割ることによって自動自家受粉結実率を求め、平均することで個体の自動自家受粉結実率を調査した。結実率が中程度(28.0%)の個体(T4-10)を選抜し、得られた種子を1990年に播種して栽培した自殖第1代(S₁)30個体の中から生育旺盛な6個体について花粉媒介者排除下の隔離網室で自動自家受粉結実率を調査し、自動自家受粉結実率の低い個体(T4-10-12)と高い個体(T4-10-15)を、後代の追究のために選抜した。

1992年2月29日、上述の2個体から得られた自殖第2代(S₂)系統の種子を播種して栽培した。こうして自動自家受粉結実率が低い個体(T4-10)由来のS₂系統(T4-10-12)15個体と高い個体由来のS₂系統(T4-10-15)28個体の中から生育旺盛な各6個体について主茎花房の中程の20花について花ごとに結実種子数を胚珠数で割ることによって自動自家受粉結実率を求めた。各花の結実率を平



図 4-1. ビニルハウス内隔離網室のカラシナ品種「Knock out」(T4).

均して各個体の自動自家受粉結実率を求め、各系統から自動自家受粉結実率が最も高い個体 (T4-10-12-13, T4-10-15-7) を選抜した。

さらに、得られた種子を 1993 年 3 月 7 日に播種して栽培した自殖第 3 代 (S_3) 系統において自殖性が低い個体由来の系統 (T4-10-12-13) 22 個体の中から無作為に選んだ 10 個体について自動自家受粉結実率を調査し、自動自家受粉結実率が高い 2 個体 (T4-10-12-13-11, T4-10-12-13-17) を選抜した。また、自殖性が高い個体由来の系統 (T4-10-15-7) 58 個体の中から同様にして自動自家受粉結実率の高い 2 個体 (T4-10-15-7-11, T4-10-15-7-35) を選抜した。

これら 4 個体から得られた種子を 1994 年 4 月 16 日に播種して栽培した自殖第 4 代 (S_4) 4 系統について、それぞれ自殖性が低い個体由来の系統を L_4-1 , L_4-2 系統、自殖性が高い個体由来の系統を H_4-1 , H_4-2 系統として 30 個体ずつ供試した。この自殖第 4 代 (S_4) の自殖性が低い個体由来の L_4-1 系統と自殖性が高い個体由来の H_4-2 系統から無作為に抽出した各系統 18 個体について自動自家受粉結実率を調査し、自動自家受粉結実率が最も高い個体を各系統から選抜した。

これら 2 個体から得られた種子を 1995 年 4 月 19 日に播種し、自殖第 5 代 (S_5) 系統について L_5-1 系統と H_5-2 系統として 25 個体ずつ供試し、無作為に選んだ 6 個体について自動自家受粉結実率を調査した。

なお、自殖第 3 代 (S_3) 以降の各世代において、保存中の原集団 (S_0) 種子も各系統の個体数と同数を対照として供試し、さらに、自家和合性程度を算出するために第一次分枝の開花当日花について数日にわたり約 10 花に人工自家受粉した。世代ごとに真の自殖性としての自動自家受粉結実率を主茎花房の中程の約 20 花について求め平均値を個体の自動自家受粉結実率とした。自殖第 3 代 (S_3) 以降は自家和合性程度および自動自家受粉能力も求めた。世代ごとに自殖性の程度の変化および自殖性を支配する自家和合性程度と自動自家受粉能力の変化について追究した。各系統とも同一品種由来であるため系統間の胚珠の結

実能力に差がないと考えられたので、自家和合性程度および自動自家受粉能力の世代変化を追究する場合には人工自家受粉結実率を自家和合性程度の目安とした。したがって、自動自家受粉能力は第 2 章における (3-3) 式すなわち、自動自家受粉結実率を人工自家受粉結実率で割ることによって算出した。また、自殖第 4 代 (S_4) においては自殖性程度の系統間差を 4 系統および原集団 (S_0) について解析した。この自殖第 4 代 (S_4) においては、より正確な自家和合性程度と自動自家受粉能力を求めるために人工他家受粉も行い、自家和合性程度と自動自家受粉能力をそれぞれ第 3 章における (3-2) 式, (3-4) 式によって求め、最大値は 1.00 である。

結果

表 4-1 に、世代 (毎年度) ごとの自動自家受粉結実率の系統平均値と最大値および最小値を示した。この表 4-1 に基づいて選抜の由来を分かり易くするために図 4-2 を作成した。また、図 4-3 に系統平均における自動自家受粉結実率の世代変化を示した。各世代とも自動自家受粉結実率に幅広い変異があった (表 4-1, 図 4-2)。また、自動自家受粉結実率は環境による年次変動が大きかった (表 4-1, 図 4-3)。しかし、自殖第 1 代 (S_1) における自殖性が低い個体 T4-10-12 由来の自殖第 2 代 (S_2) 系統 T4-10-12 と自殖第 1 代 (S_1) における自殖性が高い個体 T4-10-15 由来の自殖第 2 代 (S_2) 系統 T4-10-15 との間に有意差はない ($t = 1.254 < t_{(10, 0.05)} = 2.228$) が、系統 T4-10-12 が 13.8%, 系統 T4-10-15 が 25.4% と数値的に大きな差があり、系統 T4-10-15 には自動自家受粉結実率が 44.6% と高い値を示した個体もあった (表 4-1, 図 4-2)。また、自殖性が高い個体由来の系統は、自殖性が低い個体由来の系統や原集団 (S_0) と比べて自殖第 3 代 (S_3) と自殖第 4 代 (S_4) において自動自家受粉結実率が有意に高く、最大値も高い値を示した。自殖第 5 代 (S_5) でも自殖性が高い個体由来の系統は自殖性が低い個体由来の系

表 4-1. 品種「Knock out」(T4) の自殖性が低い個体由来の系統，自殖性が高い個体由来の系統および原集団 (S₀) における世代ごとの自動自家受粉結実率の平均値，最大値および最小値

系統\世代 (年度) ¹⁾	S ₀ (1989)	S ₁ (1990)	S ₂ (1992)	S ₃ (1993)	S ₄ (1994)	S ₅ (1995)
自殖性が低い個体 平均値	32.4 ²⁾	10.3	13.8	2.8 b ⁴⁾	2.9 b	16.2
由来の系統 (1992 年度以降) 最大値	44.4	18.6	27.0	5.3	6.5	21.4
最小値	13.3	3.2	0.5	0	0	0.4
自殖性が高い個体 平均値	32.4	10.3	25.4	8.2a	5.5a	19.3
由来の系統 (1992 年度以降) 最大値	44.4	18.6	44.6	13.5	21.2	26.5
最小値	13.3	3.2	0.3	0	0	10.9
原集団 (全年度 S ₀) 平均値	32.4	— ³⁾	—	2.5 b	2.8 b	16.1
最大値	44.4	—	—	5.7	7.8	26.8
最小値	13.3	—	—	0.6	0	5.7
F 値				5.9**	3.2*	0.4

¹⁾ 1991 年度は自動自家受粉採種による継代栽培を行わなかった。

²⁾ 1989 年度は「Knock out」(T4) の原集団である。単位は%。

³⁾ 1990, 1992 年度は原集団のデータがない。

⁴⁾ 年度ごとに系統間で 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。

*, **はそれぞれ 5%, 1%水準で有意であることを示す。

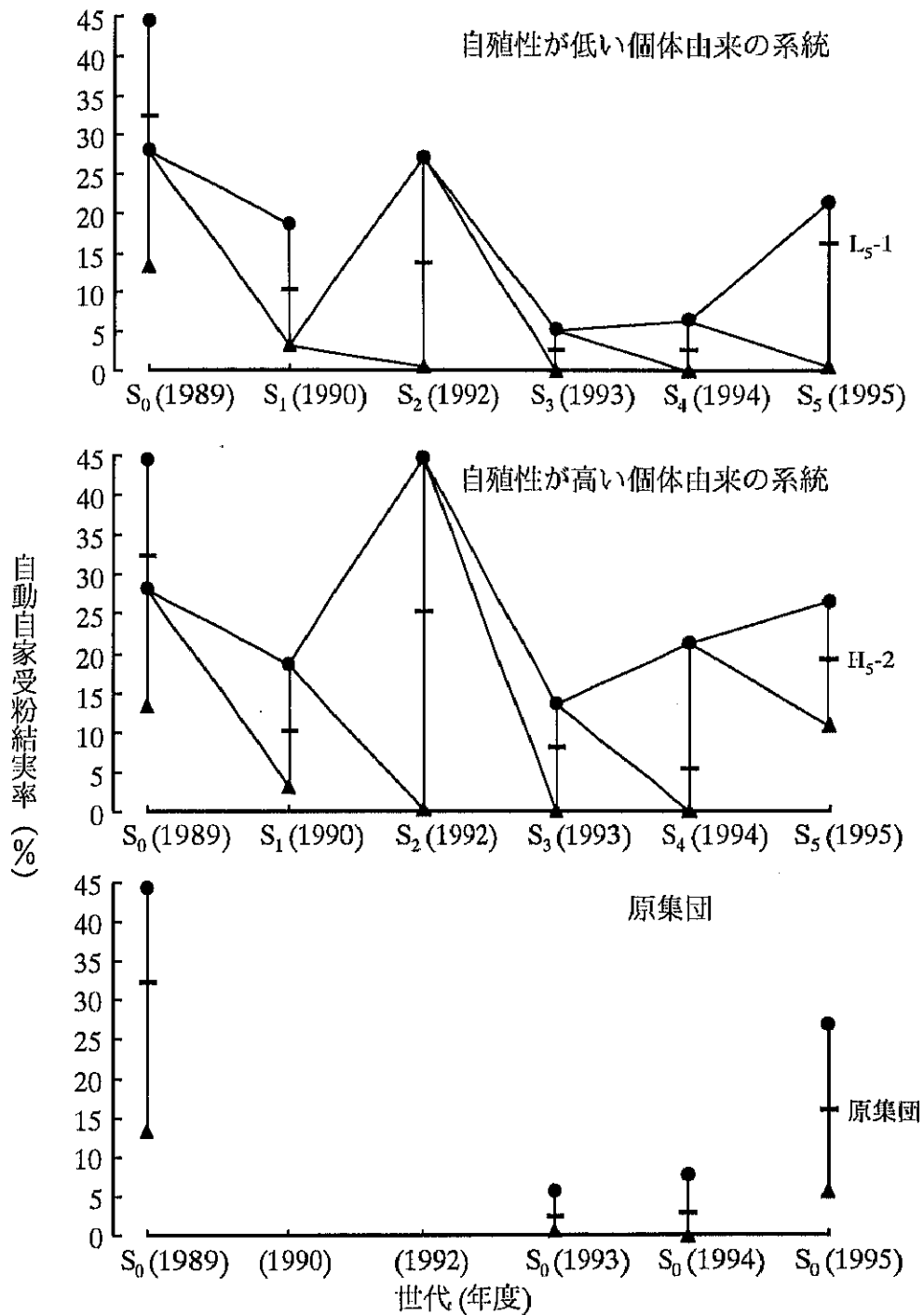


図4-2. 品種「Knock out」(T4)の自殖性が低い個体由来の系統, 自殖性が高い個体由来の系統および原集団における年度ごとの自動自家受粉結実率の最大値, 最小値および平均値.

●: 最大値, ▲: 最小値, —: 平均値.

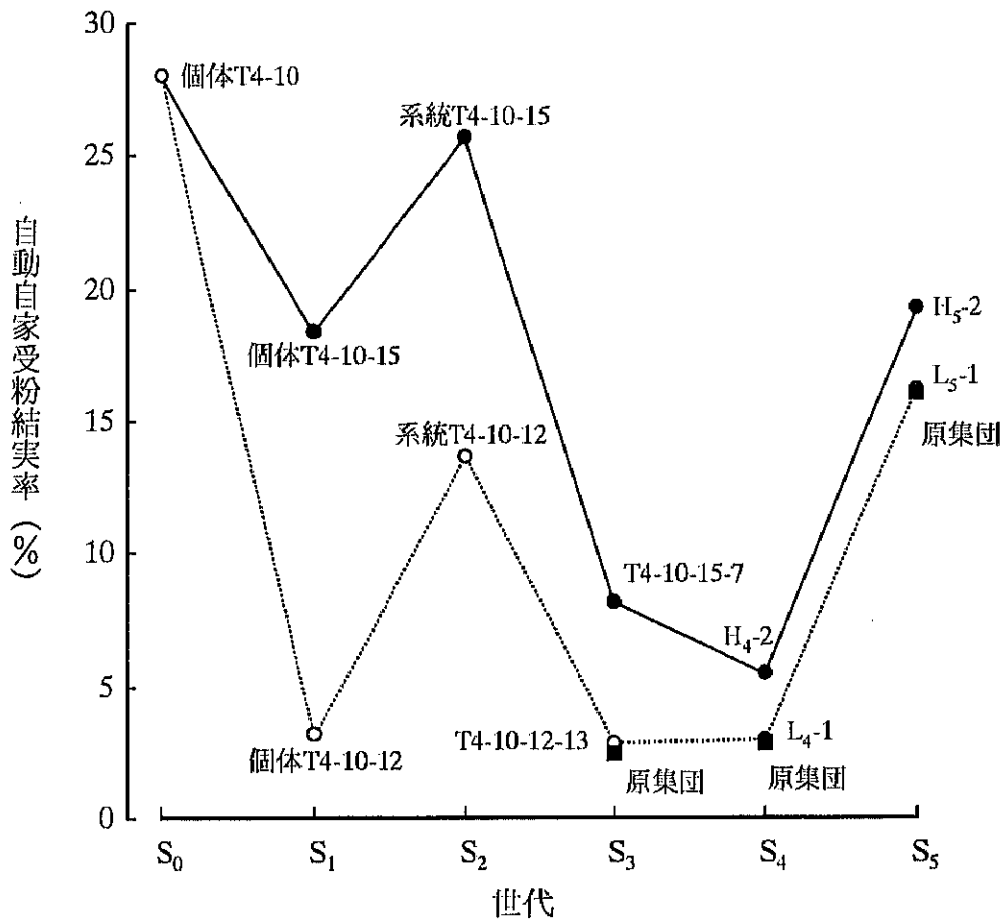


図4-3. 品種「Knock out」(T4)の自殖性の低い個体由来の系統(L₅-1), 自殖性が高い個体由来の系統(H₅-2)および原集団(S₀)における自動自家受粉結実率の平均値の世代変化.

○: 自殖性が低い個体由来の系統, ●: 自殖性が高い個体由来の系統, ■: 原集団.

統や原集団 (S_0) に比べて自動自家受粉結実率の平均値が数値的に高い値を示したが、最大値は自殖性が低い個体由来の系統よりは高く、原集団 (S_0) とは変わらなかった (表 4-1, 図 4-3). したがって、自動自家受粉採種の継代栽培によって、自殖性が高い個体由来の系統と自殖性が低い個体由来の系統は自殖第 3 代 (S_3), 自殖第 4 代 (S_4) においては自殖性程度が明確に変化したことが分かった. ただし、自殖性が高い個体由来の系統は自殖第 5 代 (S_5) においてもそれ以上の飛躍的な向上はみられず、原集団 (S_0) の範囲内に含まれる結果となった.

