

ミズタカモジグサの交雑親和性とコムギ及びオオムギ との F₁ 雑種

村松幹夫・仲辻亮作・永田 穰・柳原くるみ・唐内信昌

(生物機能・遺伝資源開発学講座)

Received October 15, 1992

Cross-compatibility of *Elymus humidus* and F₁ Hybrid Plants with *Triticum* and *Hordeum*

Mikio MURAMATSU, Ryosaku NAKATSUJI, Minori NAGATA
Kurumi YANAGIHARA and Nobumasa TONAI

(Department of Biological Function and Genetic Resources Science)

Intergeneric crosses were made using *Elymus humidus* Osada ($2n=6x=42$) as female to *Triticum aestivum* ($2n=6x=42$), *Hordeum vulgare* ($2n=2x=14$) and *Leymus mollis* ($2n=4x=28$) in the 1991 spring season. The rate of seed set was higher in the cross combination with *Hordeum* than with *Triticum*. Embryo rescue was necessary because of abortive endosperm of hybrid seeds. Out of 575 florets pollinated with *Triticum*, six F₁ plants were obtained, and out of 163 with *Hordeum*, 23 F₁ plants were obtained. Hybrid plants with *T. aestivum* had $2n=42$ chromosomes, the expected chromosome number from both parents, and were completely male sterile, but some BF₁ seeds were obtained by backcrossing with pollen from the *Triticum* parent. In the hybrid plants with *H. vulgare*, the somatic chromosome number varied among individuals, as well as root tip cells within a plant, except for one plant that had an aneuploid number of $2n=24$. In the cross with *L. mollis*, ten florets were crossed, but the two hybrid seeds obtained did not germinate by embryo rescue.

緒 言

ミズタカモジグサ (*Elymus humidus* Osada — *Agropyron humidum* Ohwi et Sakamoto, *A. humidorum* Ohwi et Sakamoto, *A. mayebaratum* Honda) はイネ科コムギ連 (Tribe Triticeae, Gramineae) の日本に自生する多年生の1種であり、関東地方から九州にいたる地域の水田やその周辺にみられる^{5,6)}。比較的湿潤な環境条件へ適応し、生育するので、コムギやオオムギの近縁種属の中では貴重な遺伝資源と考えられる。ごく近縁種属の中では近縁のカモジグサ (*E. tsukushiensis* Honda — *A. tsukushiense* Ohwi) やアオカモジグサ (*E. ciliaris* Tzvelev — *E. racemifer* Tsvet., *A. ciliare* Franchet, *Roegneria ciliaris* Nevski) と同所的に生育することが多く、互いに交雑は容易であり、不稔の自然雑種がしばしば見いだされる。しかし、やや遠縁の種、属間の交配では、着粒数が少なく、得られた雑種種子は胚乳の不完全による不発芽種子になる。また胚培養による六倍性コムギとの雑種育成実験では幼植物時代に枯死している³⁾。

本報告では、コムギ及びオオムギのほか、近縁野生種のテンキグサ(ハマニンニク, *Leymus*

mollis Pilger — *Elymus mollis* Trinius) との間の変雑親和性の研究結果である。属間組合せによって変雑親和性に差異がみられたが、コムギ及びオオムギを用いた組合せでは F₁ 植物を得ることができたのでそれらについて合わせて報告する。

材 料 と 方 法

変雑実験に用いたミズタカモジグサは岡山県御津町において、また、テンキグサは鳥取県において野生集団から株を採集して用いた。コムギやオオムギは栽培品種を用いたが、いずれも当農学部植物細胞遺伝学研究室において保存維持を行っている系統である。これらの供試材料はまとめてその染色体数とともに Table 1 に示すとおりである。なお、日本産の固有種をふくむ従来の *Agropyron* (カモジグサ属) の 1 群は最近の分類では *Elymus* (エゾムギ属) に含まれる。本論文ではそれらの分類にしたがい、ミズタカモジグサを *Elymus* 属として記述する。

Table 1 List of the species used in intergeneric cross experiment

Species	Strain, cultivar	2n	Origin & source
Female parent			
<i>Elymus humidus</i> Osada	Ukai	42	Collected at Ukai, Mitsucho, Okayama Prefecture
Pollen parent			
<i>Triticum aestivum</i> L.	Eshima	42	MAFF ^{a)}
"	Chikuzen	42	MAFF
"	Chinese Spring (=C. S.)	42	Dr. E. R. Sears, U. S. A.
"	Norin 61	42	Okayama University
"	Shinchunaga	42	Kyoto University
<i>Hordeum vulgare</i> L.	Goshu-chevalier	14	Kihara Inst.
"	Seiijo 1	14	Mr. T. Meguro, Sapporo Brewery Co.
<i>Leymus mollis</i> Pilger		28	Collected in Tottori Prefecture

a) Ministry of Agriculture, Forestry and Fishery, Japan.

