

総 説

紅藻スサビノリ (*Porphyra yezoensis* Ueda) における色素変異型のメンデル遺伝

三浦昭雄*・高木 優**

*青森大学工学部 (030 青森市幸畑2-3-1)

**工業技術院生命工学工業技術研究所 (305 つくば市東1-1)

Miura, A. and Ohme-Takagi, M. 1994. Mendelian inheritance of pigmentation mutant types in *Porphyra yezoensis* (Bangiaceae, Rhodophyta). Jpn. J. Phycol. 42: 83–101.

Sectorially variegated chimeric foliose thalli (gametophyte) composed of a red-type sector and a wild-type sector, and a green-type sector and a wild-type sector were collected from cultivated *Porphyra yezoensis* populations in Tokyo Bay in 1973 and 1974, respectively, for the first time. The red-type and the green-type strains were isolated from the red-type and the green-type sector, respectively. For genetic analyses of those mutant-types, cross experiments were performed between the mutant-type and the wild-type, and between the two mutant-types. *P. yezoensis* is monoecious and therefore can both self and outcross, thus producing homozygous and heterozygous F₁ conchocelis (sporophyte) in a cross experiment. In the crosses of the mutant-type with the wild-type only single-colored F₁ foliose thalli of the maternal color-type were produced from homozygous F₁ conchocelis, while from heterozygous F₁ conchocelis were produced a large number of chimeric F₁ foliose thalli composed of four, three or two sectors of the maternal and the paternal color-type in addition to single-colored F₁ foliose thalli of the maternal or the paternal color-type. In the crosses between the mutant-types, on the other hand, only a few F₁ foliose thalli of the maternal color-type were produced from homozygous F₁ conchocelis, while from heterozygous F₁ conchocelis were produced a large number of chimeric F₁ foliose thalli composed of four, three or two sectors of the parental and the non-parental color-type in addition to a few single-colored F₁ foliose thalli of the parental or the nonparental color-types. To clarify the mechanism of the formation of chimeric foliose thalli, the germination process of a specified conchospore was pursued with time lapse by using the color-type as a marker. As the result, it became clear that each sector of a chimeric foliose thallus originated from the respective cell of the four-, three-, or two-cell germling of the conchospore. Thus, the four-cell germling of a conchospore is considered to be equivalent to the ordered tetrad as in fungi *Neurospora*. Accordingly, various types of chimeric foliose thalli corresponded to the tetrad types, and they could be identified with the ordered tetrad types. Three-cell germlings of the conchospore are considered to be modified cases of the four-cell germling in which the basal cell of the germling ceased further cell division at the two-cell stage. Tetrad analyses were carried out using frequencies of the first division segregation pattern and the second division segregation pattern in chimeric foliose thalli obtained in the crosses between the mutant-type and the wild-type, and using frequencies of the parental ditype (PD), nonparental ditype (NPD) and tetratype (T) in chimeric foliose thalli obtained in the crosses between mutant-types. The red-type as well as the green-type is governed by a single recessive allele. The red-type and the green-type genes are situated at different loci on the same chromosome and they constitute a linkage group. The heterozygous conchocelis filaments obtained in the crosses between the mutant-type and the wild-type are considered to be monohybrid, and those obtained in the crosses between the mutant-types to be dihybrid. The recombination value was 17.9 between the red-type gene and the centromere, 15.8 between the green-type gene and the centromere, and 36.4 between the red-type gene and the green-type gene. The genetics of the pigmentation mutants mentioned above proves that meiosis occurs during conchospore germination in *P. yezoensis*. In addition, the life cycle of *P. yezoensis* is recognized as unusual one among Rhodophyta, because the conchospore is diploid and conchospores from heterozygous conchocelis produce chimeric foliose thalli after the meiosis that takes place during germination.

Key Index Words: Chimera—conchospore—dihybrid—life cycle—Mendelian inheritance—monohybrid—ordered tetrad—*Porphyra yezoensis*—pigmentation mutant—tetrad analysis

Akio Miura, Faculty of Engineering, Aomori University, Kobata 2-3-1, Aomori-shi, 030 Japan

Masaru Ohme-Takagi, National Institute of Bioscience and Human Technology, Higashi 1-1, Tsukuba-shi, 305 Japan

1. はじめに

スサビノリは、栽培ノリの最も代表的な種である (Miura 1988)。その栽培集団のなかから赤色型区分をもつ区分状斑入りキメラ葉状体 (図1, 図3) が1973年に、続いて緑色型区分をもつものが1974年にそれぞれ初めて発見採集された。それらの各区分から赤色型系統, 緑色型系統, および野生型系統を分離し, それらの株の保存, 維持に成功した (Miura 1975, 三浦 1975, 高原他1976)。これらの色素変異型の遺伝子分析を行った (三浦・国藤 1980, Miura 1985) ことが以下に述べる結果を得る研究の始まりであった。

スサビノリの生活環は葉状体である配偶体の世代と糸状体である胞子体の世代との間で規則正しい世代交代が行われて完結されている。葉状体は巨視的で1倍体であるのに対して, 糸状体は微視的で2倍体である (堀 1993)。従来, アマノリ属の減数分裂は, 糸状体に形成される殻胞子の形成時に起こるものと推定されていた (Migita 1967, Giraud et Magne 1968, Kito 1967, 1974, 1978)。しかし, 本研究の結果, スサビノリでは, 減数分裂は殻胞子の発芽時に起こることが遺伝学的に明らかにされ, そのことによって区分状斑入りキメラ葉状体が生じることがわかった (Ohme and Miura 1988, 大目 1989, 三浦 1990a)。

また, 自然突然変異型である赤色型と緑色型は, 単一の, 劣性の対立遺伝子によって支配されていること, 赤色型遺伝子と緑色型遺伝子は, 同一連鎖群に属する非対立遺伝子であること, したがって赤色型および緑色型と野生型との雑種は一遺伝子雑種であり, 赤色型と緑色型との雑種は二遺伝子雑種であることなどがわかった (Ohme and Miura 1988)。

この総説では, 野生型と赤色型と緑色型と黄色型だけについて述べるが, この他に明赤色型, 明緑色型, 明黄色型, 紫色型, 橙色型も分離されている。これらの色彩型はいずれもメンデル遺伝によって伝達されることが確められている (Miura 1985, Niwa *et al.* 1993)。

上述の事項について以下に述べることにする。

2. 材料と方法

1) 材料

赤色型の系統 (F-6) は千葉県富津市の新富津漁業協同組合のノリ栽培漁場における栽培集団の中から赤色型の一色彩型葉状体の特定の個体を選択し, その個体から果胞子をとって糸状体を培養して保存されていた

ものである (三浦 1975, Miura 1975)。一方, 緑色型の系統 (C-0 giant) は, 同様に同じノリ栽培漁場で採集された緑色型区分を持つ区分状斑入りキメラ葉状体の緑色型区分から果胞子をとって育成した。その緑色型の一色彩型葉状体の中から特定の個体を選択し, その個体からさらにもう一度果胞子をとって糸状体を培養して保存されていたものである (高原他 1976)。野生型の系統 (U-51) は, 千葉県木更津市牛込漁業協同組合のノリ栽培漁場における栽培集団の中から選択された野生型の葉状体の特定の個体から果胞子をとって糸状体を培養して保存されていたものである (Ohme *et al.* 1986)。なお, これらの系統の株はいずれも東京水産大学藻類増殖学講座の研究室に保存されていた。

赤色型, 緑色型および野生型については, これらの葉状体と糸状体の生体吸光スペクトルと色素含量の差異が明らかにされている (Kikuchi *et al.* 1979, Aruga and Miura 1984, Niwa *et al.* 1993)。野生型に対して赤色型はフィコエリスリンの質的な遺伝変異であり, 緑色型はフィコエリスリンが少ない量的な遺伝変異であることが報告されている。

2) 方法

培養方法と交雑実験の方法については高原他 (1976), 三浦 (1990a) および三浦他 (1992) に詳しく述べられている。交雑実験の操作の手順は, 結果とともに, 緑色型と野生型との交雑の場合については図2に, 赤色型と緑色型との交雑の場合については図5に示した。

保存されている赤色型, 緑色型および野生型系統の糸状体から交雑に用いる母本および父本とする葉状体を育成する。交雑は, 交雑組合せにしたがって, それぞれの色彩型の成熟前の葉状体の上部縁辺部分から 2×2 cm ぐらいの小葉片各1片を切りとる。切りとった各小葉片は 300 ml 容の三角フラスコに収容し, 果胞子が形成されるまで培養する。成熟すれば, 葉片は崩壊してくるので成熟の度合は容易にわかる。葉片が崩壊しはじめたら, 葉片を取り出して, 葉片ごとに乳鉢で搗潰して濾過しその沈澱物 (果胞子) をピペットで吸いとりて試験管に注入する。果胞子の培養開始から30-40日後には試験管の壁面に糸状体のコロニーが肉眼視されるようになる。この1代目の糸状体すなわち F_1 糸状体は, 果胞子を植え付けてから約40日後には, 径 3-5 mm のコロニーに生長し, 色彩型がわかるようになる。色彩型が識別できるようになったらコロニーを色彩型ごとに, また1つのコロニーごとに三角フラスコに収容し, 培養を続ける。この F_1 糸状体に