そこで、表 4-2 に世代 (毎年度) ごとの自殖性を支配する要因の一つである自家和合性程度の系統平均と最大値および最小値を示した. この表 4-2 に基づいて図 4-4 に系統平均における自家和合性程度の世代変化を示した. 各世代とも自家和合性程度に幅広い変異があった (表 4-2). 自家和合性程度の世代変化は自動自家受粉結実率の世代変化と同様、環境による年次変動があった (表 4-2, 図 4-4). 自殖性の低い自殖第 1 代 (S_1) 個体 T4-10-12 由来の系統の平均値は、世代を通して原集団 (S_0) との差は有意ではなく、その差も大きくないが数値的にわずかに低い傾向があり、自殖性が高い自殖第 1 代 (S_1) 個体 T4-10-15 由来の系統も世代が進むに連れて原集団 (S_0) と比べて相対的にわずかに低くなる傾向がみられた. したがって、自動自家受粉採種の継代栽培によっても、「Knock out」(T4) の自家和合性程度は大きく向上することはないものと思われた.

さらに、表 4-3 に世代 (毎年度) ごとの自殖性を支配するもう一つの要因である自動自家受粉能力の系統平均と最大値および最小値を示した. この表 4-3 に基づいて図 4-5 に自動自家受粉能力の世代変化を示した. 自動自家受粉能力についても各世代の幅広い変異と環境による年次変動があった (表 4-3, 図 4-5). 各世代とも自動自家受粉能力の系統間に有意差はなかったが、自殖第 3 代 (S_3) では自殖性が高い個体由来の系統 T4-10-15-7 と自殖性が低い系統由来の系統 T4-10-12-13 の平均値は数値的に大きな差があり、原集団 (S_0) と比較しても系統 T4-

表 4-2. 品種「Knock out」(T4) の自殖性が低い個体由来の系統，自殖性が高い個体由来の系統および原集団 (S₀) における世代ごとの自家和合性程度の平均値，最大値および最小値

系統\世代 (年度)		S ₃ (1993)	S ₄ (1994)	S ₅ (1995)
自殖性が低い個体 由来の系統	平均値	0.115	0.088	0.336
	最大値	0.240	0.260	0.471
	最小値	0	0	0.041
自殖性が高い個体 由来の系統	平均値	0.161	0.131	0.376
	最大値	0.262	0.253	0.460
	最小値	0	0	0.288
原集団 (全年度 S ₀)	平均値	0.145	0.146	0.422
	最大値	0.242	0.366	0.548
	最小値	0.017	0.017	0.245
F 値		0.9	2.1	0.8

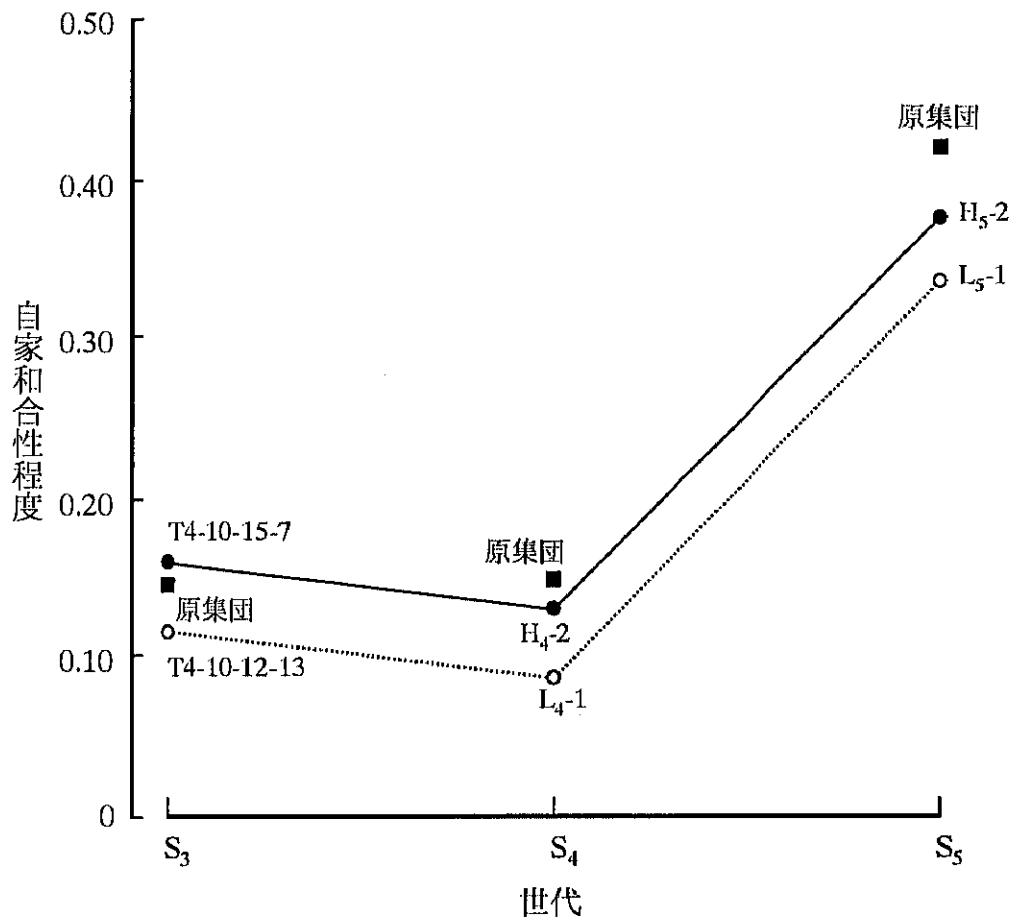


図4-4. 品種「Knock out」(T4)の自殖性の低い個体由来の系統(L₅-1), 自殖性が高い個体由来の系統(H₅-2)および原集団(S₀)における自家和合性程度の平均値の世代変化.

○：自殖性が低い個体由来の系統, ●：自殖性が高い個体由来の系統, ■：原集団.

表 4-3. 品種「Knock out」(T4) の自殖性が低い個体由来の系統，自殖性が高い個体由来の系統および原集団 (S₀) における世代ごとの自動自家受粉能力の平均値，最大値および最小値

系統\世代 (年度)		S ₃ (1993)	S ₄ (1994)	S ₅ (1995)
自殖性が低い個体 由来の系統	平均値	0.205	0.088	0.438
	最大値	0.609	0.260	0.662
	最小値	0	0	0.098
自殖性が高い個体 由来の系統	平均値	0.480	0.408	0.530
	最大値	0.981	1.000	0.794
	最小値	0	0	0.272
原集団 (全年度 S ₀)	平均値	0.253	0.250	0.370
	最大値	0.455	0.676	0.544
	最小値	0.106	0	0.232
F 値		2.3	1.6	1.4

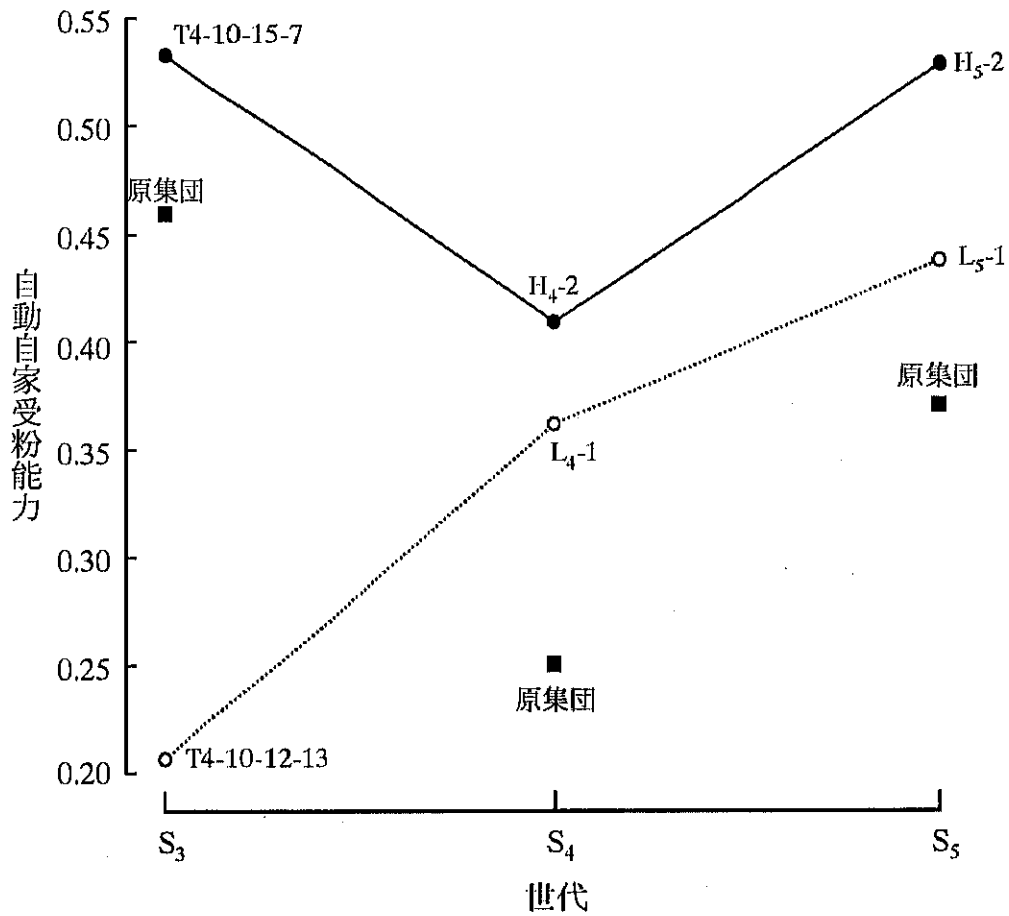


図4-5. 品種「Knock out」(T4)の自殖性の低い個体由来の系統(L₅-1), 自殖性が高い個体由来の系統(H₅-2)および原集団(S₀)における自動自家受粉能力の平均値の世代変化.

○: 自殖性が低い個体由来の系統, ●: 自殖性が高い個体由来の系統, ■: 原集団.

10-15-7 は高く，系統 T4-10-12-13 は低い値を示した．自殖第 4 代 (S_4) と自殖第 5 代 (S_4) では自殖性が高い個体由来の系統と低い個体由来の系統が，数値的にはともに原集団 (S_0) よりも高かった．すなわち，自殖性が高い個体 T4-10-15 由来の系統は世代を通して自動自家受粉能力が高い値を維持しており，自殖性が低い個体 T4-10-12 由来の系統でも自動自家受粉結実率が高い個体を選抜していけば，世代を通して自動自家受粉能力が徐々にではあるが向上することが分かった．以上の結果は，「Knock out」(T4) における自動自家受粉能力の向上には花粉媒介者の不在という受粉制限下における自動自家受粉採種による継代栽培が効果的であることを示唆している．

このように自殖第 3 代 (S_3) において自殖性が高い個体由来の系統は自殖性が低い個体由来の系統に比べて自動自家受粉結実率が高かったことから，自殖性が低い個体由来の系統 T4-10-12-13 と自殖性が高い個体由来の系統 T4-10-15-7 からそれぞれ自動自家受粉結実率の高い 2 個体ずつを選抜して，自殖第 4 代 (S_4) においてはそれぞれ L_4-1 ， L_4-2 ， H_4-1 ， H_4-2 系統として原集団 (S_0) を対照として自殖性の程度について系統間で比較した．

表 4-4 に自殖第 4 代 (S_4) 系統および原集団 (S_0) における自動自家受粉結実率，自家和合性程度，自動自家受粉能力の系統平均値を示した．自動自家受粉結実率は自殖性が高い個体由来の H_4-1 系統において 7.7%と，自殖性が低い個体由来の L_4-1 系統， L_4-2 系統および原集団 (S_0) と比べて有意に高い値を示した．同様に自殖性が高い個体由来の H_4-2 系統も，有意ではなかったが 5.4%であり，自殖性が低い個体由来の L_4-1 系統の 3.5%および L_4-2 系統の 2.8%と比較して数値的に高い値を示した．自殖性が低い個体由来の L_4-1 系統および L_4-2 系統は原集団 (S_0) と同程度の低い値を示した (表 4-4)．以上のことから，「Knock out」(T4) では花粉媒介者排除下での自動自家受粉採種による継代栽培は，自殖性の向上に有効であることが確認できた．

表 4-4. 品種「Knock out」(T4) の自殖性が低い個体と自殖性が高い個体由来の自殖第 4 代 (S₄) 系統と原集団 (S₀) における自動自家受粉結実率, 自家和合性程度および自動自家受粉能力

系統名	自動自家受粉結実率 (%)	自家和合性程度 ²⁾	自動自家受粉能力 ³⁾
L ₄ -1 ¹⁾	3.5 b ⁴⁾	0.759	0.046
L ₄ -2	2.8 b	0.730	0.060
H ₄ -1	7.7 a	0.798	0.142
H ₄ -2	5.4 ab	0.778	0.125
原集団	2.8 b	0.816	0.038
平均値	4.2	0.776	0.082
F 値	4.3**	0.3	1.5

¹⁾ L₄-1, L₄-2 : 自殖性が低い個体由来の系統, H₄-1, H₄-2 : 自殖性が高い個体由来の系統.

²⁾ 自家和合性程度は個体ごとに人工自家受粉結実率 ÷ 人工他家受粉結実率として算出して平均値を求めた.

³⁾ 自動自家受粉能力は個体ごとに自動自家受粉結実率 ÷ 自家和合性程度として算出して平均値を求めた.

⁴⁾ 系統間で 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.

