Toshiaki TAKAHASHI: Genetic segregation of triploid yeast producing by minimal plate mating technique. Jap. Jour. Genet. 34 (1959): 392-400

最少培地交配法によって作られた 3倍体酵母の遺伝学的分離

高 橋 俊 明

醸造科学研究所 吹田研究所

昭和34年9月25日受領

Résumé

Tetrads of triploid yeasts, H-981 and H-986, obtaining by the minimal plate mating technique between a homothallic diploid strain of *Saccharomyces chevalieri* and heterothallic haploid strains of *S. cerevisiae* were dissected with the aid of micromanipulator.

Ascospore germination rate of H-981 was very low (11.1%), and the germinating ascospores did not form more than 1-10 cells in complete medium. But the tetrad analysis of H-986 was possible (ascospore germination rate: 38.8%) (Table 1-3). Some tetrad of this hybrid showed the irregular segregational ratios (Table 1, 3). This fact is basing on the trisomic condition of the chromosome having every genetic marker in H-986. However the difference between theoretical segregational ratio and experimental ratio of $AD/AD/ad$, $AR/AR/ar$, and $GA/GA/ga$ was significant (Table 5), as a result elimination of the univalent having dominant gene was assumed. From the segregation of $MA/ma/ma$, and $ME/me/me$ (Table 6), trivalent pairing of the chromosome containing these genes was more likely. Concerning to the sexual behavior, unexpected segregants (Type III, VII?, VIII, IX) appeared (Table 4). To express the fact, elimination of the chromosome having *D*-locus and/or mating type locus was assumed. From these reasons, the appearance of aneuploid ascospores and the low viability of ascospore depending on the abnormal chromosome number were discussed.

The Brewing Scientific Research Institute, Suita Laboratory.

倍数性酵母の遺伝学的研究は多くの人々によって報告されている (Roman Hawthorne & Douglas 1951, Lindegren & Lindegren 1951, Roman Phillips & Sands 1953, Pomper Daniels & McKee 1954, Roman Phillips & Sands 1955, Leupold 1956a, 1956b)。彼等の報告によると 倍数性酵母発芽可能な子嚢胞子を作ることができ、4倍体酵母は4個の2倍体胞子を、そして3倍体酵母は2個の2倍体胞子と2個の1倍体胞子を作っている。これに対して、Winge & Roberts (1958) は酵母の染色体数が $n=1$ でないかぎり、倍数体の還元分裂によって異数体となった子孫が得られるべきだと述べている。Leupold (1956a) は4倍体酵母の4分子分析中、発芽後間もなく分裂を停止する子孫を見だし、これが異数体であろうと述べており、Takahashi, Saito, and Ikeda (1958) は最少培地交配法によって得られた3倍体および4倍体の子孫に同様のものを見だしている。

この実験では、*Saccharomyces chevalieri* の雌雄同株2倍体と *S. cerevisiae* の1倍体系統の最少培地交配法によって得られた3倍体の4分子分析が行なわれた。その結果、第一分裂における染色体の行動と、異数体となった子孫の発生が論ぜられた。

実験材料および方法

この実験では次の 3 系統が材料として用いられた。

(1) S-2141: Carlsberg 研究所 C. Roberts 博士の御好意よりおくられた *Saccharomyces chevalieri* No. 9 の単孢子培養; 遺伝子 *D* (Winge & Roberts 1949) に支配される雌雄同株酵母; 両性潜在接合型 *n* (Takahashi & Ikeda 1959); アデニンおよびアルギニン非要求 (*AD AR*); ガラクトースおよびシュクロース醗酵 (*GA SU*); マルトースおよびメリビオース非発酵 (*ma me*)。

(2) 733-51: 雌雄異株 1 倍体 (*d*); 接合型 α ; アデニンおよびアルギニン要求 (*ad ar*); ガラクトース, マルトースおよびメリビオース醗酵 (*GA MA ME*); シュクロース非発酵 (*su*)。

(3) 733-54: 雌雄異株 1 倍体 (*d*); 接合型 *a*; アデニンおよびアルギニン要求 (*ad ar*); シュクロース, マルトースおよびメリビオース発酵 (*SU MA ME*); ガラクトース非発酵 (*ga*)。