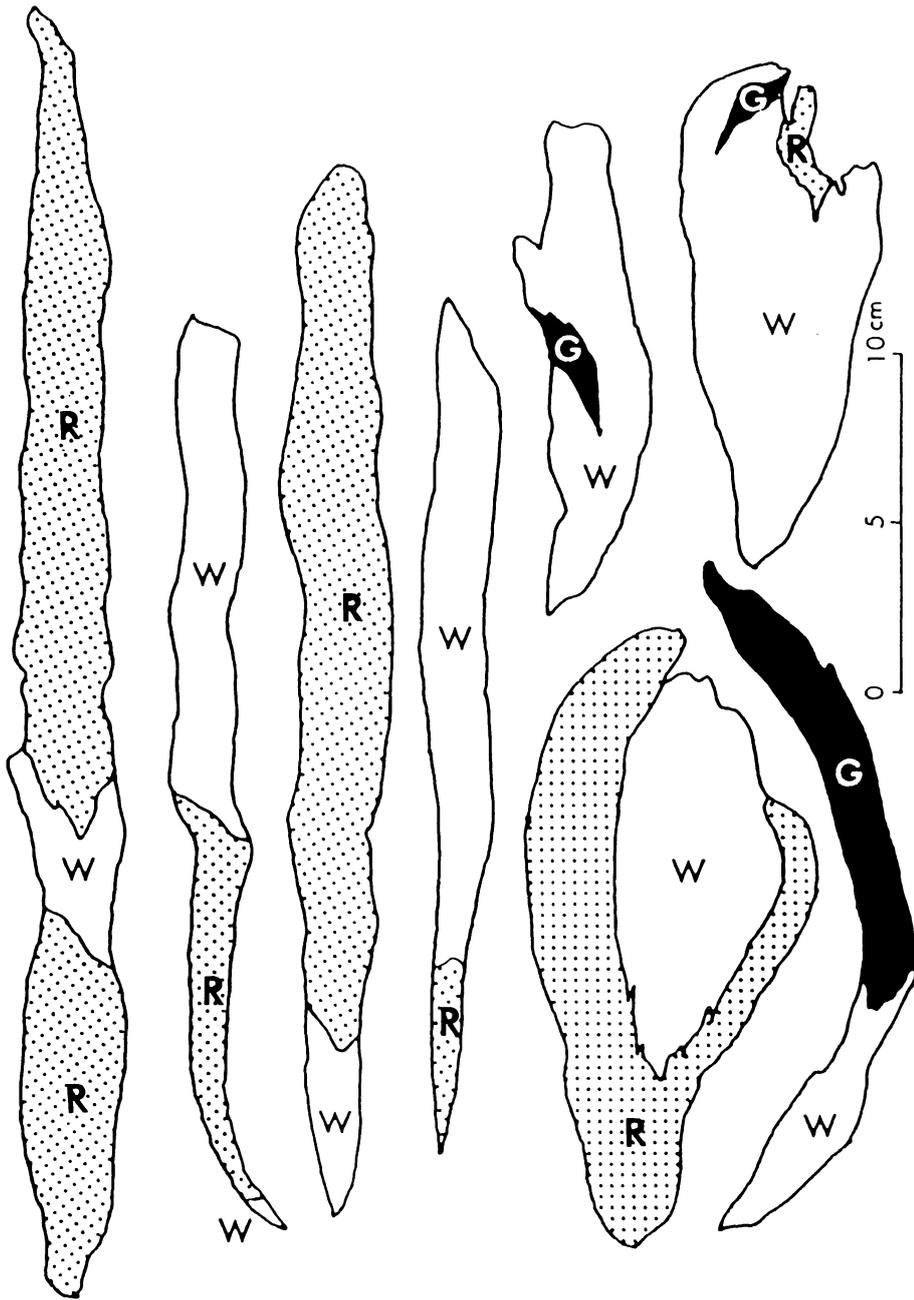


図1. スサビノリにみられた区分状斑入りキメラ葉状体 W, 野生型区分; R, 赤色型区分; G, 緑色型区分 (三浦 1979, Miura 1984)

殻孢子嚢を形成させ、殻孢子を放出させて1代目葉状体すなわち F₁ 葉状体を育成する。

スサビノリは、雌雄同株であるので、自殖と他殖の機会をもっている。したがって、野生型と野生型との交雑では、他殖による雑種の糸状体も自殖による純種

の糸状体も同じく野生型を示すので区別ができない。赤色型または緑色型を雌雄とすれば、雑種の糸状体は野生型を示し、純種の糸状体は雌親の色彩型を示すので容易に区別できる。この事は、後で述べる「色彩型の伝達様式」の項で詳しく述べる。また、雄親からも果胞

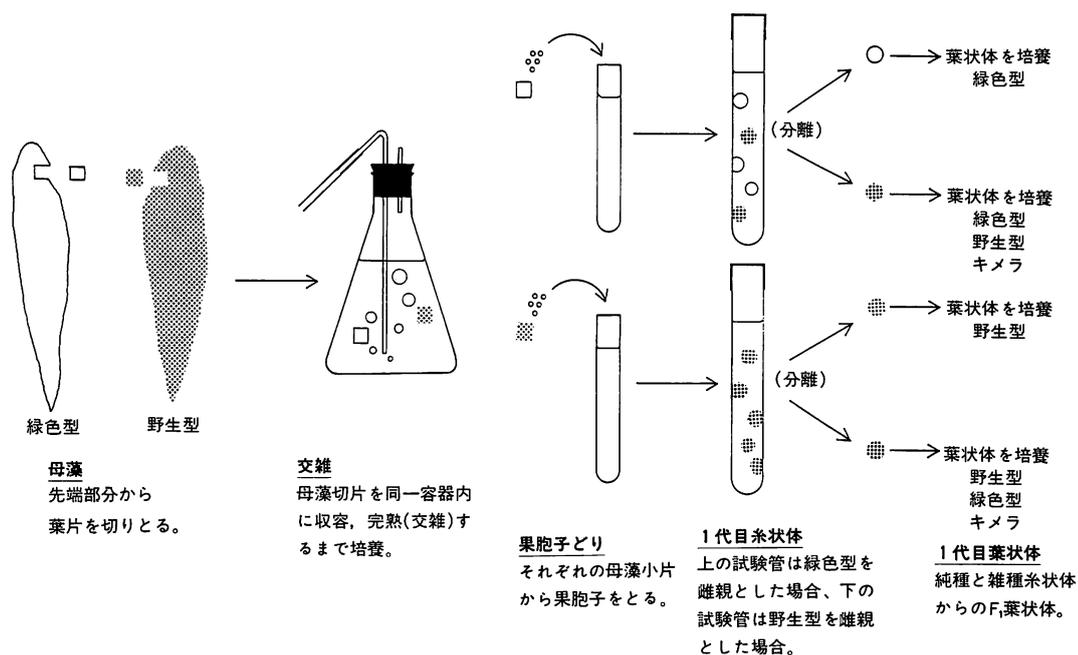


図2. スナビノリの緑色型と野生型との交雑実験操作の手順とその結果 (三浦 1990a)

子をとれば、同時に正逆交雑を行なったことになる。

糸状体の培養にも葉状体の培養にも PES 培地 (Bold and Wynn 1978) を用いた。培養時の温度、照度、日長条件は、恒温培養装置を用いて以下のとおりに設定した。糸状体と葉状体の生長はこれらの条件によって制御されているが、糸状体と葉状体とはその条件が異なっている。生長した糸状体に殻胞子嚢を形成させるには、22°C, 2,000 lux, 10 hL:14 hD のいわゆる高温、低照度、短日条件で糸状体を培養する。殻胞子を成熟させて、放出させるには、15°C, 7,000 lux, 10 hL:14 hD のいわゆる低温、高照度、短日条件で通気しながら糸状体を培養する。低温、高照度、短日条件に糸状体を移してから3-4日後には、通常殻胞子の放出がみられる。殻胞子が多量に放出された場合には、フラスコの器底に殻胞子が沈澱物様を呈し肉眼視される。放出された殻胞子は、基物に付着することなく浮遊状態では発芽しないので基物を与えて着生させなければならない。殻胞子はフラスコの器底や器壁に着生して発芽生長するが、これらは密生し過ぎて取扱いが不便であるばかりでなく生長もよくない。そこで、長さ3-5 cm に切った500デニール位のビニロンの単繊維を基物としてフラスコ内に投入し、通気してその単繊維を環流浮遊させる。放出された殻胞子はこの単繊維に着生して発芽生長する。葉長が約1 cm に達した

ら、葉状体は、単繊維からとりはずして通気による浮遊培養を行う。葉状体の培養条件は殻胞子の成熟・放出条件と同じである。実験室での葉状体の生長は、海での生長にくらべると遅いが、殻胞子の着生後5日ごろまでは1日1細胞の速さで生長する。10日後には100細胞以上になり、50-60日後には、葉長45-65 cm に達して、精子嚢、造果器、果胞子嚢を形成して成熟する。成熟した葉状体から果胞子を取って糸状体を培養する時の条件は、22°C, 800 lux, 14 hL:10 hD のいわゆる高温、低照度、長日条件で、静置培養する。

3. 変異型と野生型との交雑実験

この交雑を行えば、緑色型と赤色型は何個の遺伝子で支配されているか、また、野生型に対する優劣の関係はどうなっているかなどが明らかになる。この交雑実験については、三浦 (1976, 1978, 1979, 1990a), Miura (1985), 三浦・国藤 (1980), Ohme *et al.* (1986), Ohme and Miura (1988), Niwa *et al.* (1993) の報告がある。

1) 色彩型の伝達様式

交雑実験の結果は交雑実験操作の手順とともに図2の右端に図示されているが、正逆交雑実験の結果は表1にまとめて示した。

図2では1代目糸状体すなわち F₁ 糸状体のところの上と下の2本の試験管のうち、上の試験管には緑色型の葉片から、下の試験管には野生型の葉片からとった果胞子がそれぞれ植えつけられている。上の試験管には白抜き丸と網目丸とが描かれている。白抜き丸は雌親の色彩型を示し、網目丸は雄親の色彩型を示している。この試験管には緑色型と野生型の F₁ 糸状体が生じている。一方、下の試験管には網目丸の丸だけが描かれている。この試験管には野生型の F₁ 糸状体だけが生じている。次に上の試験管からは緑色型と野生型の F₁ 糸状体を取り出して株ごとに別々に培養し F₁ 葉状体を育成する。緑色型の F₁ 糸状体からは緑色型の F₁ 葉状体だけが生じた。一方野生型の F₁ 糸状体からは、緑色型と野生型の一色彩型葉状体と緑色型区分と野生型区分とからなる区分状斑入りキメラ葉状体が生じた。下の試験管からは野生型の F₁ 糸状体を取り出して株ごとに培養して F₁ 葉状体を育成する。野生型のある株からは野生型の F₁ 葉状体だけが生じ、野生型のある株からは、野生型と緑色型の一色彩型の F₁ 葉状体と緑色型区分と野生型区分とからなる区分状斑入りキメラの F₁ 葉状体が生じた。

上述の色彩型の伝達様式は、赤色型と野生型との交雑の場合にもよく一致した。また、正交雑、逆交雑のいずれの場合にも色彩型の伝達様式はよく一致した。正逆交雑での色彩型の伝達様式を表1に示した。

表1によれば、変異型を雌親とし、野生型を雄親と

表1. スサビノリの緑色型および赤色型と野生型との正逆交雑実験結果 W, 野生型; G, 緑色型; R, 赤色型 (三浦 1979, 三浦・国藤 1980, Ohme *et al.* 1986)

交 雑 組 合 せ*	F ₁ 糸状体	F ₁ 葉状体	推定交雑 組 合 せ
♀ ♂			
G × W	G	G	G × G (自殖)
	W	W, G キメラ	G × W (他殖)
R × W	R	R	R × R (自殖)
	W	W, R キメラ	R × W (他殖)
W × R	W	W	W × W (自殖)
	W	W, R キメラ	W × R (他殖)

* 交雑組合せの欄で先に掲げた色彩型はその組合せでの雌親の色彩型を示し、それから果胞子をとったことを示す。後に掲げた色彩型は雄親の色彩型を示す。

した場合には、F₁ 糸状体には、常に変異型と野生型とが生じるのに対して、野生型を雌親として変異型を雄親とした場合には、F₁ 糸状体には野生型だけが生じる。変異型を雌親とした場合に生じた変異型の F₁ 糸状体は自殖による純種で、野生型の F₁ 糸状体は他殖による雑種であることを示唆している。

糸状体は2倍体で葉状体は1倍体である (Yabu and Tokida 1963, Yabu 1969, Migita 1967, Kito 1967, 1974, 1978) ので、スサビノリの減数分裂は F₁ 糸状体から F₁ 葉状体が生じる間に起こっていると推察される。F₁ 葉状体における色彩型の分離は減数分裂が F₁ 葉状体が生じる時に起こっていることを示唆している。