**は 1%水準で有意であることを示す.

そこで、自殖性程度向上の要因を自家和合性程度と自動自家受粉能力に分けて追究した。自殖第 4 代 (S_4) 系統と原集団 (S_0) における自家和合性程度と自動自家受粉結実率の関係を図 4-6 に示した。自殖第 4 代 (S_4) 系統において自殖性が高い個体由来の H_4-1 系統と H_4-2 系統における自家和合性程度は、自殖性が低い個体由来の L_4-1 系統と L_4-2 系統よりわずかに高い値を示したが有意差はなかった。また、自家和合性程度はどの系統も 0.7 以上の高い値を示し、原集団 (S_0) と有意な差はみられなかった (表 4-4, 図 4-6)。このことから、自動自家受粉採種による 5 世代ほどの継代栽培によっては自家和合性程度が変化しないものと思われる。また、自動自家受粉能力については自動自家受粉結実率と 5% 水準の有意な正の相関があり、自動自家受粉能力 (x) と自動自家受粉結実率 (y) の関係は $y = 41.9x + 1.00$ となる直線回帰式で表され、決定係数は $R^2 = 0.877$ と高い値を示した (図 4-7)。したがって、この品種では自動自家受粉能力の向上が自殖性の向上に大きく貢献していることを確認できた。

考察

Jain (1976) は他殖性から自殖性への進化の仮説条件の一つとして花粉媒介者の欠除を挙げている。実際、適した花粉媒介者がいない環境下では自殖率が高い植物が多いことが知られている。例えば、Namai and Ohsawa (1987) は栽培植物のナタネにおいて、花粉媒介昆虫が豊富に存在する日本では自殖性の高い品種から低い品種まで存在しているが、花粉媒介昆虫が不足しているカナダでは自殖性の低い品種は存在しないことを見出し、花粉媒介者が著しく不足した環境下で継代栽培されると自動自家受粉能力や自家和合性程度が高い個体だけが自然選抜され、自殖性の高い集団に分化するものと推察している。また、Inoue (1988, 1990) によると、本州や伊豆大島のホタルブクロは自家和合性でマルハナバチによって花粉媒介されることから他殖性の高い集団が多いが、伊豆大島よ

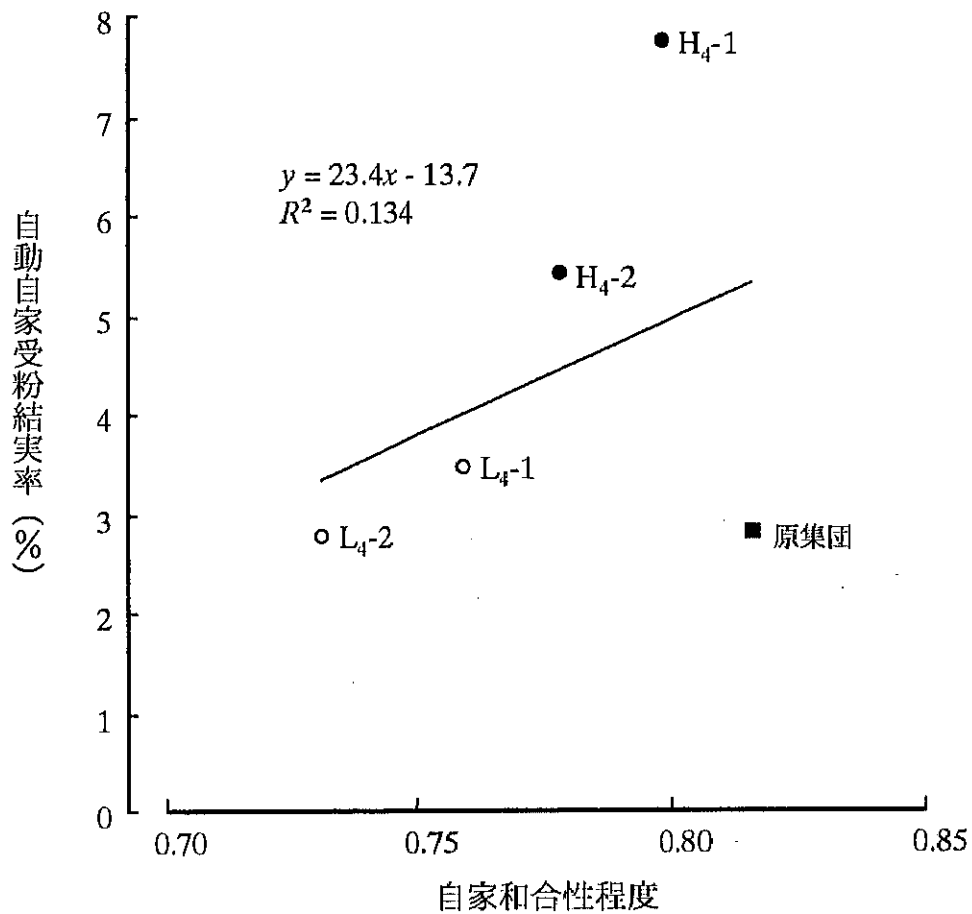


図4-6. 品種「Knock out」(T4)の自殖性が低い個体由来の自殖第4代(S₄)系統(L₄-1, L₄-2)と自殖性が高い個体由来の自殖第4代(S₄)系統(H₄-1, H₄-2)および原集団(S₀)における自家和合性程度と自動自家受粉结实率の関係.

○: 自殖性が低い個体由来の系統, ●: 自殖性が高い個体由来の系統, ■: 原集団.

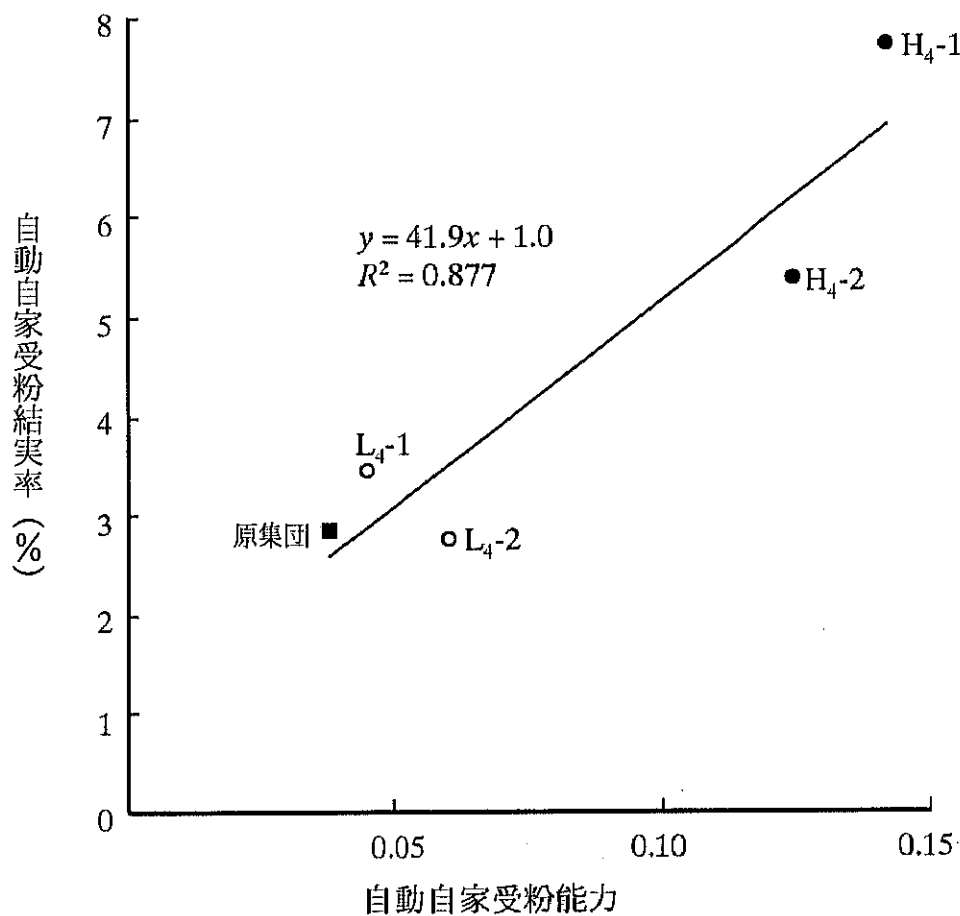


図4-7. 品種「Knock out」(T4)の自殖性が低い個体由来の自殖第4代(S₄)系統(L₄-1, L₄-2)と自殖性が高い個体由来の自殖第4代(S₄)系統(H₄-1, H₄-2)および原集団(S₀)における自動自家受粉能力と自動自家受粉结实率の関係.

○: 自殖性が低い個体由来の系統, ●: 自殖性が高い個体由来の系統, ■: 原集団.

りも南のマルハナバチがいない伊豆諸島では自家和合性で自殖性の高い集団が多い。さらに、異型花柱性植物でも他殖性から自殖性への進化が報告されている。例えば、サクラソウでは同型花柱性個体が出現する場合があります、このような個体の中には自家和合性で花粉媒介者がいない場合でも自殖が可能となるものがあることが確認されている (Washitani *et al.* 1994)。

自殖性の最も低いカラシナ品種「Knock out」(T4) について、花粉媒介者を排除した環境下で自動自家受粉採種によって継代栽培した自殖第 5 代 (S₅) までの調査では、自殖性が低い個体由来の系統は原集団 (S₀) と同程度の低い自動自家受粉結実率を示し、自殖性が高い個体由来の系統は高い自動自家受粉結実率を示していた。このことは、自動自家受粉採種による継代栽培が自動自家受粉結実率すなわち真の自殖性の向上に効果的であることを示している。また、自殖第 1 代 (S₁) において自殖性が低い個体と高い個体を選抜することによって、以後は高い個体だけを選抜しても、自殖性が高くない系統と高い系統に変化することが分かった。ただし、第 5 代まで継代しても個体単位でみた場合でも、原集団 (S₀) の自動自家受粉結実率の変異幅を大きく超える個体はなく、原集団 (S₀) から選抜されて変化してきたものと思われる。

次に、同様に「Knock out」(T4) について自殖性を支配する要因としての自家和合性程度と自動自家受粉能力を解析した結果、この品種では自殖性の向上に自家和合性程度の向上が貢献していることはなかったが、自動自家受粉能力の向上が自殖性の向上に貢献していることが分かった。

本実験では自殖第 1 代 (S₁) において人為的に自殖性の低い個体と高い個体を選抜し、以後それぞれの集団から自殖性の高い個体を選抜した。自然界において花粉媒介者が欠除した受粉制限下では、自動自家受粉能力の程度が低い植物は受粉にあずかることができず、子孫を残すための適応度が小さい。その結果、このような環境下ではある程度の自家和合性があり、自動自家受粉能力を持つ

た個体のみが自家受粉によって子孫を残すことが可能となる。したがって、本実験によって、不完全自殖性や不完全他殖性の植物においては自動自家受粉能力の高い個体はこのような受粉制限下でも適応的であり、花粉媒介者がいない状態が続けば自殖性の向上に対して自然選択が働くことを明らかにできた。すなわち、Jain (1976) の仮説を実験的に証明することができた。

さらに、本実験では自殖性の低い品種「Knock out」(T4) において花粉媒介者排除下で結実率の最も高い個体を強制的に選抜しながら継代栽培し、比較的短期間に自殖性の変化の様相を明らかにすることができた。しかも、生殖様式を自家和合性程度と自動自家受粉能力に分けて追究することによって、その機構をより詳細に分析することが可能となった。

したがって、自動自家受粉採種の継代栽培という手法を用いて、自家和合性程度と自動自家受粉能力に基づいた自殖性の変化を解析することは植物の適応や分化を追究する上で有効な手段であると考えられる。

第2節 自動自家受粉採種の継代栽培による生育特性の変化

他殖性植物と自殖性植物では、一般的に花器特性を含む諸形質に違いがみられる。例えば、花の大きさは他殖性植物の方が大きい、蜜の量や花当たり胚珠数も他殖性植物の方が多いなど、花器特性に諸々の違いがみられる (Ornduff 1969; Wyatt 1983)。Wyatt (1984) は花卉の大きさや花の寿命など7項目の生育特性を自殖性程度の異なる集団について解析しており、自殖性の高い集団は花卉が小さく花の寿命が短いことを示している。自殖性の程度が異なることで、生殖に関係した形質はもとよりそれ以外の形質についても差異がみられる可能性がある。

本章第 1 節において自殖性の低い品種「Knock out」(T4) を花粉媒介者排除下で継代栽培したところ自殖性程度，特に自動自家受粉能力に変化がみられた。したがって，この品種においてもそのような自殖性の変化に付随して生育特性に変化がみられる可能性がある。

そこで本節では，品種「Knock out」(T4) について自殖性程度と生育特性との関係を解析し，自殖性程度の変化に伴う生育特性の変化について追究した。

材料および方法

本章第 1 節の材料を供試して，自動自家受粉採種の継代栽培による自殖第 3 代 (S_3) において自殖性が低い個体由来の系統と高い個体由来の系統の各 10 個体から選抜した各系統の自殖性が高い各 2 個体について，自動自家受粉によって採種した自殖第 4 代 (S_4) をそれぞれ L_4-1 ， L_4-2 ， H_4-1 ， H_4-2 系統とした。 L_4-1 系統と L_4-2 系統が自殖性の低い個体由来の系統， H_4-1 系統と H_4-2 系統が自殖性の高い個体由来の系統である。

1994 年 4 月 16 日に筑波大学農林技術センター内の花粉媒介者を排除した隔離網室内で播種して栽培し，花器特性を含む生育特性および自殖性程度を調査した。対照として原集団 (S_0) も調査した。自殖第 4 代 (S_4) 系統と原集団 (S_0) は各系統 30 個体ずつ供試した。

生育特性として出芽まで日数，出芽後 5 日目の子葉長，子葉幅，抽苔まで日数，開花まで日数，草丈，一次分枝数の 7 項目を調査した。また，各系統から 18 個体を抽出し，花器特性と自動自家受粉粒数および自殖性程度の目安として自動自家受粉結実率を調査した。花器特性として第 2 章第 2 節で用いた柱頭に対する葯の高さの位置関係 (図 3-1 参照) および柱頭への葯 (四強雄蕊) の接触本数の 2 つの形質を各個体 18 花について調査した。さらに，開花 2 日後の柱頭を採取して，自動自家受粉粒数を顕微鏡下で各個体 10 花について計測した。こ

これらの調査項目に基づいて、自殖第 3 代 (S_3) の自殖性程度とその後代である自殖第 4 代 (S_4) の生育特性の関係を解析した。さらに、自殖第 4 代 (S_4) の自殖性程度を調査し自殖第 4 代 (S_4) の生育特性 7 項目との関係を調査した。なお、自動自家受粉結実率は各個体とも主茎花房の中程の 20 花について調査した。

結果

自動自家受粉採種の継代栽培による自殖第 3 代 (S_3) における自殖性が低い個体由来の系統の個体と自殖性が高い個体由来の系統の個体とその後代で自動自家受粉によって採種した自殖第 4 代 (S_4) 系統、および原集団 (S_0) における花器特性を含む生育特性と自動自家受粉結実率の平均値を表 4-5 に示した。自殖第 4 代 (S_4) 系統の出芽まで日数と自動自家受粉粒数を除く全ての形質において有意差がみられ、自殖性の高い個体由来の H_4 -1 系統と H_4 -2 系統が旺盛な生育を示す傾向がみられた。

そこで、これらのデータをもとに自殖第 3 代 (S_3) 個体の自動自家受粉結実率と自殖第 4 代 (S_4) 系統の生育特性間の相関係数および自殖第 4 代 (S_4) 系統の生育特性と自動自家受粉結実率間の相関係数を表 4-6 に示した。まず、自殖第 3 代 (S_3) 個体の自動自家受粉結実率と自殖第 4 代 (S_4) 系統の生育特性では、抽苔まで日数との間に有意な負の相関があり、草丈および柱頭に対する葯の高さとの間に有意な正の相関があった。また、有意ではないが出芽まで日数、開花まで日数、一次分枝数との間で比較的高い負の相関係数を示し、子葉幅、子葉長、柱頭への葯の接触本数、自動自家受粉粒数についても比較的高い正の相関係数を示した。すなわち、自動自家受粉による自殖第 3 代 (S_3) 個体の自動自家受粉結実率が高かった系統ほど出芽が早く、子葉が大きい傾向があり、抽苔、開花が早く、旺盛な生育を示すことが明らかとなった。生育特性の中で自殖第 3 代 (S_3) 個体の自動自家受粉結実率と有意な相関があり、生育の程度の指標にな

表 4-5. 品種「Knock out」(T4) の自殖第 4 代 (S₄) 系統および原集団 (S₀) における花器特性ならびに生育特性と自動自家受粉粒数および結実率

生育特性\系統名	L ₄ -1 ¹⁾	L ₄ -2	H ₄ -1	H ₄ -2	原集団
S ₃ 個体の自動自家受粉					
結実率 (%)	5.3	2.3	12.6	13.5	—
出芽まで日数	5.8	5.9	5.1	5.6	6.3
子葉幅 (mm)	9.0ab ²⁾	8.5b	9.7a	9.4a	8.4b
子葉長 (mm)	4.1abc	4.0c	4.5a	4.3ab	4.1bc
抽苔まで日数	39.5a	39.6a	36.0b	36.4b	36.5b
開花まで日数	50.2a	50.6a	45.7b	47.3b	45.8b
草丈 (cm)	165.9b	167.3b	183.0a	183.7a	192.8a
一次分枝数	6.4a	7.5b	5.4c	5.5c	5.1c
柱頭に対する葯の高さ ³⁾	1.3ab	1.1b	1.4a	1.4a	1.2b
柱頭への葯の接触本数 ⁴⁾	0.2bc	0.1c	0.4a	0.3ab	0.1c
自動自家受粉粒数	17.2	16.3	18.7	17.9	17.6
S ₄ 系統の自動自家受粉					
結実率 (%)	3.5b	2.8b	7.7a	5.4ab	2.8b

¹⁾ L₄-1, L₄-2: 自殖性が低い個体由来の系統, H₄-1, H₄-2: 自殖性が高い個体由来の系統.