完全培地として modified Lindegren's yeast broth (Saito & Takahashi 1957), 最少培地として Burkholder の培地 (Lindegren 1949 参照), そして孢子形成培地としては Fowell の培地 (Fowell 1952) を用いた。

S-2141 と 1 倍体との交配にはグルコースの代りにマルトース 2% を含む最少寒天培地が用いられた。

segregant の接合型は Lindegren の集団交配法 (Lindegren and Lindegren 1943) と最少培地交配法によって決定された。栄養要求は最少培地および最少培地にアデニン (20 mg/1000 ml) または L-アルギニン (100 mg/1000 ml) を加えた培地上における生育の有無から判定された。糖発酵性の判定は BCD 指示薬法 (Hawthorne 1955) によって行なわれた。

実験結果

2 株の 3 倍体酵母, H-981 (S-2141×733-51) および H-986 (S-2141×733-53), がマルトース含有最少寒天培地上で作られた。これらの遺伝子型は次のようである。

	S-2141	<i>D n AD AR GA SU ma me</i>
H-981:	<i>D n AD AR GA SU ma me</i>	
	733-51	<i>d α ad ar GA su MA ME</i>
	S-2141	<i>D n AD AR GA SU ma me</i>
H-986:	<i>D n AD AR GA SU ma me</i>	
	733-53	<i>d a ad ar ga SU MA ME</i>

次に 3 倍体系統に子嚢孢子を作らせ、顕微解剖器を用いて 4 分子分析を行なった。

H-981 の子嚢孢子発芽率は極めて低く 11.1% (4 孢子/9 子嚢) で, しかも発芽した孢子も 1~10 細胞以上に生育できず, segregant をうる事が不可能であった。一方 H-986 の孢子発芽率は 2 倍体酵母のそれ (約 70%) に比べてかなりひくく 38.8% で, 発芽した孢子は正常なコロニーを作った。解剖した 54 子嚢中, 4 孢子ともに発芽したもの 2 個, 3 孢子発芽したもの 12 個, 2 孢子発芽したもの 14 個, 1 孢子のみ発芽したもの 12 個, 不発芽のものは 14 個であった。

H-986 の 3 孢子以上発芽せる子嚢分析の結果は Table 1 のようである。この表における

Table 1. Segregation data of some tetrads of H-986.