上述の色彩型の伝達様式で雑種の F₁ 糸状体が常に野生型を示すことは、赤色型と緑色型の形質は、野生型に対して劣性であることを示している。

2) 区分状斑入りキメラ葉状体の形成機構とその構成

このことについては、Ohme and Miura (1988), 大目 (1989), 三浦 (1990a) の報告がある。ここでは変異型と野生型との交雑の場合についてだけ述べる。変異型と変異型との交雑の場合については、「4. 変異型と変異型との交雑実験」の項であらためて述べる。

(1) 形成機構

区分状斑入りキメラ葉状体がどのようにして形成されるかその機構については交雑実験では分からない。区分状斑入りキメラ葉状体を構成する各区分の色彩型は、F₁ 葉状体が生じる時に分離して現われる一色彩型葉状体の色彩型に限られている。すなわち、区分状斑入りキメラ葉状体の形成機構はこの色彩型の分離に深いかかりをもっていると考えられる。

緑色型と野生型との交雑 (I) と赤色型と野生型との交雑 (II) の場合に生じる雑種の F₁ 糸状体から生じた F₁ 葉状体の色彩型の頻度を表2に示した。F₁ 葉状体には、一色彩型葉状体の他に区分状斑入りキメラ葉状体が多数生じた。区分状斑入りキメラ葉状体の頻度は、緑色型と野生型との交雑の場合には、92.9%で、野生型と赤色型との交雑の場合には97.0%、赤色型と野生型との交雑の場合には94.3%ときわめて高い。それに対して一色彩型葉状体の頻度は低く10%にも満たなかった (Ohme *et al.* 1986, 三浦 1990a)。

三浦・国藤 (1980), Miura (1985) および Niwa *et al.* (1993) は色彩型の分離比を一色彩型葉状体の頻度に区分状斑入りキメラ葉状体の各区分の色彩型の頻度を加算して算出した。その比がほぼ1:1なることに基づいて赤色型、緑色型および紫色型は野生型に対立する

表2. スサビノリの緑色型 (I), および赤色型 (II) と野生型との交雑実験で生じた雑種の F₁ 糸状体から生じた F₁ 葉状体の色彩型とその頻度 W: 野生型, R: 赤色型, G: 緑色型 (Ohme *et al.* 1986, 三浦 1990a)

(I) 緑色型と野生型との交雑		
色彩型	F ₁ 葉状体の個体数 G × W*	
一色彩型葉状体		
W	186	
G	114	
キメラ葉状体**		
W + G***	1282	
G + W	1302	
W + G + W	691	
G + W + G	637	
W + G + W + G	4	
G + W + G + W	12	
キメラ葉状体の頻度	G × W*	92.9%

(II) 赤色型と野生型との交雑		
色彩型	F ₁ 葉状体の個体数	
	W × R*	R × W*
一色彩型葉状体		
W	26	11
R	24	18
キメラ葉状体**		
W + R***	528	166
R + W	491	172
W + R + W	280	77
R + W + R	316	61
W + R + W + R	2	0
キメラ葉状体の頻度	W × R* R × W*	97.0% 94.3%

* 先に書いてあるほうが雌親。

** キメラ葉状体の区分は左から右に向かって葉状体の先端から基部に向かって並んでいることを示している。

*** +記号は区分のつながりを示し、遺伝子記号の+ではない。

単一遺伝子支配を受けていると推定した。しかし、区分状斑入りキメラ葉状体の形成機構が解明されて、その遺伝学的意味が明らかにされた上でなければ、区分状斑入りキメラ葉状体を構成する各区分の色彩型の頻度の比で色素変異型が単一遺伝子の支配を受けているとはいえない。この場合の1:1の分離比は偶然の一致であるかもしれない。

そこで、Ohme and Miura (1988), 大目 (1989) は区分状斑入りキメラ葉状体の形成機構を解明するため

表3. スサビノリの緑色型と野生型との交雑によって生じた雑種の F₁ 糸状体の殻胞子から生じた区分状斑入りキメラ葉状体と一色彩型葉状体とそれらに対応する色彩型区分の配列、線状四分子の遺伝子型及び減数分裂における分離様式 W: 野生型, G: 緑色型の表現型。+: 野生型, g: 緑色型の遺伝子型 X は4細胞期の, XX は3細胞期の発芽体で最下部の細胞が根様系細胞に変成してその後の細胞分裂が停止したことを示す。M_I は第一分裂分離を, M_{II} は第二分裂分離を示す (三浦 1990a)

区分状斑入りキメラと一色彩型葉状体*	色彩型区分の配列**	線状四分子の遺伝子型***	減数分裂の分離様式
W + G + W + G	C = E ≠ D = F	(+ g + g)	M _{II}
G + W + G + W	C = E ≠ D = F	(g + g +)	
G + W + G	C = F ≠ D = E	(g + + g)	
	C = E ≠ D	(g + g X)	M _{II}
W + G + W	C = F ≠ D = E	(+ g g +)	
	C = E ≠ D	(+ g + X)	M _{II}
W + G	C = D ≠ E = F	(+ + g g)	
	C = D ≠ E	(+ + g X)	M _{II}
	C ≠ D = E	(+ g g X)	
	C ≠ D	(+ g XX)	M _I
G + W	C = D ≠ E = F	(g g + +)	
	C = D ≠ E	(g g + X)	M _I
	C ≠ D = E	(g + + X)	
	C ≠ D	(g + XX)	M _I
G	C = D	(g g XX)	
W	C = D	(+ + XX)	

* +記号は区分のつながりを示し、遺伝子記号の+ではない。

** C, D, E, F は4細胞期の殻胞子の発芽体から生じた区分状斑入りキメラ葉状体の区分を示し、等号記号(=)は区分間の色彩型が同じであることを示し、等号否定記号(≠)は異なることを示す。図4参照。

*** この欄の+記号は野生型を示す遺伝子記号である。

に、雑種の F₁ 糸状体から放出された殻胞子のなかから特定の数コの殻胞子を選び、その発芽生長の過程を経日的に追跡して区分状斑入りキメラ葉状体の形成過程の追究を試みた。雑種の F₁ 糸状体から放出された殻胞子の発芽体は20細胞期以後には区分状斑入りキメラ葉状体の各区分の色彩型が識別されるようになるので、色彩型を標識として各区分の形成過程を逆にたどることによって殻胞子の発芽の過程とを結びつけて区分状斑入りキメラ葉状体の形成機構を解明した。すなわち、区分状斑入りキメラ葉状体の各区分は、殻胞子の4細胞期または3細胞期の発芽体の各細胞をそれぞれ起源としていることがわかった。区分状斑入りキメラ葉状体は4区分以上にはならないことと、一色彩型葉状体に現われる色彩型で構成されていることは、殻

胞子が発芽して4細胞期に至る間に減数分裂が起こって色彩型が分離することを示している。したがって、4細胞期または3細胞期の殻胞子の発芽体は、アカパンカビなどの菌類でよく知られている線状四分子に相当するものであることを示している。3細胞期の発芽体は、本来、4細胞期の発芽体になるはずのものであるが2細胞期の時、基部の細胞が根様系細胞に変成して、細胞分裂が停止し、上部の細胞だけが分裂したために生じたことがわかった。しかしその原因はわからない。

上述の区分状斑入りキメラ葉状体の形成過程は図3のAにその一例の顕微鏡写真を示した。この区分状斑入りキメラ葉状体は上から野生型区分、緑色型区分と野生型の根様系細胞からなっている。この顕微鏡写真では、3細胞期の発芽体の3細胞をそれぞれの区分

の起源としていることが示されている。

変異型と野生型との交雑の場合には、区分状斑入りキメラ葉状体は、表2、表3、表4に示されているように6種類(型)に限られる。この6型の区分状斑入りキメラ葉状体と一色彩型葉状体の形成機構を図4に示した。すなわち、殻胞子は正常に発芽して図4の1から2へ、2から3への経路をたどる。図4の2の4細胞期の発芽体の一部と図4の5の3細胞期の発芽体は最下部の細胞が根様系細胞に変成して細胞分裂を停止している。この場合には図4の2から4への経路と図4の5から6への経路をたどる。殻胞子は発芽して図4の1でaとbの細胞を生じ、図4の2でaからeとdを、bからeとfの細胞を生じ、図4の5ではaからeとdを生じるが、bは根様系細胞に変成することを示している。さらに図4の3、4、6では、cか

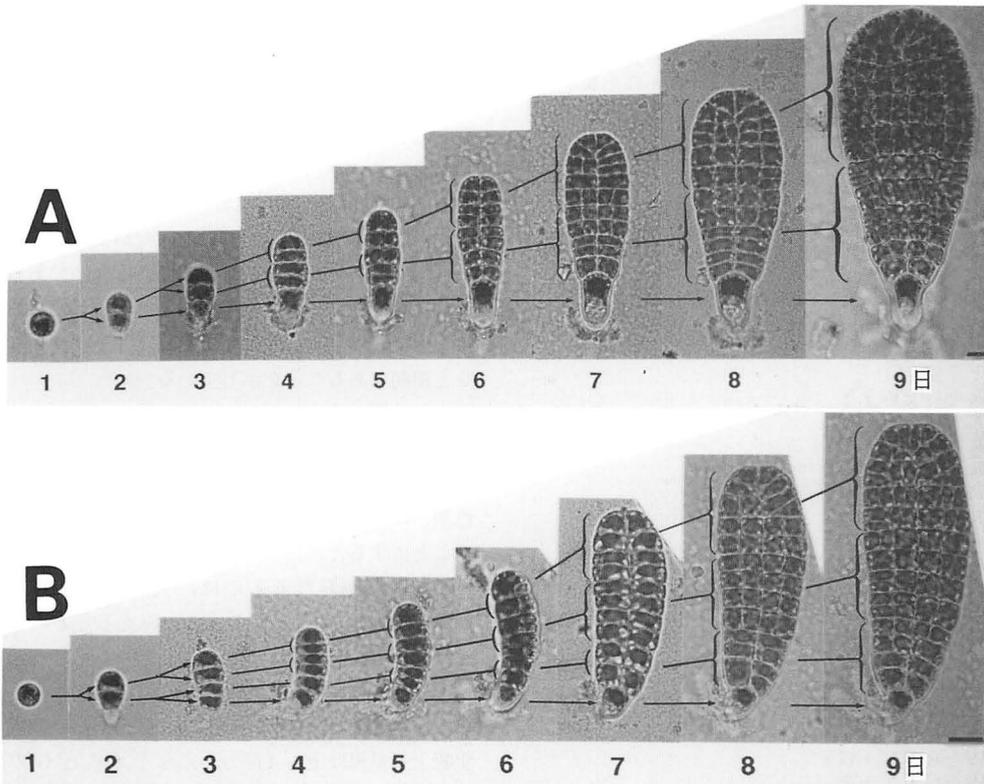


図3. スサビノリにおける区分状斑入りキメラ葉状体の形成過程 A, 緑色型と野生型の交雑によって生じた雑種の F₁ 糸状体から放出された殻胞子から生じた区分状斑入りキメラ葉状体の形成過程。上から野生型区分、緑色型区分と野生型の根様系細胞からなっている。数字は殻胞子が放出されてからの日数を示し、3日目の発芽体の3細胞が区分状斑入りキメラ葉状体の各区分の起源となっている。B, 赤色型と緑色型との交雑によって生じた雑種の F₁ 糸状体から放出された殻胞子から生じた区分状斑入りキメラ葉状体の形成過程。上から緑色型区分、赤色型区分、緑色型区分と赤色型の根様系細胞からなっている。Aの場合と同様に3日目の発芽体の4細胞が区分状斑入りキメラ葉状体の各区分の起源となっている。図中右下の棒は 10 μm を示す。(大目1989)