²⁾ 形質ごとに 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.

³⁾ 図 3-1 参照.

⁴⁾ 四強雄蕊の接触本数で示す.

表 4-6. 品種「Knock out」(T4) の自殖第 3 代 (S₃) 個体と自殖第 4 代 (S₄) 系統の自動自家受粉結実率と、自殖第 4 代 (S₄) 系統の花器特性ならびに生育特性かつ自動自家受粉粒数および結実率間の相関係数

生育特性	S ₃ 個体の自動自家 受粉結実率	S ₄ 系統の自動自家 受粉結実率
出芽まで日数	-0.900	-0.809
子葉幅	0.949	0.967*
子葉長	0.897	0.998**
抽苔まで日数	-0.979*	-0.890
開花まで日数	-0.946	-0.917
草丈	0.972*	0.818
一次分枝数	-0.929	-0.743
柱頭に対する葯の高さ	0.957*	0.760
柱頭への葯の接触本数	0.907	0.980*
自動自家受粉粒数	0.915	0.964*
S ₄ 系統の自動自家受粉結実率	0.870	

*, **はそれぞれ 5%, 1%水準で有意であることを示す.

と思われる自殖第 4 代 (S_4) 系統の草丈について両者の関係を解析した結果、自殖第 3 代 (S_3) 個体の自動自家受粉結実率 (x) と自殖第 4 代 (S_4) 系統の草丈 (y) との関係は $y = 1.6x + 162.8$ と 5%水準で有意な直線回帰式で表され、決定係数は $R^2 = 0.945$ と高い値を示した (図 4-8)。したがって、自殖第 3 代 (S_3) 個体の自殖性の程度が次代の草丈に反映されていることが示された。

また、自動自家受粉による自殖第 3 代 (S_3) 個体の自動自家受粉結実率と自殖第 4 代 (S_4) 系統の一次分枝数において負の相関があったことについては、結実率の高い系統が太い少数の分枝で高い結実率を示していたことによる。さらに、自殖性が高い個体由来の系統は自殖性が低い個体由来の系統よりも葯が柱頭に対して高い傾向があり、接触本数も多く、自動自家受粉粒数も多かった。すなわち、自殖性が高い系統は生育が旺盛で、自動自家受粉し易い形質を備えていることが明らかとなった。

次に、自動自家受粉による自殖第 4 代 (S_4) 系統の生育特性と自動自家受粉結実率の関係は、子葉幅、子葉長、柱頭への葯の接触本数および自動自家受粉粒数との間に有意な正の相関があり、一次分枝数との間に有意な負の相関があった。また、有意ではないが出芽まで日数、抽苔まで日数および開花まで日数との間で比較的高い負の相関係数を示し、草丈および柱頭に対する葯の高さとの間で比較的高い正の相関係数を示した。これらの生育特性が自動自家受粉結実率と密接な関係を示すことが裏付けられた。なお、自動自家受粉採種の継代栽培による自殖第 3 代 (S_3) 個体と自殖第 4 代 (S_4) 系統平均の自動自家受粉結実率すなわち真の自殖性程度の間にも有意ではないが比較的高い正の相関がみられた。したがって、自殖性の高さが次世代にも遺伝していることが示された。

しかし、自動自家受粉による自殖第 4 代 (S_4) 系統の生育特性について原集団 (S_0) を含めて比較したところ、自殖性が高い個体由来の H_4-1 系統、 H_4-2 系統は原集団 (S_0) よりもわずかながら出芽が早い傾向があり、子葉が大きかったが、

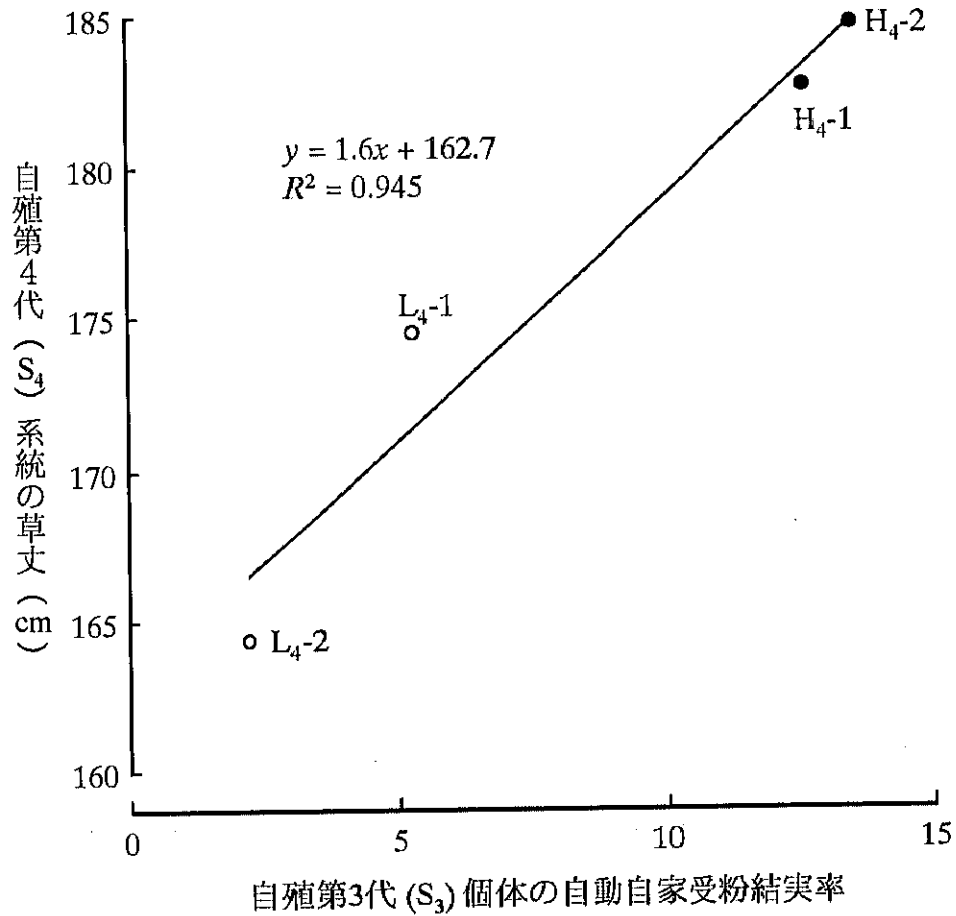


図4-8. 品種「Knock out」(T4) の自殖性が低い個体と自殖性が高い個体由来の自殖第3代 (S₃) 個体の自動自家受粉結実率と自殖第4代 (S₄) 系統の平均草丈の関係.

○ : 自殖性が低い個体由来の系統, ● : 自殖性が高い個体由来の系統.

抽苔，開花，一次分枝数については原集団 (S_0) との大きな差は認められず，草丈についてはむしろ低い傾向があった (表 4-5, 図 4-9). また，草丈については自殖後代のうちの自殖性が低い個体由来の L_4-1 系統と L_4-2 系統だけが原集団 (S_0) より低い形質を示したことから，これらの系統は近交弱勢を引き起こしている可能性が示唆された．自殖性が高い個体由来の H_4-1 系統と H_4-2 系統の花器形質は原集団 (S_0) より自動自家受粉し易い形態であったが，自動自家受粉粒数は原集団 (S_0) と同程度であった．自動自家受粉結実率は自殖性の低い個体由来の L_4-1 系統， L_4-2 系統が原集団 (S_0) と同程度であり，自殖性の高い個体由来の H_4-1 系統， H_4-2 系統は原集団 (S_0) よりも高い値を示した (表 4-4, 表 4-5). したがって，自殖性の程度の変化に付随して生殖様式に直接関わる花器特性だけでなく抽苔・開花などの生態特性や草丈・一次分枝数などの形態特性など様々な生育特性も変化することが明確に示された．

考察

植物の自殖性の程度と生育特性について野生植物における研究はいくつか報告されている．Inoue *et al.* (1995) は同一種において花粉媒介者のいる環境とない環境では花の大きさが異なり，花粉媒介者のいない環境の植物は花が小さいことを示しており，Wyatt (1984) は自殖性の高い集団では自殖性の低い集団と比べて分枝数が多く，主茎長が長いなどの形態的な違いがあることを示している．しかし，原集団 (S_0) を花粉媒介者排除下で自動自家受粉採種によって継代的に栽培し，自殖性の変化に伴う生育特性の変化を追究した研究はみられない．

そこで，本節では自動自家受粉採種によって継代栽培した場合の自殖性の変化と生育特性との関係を解析した．自殖第 1 代 (S_1) における自動自家受粉結実率が低い個体と高い個体由来の自殖第 3 代 (S_3) 系統から自動自家受粉結実率が最も高い 2 個体をそれぞれ選抜した．採種した種子を播種した自殖第 4 代 (S_4)

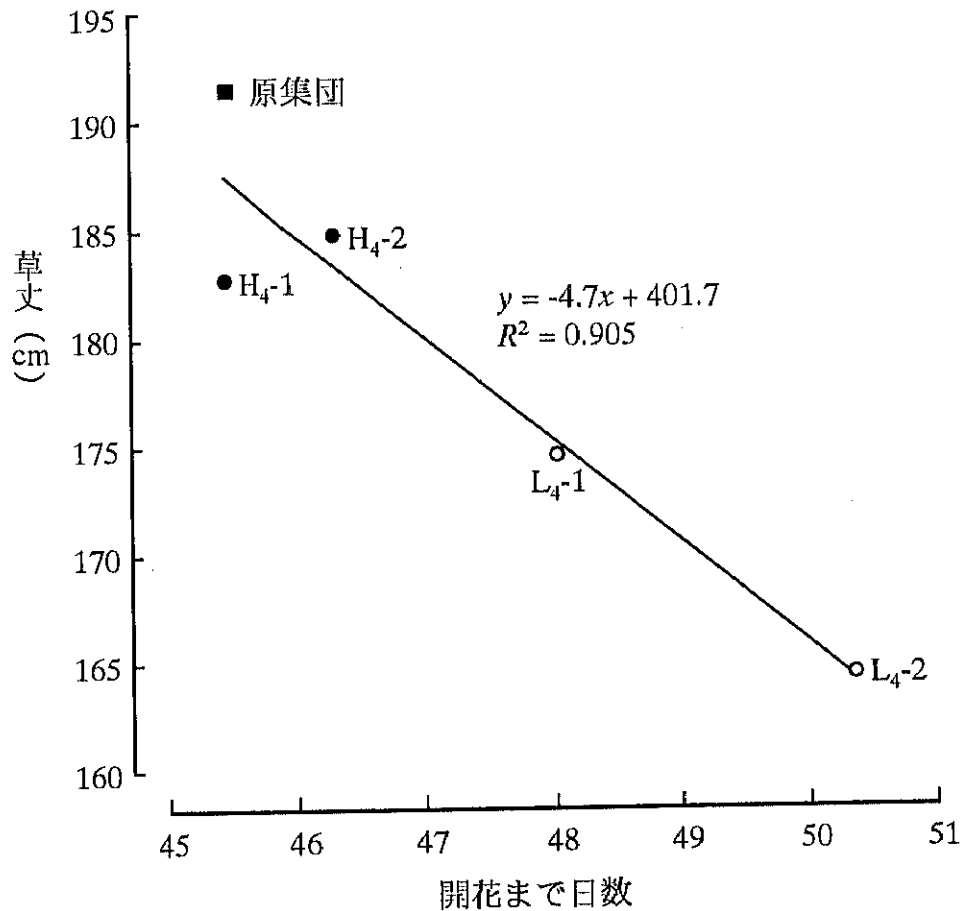


図4-9. 品種「Knock out」(T4)の自殖性が低い個体由来の自殖第4代(S₄)系統(L₄-1, L₄-2)と自殖性が高い個体由来の自殖第4代(S₄)系統(H₄-1, H₄-2)および原集団(S₀)における開花まで日数と草丈の関係.

○ : 自殖性が低い個体由来の系統, ● : 自殖性が高い個体由来の系統, ■ : 原集団.