Segregant	Sexual behavior**					Segregation					Supposed genotype of D/d
	MMR	CMR	BMR	SP	cell size						
986-161	<i>a</i>	<i>a</i>	—	—	n	<i>ad</i>	<i>AR</i>	<i>GA</i>	<i>MA</i>	<i>ME</i>	<i>d</i>
162	α	α	—	—	n	<i>AD</i>	<i>AR</i>	<i>ga</i>	<i>ma</i>	<i>me</i>	<i>d</i>
163	—	—	+	+	L	<i>ad</i>	<i>ar</i>	<i>GA</i>	<i>MA</i>	<i>ME</i>	DD→DDDD***
164	—	—	+	+	L	<i>AD</i>	<i>ar</i>	<i>GA</i>	<i>ma</i>	<i>me</i>	DD→DDDD
986-191	—	—	+	+	L	<i>ad</i>	<i>AR</i>	<i>GA</i>	<i>ma</i>	<i>me</i>	DD→DDDD
192	<i>a</i>	<i>a</i>	—	—	n	<i>AD</i>	<i>AR</i>	<i>ga</i>	<i>MA</i>	<i>me</i>	<i>d</i>
193	—	—	+	+	L	<i>AD</i>	<i>ar</i>	<i>ga</i>	<i>MA</i>	<i>ME</i>	DD→DDDD
194	α	α	—	—	n	<i>ad</i>	<i>ar</i>	<i>GA</i>	<i>ma</i>	<i>me</i>	<i>d</i>
986-201	<i>a</i>	<i>a</i>	—	—	n	<i>AD</i>	<i>AR</i>	<i>GA</i>	<i>ma</i>	<i>me</i>	<i>d</i>
202	<i>a</i>	<i>a</i>	—	—	n	<i>AD</i>	<i>AR</i>	<i>ga</i>	<i>MA</i>	<i>me</i>	<i>d</i>
203	—	—	—	—	2n	<i>ad</i>	<i>ar</i>	<i>GA</i>	<i>MA</i>	<i>me</i>	?
986-211	—	—	—	+	L	<i>ad</i>	<i>AR</i>	<i>GA</i>	<i>MA</i>	<i>me</i>	Dd→DDdd?
212	—	—	—	—	2n	<i>AD</i>	<i>ar</i>	<i>GA</i>	<i>ma</i>	<i>ME</i>	?
213	α	α	—	—	n	<i>ad</i>	<i>ar</i>	<i>ga</i>	<i>MA</i>	<i>ME</i>	<i>d</i>
986-331	—	—	—	—	2n	<i>ad</i>	<i>AR</i>	<i>GA</i>	<i>ma</i>	<i>ME</i>	?
332	—	—	—	+	L	<i>AD</i>	<i>AR</i>	<i>ga</i>	<i>ma</i>	<i>me</i>	Dd→DDdd?
333	—	—	+	+	2n	<i>ad</i>	<i>AR</i>	<i>GA</i>	<i>ma</i>	<i>ME</i>	D→DD
986-351	—	—	+	+	2n	<i>ad</i>	<i>AR</i>	<i>GA</i>	<i>MA</i>	<i>ME</i>	D→DD
342	—	—	+	+	L	<i>AD</i>	<i>AR</i>	<i>GA</i>	<i>MA</i>	<i>me</i>	DD→DDDD
343	—	<i>a</i>	—	—	2n	<i>ad</i>	<i>ar</i>	<i>GA</i>	<i>ma</i>	<i>ME</i>	<i>ad</i>
986-401	<i>a</i>	<i>a</i>	—	—	n	<i>ad</i>	<i>AR</i>	<i>ga</i>	<i>MA</i>	<i>ME</i>	<i>d</i>
402	—	—	—	+	L	<i>ad</i>	<i>ar</i>	<i>ga</i>	<i>ma</i>	<i>me</i>	Dd→DDdd?
403	—	—	—	—	2n	<i>AD</i>	<i>AR</i>	<i>GA</i>	<i>MA</i>	<i>ME</i>	?
986-411	—	—	—	+	L	<i>ad</i>	<i>AR</i>	<i>ga</i>	<i>ma</i>	<i>me</i>	Dd→DDdd?
412	—	—	—	—	2n	<i>AD</i>	<i>AR</i>	<i>ga</i>	<i>MA</i>	<i>me</i>	?
413	<i>a</i>	<i>a</i>	—	—	n	<i>ad</i>	<i>AR</i>	<i>GA</i>	<i>MA</i>	<i>ME</i>	<i>d</i>
986-431	—	—	—	—	L	<i>ad</i>	<i>ar</i>	<i>GA</i>	<i>ma</i>	<i>me</i>	?
432	α	α	—	—	n	<i>ad</i>	<i>AR</i>	<i>ga</i>	<i>ma</i>	<i>ME</i>	<i>d</i>
433	<i>a</i>	<i>a</i>	—	—	n	<i>AD</i>	<i>AR</i>	<i>ga</i>	<i>MA</i>	<i>me</i>	<i>d</i>
986-451	<i>a</i>	<i>a</i>	—	—	n	<i>AD</i>	<i>ar</i>	<i>GA</i>	<i>ma</i>	<i>ME</i>	<i>d</i>
452	—	—	+	+	L	<i>AD</i>	<i>AR</i>	<i>ga</i>	<i>ma</i>	<i>me</i>	DD→DDDD
453	α	α	—	—	n	<i>ad</i>	<i>ar</i>	<i>ga</i>	<i>ma</i>	<i>me</i>	<i>d</i>
986-461	—	—	—	—	2n	<i>ad</i>	<i>AR</i>	<i>GA</i>	<i>ma</i>	<i>ME</i>	?
462	—	—	+	+	2n	<i>AD</i>	<i>AR</i>	<i>ga</i>	<i>MA</i>	<i>me</i>	D→DD
463	α	α	—	—	n	<i>ad</i>	<i>ar</i>	<i>GA</i>	<i>ma</i>	<i>ME</i>	<i>d</i>
686-481	α	α	—	—	n	<i>AD</i>	<i>ar</i>	<i>ga</i>	<i>MA</i>	<i>me</i>	<i>d</i>
483	—	—	+	+	L	<i>AD</i>	<i>AR</i>	<i>GA</i>	<i>ma</i>	<i>ME</i>	DD→DDDD
484	—	—	—	—	2n	<i>AD</i>	<i>AR</i>	<i>ga</i>	<i>ma</i>	<i>me</i>	?
686-501	—	—	—	—	2n	<i>AD</i>	<i>AR</i>	<i>GA</i>	<i>MA</i>	<i>me</i>	?
502	—	—	—	+	L	<i>AD</i>	<i>AR</i>	<i>GA</i>	<i>MA</i>	<i>ME</i>	Dd→DDdd?
503	—	—	+	+	2n	<i>ad</i>	<i>AR</i>	<i>GA</i>	<i>ma</i>	<i>ME</i>	D→DD
986-511	—	—	—	—	2n	<i>AD</i>	<i>AR</i>	<i>GA</i>	<i>MA</i>	<i>me</i>	?
512	—	—	—	+	L	<i>ad</i>	<i>AR</i>	<i>GA</i>	<i>MA</i>	<i>me</i>	Dd→DDdd?
513	—	—	+	+	L	<i>ad</i>	<i>ar</i>	<i>GA</i>	<i>ma</i>	<i>me</i>	DD→DDDD