表4. スナビノリの色素変異体の交雑によって生じた雑種の F_1 糸状体 (胞子体) から生じる F_1 葉状体 (配偶体) に出現する区分状斑入りキメラ葉状体の種類 W, 野生型; G, 緑色型; R, 赤色型; Y, 黄色型 (三浦 1990a)

一遺伝子雑種 (g/+ or r/+) の場合		
(区分状斑入りキメラ葉状体) (線状四分子表現型)		
第一分裂分離 (M_{II})		
W+G	←	W+W+G+G
G+W	←	G+G+W+W
第二分裂分離 (M_I)		
W+G+W	←	W+G+G+W
G+W+G	←	G+W+W+G
W+G+W+G		
G+W+G+W		
6種類		
二遺伝子雑種 (r +/+ g) の場合		
(区分状斑入りキメラ葉状体) (線状四分子表現型)		
両親型 (PD)		
R+G	←	R+R+G+G
G+R	←	G+G+R+R
R+G+R+G		
G+R+G+R		
R+G+R	←	R+G+G+R
G+R+G	←	G+R+R+G
非両親型 (NPD)		
W+Y	←	W+W+Y+Y
Y+W	←	Y+Y+W+W
W+Y+W+Y		
Y+W+Y+W		
W+Y+W	←	W+Y+Y+W
Y+W+Y	←	Y+W+W+Y
テトラ型 (T)		
R+G+W+Y		
R+G+Y+W		
R+W+G+Y		
R+W+Y+G		
R+Y+W+G		
R+Y+G+W		
G+R+W+Y		
G+R+Y+W		
G+W+R+Y		
G+W+Y+R		
G+Y+W+R		
G+Y+R+W		
W+Y+R+G		
W+Y+G+R		
W+R+G+Y		
W+R+Y+G		
W+G+Y+R		
W+G+R+Y		
Y+W+R+G		
Y+W+G+R		
Y+R+G+W		
Y+R+W+G		
Y+G+W+R		
Y+G+R+W		

6 PD+6 NPD+24 T=36種類

らCの区分を, dからDの区分を, eからEの区分を, fからFの区分が生じて区分状斑入りキメラ葉状体が形成されることを示している。区分状斑入りキメラ葉状体の各区分には点模様と横縞模様がつけられている。この2種類の模様は, 変異型と野生型の2種類の色彩型を表現している。いずれが変異型かまたは野生型であってもよい。点模様が変異型の1つである場合と野生型である場合とがある。その関係は横縞模様についても同様である。各区分状斑入りキメラ葉状体の左側には, 各区分の色彩型が同じである場合には等号記号(=)で区分を結び, 異なる場合には等号否定記号(≠)で区分を結んだ式で区分状斑入りキメラ葉状体の各区分の色彩型の構成を示した。

変異型と野生型との交雑で生じる区分状斑入りキメラ葉状体の型は, 表2, 表3, 表4にも示したとおりで, 図4の3の $C=D \neq F=F$, $C=E \neq D=F$ および $C=F \neq D=E$ の3型が生じる。各区分の色彩型が入れ替ればさらに3型ふえて6型となる。

図4の3の3型の区分状斑入りキメラ葉状体を基本型として, 図4の4の区分状斑入りキメラ葉状体は図4の3のFの区分が欠落し, 図4の6ではさらに図4の4のEの区分が欠落したものとみることができる。図4の6の $C=D$ はEとFの区分が欠落し, 残りのCとDの区分の色彩型が同じであるものであるが, これは見掛け上一色彩型葉状体となる。一色彩型葉状体も形成機構上からみれば, 実は, 区分状斑入りキメラと相同であることを示している。

(2) 構成

区分状斑入りキメラ葉状体の構成を上端の区分から下端の区分まで色彩型の表現型記号(野生型, W; 緑色型, G)を用いて各区分を+符号で結んで書き表わすことにすると, たとえば, $W+W+G+G$ と表現される4区分からなるものは, 実際には見掛け上, $W+G$ の2区分からなるようにみえることになる。また, $W+G+G+W$ の4区分からなるものは, 見掛け上, $W+G+W$ の3区分からなるようにみえることになるし, $W+G+W+G$ の4区分からなるものは実際上も見掛け上も4区分からなる。WとGの区分が入れ替れば, 全部で6型の組み合わせが可能である。また, $W+G+W+G$ の左端あるいは右端の1区分あるいは2区分が欠落しても見掛け上の区分構成は変わらないが, $W+W+G+G$ の場合にはWかGの一色彩型葉状体になる。もし, 一色彩型葉状体も区分状斑入りキメラ葉状体であるとすれば, 変異型と野生型との交雑によって生じる区分状斑入りキメラ葉状体には全

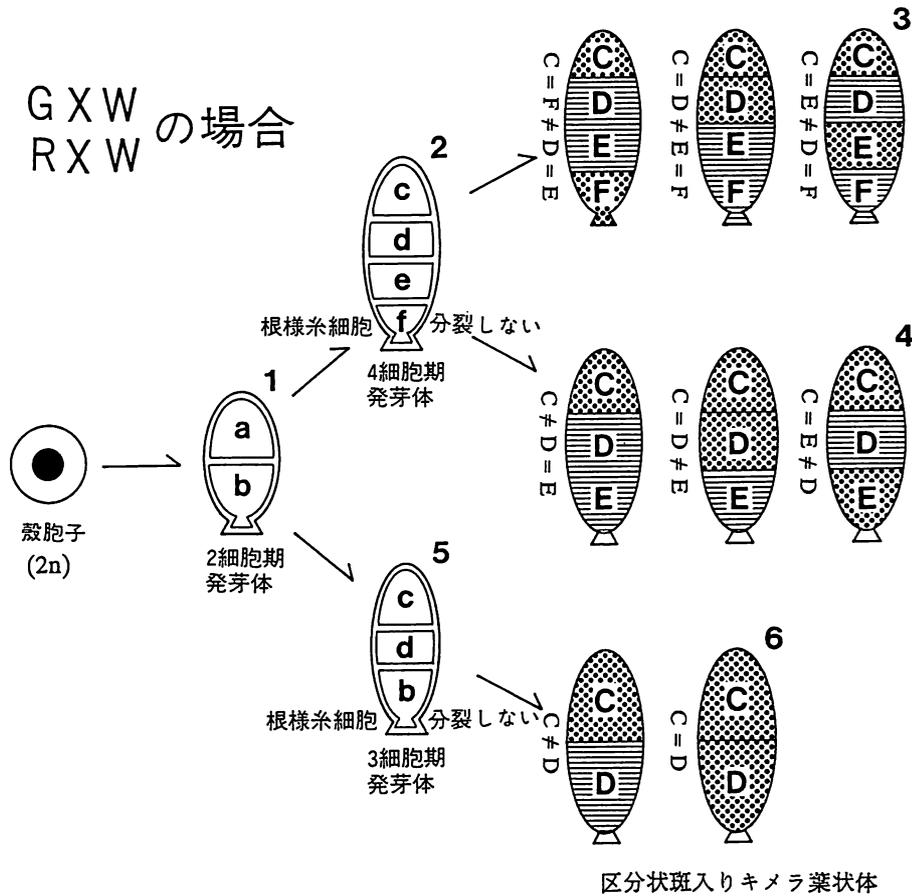


図4. スサビノリの緑色型および赤色型と野生型との交雑によって生じた雑種の F₁ 糸状体から放出された殻胞子の発芽過程と一色彩型葉状体と2区分, 3区分および4区分からなる区分状斑入りキメラ葉状体の形成機構 1, 線状二分子; 2, 線状四分子; 3, 基部細胞が細胞分裂を停止して変形した線状四分子; 3, 4, 6, 区分状斑入りキメラ葉状体; C, D, E, F, 区分状斑入りキメラ葉状体を構成する区分を示し, これらの区分は線状四分子を構成する c, d, e, f の細胞を起源として形成されることを示す。各区分の模様は色彩型のいずれかを示し, その異同は色彩型の異同を示す。各区分間の色彩型が同じ場合には等号記号(=)で, 異なる場合には等号否定記号(≠)で示した。(三浦 1990a)

部で8型あることになる。

表3の「色彩型区分の配列」の欄では, G+W+G と W+G+W に対しては2通りの等号と等号否定記号で結んだ式が示されている。また W+G と G+W に対してはそれぞれに4通りの式が示されている。上述の3区分または2区分からなる区分状斑入りキメラ葉状体の形成過程には2通りまたは4通りあることを示しているが, いずれの形成過程を経るかはわからない。線状四分子の遺伝子型に書かれている X は, 線状四分子のその細胞が根様糸細胞に変化したことを示している。

さて, 表3と表4に示されているように, 変異型と

野生型との交雑によって生じる区分状斑入りキメラ葉状体には, W+W+G+G のように区分の配列が対称的である対称型のもと, W+G+G+W または W+G+W+G のように区分の配列が交互になっている交互型とがある。対称型は, 減数分裂の際に対合した二価染色体で乗り換えが起こらないで減数第一分裂で変異型遺伝子と野生型遺伝子とが分離すること, すなわち, 減数第一分裂分離 (M_I) によって生じる。交互型は, 対合した二価染色体間で乗り換えが起こって対立する両遺伝子の分離が減数第二分裂で起こること, すなわち, 減数第二分裂分離 (M_{II}) によって生じるとされている。表3にスサビノリの緑色型と野生型

との交雑によって生じた「区分状斑入りキメラ葉状体と一色彩型葉状体」とそれに対応させて形成機構との関係を示す「色彩型区分の配列」, 「線状四分子の遺伝子型」および「減数分裂の分離様式」などをまとめて示した。この表のとおり, 変異型と野生型との交雑によって生じる一色彩型葉状体と区分状斑入りキメラ葉状体のすべては M_I 型と M_{II} 型の線状四分子型に同定し, 分類することができた。

M_I 型および M_{II} 型の線状四分子に相当する区分状斑入りキメラ葉状体においては, 各区分の色彩型の分離比は, 表3の「線状四分子の遺伝子型」に示されているように, $2W:2G$ または, $2W:2R$, すなわちその比は $1:1$ であるから赤色型と緑色型は単一の対立遺伝子支配を受けていると結論される。この場合の雑種の F_1 系状体は1対の対立遺伝子が異なる一遺伝子雑種であることになる。