の自殖性が低い個体由来の系統を L₄-1, L₄-2, 自殖性が高い個体由来の系統を H₄-1, H₄-2 として, 自殖第 3 代 (S₃) 個体の自動自家受粉結実率と生育特性の関係および自殖第 4 代 (S₄) の生育特性と自動自家受粉結実率の関係を解析した。

その結果, 自殖性の変化に伴って様々な形質が変化することが明らかとなった。まず, 自殖性が高い個体由来の系統は, 自殖性が低い個体由来の系統よりも, 抽苔・開花が早いことが分かった。ただし, 自殖性が高い個体由来の系統も原集団 (S₀) と同程度であった。このことは, 自殖性が高い個体由来の系統は原集団 (S₀) と大差ないが, 自殖性が低い個体由来の系統よりも子葉が大きく草丈が高いなど生育が旺盛であることに起因しているものと思われる。本章第 1 節において, 自動自家受粉結実率すなわち真の自殖性程度の向上には自動自家受粉能力の向上が大きな要因であることが明らかになった。そこで自動自家受粉能力に影響を及ぼすと思われる花器形質について調査した結果, 自殖性が高い個体由来の系統は葯の高さが柱頭よりも高い花を咲かせる個体や葯が柱頭に接触している花を咲かせる個体が増加しており, 自動自家受粉し易い方向に変化していた。すなわち, 自動自家受粉能力の向上の要因の一つとして花器形質の変化を挙げることができる。しかし, 実際の自動自家受粉粒数に大きな差がなかった (表 4-5)。花器形質は開花当日に調査し, 自動自家受粉粒数は開花 2 日後の柱頭を用いて調査した。したがって, 最終的な自動自家受粉粒数を評価するには, 開花 3 日目以後の隣花受粉などによる自動自家受粉粒数も考慮する必要があると思われた。

また, 自殖性が低い個体由来の L₄-1 系統と L₄-2 系統は一次分枝数が多かった (表 4-5)。これらの自殖性が低い個体由来の系統は, 本章第 1 節において自動自家受粉能力が低いことが明らかとなっている。これら自動自家受粉能力の低い植物が結実率を向上させるためには, 自動自家受粉能力が低いことを補うための花粉媒介者の助けが必要となる。アブラナ属植物などの無限花序を示す植物

では、分枝数が増加することで花数が増加すると考えられる。花を集中させることは訪花昆虫に対する誇示効果がある (Bawa 1980; Klinkhamer *et al.* 1989)。すなわち、自殖性の低い個体由来の系統は、花粉媒介者を誘い寄せようとする植物自身の戦略として分枝数を増加させることで、個体当たりの花数を増加し花の顕示量を増やす方向へ変化したものと推察された。

さらに、自殖第 3 代 (S_3) における自殖性程度は次代の自殖第 4 代 (S_4) の自殖性程度にも影響することが明らかとなり、自殖性が変化したことを確認することができた。自殖第 4 代 (S_4) の生育特性について原集団 (S_0) と比較した結果、全ての系統が原集団 (S_0) より数値的には草丈が低くなる傾向があり (表 4-5, 図 4-9)、このことは近交弱勢を引き起こした可能性を示唆するものと思われるが、自殖性が高い個体由来の H_4-1 系統、 H_4-2 系統はその程度は小さいものと思われた。

以上のことから、カラシナ類などの不完全自殖性植物を花粉媒介者が排除された受粉制限の著しい環境下で継代栽培すると、比較的短期間に自殖性が高い系統に変化することが明らかとなり、それに付随して生育特性も変化することが確認された。自動自家受粉採種の継代栽培という方法は生殖様式の分化を追究する上で極めて有効であることが分かった。また、近交弱勢を弱く維持することができれば、この方法は自殖性の高い品種や系統を作出する有効な育種法として期待できることが分かった。

第 3 節 自動自家受粉採種で継代栽培した系統において受粉条件を変えた次代の自家和合性程度と自動自家受粉能力の反比例的関係

種子繁殖植物では種族を維持するため一定の結実数を確保する必要がある。

種子繁殖植物の生殖様式の進化の一つの方向は他殖性から自殖性の方向である (Stebbins 1957; Jain 1976; Fægri and Pijil 1979; Wyatt 1983, 1984). しかし, 他殖も行い結果的に近交弱勢を避けている場合が多く, 現実には他殖性と自殖性の中間的な不完全他殖性や不完全自殖性を示す植物も数多く存在する (Ornduff 1970; DeGrandi-Hoffman *et al.* 1984; Aide 1986; Namai 1986; Jarne and Charlesworth 1993). 本章第 1 節において, 不完全自殖性であるカラシナ類の中で最も自殖性の低いタイの品種「Knock out」(T4) を花粉媒介者排除下で継代栽培したところ, 自殖第 4 代 (S₄) までは自殖性の高い系統と高くない系統に明確に分かれるが, 自殖性が高い個体由来の系統の自殖第 5 代 (S₅) においても自殖性の飛躍的な向上はみられていないことを示した.

そこで本節では, 受粉花粉の量と質による受粉条件が次代系統において自殖性を支配する要因である自家和合性程度と自動自家受粉能力に影響を及ぼすか否かを解析した. 自動自家受粉採種により継代栽培した自殖性が低い個体と自殖性が高い個体由来の自殖第 4 代 (S₄) のそれぞれ同一個体における受粉量の少ない自動自家受粉, 1000 粒以上の多量の花粉を用いた人工自家受粉, 多量の花粉を用いた系統内人工他家受粉により次代系統を得て, それらの自家和合性程度と自動自家受粉能力を比較, 検討した.

材料および方法

カラシナ類の中で自殖性が最も低い品種「Knock out」(T4) を, 花粉媒介者排除下で自動自家受粉採種により継代栽培した.

1994 年に自殖第 4 代 (S₄) において, 自殖性が低い個体由来の L₄-1 系統と高い個体由来の H₄-2 系統において各系統から自動自家受粉結実率が最も高い個体を選抜した. これら 2 個体について各個体ごとに同一個体において少量の花粉しか受粉されない自動自家受粉, 多量の花粉による人工自家受粉および同一系

統内の別の 2 個体の多量の花粉による人工他家受粉を 2 花房ずつ行った。受粉処理ごとの各花房より採種した種子を 1995 年 4 月 19 日に筑波大学農林技術センター内の温室内で播種して第 5 代系統とし、自動自家受粉により得た系統を L₅-1a 系統と H₅-2a 系統とし、人工自家受粉により得た系統を L₅-1s 系統と H₅-2s 系統、人工他家受粉により得た系統を L₅-1c 系統と H₅-2c 系統とした。すなわち、L₅-1a, L₅-1s, L₅-1c の 3 系統は自殖性が低い個体由来の系統であり、H₅-2a, H₅-2s, H₅-2c の 3 系統は自殖性が高い個体由来の系統である。

各系統の中から無作為に選んだ 6 個体ずつについて、花粉媒介者を排除した隔離網室の中で少量の花粉しか受粉されない自動自家受粉と、多量の花粉による人工自家受粉を各 2 花房について約 10 花ずつ行った。人工受粉は花が咲き揃った 6 月中旬から下旬にかけて行った。対照として原集団 (S₀) についても同様の受粉処理を行った。同一個体由来の系統であるため胚珠の結実能力は同じであると考え、植物自身の真の自殖性程度を目安として自動自家受粉結実率と自家和合性程度を目安として人工自家受粉結実率を求めた。また、自動自家受粉結実率を人工自家受粉結実率で割ることによって自動自家受粉能力を算出した。なお、自家和合性程度と自動自家受粉能力の最大値は 1.00 とした。

結果

表 4-7 に系統ごとの自動自家受粉結実率、自家和合性程度および自動自家受粉能力を示した。自動自家受粉結実率、自家和合性程度および自動自家受粉能力のいずれの性質においても個体変異が大きく系統間に有意差はみられなかった。しかし、供試した全個体の自動自家受粉能力と自動自家受粉結実率についてみると (図 4-10)、自動自家受粉能力は 0.10~0.80 と広い分布を示したのに対し、自動自家受粉結実率は 0~30%の分布を示した。これら二つの性質間には $r = 0.889$ (0.1%水準で有意) で強い正の相関があり、自動自家受粉能力 (x) と自動

表 4-7. 品種「Knock out」(T4) の自殖性が低い個体由来の系統 (L₅-1a, L₅-1s および L₅-1c) と自殖性が高い個体由来の系統 (H₅-2a, H₅-2s および H₅-2c) の自殖第 4 代 (S₄) の異なる受粉処理による第 5 代系統および原集団 (S₀) の自動自家受粉結実率, 自家和合性程度および自動自家受粉能力

系統名	自動自家受粉結実率		自家和合性程度		自動自家受粉能力	
	平均値 (%)	変動係数 (%)	平均値	変動係数 (%)	平均値	変動係数 (%)
L ₅ -1a ¹⁾	16.2	48.6	0.336	46.7	0.438	43.7
L ₅ -1s	14.2	33.7	0.371	17.2	0.397	37.5
L ₅ -1c	15.2	52.1	0.346	26.4	0.411	40.5
H ₅ -2a	19.3	31.8	0.376	17.1	0.531	37.1
H ₅ -2s	14.1	30.6	0.402	16.7	0.363	34.8
H ₅ -2c	15.3	38.9	0.400	14.9	0.385	34.9
原集団	16.1	43.5	0.422	24.3	0.370	29.6
F 値	0.44		0.69		0.93	

¹⁾ L₅-1a と H₅-2a : 自動自家受粉で採種した系統, L₅-1s と H₅-2s : 人工自家受粉で採種した系統, L₅-1c と H₄-2c : 人工他家受粉で採種した系統.

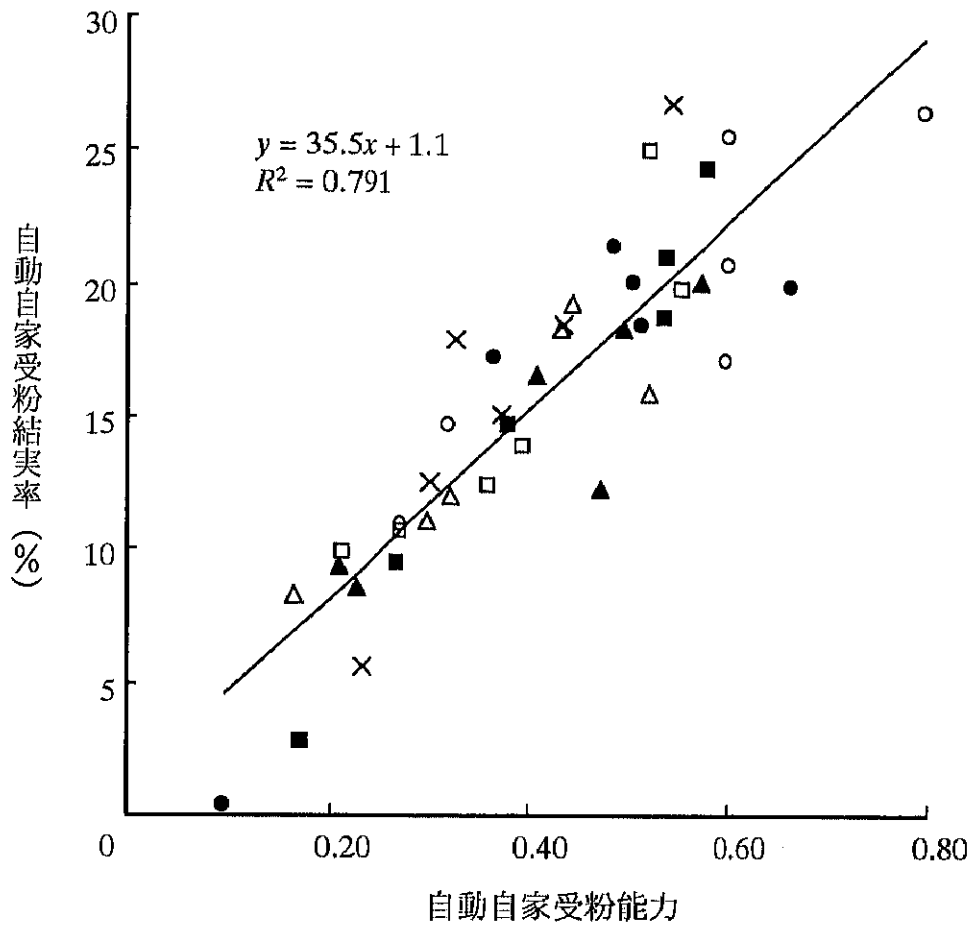


図4-10. 品種「Knock out」(T4) の自殖性が低い個体と自殖性が高い個体由来の自殖第4代 (S_4) 個体の異なる受粉処理による第5代個体および原集団 (S_0) 個体における自動自家受粉能力と自動自家受粉結実率の関係。

L_5-1 : 自殖性が低い個体由来の系統, H_5-2 : 自殖性が高い個体由来の系統. ●: 自動自家受粉採種による L_5-1a 系統, ▲: 人工自家受粉採種による L_5-1s 系統, ■: 人工他家受粉採種による L_5-1c 系統, ○: 自動自家受粉採種による H_5-2a 系統, △: 人工自家受粉採種による H_5-2s 系統, □: 人工他家受粉採種による H_5-2c 系統, ×: 原集団.

自家受粉結実率 (y) との関係は $y = 35.5x + 1.1$ と 0.1%水準で有意な直線回帰式で表され、決定係数は $R^2 = 0.791$ と高い値を示した。一方、同様に供試した全個体について自家和合性程度と自動自家受粉結実率についてみると (図 4-11)、まれに自家和合性程度が低い個体も存在していたが大半の個体の自家和合性程度については 0.30~0.50 の範囲にあり、これらの性質間にも $r = 0.473$ (1%水準で有意) で比較的強い正の相関があり、自家和合性程度 (x) と自動自家受粉結実率 (y) との関係は $y = 32.3x + 3.5$ と 1%水準で有意な直線回帰式で表されたが、決定係数は $R^2 = 0.224$ と低い値であった。これらのことから、受粉法を異にして得た次代系統においてもカラシナ類の自動自家受粉結実率には自家和合性程度よりも自動自家受粉能力が大きく影響しているものと考えられた。

次に、自動自家受粉能力と自家和合性程度の関係について、自殖性が低い個体由来の系統と高い個体由来の系統に分けて供試個体の分布を図 4-12、図 4-13 に示した。自殖性が低い個体由来の系統の個体から各受粉法で採種した系統について特定の傾向はみられず、 $r = 0.418$ で有意な相関もなかった (図 4-12)。しかし、自殖性が高い個体由来の系統については、自動自家受粉能力と自家和合性程度の間には $r = -0.523$ (5%水準で有意) の強い負の相関があり、自動自家受粉能力 (x) と自家和合性程度 (y) との関係は $y = -19.2x + 0.47$ と 5%水準で有意な直線回帰式で表されたが、決定係数は $R^2 = 0.270$ と低かった。また、自殖性が高い個体由来の H₄-2 系統の結実率が最大の個体から各受粉法で採種した系統について調査個体の自動自家受粉能力をみると、自動自家受粉で採種した H₅-2a 系統は自動自家受粉能力が 0.60 以上の個体が多く、人工自家受粉で採種した H₅-2s 系統と人工他家受粉で採種した H₅-2c 系統は自動自家受粉能力が 0.40 前後のやや低い個体が多いことが分かった (図 4-13)。