* S-2141 (*D n AD AR GA SU ma me*) × 733-53 (*d a ad ar ga SU MA ME*)

** MMR: mass mating reaction; CMR: concealed mating reaction;

BMR: bisexual concealed mating type; SP: sporulation; n: haploid;

2n: diploid; L: over diploid size.

*** obligatory diploidization is symbolized as "→".

segregant の D/d に関する遺伝子型については後にのべる。

すべての segregants に対する性行動に関する分離は Table 2 に示したようで、性行動の面から segregant を次の 9 type に分離した。

Type I: 細胞の大きさ 1 倍体 (n); 集団接合反応 (mass mating reaction, MMR)

Table 2. Segregation data concerning to sexual behavior of H-986.

Sexual behavior	MMR + CMR + SP -		MMR -							
			CMR + SP -	BMR + SP +		CMR -		BMR -		
						SP +		SP -		
Cell size	n	2n	2n	2n	L	2n	L	2n	L	
Type	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	
Mating type	α a	α a	α a	n	n	-	-	-	-	
986-16	1	1			2					
986-19	1	1			2					
986-20		2						1		
986-21	1						1	1		
986-33				1				1	1	
986-34			1	1	1					
986-40		1					1	1		
986-41		1					1	1		
986-43	1	1								
986-45	1	1			1				1	
986-46	1			1				1		
986-48	1				1			1		
986-50				1			1	1		
986-51					1		1	1		
986-1			1						1	
986-2		1						1		
986-3	1	1								
986-5	1	1								
986-6								1	1	
986-14		1		1						
986-23		1							1	
986-27			1					1		
986-29	1	1								
986-30		1							1	
986-31	1								1	
986-32			1					1		
986-36			1	1			1			
986-42									1	
986-4	1									
986-7	1									
986-8	1									
986-9	1									
986-17								1		
986-22				1						
986-24	1									
986-28		1								
986-35						1				
986-38		1								
986-39				1						
986-47						1				
Total	16 15	2 0	1 4	8	8	2	6	14	8	

あり；胞子形成 (SP) なし。

Type II：細胞の大きさ 2 倍体 (2n)；MMR+；SP-。

Type III：2n；MMR-；潜在接合反応 (concealed mating reaction, CMR) あり；SP-。

Type IV：2n；MMR-；両性潜在接合反応 (bisexual concealed mating reaction, BMR) あり；SP+。

Type V: 2nより大 (L); MMR-; BMR+; SP+。

Type VI: 2n; MMR-; CMR-; BMR-; SP+。

Type VII: L; MMR-; CMR-; BMR-; SP+。

Type VIII: 2n; MMR-; CMR-; BMR-; SP-。

Type IX: L; MMR-; CMR-; BMR-; SP-。

ここで細胞の大きさは次のような規準によって分類した。

1 倍体: $3.0 \sim 4.8 \mu \times 4.0 \sim 5.4 \mu$

2 倍体: $4.2 \sim 6.0 \mu \times 5.2 \sim 7.0 \mu$

2 倍体より大: $4.0 \sim 6.5 \mu \times 6.8 \sim 11.8 \mu$

H-986 の 4 分子における 性行動を除く各形質の分離をさらにくわしく示すと Table 3 の

Table 3. Segregation data of H-986 except sexual behavior.