4. 変異型と変異型との交雑実験

この交雑実験を行えば, 緑色型遺伝子と赤色型遺伝子の関係と, それらを交雑させた場合の伝達様式がわかる。

このことについては, 三浦 (1976, 1978, 1979, 1990a), Miura (1985), 三浦・国藤 (1980), Ohme *et al.* (1986), Ohme and Miura (1988), Niwa *et al.* (1993) の

報告がある。

1) 色彩型の伝達様式

交雑実験の結果は, 図5に交雑実験操作の手順とともに図示されているが, 表5に正逆交雑の結果をまとめて示した。図5では, 1代目系状体と1代目葉状体の部分が図2の場合と異なっているが基本的には図2の説明と重複するので省略する。表5について説明する。

赤色型を雌親とした場合には, 赤色型と野生型の F_1 系状体が生じた。赤色型の F_1 系状体からは赤色型の一色彩型の F_1 葉状体だけが生じ, 一方, 野生型の F_1 系状体からは, 赤色型, 緑色型, 野生型および黄色型の一色彩型の F_1 葉状体とこれらの色彩型からなる区分状斑入りキメラ葉状体が生じて色彩型の分離が起こった。赤色型の F_1 系状体は自殖によって生じた純種であり野生型の F_1 系状体は他殖による雑種であることを示している。

逆交雑の場合には, 緑色型と野生型の F_1 系状体が生じた。緑色型の F_1 系状体からは緑色型の一色彩型の F_1 葉状体だけが生じ, 一方, 野生型の F_1 系状体からは, 赤色型, 緑色型, 野生型および黄色型の一色彩型の F_1 葉状体とこれらの色彩型の区分からなる区分状斑入りキメラ葉状体が生じて色彩型の分離が起こっている。これらのことは, 正交雑の場合と同様に, 緑色型の F_1 系状体は自殖による純種であり, 他方, 野

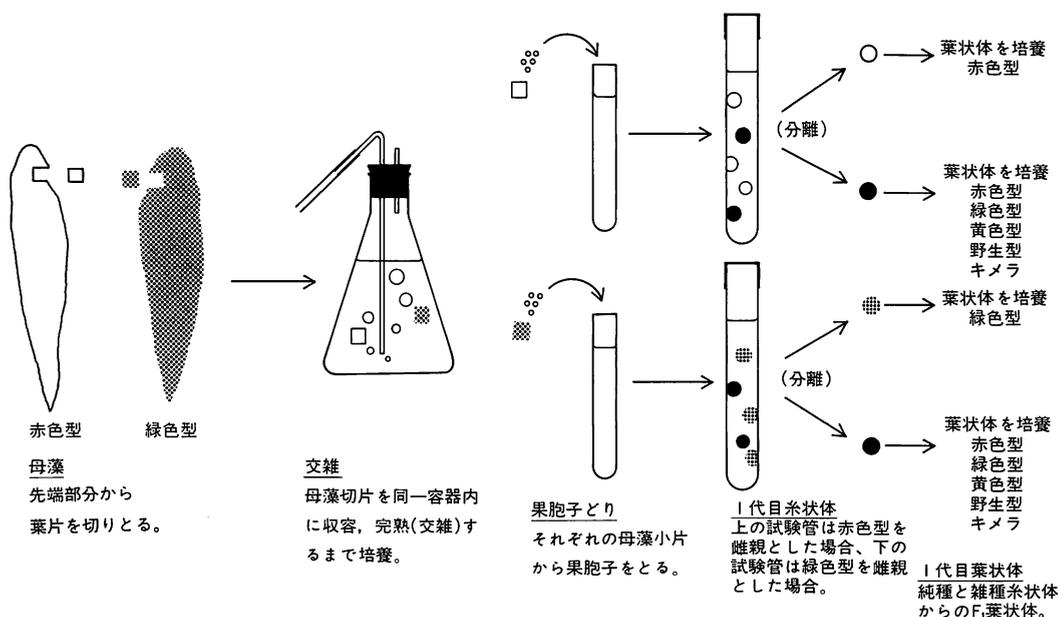


図5. スサビノリの赤色型と緑色型との交雑実験操作の手順とその結果 (三浦 1990a)

表5. スサビノリの赤色型と緑色型との変異型間の正逆交雑実験結果 W, 野生型; R, 赤色型; G, 緑色型; Y, 黄色型 (三浦 1979, 三浦・国藤 1980, Ohme *et al.* 1986)

交雑組合せ*	F ₁ 糸状体	F ₁ 葉状体	推定交雑組合せ
♀ ♂			
R × G	R	R	R × R (自殖)
	W	R, G, W, Y キメラ	R × G (他殖)
G × R	G	G	G × G (自殖)
	W	R, G, W, Y キメラ	G × R (他殖)

* 先に掲げた色彩型はその組合せでの雌親の色彩型を示し、それから果胞子をとったことを示す。後に掲げた色彩型は雄親の色彩型を示す。

生型の F₁ 糸状体は他殖による雑種であることを示している。また、正逆交雑の結果がよく一致していることはこの場合の色彩型の伝達も核遺伝によっていることを示している。

F₁ 糸状体に純種と雑種とが同時に生じることは、スサビノリが雌雄同株であることによるが、変異型と変異型との交雑の場合には、純種は常に変異型を示し、雑種は野生型を示す。緑色型と赤色型との交雑による雑種の F₁ 糸状体が野生型を示すことは、両色彩型遺伝子の相補性に基づいている。両色彩型遺伝子は非対立遺伝子でともに劣性であることを示している。

雑種の F₁ 糸状体から生じる F₁ 葉状体では、両親型である緑色型と赤色型と、非両親型である野生型と黄色型を合わせて4種類の色彩型が分離している。表3に示されている両親型の色彩型の区分の頻度と非両親型の色彩型の区分の頻度をみると、両親型の頻度が非両親型の頻度よりも著しく高い。このことは、非両親型は乗り換えによって生じた組換型であることを示唆している。この非両親型が組換型であることは四分子分析によって決定される。

2) 区分状斑入りキメラ葉状体の形成機構とその構成

このことについては Ohme and Miura (1988), 大目 (1989), 三浦 (1990a) の報告がある。

(1) 形成機構

緑色型と赤色型との正逆交雑の場合における雑種の F₁ 糸状体から生じた F₁ 葉状体の色彩型とその頻度を表6に示した。この場合にも多数の区分状斑入りキメラ葉状体とごく少数の一色彩型葉状体が生じた。区分

状斑入りキメラ葉状体の頻度は、赤色型を雌親とした場合99.5%で逆交雑の場合には97.5%を示しきわめて高かった (Ohme *et al.* 1986, 三浦 1990a)。この頻度は区分状斑入りキメラ葉状体が例外的でない普通の F₁ 葉状体であることを示しているものと考えられる。

三浦・国藤 (1980), Miura (1985) は、一色彩型葉状体の頻度も含めて区分状斑入りキメラ葉状体の各区分の色彩型の頻度に基づいて組換頻度を算出して報告している。しかし、この方法が遺伝学的に相当であるという根拠はない。この場合にも区分状斑入りキメラ葉状体の形成機構とその構成との関係が明らかにされた上でなければ正確な遺伝子分析はできない。

そこで、赤色型と緑色型との交雑の場合にも区分状斑入りキメラ葉状体の形成過程の追跡を行った (Ohme and Miura 1988)。その結果の1例を図3の B に示した。この区分状斑入りキメラ葉状体は、上から緑色型区分、赤色型区分、緑色型区分および赤色型の根様糸細胞からなっている。この顕微鏡写真では、これらの3区分と根様糸細胞は4細胞期の発芽体の各細胞をそれぞれの区分の起源としていることが示されている。この場合にも区分状斑入りキメラ葉状体と4細胞期の発芽体との関係は、4細胞期の発芽体は線状四分子と同等のものであり、スサビノリでは減数分裂は殻胞子の発芽時に起こることを示している。

赤色型と緑色型との交雑の場合に生じる区分状斑入りキメラ葉状体の形成機構を図6に示した。図6では、殻胞子は正常に発芽すると、図6の1から2へ、2から3への経路をたどる。図6の2の4細胞期の発芽体の一部と図6の5の3細胞期の発芽体では最下部の細胞が根様糸細胞に変成して細胞分裂を停止している。この場合には図6の2から4への経路と図6の5から6への経路をたどる。そのほかの説明は図4の場合と同様であるので省略するが、この場合には4種類の色彩型が分離するのでそれぞれの区分に4種類の模様がつけられている。また、図6の3に示したように2色彩型2区分 (C=D≠E=F), 2色彩型3区分 (C=F≠D=E), 2色彩型4区分 (C=E≠D=F) および4色彩型4区分 (C≠D≠E≠F) からなる4種類 (型) の区分状斑入りキメラ葉状体が基本型として生じる。そして各区分の色彩型は4種類の色彩型のいずれであってもよいようになっている。図6の4では、図6の3のFが欠落し、図6の6では図6の4のEが欠落したものとみなすことができることも図4の場合と同じである。また、この場合にも一色彩型葉状体は区分状斑入りキメラ葉状体と相同の葉状体であることも同じ

表 6. スサビノリの赤色型と緑色型との交雑実験で生じた雑種の F₁ 糸状体から生じた F₁ 葉状体の色彩型とその頻度 W:野生型, R:赤色型, G:緑色型, Y:黄色型 (三浦 1990a)

色彩型	F ₁ 葉状体の個体数	
	R×G*	G×R*
一色彩型葉状体		
R	3	44
G	1	20
Y	1	19
W	2	22
キメラ葉状体**		
R+G***	201	487
G+R	200	545
Y+W	84	178
W+Y	54	162
R+Y	18	86
Y+R	20	44
R+W	17	49
W+R	15	41
G+Y	7	24
Y+G	5	22
G+W	14	83
W+G	19	37
R+G+R	92	265
G+R+G	69	311
Y+W+Y	24	73
W+Y+W	15	71
R+G+Y	9	64
R+G+W	29	73
G+R+Y	19	39
G+R+W	17	51
R+Y+G	26	72
R+Y+W	30	85
Y+R+G	39	97
Y+R+W	28	65
R+W+G	34	75
R+W+Y	17	58
W+R+G	18	91
W+R+Y	21	61
G+Y+R	31	61
G+Y+W	35	72
Y+G+R	16	61
Y+G+W	20	55
G+W+R	29	79
G+W+Y	18	60
W+G+R	20	78
W+G+Y	21	49
Y+W+R	20	54
Y+W+G	27	89
W+Y+R	18	87
W+Y+G	17	61
R+G+Y+W	0	1
W+Y+G+R	0	1
キメラ葉状体の頻度	R×G* G×R*	99.5% 97.5%

* 先に書いてあるほうが雌親。 ** キメラ葉状体の区分は左から右に向かって葉状体の先端から基部に向かって並んでいることを示している。 *** +記号は区分のつながりを示し、遺伝子記号の+ではない。