一方、自動自家受粉能力と自家和合性程度の関係を系統平均値でみると (図 4-14)、自殖性が高い個体由来の H₄-2 系統の個体から自動自家受粉により採種し

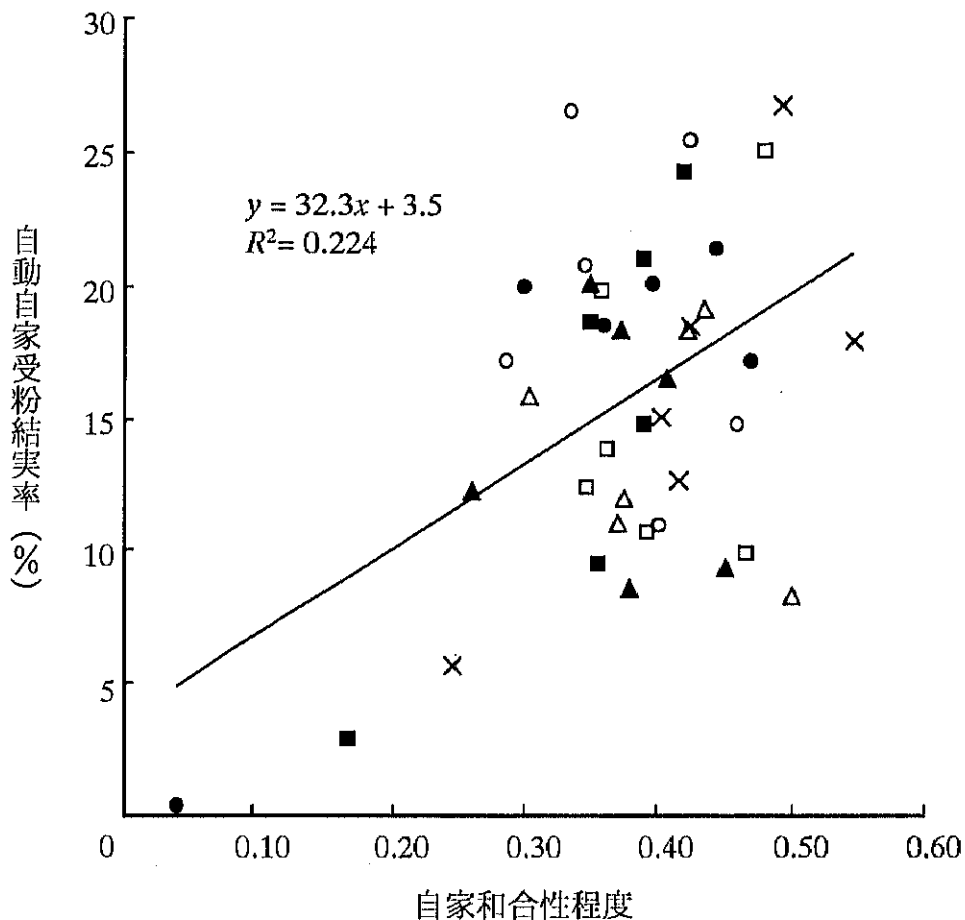


図4-11. 品種「Knock out」(T4)の自殖性が低い個体と自殖性が高い個体由来の自殖第4代 (S_4) 個体の異なる受粉処理による第5代個体および原集団 (S_0) 個体における自家和合性程度と自動自家受粉结实率の関係。

L_5-1 : 自殖性が低い個体由来の系統, H_5-2 : 自殖性が高い個体由来の系統. ●: 自動自家受粉採種による L_5-1a 系統, ▲: 人工自家受粉採種による L_5-1s 系統, ■: 人工他家受粉採種による L_5-1c 系統, ○: 自動自家受粉採種による H_5-2a 系統, △: 人工自家受粉採種による H_5-2s 系統, □: 人工他家受粉採種による H_5-2c 系統, ×: 原集団.

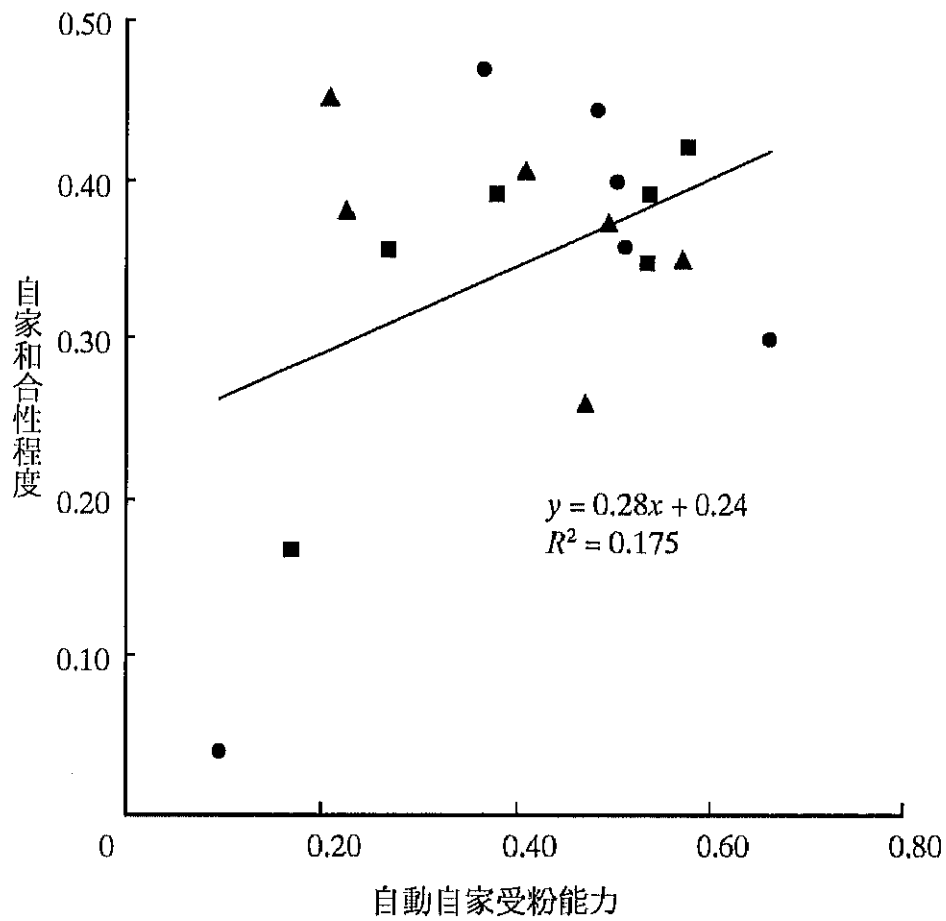


図4-12. 品種「Knock out」(T4)の自殖性が低い個体由来の自殖第4代(S₄)の異なる受粉処理による第5代個体における自動自家受粉能力と自家和合性程度の関係.

● : 自動自家受粉採種によるL₅-1a系統, ▲ : 人工自家受粉採種によるL₅-1s系統, ■ : 人工他家受粉採種によるL₅-1c系統.

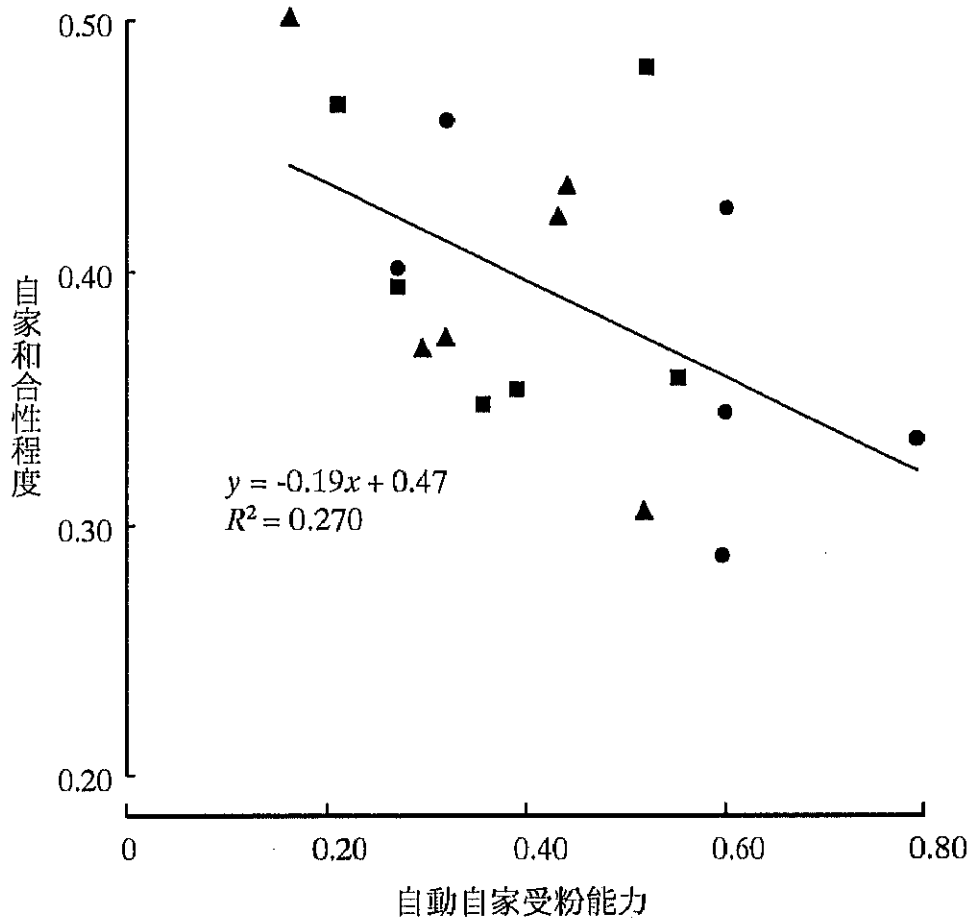


図4-13. 品種「Knock out」(T4)の自殖性が高い個体由来の自殖第4代 (S_4)の異なる受粉処理による第5代個体における自動自家受粉能力と自家和合性程度の関係。

●：自動自家受粉採種による H_5-2a 系統, ▲：人工自家受粉採種による H_5-2s 系統, ■：人工他家受粉採種による H_5-2c 系統。

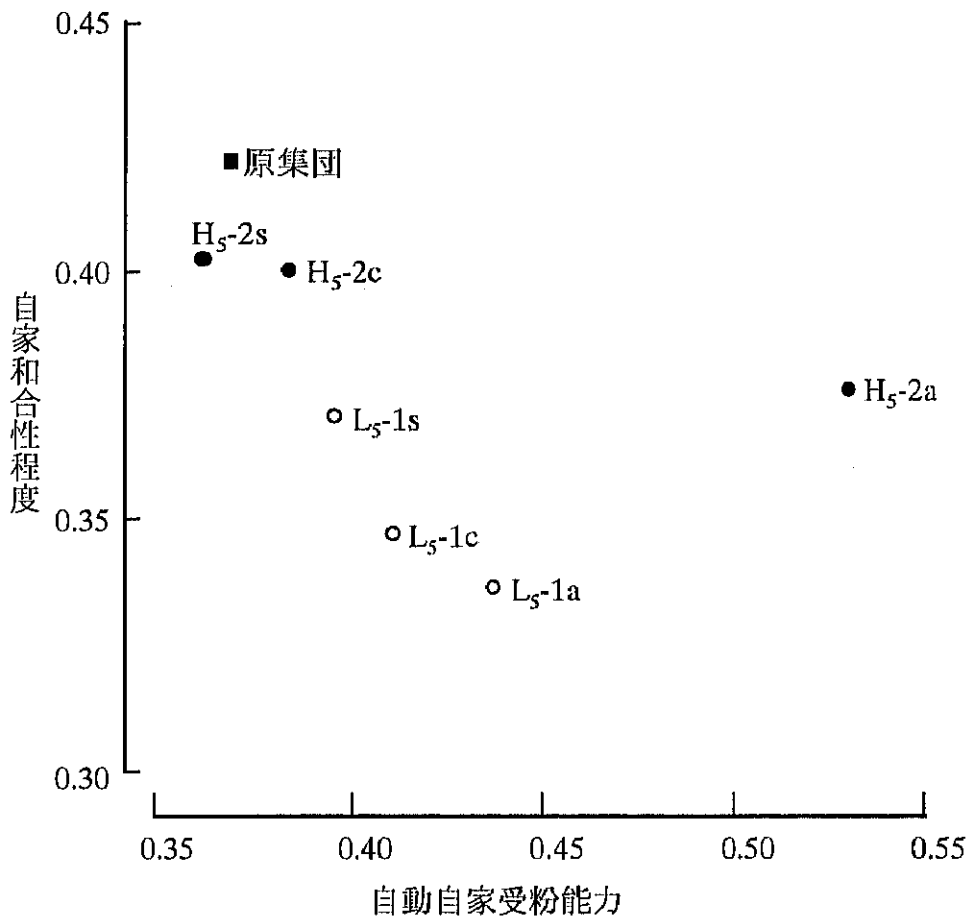


図4-14. 品種「Knock out」(T4)の自殖第4代(S₄)の異なる受粉処理による第5代系統および原集団(S₀)の自動自家受粉能力と自家和合性程度の関係。

○：自殖性が低い個体由来の系統, ●：自殖性が高い個体由来の系統を示す. L₅-1aとH₅-2a：自動自家受粉によって得た系統, L₅-1sとH₅-2s：人工自家受粉によって得た系統, L₅-1cとH₅-2c：人工他家受粉によって得た系統を示す。

た H₅-2a 系統は自動自家受粉能力が 0.53 と有意ではないが原集団 (S₀) よりも数値的に高かったのに対し、これと同一の個体から人工自家受粉により採種した H₅-2s 系統と人工他家受粉により採種した H₅-2c 系統は自動自家受粉能力が 0.40 以下と低く、原集団 (S₀) とほぼ同程度の値を示した。自家和合性程度についてはいずれの系統も原集団 (S₀) とほぼ同程度であった。また、自殖性が低い個体由来の L₄-1 系統の個体から各受粉法により採種した第 5 代系統も自殖性が高い個体由来の系統ほど明確ではなかったが、自動自家受粉により採種した L₅-1a 系統はこれと同一の個体から人工自家受粉により採種した L₅-1s 系統や人工他家受粉により採種した L₅-1c 系統よりも数値的に高い値を示した。

したがって、自動自家受粉採種によって継代栽培してきた系統に人工的に多量の花粉を受粉して採種した後代は自動自家受粉能力が低下する傾向があることが明らかとなった。

考察

植物の生殖様式の進化についてはこれまで多くの研究がなされており (Lande and Schamske 1985; Holsinger 1988, 1991), 他殖性と自殖性の中間的な植物も数多く存在することが分かっている (Ornduff 1970; DeGrandi-Hoffman *et al.* 1984; Aide 1986; Namai 1986; Jarne and Charlesworth 1993). 本章第 1 節により自殖性と他殖性の間に位置する不完全自殖性カラシナ類の中で自殖性が最も低い「Knock out」(T4) を花粉媒介者排除下で自動自家受粉採種によって継代栽培した場合には、自殖性の低い個体由来の系統と自殖性の高い個体由来の系統は自殖第 3 代 (S₃) と自殖第 4 代 (S₄) で自殖性程度が異なり、自殖性は変化することが明らかとなった。しかし、自殖第 5 代 (S₅) でも自殖性程度の飛躍的な向上はみられなかった。また、この自殖性の変化も個体単位でみた場合には原集団 (S₀) の自動自家受粉結実率の値が示す範囲を大きく超えるものではなかった。そこで、自