Ascus	Segregational ratio				
	AD : ad	AR : ar	GA : ga	MA : ma	ME : me
986-16	2 : 2	2 : 2	3 : 1*	2 : 2	2 : 2
986-19	2 : 2	2 : 2	2 : 2	2 : 2	1 : 3*
986-20	2 : 1	2 : 1	2 : 1	1 : 2	0 : 3*
986-21	1 : 2	1 : 2	2 : 1	2 : 1	2 : 1
986-33	1 : 2	3 : 0*	2 : 1	0 : 3*	2 : 1
986-34	1 : 2	2 : 1	3 : 0*	2 : 1	2 : 1
986-40	1 : 2	2 : 1	1 : 2	2 : 1	2 : 1
986-41	1 : 2	3 : 0*	1 : 2	2 : 1	1 : 2
986-43	1 : 2	2 : 1	1 : 2	1 : 2	1 : 2
986-45	2 : 1	1 : 2	1 : 2	0 : 3*	1 : 2
986-46	1 : 2	2 : 1	2 : 1	1 : 2	2 : 1
986-48	3 : 0*	2 : 1	1 : 2	1 : 2	1 : 2
986-50	2 : 1	3 : 0*	3 : 0*	2 : 1	2 : 1
986-51	1 : 2	2 : 1	2 : 0*	2 : 1	0 : 3*
986-1	1 : 1	2 : 0	1 : 1	1 : 1	1 : 1
986-2	1 : 1	1 : 1	1 : 1	1 : 1	0 : 2
986-3	1 : 1	0 : 2	0 : 2	1 : 1	1 : 1
986-5	1 : 1	0 : 2	0 : 2	1 : 1	1 : 1
986-6	1 : 1	1 : 1	1 : 1	1 : 1	0 : 2
986-14	1 : 1	1 : 1	1 : 1	1 : 1	2 : 0
986-23	1 : 1	2 : 0	2 : 0	2 : 0	1 : 1
986-27	1 : 1	1 : 1	2 : 0	0 : 2	0 : 2
986-29	1 : 1	2 : 0	0 : 2	1 : 1	0 : 2
986-30	0 : 2	2 : 0	0 : 2	0 : 2	1 : 1
986-31	1 : 1	1 : 1	2 : 0	2 : 0	1 : 1
986-32	1 : 1	2 : 0	1 : 1	2 : 0	1 : 1
986-36	1 : 1	1 : 1	2 : 0	1 : 1	1 : 1
986-42	1 : 1	1 : 1	1 : 1	2 : 0	1 : 1
986-4	0 : 1	0 : 1	0 : 1	0 : 1	1 : 0
986-7	0 : 1	0 : 1	1 : 0	0 : 1	1 : 0
986-8	0 : 1	0 : 1	0 : 1	0 : 1	1 : 0
986-9	1 : 0	0 : 1	0 : 1	0 : 1	1 : 0
986-17	0 : 1	0 : 1	1 : 0	1 : 0	0 : 1
986-22	1 : 0	1 : 0	0 : 1	1 : 0	0 : 1
986-24	1 : 0	0 : 1	1 : 0	1 : 0	0 : 1
986-28	0 : 1	1 : 0	1 : 0	1 : 0	1 : 0
986-35	0 : 1	1 : 0	1 : 0	1 : 0	0 : 1
986-38	1 : 0	1 : 0	1 : 0	1 : 0	0 : 1
986-39	1 : 0	1 : 0	1 : 0	1 : 0	1 : 0
986-47	1 : 0	1 : 0	1 : 0	1 : 0	0 : 1
Total	40 : 44	52 : 32	49 : 35	44 : 40	36 : 48

* irregular segregational ratio.