Table 2 Results of crossing *E. humidus* (2n=6x=42) as female to species of *Triticum*, *Hordeum* and *Leymus*

Pollen parents	Pollination			Embryo culture					
	No. florets pollinated	No. seeds obtained	%	No. embryos cultured	No. germinated	%	No. plants developed	% ^{a)}	Rate ^{b)}
<i>T. aestivum</i>									
Eshima	64	2	3.1	0	—	—	—	—	0.0
Chikuzen	53	3	5.7	3	3	100.0	3	100.0	5.7
C. S.	16	0	0.0	—	—	—	—	—	0.0
Norin 61	372	21	5.6	19	5	26.3	3	15.8	0.9
Shinchunaga	70	5	7.1	4	0	0.0	—	—	0.0
Sum	575	31	5.4	26	8	30.8	6	23.1	1.2
<i>H. vulgare</i>									
Goshu-chevalier	63	30	47.6	20	13	65.0	9	45.0	21.4
Seiijo 1	100	35	35.0	31	24	77.4	14	45.2	15.8
Sum	163	65	39.9	51	37	72.5	23	45.1	18.0
<i>L. mollis</i>	10	2	20.0	2	0	0.0	—	—	0.0
Total	748	98	13.1	79	45	57.0	29	36.7	4.8

a) Percentage for no. of embryos cultured.

b) Calculated from the rates for seeds obtained and plants developed.

Table 3 Somatic chromosome number of hybrids, *E. humidus* × *H. vulgare*

2n ^{a)}	<i>E. h.</i> ^{b)} × Goshu-chevalier		<i>E. h.</i> × Seijyo 1		Sum
	No. of Plants	(Range) ^{c)}	No. of Plants	(Range)	
21	6	(19-23)	1	(21)	7
24	0	—	1	(24)	1
28	3	(20-30)	12	(22-30)	15
Total	9	(19-30)	14	(21-30)	23

a) Mode.

b) *E. humidus*.

c) Range of somatic chromosome number that varied among cells.



Fig. 1 Spikes of the F₁ and the parents. *Elymus humidus* Osada, strain Ukai (left), F₁ hybrid (center) and *Triticum aestivum* cv. Chikuzen (right).

交配組合せはミズタカモジグサを雌親として行い、1991年5月11日から約2週間にわたり、主に、晴天の午前中を選び、予め除雄し袋掛けを行っておいた穂の開花当日の小花を選んで授粉した。前述のとおり、雑種種子は胚乳の不完全による不発芽種子となるため、授粉10日～2週間後に幼胚を摘出し、MS培地を用いて胚培養を行った。得られた幼植物は9月に培地からピートモス製の育苗床へ移して順化したのち鉢植え栽培とした。

細胞学的観察は材料を1：3の酢酸アルコールを用いて固定した。顕微鏡標本の作成は、根端細胞ではフォイルゲン染色を行った後、酢酸カーミンによる押しつぶし法を用いた。花粉母細胞では4%鉄明礬の媒染による酢酸カーミン染色を用い、同じく押しつぶし法によった。

結 果

1. 着 粒 率

交配及び胚培養の結果はTable 2に示すとおりである。着粒率は花粉親に用いた属によって大きく変異し、コムギとオオムギとの間に明らかな差異がみられた。六倍性普通コムギ (*T. aestivum* L.) と

の組合せは最も低く、最高の新中長 (Shinchunaga) との組合せの7.1%から Chinese Spring における0.0%まで変異し、平均5.4%であった。この Chinese Spring との交配は1穂のみを用い、授粉小花数が少ないため、機会的な変動の結果であることが考えられる。