殖性程度が飛躍的に向上しない原因を追究するために自殖第 4 代 (S_4) における自殖性が高い個体由来の H_4-2 系統と自殖性が低い個体由来の L_4-1 系統から自動自家受粉結実率が最も高い個体をそれぞれ選抜し、受粉花粉の量と質を変え、少量の花粉による自動自家受粉、多量の花粉による人工自家受粉および同一系統内で他の 2 個体の多量の花粉による人工他家受粉を同一個体に行った。その結果、自動自家受粉により採種した H_5-2a 系統と L_5-1a 系統は人工自家受粉で採種した H_5-2s , L_5-1s 系統および人工他家受粉で採種した H_5-2c , L_5-1c 系統よりも自動自家受粉能力が高い値を示した。同一個体由来の次代植物で観察されたこれらのことから、自動自家受粉採種により継代栽培してきた系統に人工的に多量受粉すると自動自家受粉能力が低下する傾向があり、自動自家受粉による自殖を何世代も繰り返し、遺伝的にホモ化が進んだと思われる自殖系統においても生殖様式は受粉条件などを含む環境の変化に敏感に反応しながら変化しているものと考えられる。

ところで、植物は自殖を繰り返すことで近交弱勢を引き起こすことがある。植物が近交弱勢を避けるためには他殖を行う必要がある。Uyenoyama (1986) は血縁個体どうしの交配が必ず起こる条件下では部分的な自家受粉 (不完全自殖性) が進化的に安定になるという理論を発表した。Lande and Schemske (1985) のモデルでは、自殖種子以外は個体の無作為交配で結実すると仮定している。カラシナ品種のような栽培植物では人工的に採種を繰り返した場合には、血縁個体どうしの交配を無視できない。図 4-14 を概観すると自動自家受粉能力と自家和合性程度が反比例的関係を示しているように見える。したがって、不完全自殖性植物として安定した集団では、他殖による一定量の結実を保つために、これらの両性質について一方の性質の程度の変化を補正するように、一方の形質の程度が向上すれば他の性質の程度が低下するという機構があるものと考えられる。すなわち、自殖性の最も低い不完全自殖性カラシナ品種「Knock out」

(T4) では、生殖様式を自殖性と他殖性の中間で安定しようとする性質が働いており、自動自家受粉能力と自家和合性程度を調整させながら不完全自殖性を示すことで適応度を維持しているものと思われる。

以上の結果から、供試したカラシナ品種「Knock out」(T4) のように生殖様式を自殖性と他殖性の中間で安定している性質を備えた不完全自殖性植物は、生殖に影響する環境条件が変化すれば、敏感に反応して自家和合性程度と自動自家受粉能力を適宜変化させながら、適応度を高めているものと考えられる。

第 4 節 自動自家受粉または人工自家受粉採種の継代栽培による生殖様式の変化と P/O 比

種間において花粉 (P) と胚珠 (O) の比である P/O 比と自殖性の関係は負の相関がある (Cruden 1977; Ritland and Ritland 1989; Inoue 1990)。第 3 章第 3 節において自殖性の程度の異なるカラシナ 2 品種においては自動自家受粉結実率と P/O 比との関係は品種内の個体間では明確ではなかったが、品種間では「瘤子芥」(C6) よりも自殖性の程度の低い「Knock out」(T4) は「瘤子芥」(C6) よりも P/O 比が高いことが分かった。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 比の間には相関がみられたことから、カラシナ類において P/O 比は自殖性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負の関係があることが分かった。

これまで既存の植物を用いた P/O 比と生殖様式の関係进行调查した例は多いが、特定の品種において、世代を継代することによって生じた生殖様式の変化と P/O 比との関係を調査した報告はない。

そこで、カラシナ類の中で最も自殖性の低い品種「Knock out」(T4) を用いて、

特定の 1 個体から出発して継代栽培することによって変化した系統を用いて、生殖様式と P/O 比の関係を追究した (Yashiro *et al.* 1999).

材料および方法

不完全自殖性カラシナ類の中で自殖性が最も低い品種「Knock out」(T4) の原集団 (S₀) および原集団の 1 個体由来の系統が用いられた。1996 年の 3 月 10 日に原種子と自殖第 6 代 (S₆) の 8 系統 (S₆-1, S₆-2, S₆-3, S₆-4, S₆-5, S₆-6, S₆-7, S₆-8) の種子を培養土に播種した。

これらの系統は S₆-1 と S₆-2 では自動自家受粉採種による継代栽培を行っており、S₆-3, S₆-4, S₆-5, S₆-6, S₆-7 および S₆-8 では自動自家受粉および人工自家受粉を繰り返して採種した原集団 (S₀) における 1 個体由来の自殖第 4 代 (S₄) 個体 T5-10-15-7-35-14 の後代である。

各系統から 10 個体ずつ個体植えにして隔離網室で栽培した。しかし、収穫前に数個体枯死したため、観察した個体数は 7 から 10 である (表 4-8)。自動自家受粉結実率は各個体の 2 花房について開花盛期の無作為に選んだ 20 花で調査した。各個体の自家和合性程度は同一品種内の系統であり、胚珠の結実能力に差がないと考え、2 花房の開花盛期の 10 花について多量の花粉を用いた人工自家受粉結実率を平均することによって簡便に求めた。自動自家受粉能力は自動自家受粉結実率が自家和合性程度と自動自家受粉能力によって決まるため、個体ごとに自動自家受粉結実率を自家和合性程度で割って概算した。なお、自家和合性程度、自動自家受粉能力の最大値は 1.00 とした。

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 (PECTREX 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 倍すること

によって1花当たりの花粉粒数を算出した。3花の平均を求めて各個体における1花当たりの花粉粒数とした。各個体の1花当たりの胚珠数は自動自家受粉結実率を算出するときに、各個体の2花房の20花について胎座に基づいて数えて平均した。各個体の1花当たりのP/O比は花当たりの花粉粒数を花当たりの胚珠数で割ることによって算出した。さらに、自殖性の低い品種「Knock out」(T4)の原集団(S₀)と8つの自殖第6代(S₆)系統について生殖様式とP/O比の関係を分析した。

結果

表4-8に原集団(S₀)と1個体由来の8つの自殖第6代(S₆)系統の生殖様式(自動自家受粉結実率, 自家和合性程度および自動自家受粉能力), 1花当たりの花粉粒数, 胚珠数およびP/O比を示す。自動自家受粉結実率と自家和合性程度では原集団(S₀)と8つの自殖第6代(S₆)系統間に有意差はなく, 自動自家受粉結実率は11.7%から21.6%の範囲であり, 自家和合性程度は0.333から0.446の範囲であった。自動自家受粉能力は0.294から0.528の範囲で系統間に有意差があり, 系統S₆-3は原集団(S₀)と系統S₆-6よりも高かった。1花当たりの花粉粒数は25,644.4から30,488.9の範囲で有意差があり, S₆-1, S₆-4, S₆-5およびS₆-7は原集団(S₀)より低かった。1花当たりの胚珠数は14.9から16.8の範囲で有意差があり, 系統S₆-8は原集団(S₀)よりも低かった。P/O比は1,553.8から1,966.4の範囲で有意差があり, S₆-1とS₆-5は原集団(S₀)よりも低かった。

原集団(S₀)と1個体由来の8つの自殖第6代(S₆)系統における自動自家受粉結実率とP/O比の関係を図4-15に示した。自動自家受粉結実率(x)とP/O比(y)の関係は $r = -0.713$ で5%水準の有意な負の相関があり, $y = -27.3x + 2219.9$ となる有意な負の直線回帰式($p = 0.03$)で表され, 決定係数は $R^2 = 0.508$ と高い値を示した。したがって, 1個体由来の自殖第6代(S₆)系統においても, 自殖

表 4-8. 品種「Knock out」の 8 つの自殖第 6 代 (S₆) 系統と原集団 (S₀) における生殖様式 (自動自家受粉結実率, 自家和合性程度, 自動自家受粉能力), 1 花あたりの花粉粒数, 胚珠数および P/O 比

系統名	N ¹⁾	自動自家 受粉結実 率 (%)	自家 和合性 程度	自動自家 受粉能力	1 花あたりの 花粉粒数	1 花あたり の胚珠数	P/O 比
S ₆ -1 ⁴⁾	9	21.6	0.443	0.480 ab	25,644.4 e	16.5 ab	1,553.8 cd
S ₆ -2	10	16.4	0.333	0.453 abc	28,830.0 abc	16.8 a	1,724.3 abc
S ₆ -3	10	21.1	0.406	0.528 a	27,855.0 bcde	16.2 abc	1,721.5 abc
S ₆ -4	7	15.4	0.351	0.423 abc	26,257.1 de	15.9 bc	1,651.2 bcd
S ₆ -5	9	19.6	0.432	0.457 abc	26,488.9 cde	16.5 ab	1,610.2 d
S ₆ -6	9	11.7	0.395	0.294 c	30,488.9 a	15.5 cd	1,966.4 a
S ₆ -7	10	20.8	0.438	0.474 ab	26,850.0 cde	15.7 bc	1,715.9 abc
S ₆ -8	8	17.5	0.446	0.381 abc	28,150.0 bcd	14.9 d	1,892.3 ab
原集団	8	13.4	0.386	0.336 bc ⁵⁾	29,625.0 ab	16.1 abc	1,853.4 ab
F 値		1.8	1.9	2.1*	4.6**	4.7**	5.4**

1) 調査個体数

3) 自動自家受粉能力は各個体ごとに自動自家受粉結実率を自家和合性程度で割ることで算出した。

4) 自殖第 6 代 (S₆) 系統は自殖第 4 代で自殖性の高い 1 個体から自動自家受粉または人工自家受粉採種による継代栽培によって得られた。

5) 形質ごとに 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。

*, **はそれぞれ 5%, 1%水準で有意であることを示す。

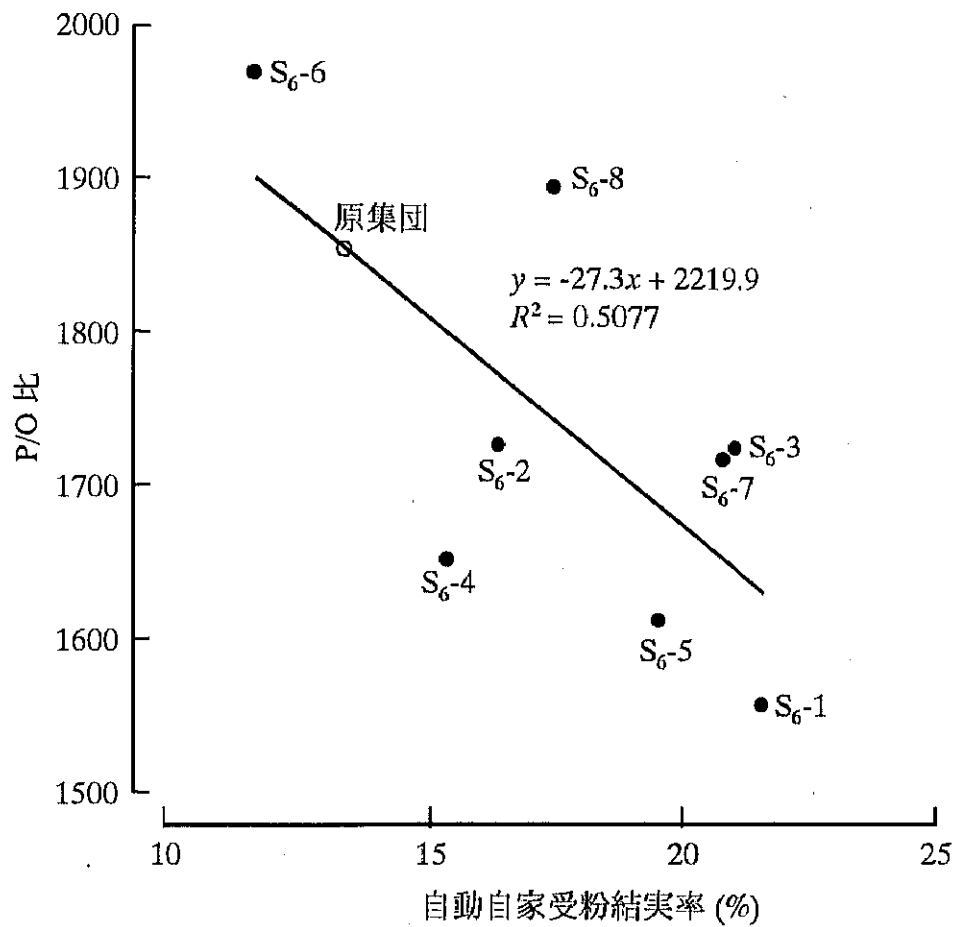


図4-15. 品種「Knock out」(T4)の自殖第4代(S₄)で自殖性の高い1個体由来の自殖第6代(S₆)8系統および原集団(S₀)における自動自家受粉結実率とP/O比の関係。
 ●: 自殖第6代系統, ○: 原集団

性の程度と P/O 比は負の相関が観察され、自殖性の程度が変化するのに伴って P/O 比も変化した。

原集団 (S_0) と 1 個体由来の 8 つの自殖第 6 代 (S_6) 系統における自家和合性程度と P/O 比の関係を図 4-16 に示した。自家和合性程度 (x) と P/O 比 (y) の関係は $r = -0.080$ で相関はなく、 $y = -265.6x + 1850.3$ となる直線回帰式 ($p = 0.84$) で表され、決定係数も $R^2 = 0.006$ と低い値を示した。したがって、自家和合性程度と P/O 比の間に関係はみられず、自家和合性程度の変化と P/O 比の変化は無関係であることが分かった。

原集団 (S_0) と 1 個体由来の 8 つの自殖第 6 代 (S_6) 系統における自動自家受粉能力と P/O 比の関係を図 4-17 に示した。自動自家受粉能力 (x) と P/O 比 (y) の関係は $r = -0.789$ で 5%水準の有意な負の相関があり、 $y = -1433.8x + 2352.8$ となる有意な負の直線回帰式 ($p = 0.01$) で表され、決定係数も $R^2 = 0.622$ と高い値を示した。したがって、1 個体由来の自殖第 6 代 (S_6) 系統においても、自動自家受粉能力と P/O 比は負の相関が観察され、自動自家受粉能力が変化するのに伴って P/O 比も変化した。

原集団 (S_0) と 1 個体由来の 8 つの自殖第 6 代 (S_6) 系統における自動自家受粉能力と自動自家受粉結実率の関係を図 4-18 に示した。自動自家受粉能力 (x) と P/O 比 (y) の関係は $r = 0.903$ で 1%水準の有意な正の相関があり、 $y = 42.9x - 0.76$ となる有意な正の直線回帰式 ($p = 0.03$) で表され、決定係数も $R^2 = 0.816$ と高い値を示した。したがって、1 個体由来の自殖第 6 代 (S_6) 系統において系統間の自家和合性程度の変異が小さい場合には自動自家受粉能力の変化によって自殖性の程度が変化することが分かった。