である。

(2) 構成

この場合の区分状斑入りキメラ葉状体も一色彩型葉状体に分離して出現する色彩型の区分からなること、構成する区分も2区分, 3区分, 4区分からなるが5区分以上になることがないことも変異型と野生型との交雑の場合と全く同じである。

赤色型と緑色型との交雑実験で実際に生じた一色彩型葉状体と区分状斑入りキメラ葉状体の種類(型)は表6に示したとおりであった。

アカパンカビなどの菌類でよく知られている二遺伝子雑種から生じる線状四分子には、両親型(PD)、非両親型(NPD)およびテトラ型(T)があり、線状四分子はこの3型に分類される。PD型は減数分裂の際に二価染色体で乗り換えが起こらない場合に生じ、NPD型は二価染色体の2対の染色分間で乗り換えが起こった場合に生じ、またT型は1対の染色分間で乗り換えが起こった場合に生じるとされている。

区分状斑入りキメラ葉状体は線状四分子に相当する発芽体が生長して形成されるから、その色彩型区分の構成は線状四分子型に符合するものと考えられる。表4に赤色型と緑色型との交雑の場合に理論上生じるすべての区分状斑入りキメラ葉状体の種類を示した。それらを線状四分子型に分類してみた。この区分状斑入りキメラ葉状体には、6種類のPD型と6種類のNPD型および24種類のT型がある。一色彩型葉状体もその形成機構上は区分状斑入りキメラ葉状体であるからこれを加えれば全部で40種類(型)となる。赤色型と緑色型の一色彩型葉状体はPD型であり、野生型と黄色型のそれはNPD型である。

表7に赤色型と緑色型との交雑で実際に生じた「区分状斑入りキメラ葉状体と一色彩型葉状体」の種類、「色彩型区分の配列」、「線状四分子の遺伝子型」および「線状四分子型」をそれぞれ対応させて示した。「色彩型区分の配列」の欄には区分状斑入りキメラ葉状体の形成機構と形成過程との関係を示す式を掲載した。それには2通りの式が示されている場合と4通りの式が示されている場合があるがそのいずれかの形成過程を経たことを示すが、いずれを経たかはわからない。また、表7の「線状四分子の遺伝子型」では、根様糸細胞になって欠落した細胞はXで示した。

上述のとおり赤色型と緑色型との交雑による二遺伝子雑種に生じる区分状斑入りキメラ葉状体と一色彩型葉状体のすべてが、PD型、NPD型およびT型の線状四分子に同定され、分類された。

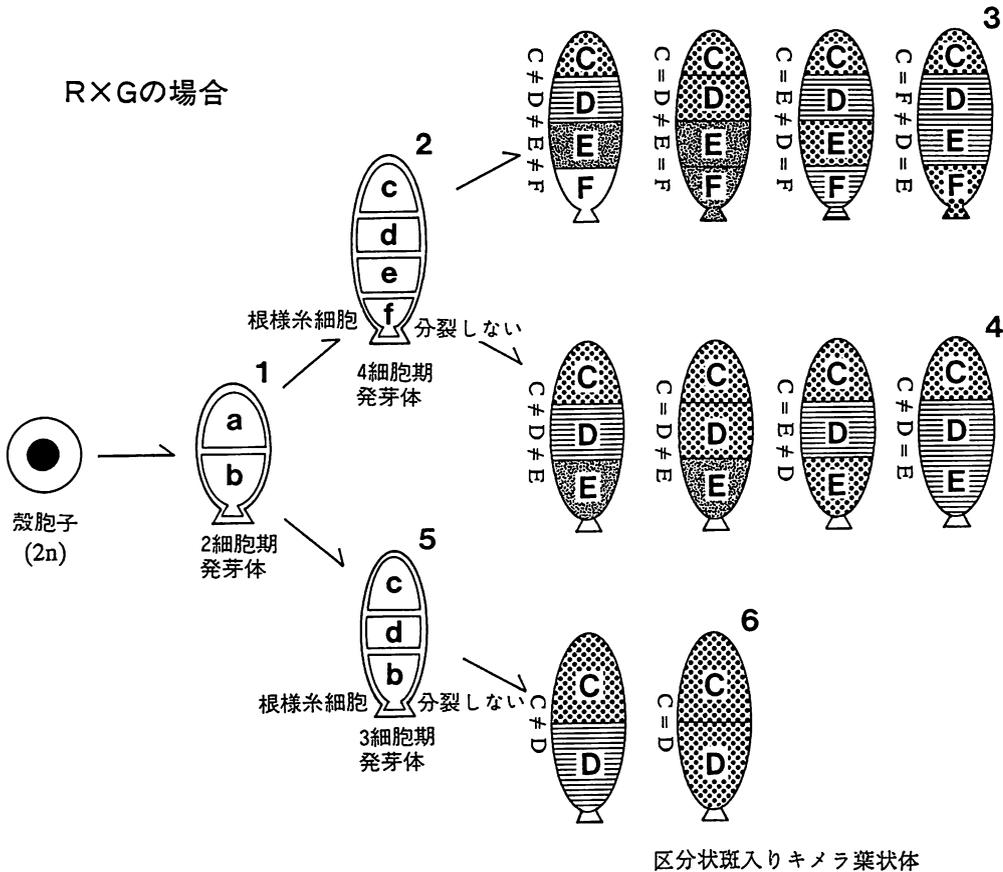


図6. スサビノリの赤色型と緑色型との交雑によって生じた雑種の F₁ 糸状体から放出された殻胞子の発芽過程と一色彩型葉状体と2区分, 3区分および4区分からなる区分状斑入りキメラ葉状体の形成機構 1, 線状二分子; 2, 線状四分子; 5, 基部細胞が細胞分裂を停止して変形した線状四分子; 3, 4, 6, 区分状斑入りキメラ葉状体; C, D, E, F, 区分状斑入りキメラ葉状体を構成する区分を示し, これらの区分は線状四分子を構成する c, d, e, f の細胞をそれぞれ起源として形成されることを示す。各区分の様子は色彩型のいずれかを示し, その異同は色彩型の異同を示す。各区分間の色彩型が同じ場合には等号記号 (=) で, 異なる場合には等号否定記号 (≠) で示した。(三浦1990a)

5. 四分子分析

Ohme and Miura (1988) は赤色型および緑色型と野生型との交雑で生じる第一分裂分離型と第二分裂分離型の線状四分子に相当する区分状斑入りキメラ葉状体の頻度を用いて動原体距離を算出し推定した (表 8)。赤色型遺伝子の動原体距離は17.9センチモルガン, 緑色型遺伝子のそれは15.8センチモルガンと推定された。動原体距離は第二分裂分離型の区分状斑入りキメラ葉状体の頻度と全区分状斑入りキメラ葉状体の頻度との比の2分の1として求められる。すなわち,

$$\frac{M_{II}}{M_I + M_{II}} \times \frac{1}{2} \text{ による。}$$

また, Ohme and Miura (1988) は, 赤色型と緑色型との交雑によって生じる PD 型, NPD 型および T 型の線状四分子に相当する区分状斑入りキメラ葉状体の頻度を用いて組換頻度を算出し, 赤色型遺伝子と緑色型遺伝子の遺伝子間距離を推定した。赤色型を雌親とした場合もその逆交雑の場合も組換頻度は36.4で両遺伝子間距離は36.4センチモルガンと推定された(表 9)。2 遺伝子間距離は, 2分の1の T 型の頻度に NPD 型の頻度を加えたものと全区分状斑入りキメラ葉状体の頻度の百分比として求められる。すなわち,

$$\frac{(T/2) + NPD}{PD + NPD + T} \times 100 \text{ による。}$$

なおまた, Ohme and Miura (1988) は, 明赤色型

表7. スサビノリの赤色型と緑色型との交雑による雑種の F₁ 糸状体の殻胞子から生じた区分状斑入りキメラ葉状体と一色彩型葉状体とそれらに対応する色彩型区分の配列, 線状四分子の遺伝子型及び四分子型 R: 赤色型, G: 緑色型, W: 野生型, Y: 黄色型の表現型。≠記号は区分間の色彩型が異なることを, =記号は同じであることを示す。r+: 赤色型, +g: 緑色型, ++: 野生型, rg: 黄色型の遺伝子型。X は4細胞期の, XX は3細胞期の発芽体で最下部の細胞が根様糸細胞に変成してその後の細胞分裂が停止したことを示す。PD: 両親型, NPD: 非両親型, T: テトラ型 (三浦 1990a)

区分状斑入りキメラと一色彩型葉状体*	色彩型区分の配列**	線状四分子の遺伝子型***	四分子型
W+Y+G+R	C≠D≠E≠F	(++ rg +g r+)	T
R+G+Y+W	C≠D≠E≠F	(r+ +g rg ++)	
W+Y+G	C≠D≠E	(++ rg +g X)	
W+Y+R	C≠D≠E	(++ rg r+ X)	
Y+W+G	C≠D≠E	(rg ++ +g X)	
Y+W+R	C≠D≠E	(rg ++ r+ X)	
W+G+Y	C≠D≠E	(++ +g rg X)	
W+G+R	C≠D≠E	(++ +g r+ X)	
G+W+Y	C≠D≠E	(+g ++ rg X)	
G+W+R	C≠D≠E	(+g ++ r+ X)	
Y+G+W	C≠D≠E	(rg +g ++ X)	
Y+G+R	C≠D≠E	(rg +g r+ X)	
G+Y+W	C≠D≠E	(+g rg ++ X)	
G+Y+R	C≠D≠E	(+g rg r+ X)	
W+R+Y	C≠D≠E	(++ r+ rg X)	
W+R+G	C≠D≠E	(++ r+ +g X)	
R+W+Y	C≠D≠E	(r+ ++ rg X)	
R+W+G	C≠D≠E	(r+ ++ +g X)	
Y+R+W	C≠D≠E	(rg r+ ++ X)	
Y+R+G	C≠D≠E	(rg r+ +g X)	
R+Y+W	C≠D≠E	(r+ rg ++ X)	
R+Y+G	C≠D≠E	(r+ rg +g X)	
G+R+W	C≠D≠E	(+g r+ ++ X)	
G+R+Y	C≠D≠E	(+g r+ rg X)	
R+G+W	C≠D≠E	(r+ +g ++ X)	
R+G+Y	C≠D≠E	(r+ +g rg X)	
W+Y+W	C=F≠D=E	(++ rg rg ++)	NPD
	C=E≠D	(++ rg ++ X)	
Y+W+Y	C=F≠D=E	(rg ++ ++ rg)	
	C=E≠D	(rg ++ rg X)	
G+R+G	C=F≠D=E	(+g r+ r+ +g)	PD
	C=E≠D	(+g r+ +g X)	
R+G+R	C=F≠D=E	(r+ +g +g r+)	
	C=E≠D	(r+ +g r+ X)	
W+G	C≠D	(++ +g X X)	T
G+W	C≠D	(+g ++ X X)	
Y+G	C≠D	(rg +g X X)	
G+Y	C≠D	(+g rg X X)	
W+R	C≠D	(++ r+ X X)	
R+W	C≠D	(r+ ++ X X)	
Y+R	C≠D	(rg r+ X X)	
R+Y	C≠D	(r+ rg X X)	