一方、オオムギとの交配でははるかに高い値が得られた。濠洲シバリー (Goshu-chevalier) との組合せは47.6%、成城1号 (Seijyo 1) が35.0%、平均39.9%を示した。また、テンキグサ (*L. mollis*) との組合せは交配した小花数が10小花であり、きわめて少ないが、コムギとオオムギとの中間値に近い20.0%の着粒率を示した。



Fig. 2 Spikes of F_1 hybrid between *E. humidus* Osada and *H. vulgare* L. and the parents. At the left, spike of *E. humidus*, Ukai, and the next two spikes are those of the F_1 hybrid. The fourth spike from the left is *H. vulgare* cv. Goshu-chevalier. From the fifth spike to right, F_1 , *E. humidus* \times *H. vulgare* cv. Seijyo 1 with $2n=28$ at mode, and $2n=24$, and cv. Seijyo 1.

2. 胚培養の結果

幼胚の培養による発芽率には、交配組合せによる差異がみられた。また培養胚から発芽した幼植物が間もなく生育を停止したのものもあった。コムギとの組合せでは、筑前(Chikuzen)を花粉親とする3個の雑種胚は100%、また農林61号を花粉親とする組合せが26.3%を示したが、新中長との組合せの4個はすべて不発芽に終わった。一方、オオムギとの交配組合せによる雑種胚は高い発芽率を示し、培養した51個の胚のうち、37(72.5%)が発芽し、23本の生育個体が得られた。花粉親としたオオムギ栽培品種間とくに差異があるとは考えられなかった。得られた F_1 雑種植物の数もオオムギとの組合せにはコムギにおけるよりも高い値を示した。成城1号との組合せでは培養胚の77.4%が発芽したが、生育個体数では45.2%に減少した。さらにテンキグサを花粉親とする交配組合せから得た雑種胚は不発芽に終わった。

3. F_1 植物

ミズタカモジグサ \times 六倍性コムギによる F_1 植物は生育良好を示し、分けつ数、草丈(温室条件下)、葉身の大きさなどは比較的コムギ親に類似する傾向を示した。しかし、ミズタカモジグサに似て比較的上部の節間からも分けつ子が生じる傾向がみられた。穂は両親の中間型を示した(Fig. 1)。また、根端細胞の染色体数は両親の半数染色体数の和の $2n=42$ がみられた。これら雑種 F_1 では葯の裂開が全くみられず、雄側は完全に不稔であった。しかし、雌側では戻交配によって少数の着粒が可能であり、ミズタカモジグサ \times 筑前の F_1 のコムギ親花粉による交配から数粒の BF_1 種子が得られた。

オオムギとの組合せでは F_1 雑種植物の個体間のみならず、同一個体内にもキメラ状に外部形態の変異を示す個体が出現した。 F_1 の各個体について体細胞染色体を根端細胞において観察したが、個体内に異数性細胞がみられる個体や染色体数が一定数において安定している個体がみられた。前者は両親の半数染色体数の和である $2n=4x=28$ を中心として同一個体内の細胞間で変異し、後者は細胞間に変異がなく、どの細胞も一定の同じ染色体数を示す個体で

あり、その数には $2n=21$ 及び $2n=24$ の個体もみられた (Fig. 2). 異数性細胞を生じ染色体数
 が変異する個体では葉身に縞状の縦方向のキメラがみられ、それらのキメラ部分間に葉色の
 濃淡の差が明瞭にみられることが多かった。一方、 $2n=21$ の個体 (Fig. 3) の質的形質は雌
 親と全く同じであり差がみられなかったが、やや葉身が狭いなど繊細な傾向の植物であり、
 ミズタカモジグサの多倍数性半数体 ($2n=3x=21$) であることが明らかであった。このよう
 に染色体不安定性はオオムギとの組合せの F_1 に生じ、オオムギの染色体の消失によってミズ