考察

Cruden (1977) は種間において、Ritland and Ritland (1989) は *Mimulus guttatus*

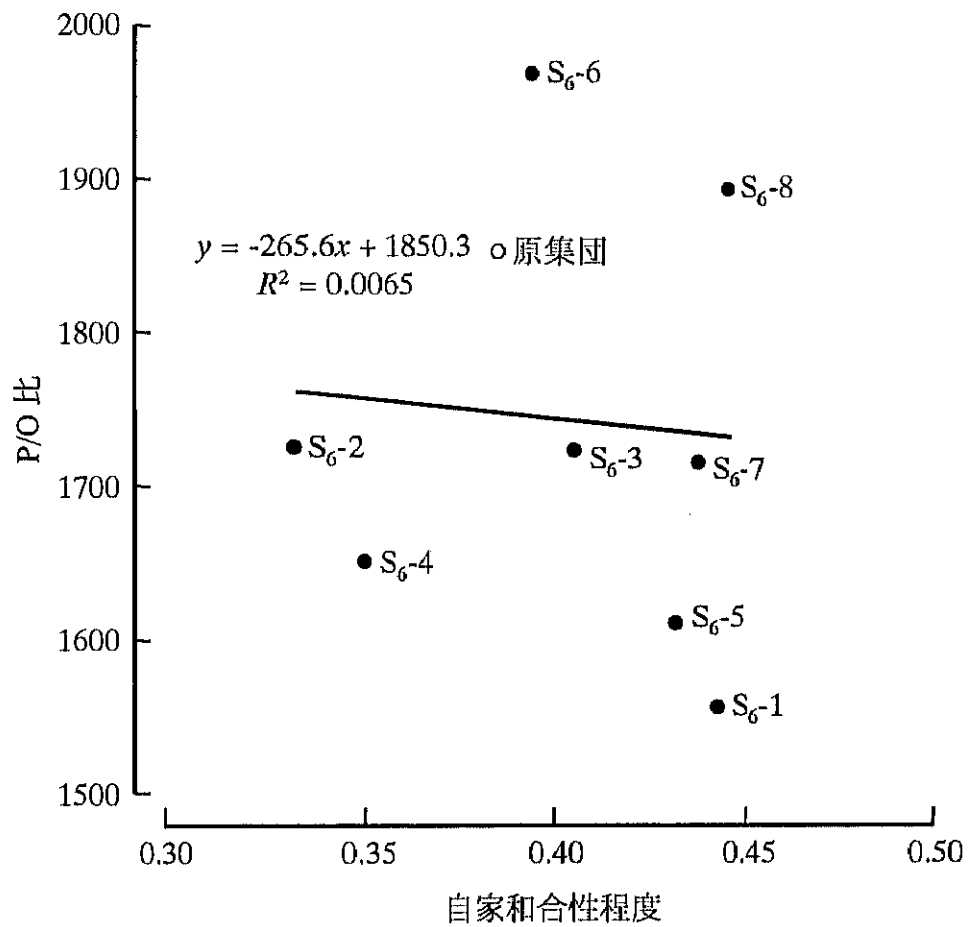


図4-16. 品種「Knock out」(T4) の自殖第4代で自殖性の高い1個体由来の自殖第6代 (S₆) 8系統および原集団 (S₀) における自家和合性程度とP/O比の関係。
 ●: 自殖第6代系統, ○: 原集団

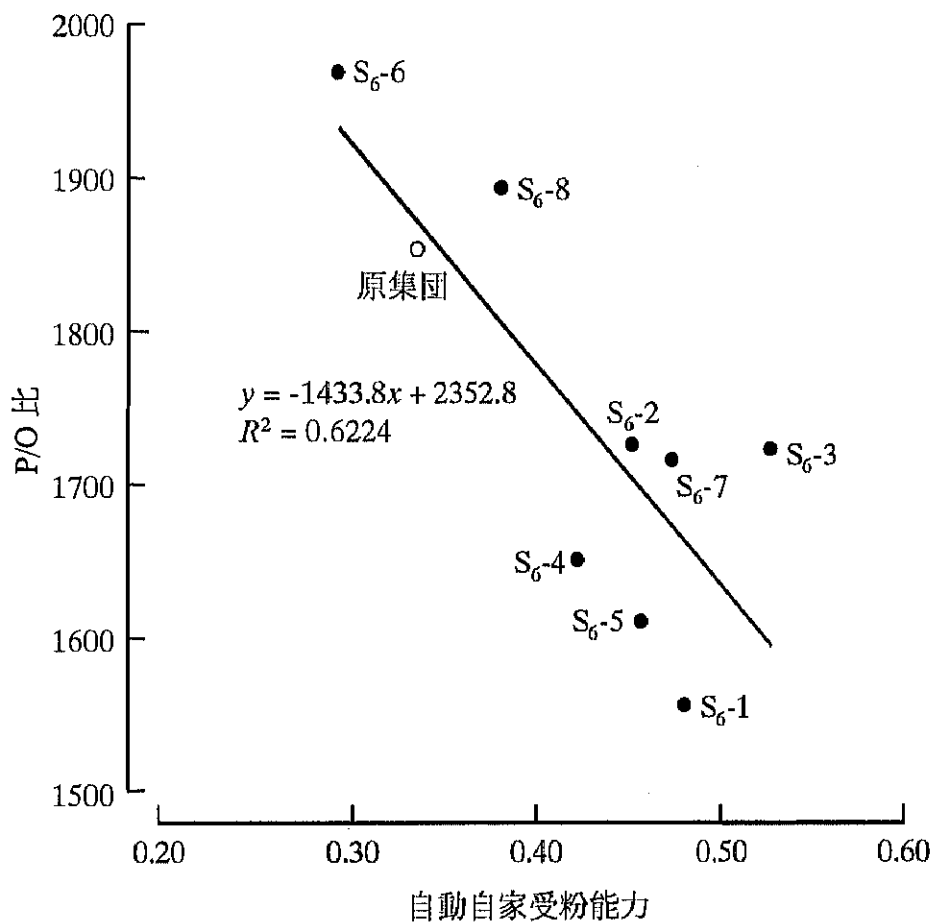


図4-17. 品種「Knock out」(T4) の自殖第4代で自殖性の高い1個体由来の自殖第6代 (S₆) 8系統および原集団 (S₀) における自動自家受粉能力とP/O比の関係.

●: 自殖第6代系統, ○: 原集団

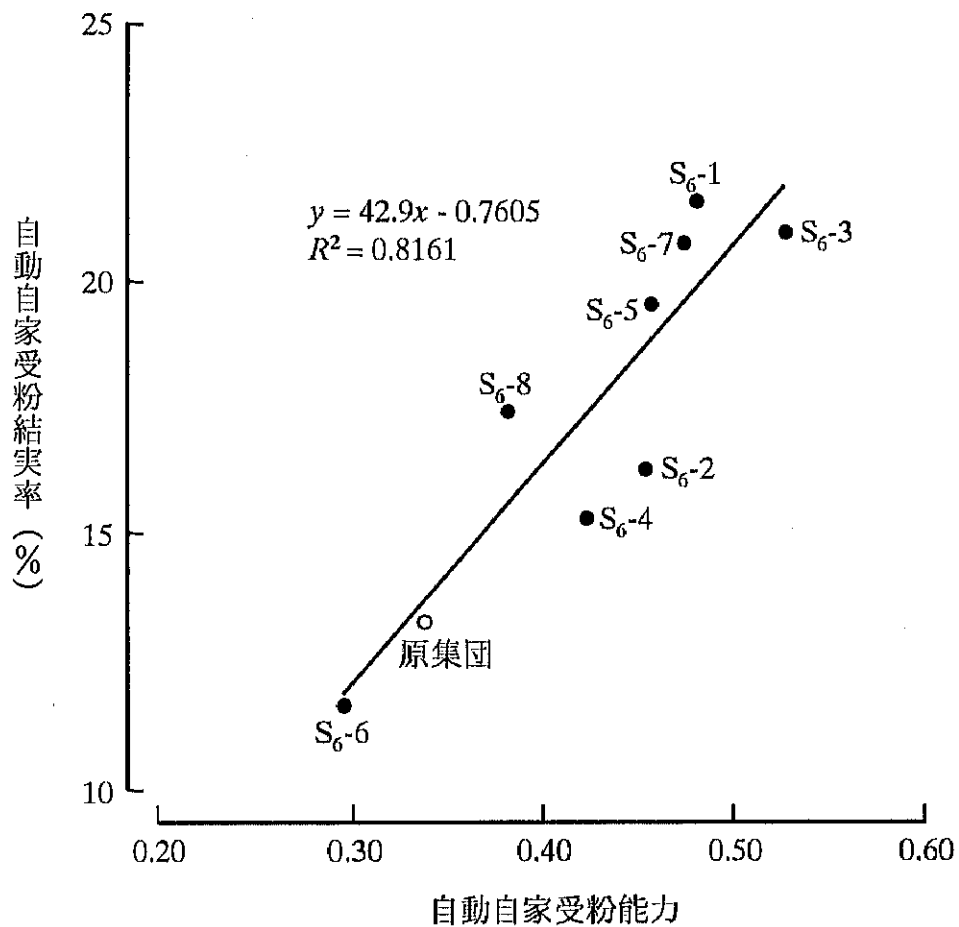


図4-18. 品種「Knock out」(T4) の自殖第4代で自殖性の高い1個体由来の自殖第6代 (S₆) 8系統および原集団 (S₀) における自動自家受粉能力と自動自家受粉結実率の関係.

●: 自殖第6代系統, ○: 原集団

の 8 品種群間で自殖性の程度と P/O 比の負の相関を示しているが、同一品種内で自殖性の程度と P/O 比の負の相関を示した例はなかった。本研究においては不完全自殖性カラシナ類の中で最も自殖性の低い品種「Knock out」(T4) の自殖第 4 代 (S₄) で自殖性の高い 1 個体由来の自殖第 6 代 (S₆) 8 系統および原集団 (S₀) における生殖様式の変化と P/O 比の変化およびこれらの関係が示された。

自家和合性程度に大きな変異がみられない系統間においては自動自家受粉能力の変化が自殖性程度の変化を引き起こし (図 4-18), さらに, 自動自家受粉能力の変化は P/O 比の変化を引き起こしていることが明らかになった (図 4-17). 自動自家受粉能力の変化に伴って自殖性程度が変化したことにより, 自殖性程度と P/O 比の関係は負の相関が示され (図 4-15), これまでの見解 (Cruden 1977; Ritland and Ritland 1989; Inoue 1990) と一致した。

以上のことから, 同一個体由来の自殖性の程度に変化のみられた系統においても自殖性程度と P/O 比の間には自殖性程度が高ければ P/O 比は低いという関係がみられた。P/O 比は自家和合性程度よりも自動自家受粉能力と強い関係があることが明確になり, 自動自家受粉能力が変化することによって P/O 比も変化することが分かった (Yashiro *et al.* 1999). このことは, 自動自家受粉能力が高い場合には, 花粉を遠くへ飛散する必要がないため, 花粉生産量を減らすことで無駄が少なくなるように植物が適応し, 自動自家受粉能力が低い場合には, P/O 比を高くすることで花粉を多く生産し, 花粉媒介者を効率よく利用できるように植物が適応したためであると考えられる。

要約

両性花を備えた植物は花粉媒介者のいない状況では自動自家受粉能力を備えた植物だけが自動自家受粉でき、その際、自家和合性を備えた植物であれば自動自家受粉で受精・結実することができる。したがって、このような状況で継代栽培すれば自動自家受粉結実率が高い植物が選抜され自殖性が向上する可能性があるものと考えられる。

そこで、本章では自殖性の低いタイのカラシナ品種「Knock out」(T4) を花粉媒介者排除下で自動自家受粉採種により継代栽培した場合の生殖様式の変化とそれに付随した生育特性の変化について解析した。原集団 (S_0) の結実率が中程度の個体を用い、その自殖第 1 代 (S_1) で結実率の高い個体と低い個体を選抜し、これら 2 個体をもとに自殖第 2 代 (S_2) 以降は結実率の高い個体を選抜した。

その結果、自殖性が高い個体由来の系統は自殖性が低い個体由来の系統よりも世代を通して自殖性が高く、自殖性が高い系統と低い系統に分かれた。ただし、この自殖性の変化も個体単位で見た場合には原集団 (S_0) の自動自家受粉結実率の値が示す範囲を超えるものではなかった。また、自殖性の高い系統の自殖性が高い原因は、自動自家受粉能力の向上によることが分かった。しかし、自殖性の高い系統を自動自家受粉採種によって継代栽培した自殖第 5 代 (S_5) においても、自殖性の飛躍的向上はみられないことが確認された。

自殖性が高い個体由来の系統は低い個体由来の系統に比べて開花が早く、草丈が高いなどの生育特性にも変化がみられた。また、自動自家受粉に影響すると思われる花器形質についても自殖性が高い個体由来の系統は葯が柱頭よりも高い花を持つ個体や葯が柱頭に接触している花を持つ個体が多く、自動自家受粉し易い形態を示した。

さらに、自殖第 4 代 (S_4) の自殖性の高い 1 個体における異なる受粉条件すな

わち自動自家受粉，人工自家受粉および人工他家受粉により採種した第 5 代系統の生殖様式にも変化がみられ，自殖性が高い個体由来の系統の個体から自動自家受粉によって採種した系統は自動自家受粉能力が高く，自殖性が低い個体由来の系統の個体から自動自家受粉で採種した系統では自動自家受粉能力がやや低かったが，同一個体から多量の花粉による人工自家受粉と人工他家受粉で採種した系統では自動自家受粉能力が著しく低くなる傾向があった．なお，自殖第 4 代 (S_4) 個体の異なる受粉法による第 5 代の各系統および原集団 (S_0) の自動自家受粉能力と自家和合性程度の間を概観したところ反比例的関係を示していることから，自殖性が最も低い不完全自殖性カラシナ「Knock out」(T4) は不完全自殖性植物として自殖性と他殖性の間で安定していることが高い適応度を維持する上で望ましい状態にあることが分かった．したがって，不完全自殖性植物として安定した集団においては，他殖による一定量の結実率を保つために，自動自家受粉能力の程度が向上すれば自家和合性程度が低下し，自家和合性程度が向上すれば自動自家受粉能力が低下するなど自家和合性程度と自動自家受粉能力を適宜変化させる性質があるものと思われる．

最後に，自殖第 6 代 (S_6) 系統において，生殖様式の変化と P/O 比の関係を解析したところ，自殖性程度と P/O 比の間には負の相関がみられ，特に自動自家受粉能力と P/O 比の間に強い負の相関がみられた．自動自家受粉能力と自動自家受粉結実率の相関が強いことから，自殖性程度の変化は自動自家受粉能力の変化によって制御され，それに伴い P/O 比も変化したことが分かった．

本研究の結果，品種「Knock out」(T4) のように自動自家受粉能力を低く保って自殖性を維持している植物は，自動自家受粉採種によって継代栽培すると，生殖様式は受粉条件などを含む環境の変化に敏感に反応しながら変化し，他殖種子と自殖種子を得ているものと考えられる．また，生殖様式の変化に付随して，生育特性や P/O 比にも変化が見られることが分かった．