W + Y	C = D ≠ E = F	(++ ++ rg rg)	NPD
	C = D ≠ E	(++ ++ rg X)	
	C ≠ D = E	(++ rg rg X)	
	C ≠ D	(++ rg X X)	
Y + W	C = D ≠ E = F	(rg rg ++ ++)	NPD
	C = D ≠ E	(rg rg ++ X)	
	C ≠ D = E	(rg ++ ++ X)	
	C ≠ D	(rg ++ X X)	
G + R	C = D ≠ E = F	(+g +g r+ r+)	PD
	C = D ≠ E	(+g +g r+ X)	
	C ≠ D = E	(+g r+ r+ X)	
	C ≠ D	(+g r+ X X)	
R + G	C = D ≠ E = F	(r+ r+ +g +g)	PD
	C = D ≠ E	(r+ r+ +g X)	
	C ≠ D = E	(r+ +g +g X)	
	C ≠ D	(r+ +g X X)	
W	C = D	(++ ++ X X)	NPD
Y	C = D	(rg rg X X)	
G	C = D	(+g +g X X)	PD
R	C = D	(r+ r+ X X)	

* +記号は区分のつながりを示し、遺伝子記号の+ではない。

** C, D, E, F は4細胞期の殻胞子の発芽体から生じた区分状斑入りキメラ葉状体の区分を示し、等号記号(=)は区分間の色彩型が同じであることを示し、等号否定記号(≠)は異なることを示す。図6参照。

*** この欄の+記号は野生型を示す遺伝子記号である。

(LR)と明緑色型(LG),緑色型(G)と明赤色型,および明緑色型と明赤色型の連鎖検定を四分子分析によって行った。その結果は表10に示した。連鎖検定はPD型の頻度とNPD型の頻度の比でなされる。その比が1または1に近ければ両遺伝子は連鎖していないことになる。

以上の動原体距離,遺伝子間距離および連鎖検定に基づいてサビノリの色素変異型の連鎖地図が作られている。それを図7に示した。Niwa *et al.* (1993)は紫色型遺伝子と緑色型遺伝子の連鎖検定を行ない両遺伝

子は連鎖していないことを報告している。

6. 終りに

サビノリは、雌雄同株であるので自殖と他殖の機会をもつ。そのことによって雑種のF₁糸状体を区別できないので交雑実験を困難にしていた。しかし、色素変異型の色彩型を標識とすれば、純種と雑種を容易にかつ確実に区別できるので色素変異型は遺伝学的、育種学的研究材料としての利点をもっている。

変異型を雌親とした場合には、雑種は常に野生型を示し、純種は変異型を示す。野生型を雌親とした場合には、雑種も純種も野生型を示して両者の区別ができない。しかし、F₁葉状体で色彩型の分離が起こるか否かを確かめれば区別できる。色彩型の分離が起こればそのF₁糸状体は雑種である。

変異型と野生型との交雑でも変異型と変異型との交雑でも多数の区分状斑入りキメラ葉状体と少数の一色彩型葉状体が生じる。区分状斑入りキメラ葉状体を構成する各区分は、4細胞期または3細胞期の殻胞子の発芽体の細胞を起源としている。それらの発芽体は線状四分子に相当し、減数分裂は殻胞子の発芽時に起こ

表8. 赤色型および緑色型と野生型との交雑によって生じた雑種のF₁糸状体から生じた第一分裂分離型と第二分裂分離型の線状四分子の頻度と組換え頻度 W, 野生型; G, 緑色型; R, 赤色型 (Ohme and Miura 1988, 大目 1989, 1部訂正)

交雑組合せ*	第一分裂分離型	第二分裂分離型	組換え頻度
♀ ♂			
G × W	2884	1334	15.8
W × R	1069	598	17.9

* 先に掲げた色彩型は、その交雑での雌親を示し、それから果胞子をとったことを示す。

表9. 赤色型と緑色型との交雑によって生じた雑種の F₁ 糸状体から生じる両親型 (PD), 非両親型 (NPD) およびテトラ型 (T) の線状四分子の頻度と組換頻度 (Ohme and Miura 1988, 大目 1989, 1部訂正)

交雑組合わせ*	PD	NPD	T	組換頻度
♀ ♂ R × G	566	180	674	36.4
G × R	1672	525	2025	36.4

* 先に掲げた色彩型はその交雑での雌親を示し, それから果胞子をとったことを示す。

っていることを示唆している。

区分状斑入りキメラ葉状体は線状四分子に相当する発芽体が生長して形成されるから, 区分状斑入りキメラ葉状体の型は線状四分子型に符合し, 同定することができる。

すなわち, 雑種の F₁ 糸状体から生じる F₁ 葉状体は, 一遺伝子雑種では, 第一分裂分離型 (M_I), と第二分裂分離型 (M_{II}) の線状四分子型に分類されるし, また, 二遺伝子雑種では両親型 (PD), 非両親型 (NPD) およびテトラ型 (T) に同定され, 分類された。このことは, スサビノリでは, 減数分裂が殻胞子の発芽時に起こっていることを遺伝学的に立証している。

区分状斑入りキメラ葉状体の型の頻度を用いて Ohme and Miura (1988) は四分子分析を行った。その結果と交雑実験における色彩型の伝達様式からスサビノリの赤色型と緑色型の色素変異型はそれぞれ単一の

表10. 明赤色型と明緑色型との交雑, 緑色型と明赤色型との交雑および明緑色型と明赤色型との交雑によって生じた雑種の F₁ 糸状体から生じる両親型 (PD), 非両親型 (NPD) とテトラ型 (T) の線状四分子の頻度と PD/NPD 比 LR, 明赤色型; LG, 明緑色型; G, 緑色型 (Ohme and Miura 1988, 大目 1989)

交雑組合わせ*	PD	NPD	T	PD/NPD
♀ ♂ LR × LG	153	170	401	0.9
G × LR	210	187	346	1.1
LG × LR	557	539	1386	1.0

* 先に掲げた色彩型はその交雑での雌親を示し, それから果胞子をとったことを示す。

劣性の対立遺伝子支配を受けていること, また両遺伝子は同一連鎖群に属する非対立遺伝子であることが明らかにされた。

筆者らの研究によってスサビノリでは, 減数分裂は殻胞子の発芽時に起こることが遺伝学的に明らかにされたが, そのことを生活環に関連づけて図8に示した。もし, 減数分裂が殻胞子の形成時に起こるものとすれば, F₁ 葉状体は一色彩型葉状体でなければならない。しかし, 交雑実験の結果は一色彩型葉状体の頻度は常に10%以下の低頻度であるのに対して区分状斑入りキメラ葉状体の頻度が高いことは減数分裂は殻胞子の発芽時に起こることを支持している。

馬・三浦 (1984), Ohme and Miura (1988) および大目 (1989) は, 減数分裂が殻胞子の発芽時に起こる

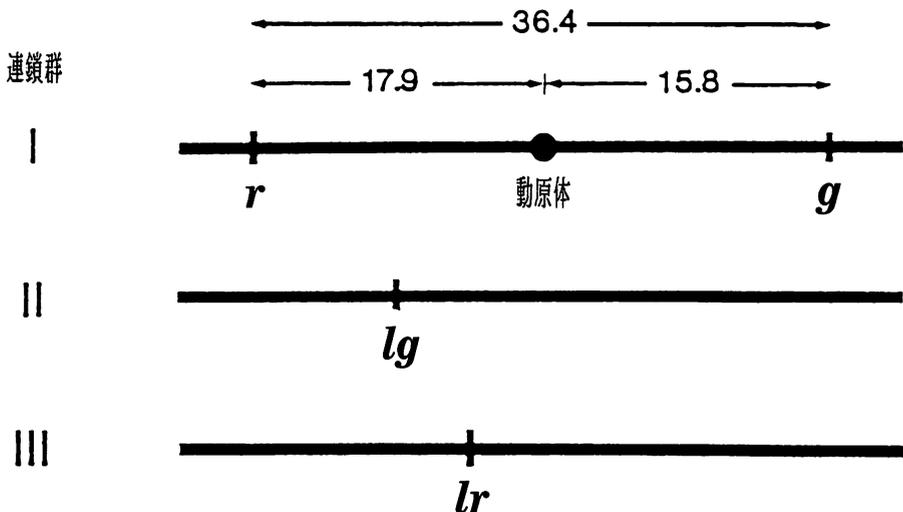


図7. スサビノリの色素変異型の連鎖地図 単位はセンチモルガン r, 赤色型; g, 緑色型; lg, 明緑色型; lr, 明赤色型の各遺伝子座を示す。(Ohme and Miura 1988, 大目 1989)

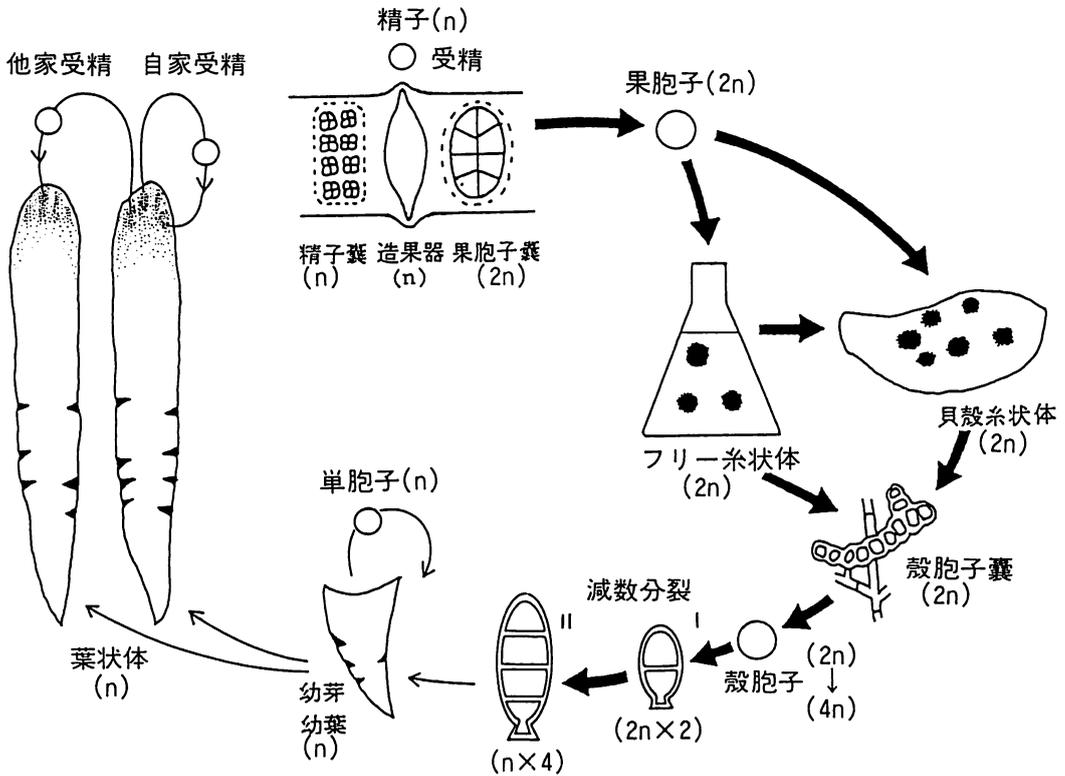


図 8. スサビノリの生活環、環を構成している線のうち太い線の部分は胞子体 (2 倍体) の世代を、細い線の部分は配偶体 (1 倍体) の世代を示す。 n と $2n$ は、それぞれ単相と複相を示す。 $(2n) \rightarrow (4n)$ は、減数分裂の第一分裂で染色体の重複が起こることを示す。 $(2n \times 2)$ は減数分裂の第一分裂で生じる二分子の細胞の各々は複相であることを、 $(n \times 4)$ は、その第 2 分裂では四分子の各々の細胞は単相であることを示す。(三浦 1990b, 1991, 1992)