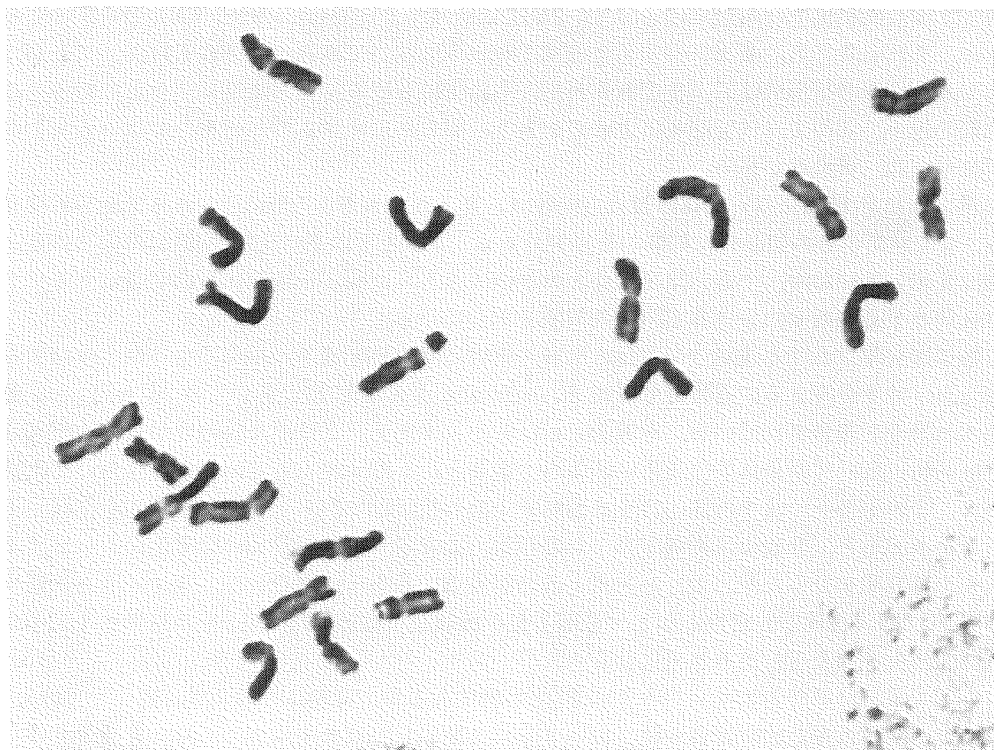


Fig. 3 Somatic chromosomes of polyhaploid plant with $2n=3x=21$ from *E. humidus* × *H. vulgare*.

Table 4 Rate of seed set in cross of *E. humidus* as female to *T. aestivum* in comparison with that in *E. tsukushiensis*

Year pollinated	Female parents			
	<i>E. humidus</i>		<i>E. tsukushiensis</i>	
	Result of pollination ^{a)}	%	Result of pollination	%
1980-1982 ^{b)}	133/1674	7.9	322/5129	6.3 (0.0 - 14.5) ^{b)}
1990	—	—	82/ 369	2.2 (0.0 - 6.3)
1991	31/ 575	5.4 (0.0 - 7.1)	—	—
Total	164/2249	7.3	404/5498	7.3

a) No. of seeds obtained / No. of flowers pollinated.

b) Deviation among cross combinations involving different strains.

タカモジグサの多倍数性半数体が生じたと考えられる。

考 察

ミズタカモジグサのコムギやオオムギとの交雑親和性は、近縁種のカモジグサに極めて類似した傾向を示すことが明らかである。本実験において、六倍性コムギとの間に得られた着粒率の5.4%は、Muramatsuら³⁾における7.9%と大差があるとは考えられない(Table 4)。

また、オオムギとの交配組合せも同様の傾向を示し、Muramatsuら⁴⁾によるカモジグサを雌親とする交配結果では組合せによって2.2%から56.4%まで変異し、平均23.8%の着粒率であった。それらのうち、濠洲シバリーと成城1号のみについてみると、それぞれ29.9%と36.2%であり両者の平均値は31.5%であるので、本論文におけるミズタカモジグサとの39.9%に比較的近い。このように交配親による差があり、明らかにオオムギとの組合せはコムギとの組合せに比べ着粒率が高い。

得られたF₁植物について花粉親の六倍性コムギとオオムギとの間にみられる細胞学的差異も、カモジグサとの組合せに類似した傾向である。コムギとのF₁では根端細胞の染色体数が常に安定していたが、一方、オオムギとの雑種にみられた幅広い染色体数の変異はカモジグサを親とする組合せにおけると同様の結果を示している。

種属間交配における雌親の半数体の出現の要因には雌親配偶子の単為発生や染色体消失が知られ、オオムギとその近縁野生種の *H. bulbosum* との交配F₁においては *H. bulbosum* 染色体の消失が報告されている。本報告におけるミズタカモジグサの多倍数性半数体の出現は雑種個体において染色体数に大きい個体内の変異を示したオオムギとの組合せにおいて出現した。この組合せには半数体のほか異数性の染色体数(2n=24)で安定した個体が出現したことを考えると、半数体は両親配偶子の受精後、接合子～比較的初期の胚発生においてオオムギの染色体を失ったため生じたと考えるのが妥当であろう。すなわち、オオムギとの組合せのF₁では染色体不安定性を起こす遺伝子型が両親から補足的に生じ、その結果オオムギ染色体の消失をもたらしたと考えられる。

ミズタカモジグサとカモジグサとのF₁は不稔であるが、染色体の対合量は高い⁷⁾。両種がコムギやオオムギとの交雑親和性において極めて類似した現象を示すことは、交雑親和性に関する遺伝子型も両種間に共通に存在することを示すと考えられる。

摘 要

ミズタカモジグサ (*Elymus humidus* Osada, 2n=6x=42) を雌親とし、六倍性普通コムギ (*Triticum aestivum* L., 2n=6x=42)、オオムギ栽培品種 (*Hordeum vulgare* L., 2n=2x=14) 及びテンキグサ (*Leymus mollis* Pilger, 2n=4x=28) を花粉親とする属間交雑実験を行い、交雑親和性や得られたF₁の細胞遺伝学的特異現象について研究した。着粒率には花粉親とした属間に明らかな差異がみられ、コムギとの組合せは平均5.4%、オオムギによる授粉では平均39.9%であった。胚培養による生育雑種F₁植物数もオオムギとの組合せが高い値を示し、とくに成城1号との組合せは77.4%の発芽率を示した。しかし、生育個体数では45.2%に減少した。六倍性コムギとのF₁植物の生育は良好で穂は両親の中間型であった。また、根端細胞では両親の半数染色体数の和の2n=42がみられた。葯の裂開は全くなく、不稔であったが、コムギ親の授粉によって少数のBF₁種子が得られた。オオムギとのF₁では外部形態及び染色体数の変異が個体間に、また個体によっては同一個体内にみられた。根端細胞において両親の半数染色体数の和である2n=4x=28を中心として同一個体内の細胞間に染色体数の変異がみられる個体では葉身などに縦方向に縞状のキメラがみられた。また2n=21及

び $2n=24$ の個体も生じた。 $2n=21$ の個体はミズタカモジグサと同一形質をもつが、やゝ繊細な植物であり、オオムギの染色体の消失によって生じたミズタカモジグサの多倍数性半数体($2n=3x=21$)であることが明らかである。

文 献

- 1) Clayton, W. D. and S. A. Renvoize : Genera graminum. Grasses of the world. 1-389, Her Majesty's Stationery Office, London (1986)
- 2) Dewey, D. R. : The genomic system of classification as a guide to intergeneric hybridization with the perennial Triticeae. (In : Gene manipulation in plant improvement, J. P. Gustafson ed.), 209-279, Plenum Press, New York (1984)
- 3) Muramatsu, M., S. Kaneta, R. Ikeda, T. Uetsuki and K. Takahashi : Hybridization of Japanese indigenous *Agropyron* (*Roegneria*) species with hexaploid wheat and cytogenetics of some of the F_1 , BF_1 and amphiploid plants. Proc. 6th Intern. Wheat Genet. Symp. 1983 1041-1048 (1983)
- 4) Muramatsu, M., N. Tamura, H. Uno, N. Kuioi, T. Kudo, S. Shiota, M. Yamaguchi, K. Ohe, K. Hijiya, H. Tsutsumi, M. Sorai, N. Kashino, T. Ohta and T. T. Vu : Cross-compatibility of Triticeae species indigenous to Japan and cytogenetics of F_1 hybrids. *Hereditas* 116, 263-269 (1992)
- 5) Ohwi, J. : Flora of Japan (Revised ed.). (In Japanese). 1-1560, Shibundo. Tokyo (1965)
- 6) Osada, T. : Illustrated grasses of Japan. 1-795, Heibonsha Ltd., Tokyo (1989)
- 7) Sakamoto, S. and M. Muramatsu : Cytogenetic studies in the tribe Triticeae. II. Tetraploid and hexaploid hybrids of *Agropyron*. *Japan J. Genetics* 41, 155-168 (1966)