ことを確かめるために、糸状体、殻胞子およびその発芽体や単胞子などについて細胞学的観察を行ない、減数分裂が殻胞子の発芽時に起こることを支持する結果を報告している。Burzycki and Waaland (1987) は、*Porphyra torta* について、また、Tseng and Sun (1989) はスサビノリとアサクサノリ *P. tenera* について同様に減数分裂は殻胞子の発芽時に起こることを細胞学的に明らかに報告している。

van der Meer (1977) はオゴノリの 1 種 *Gracilaria tikvahiae* にキメラ (モザイク) を観察し、このキメラは、四分胞子の形成時に核分裂に細胞質分裂がともなわなかったために生じた 2 核あるいは 4 核の四分子から生じることを報告している。このオゴノリのキメラの形成機構はスサビノリのキメラ (区分斑入りキメラ葉状体) とは基本的に異なっていることは甚だ興味深い。

紅藻類の色素変異型の遺伝学的研究に関しては、

van der Meer (1991) と Patwary and van der Meer (1992) の優れた総説があるが、紅藻類には、アマノリ属以外には胞子体に形成される胞子が複相のまま放出されて発芽後 4 細胞期に至る間に減数分裂が行われる藻類は見当たらない。胞子体が雑種でその体に形成された胞子が発芽時に減数分裂を行うとすれば、次代の 1 倍体はキメラになってしまうことになる。キメラ個体は、生理機能に不均衡が生じ生存上不都合であろうと思われる。スサビノリでは、幼芽・幼葉期に単胞子を形成し、放出して栄養繁殖的に増殖する。このことによってスサビノリではキメラが解消され、個体の生理機能上の不均衡を避けることが出来ているように思われる。スサビノリにおける単胞子による無性的栄養繁殖の生殖は、キメラを回避するための戦略であろうと考えられる。

アマノリ属の有性生殖は、Hawkes (1978) によってなされた光顕、電顕を駆使した研究の結果、典型的な

有性生殖であることが明らかにされている。

堀 (1989) はスサビノリなどの原始紅藻綱の藻類は真核植物の中で原核植物の名残をとどめている最も原始的なものであることを 5SrRNA の構造の解析に基づいて分子生物学的に明らかにしている。そうだとすれば、原始紅藻綱に所属するアマノリ属は、真核植物のなかで最初に有性生殖を行うようになった植物であろうと思われる。減数分裂は無性生殖から有性生殖への生殖の進化にもなって発達した核分裂の方法であろうと考えられるが、真正紅藻綱の多くの藻類では、減数分裂は孢子の形成時に起こるのに対してアマノリ属では、その核分裂が殻孢子の発芽時に起こる。このことはアマノリ属の有性生殖には不完全さが残されていることを示しているように思われる。またこのことは原始的な有性生殖の名残りではないかと思われる。

謝 辞

東京水産大学教授有賀祐勝博士には原稿の校閲を賜わり多数の有益な助言を賜ったことに対して心からの謝意を表す。また、この一連の研究の遂行にあたって物心両面にわたる援助を頂いた(財)海苔増殖振興会に対しても深甚なる謝意を表したい。なおまた、本稿に用いた図表の多くは青森大学工学部の申宗岩博士が作成したものであることをここに記して感謝する。本誌では図と表には原則として英文の説明をつけることになっているが、本総説では国内の読者のために敢えて和文の説明をつけることを許していただいたことをつけ加えたい。

文 献

Aruga, Y. and Miura, A. 1984. *In vivo* absorption spectra and pigment contents of *Porphyra*. *Jap. J. Phycol.* 32: 243-250.

Bold, H. C. and Wynne, M. J. 1978. Cultivation of algae in the laboratory. *In* Introduction to the algae. Prentice Hall Inc. Englewood Cliffs, New Jersey. p. 571-578.

Burzycki, G. M. and Waaland, J. R. 1987. On the position of meiosis in the life history of *Porphyra torta*. *Bot. Mar.* 30: 5-10.

Giraud, A. et Magne, F. 1968. La place de la méiose dans le cycle de développement de *Porphyra umbilicalis*. *C. R. Acad. Sci. Paris* 267: 586-588.

Hawkes, M. 1978. Sexual reproduction in *Porphyra Gardneri* (Smith et Hollenberg) Hawkes (Bangiales, Rhodophyta). *Phycologia* 17: 329-353.

堀 寛 1989. 生物の系統進化. 木村資生・大沢省

三編, 生物の歴史, 岩波講座・分子生物学 3. 岩波書店. p. 25-60.

堀 輝三 1993. 藻類の生活史集成, 第2巻. 内田老鶴圃, 東京. 345 pp.

Kikuchi, R., Ashida, K. and Hirao, S. 1979. Phycobilins in different color types of *Porphyra jezoensis* Ueda. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.* 45: 1461-1464.

Kito, H. 1967. Cytological studies of several species of *Porphyra*. II. Mitosis in carpospore-germlings of *Porphyra jezoensis*. *Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ.* 18: 201-202.

Kito, H. 1974. Cytological observations on the conchocelis-phase in three species of *Porphyra*. *Bull. Tohoku Reg. Fish. Lab.* 33: 101-117.

Kito, H. 1978. Cytological studies on genus *Porphyra*. *Bull. Tohoku Reg. Fish. Lab.* 39: 29-84.

高原隆明・三浦昭雄・有賀祐勝 1976. スサビノリの緑色突然変異体の培養実験. *うみ* 14: 8-13.

馬 家海・三浦昭雄 1984. スサビノリ殻孢子とその発芽体における核分裂の観察. *藻類* 32: 373-378.

Migita, S. 1967. Cytological studies on genus *Porphyra jezoensis* Ueda. *Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ.* 24: 55-64.

三浦昭雄 1975. 養殖ノリの育種学的研究. 第3回国際海洋開発会議(昭50. 8. 5-8, 東京)和文論文集, 第2巻: 19-34.

三浦昭雄 1976. ノリの育種. *海洋科学* 8: 447-454.

三浦昭雄 1978. ノリの色彩の変異体と色彩の遺伝. *遺伝* 32(8): 11-16.

三浦昭雄 1979. 水産育種の現状と将来. 5. 藻類. 日本水産学会編, 水産生物の遺伝と育種, 水産学シリーズ26, 恒星社厚生閣. p. 78-92.

三浦昭雄 1990a. ノリの育種の現状と展望, スサビノリの色素変異型の遺伝, とくにキメラ葉状体の起源について. *水産育種* 15: 19-30.

三浦昭雄 1990b. ノリの生産と利用, 栽培加工技術の変遷. *食の科学* 154: 38-50.

三浦昭雄 1991. 倉掛武雄はノリ栽培におけるハイテク, バイテクの先駆者. 倉掛武雄とその業績, 故倉掛武雄氏業績刊行会. p. 268-275.

三浦昭雄 1992. ノリ. 三浦昭雄編, 食用藻類の栽培, 水産学シリーズ88. 恒星社厚生閣. p. 11-24.

Miura, A. 1975. Studies on the breeding of cultivated *Porphyra* (Rhodophyceae). The 3rd International Ocean Development Conference (August 5-8, 1975, Tokyo), Preprint Volume III, Marine Resources: 81-93.

Miura, A. 1984. A new variety and a new form of *Porphyra* (Bangiales, Rhodophyta) from Japan: *Porphyra tenera* Kjellman var. *tamatsuensis* Miura, var. nov. and *P. jezoensis* Ueda form. *narawaensis* Miura, form. nov. *J. Tokyo Univ. Fish.* 71: 1-14.

Miura, A. 1985. Genetic analysis of the variant color types of light red, light green and light yellow phenotypes of *Porphyra jezoensis* (Rhodophyta, Bangiaceae). *In* Hara, H., ed., Origin and evolution of diversity in plant and communities. *Academia*

- Scientific Book Inc., Tokyo, p. 270-284.
- Miura, A. 1988. Taxonomic studies of *Porphyra* species cultivated in Japan, referring to their transition to the cultivated variety. *J. Tokyo Univ. Fish.* **75**: 311-325.
- 三浦昭雄・国藤恭正 1980. スサビノリの色素変異型の遺伝子分析. *遺伝* **34**(9): 14-20.
- 三浦昭雄・符 鵬飛・申 宗岩 1992. 紅藻スサビノリとアサクサノリの色彩変異体による種間交雑実験. *東京水産大学研究報告* **79**: 103-120.
- Niwa, K., Miura, A., Shin, J.-A. and Aruga, Y. 1993. Characterization and genetic analysis of the violet type pigmentation mutant of *Porphyra yezoensis* Ueda (Bangiales, Rhodophyta). *Korean J. Phycol.* **8**: in press.
- 大目 優 1989. スサビノリの遺伝学, 胞子の発芽時に起こる減数分裂. *海洋科学* **21**: 350-354.
- Ohme, M., Kunifuji, Y. and Miura, A. 1986. Cross experiments in *Porphyra yezoensis* Ueda. *Jap. J. Phycol.* **34**: 101-106.
- Ohme, M. and Miura, A. 1988. Tetrad analysis in conchospore germings of *Porphyra yezoensis* (Rhodophyta, Bangiales). *Plant Science* **57**: 135-140.
- Patwary, M. U. and van der Meer, J. P. 1992. Genetics and breeding of cultivated seaweeds. *Korean J. Phycol.* **7**: 281-318.
- Tseng, C. K. and Sun, A. 1989. Studies on the alternation of the nuclear phases and chromosome numbers in the life history of some species of *Porphyra* from China. *Bot. Mar.* **32**: 1-8.
- van der Meer, J. P. 1977. Genetics of *Gracilaria* sp. (Rhodophyceae, Gigartinales). II. The life history and genetic implications of cytokinetic failure during tetraspore formation. *Phycologia* **16**: 367-371.
- van der Meer, J. P. 1991. Genetics. In Cole, K. M. and Sheath, R. G. ed., *Biology of the red algae*. Cambridge Univ. Press, Cambridge. p. 103-121.
- Yabu, H. 1969. Observation on chromosomes in some species of *Porphyra*. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **19**: 239-243.
- Yabu, H. and Tokida, J. 1963. Mitosis in *Porphyra*. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* **14**: 131-136.