ようで、各形質を支配する遺伝子について不規則分離がみられた。したがって、H-986 が 2 倍体でなくて 3 倍体であったことは明らかである。

考 察

先にのべたように H-981 の孢子発芽率は極めて低く、発芽せるものも正常なコロニーに生育せず、途中で死滅した。このような現象は Leupold (1956a) によって 4 倍体酵母の子孫中に見いだされており、彼は異数体の特長であると考えた。この実験における 3 倍体酵母の低発芽率も異数体に原因しているものと思われる。

これに反して、プロットローフ法によって得られた 3 倍体酵母 (Pomper, Daniels, & McKee 1954) の孢子発芽率は約 74% で 2 倍体酵母とあまり変らない。また Leupold (1956b) によると *Schizosaccharomyces pombe* の 3 倍体雑種の孢子発芽率は 69% でこれも 2 倍体酵母とほとんど同じであった。この 3 倍体 *Schizosaccharomyces* は集団交配によって生じたものであった。

この実験で用いられた 3 倍体は *S. chevalieri* と雌雄異株 1 倍体酵母の最少培地交配によって得られたものであるが、*S. chevalieri* と雌雄同株 2 倍体の孢子間接合によって得られた種間雑種 H-891 および H-899 の孢子発芽率は約 72% であり、またすべての形質について 2:2 分離がみられた (Takahashi & Ikeda 1959)。この雌雄同株 2 倍体は雌雄異株酵母 L-8256 および L-17807 と雌雄同株酵母 S-341 に由来する *S. cerevisiae* である。したがって *S. chevalieri* と *S. cerevisiae* の雌雄同株系統および雌雄異株系統との間にゲノムの相違や遺伝子配列の相違はないものと思われる。また、Takahashi, Saito & Ikeda (1958) によると、*S. cerevisiae* の雌雄同株系統と異株系統間の孢子接合による雑種の孢子発芽率は正常であったが、雌雄同株系統と異株 1 倍体系統間の最少培地交配法によって作られた 3 倍体および雌雄同株系統間の最少培地交配法による 4 倍体の孢子発芽率は約 10% であった。このような理由からこの実験で得られた 3 倍体の低発芽率は実験材料の特性によるものでなく、3 倍体を作る方法によって低発芽率となりやすい、すなわち異数体孢子を生じやすいものと考えられる。

3 倍体 $D/D/d$ の分離から Winge & Roberts (1949) によって D/d 因子座とセントロメアの間に連鎖がないとすれば次の 4 通りの 4 分子が期待できる。

(1)	DD	DD	d	d	(6.7%)
(2)	Dd	Dd	D	D	(26.7%)
(3)	DD	Dd	D	d	(53.3%)
(4)	DD	dd	D	D	(13.3%)

遺伝子型 D または DD をもつ孢子は発芽に際し、義務的 2 倍体化 (obligatory diploidization) の能力をもっている。これに対して Dd はこの能力をもつか否かは不明である。

もし $D/D/d$ と接合型の分離の関係を考えるならば、segregant の遺伝子型と性行動の関係は Table 4 のようである。 D/d 因子座と接合型因子座間に連鎖はない (Winge & Roberts 1949)。

Table 4 に示されたように理論的分離比から期待できない segregant が実際には現われた。Type III, Type VII, Type VIII, および Type IX がそれである。

顕微解剖法によって作られた雑種 $Dd\alpha\alpha$ および $Dd\alpha a$ は MMR-, CMR-, BMR-, SP+ である。もし $Dd\alpha\alpha$ をもつ segregant が義務的 2 倍体化し、 $DDdd\alpha\alpha aa$ となるな

Table 4. Theoretical genotypes and their sexual behavior by segregation of $D/D/d$ $n/n/a$.

Genotype	Sexual behavior					Type	Expected		Observed number
	MMR	CMR	BMR	SP	cell size		%	#/84	
$d\alpha$	+	+	—	—	n	I	11.1	9.3	16
da	+	+	—	—	n	I	5.6	4.7	15
$dd\alpha\alpha$	+	+	—	—	$2n$	II	1.3	1.1	2
$ddaa$	+	+	—	—	$2n$	II	0.2	0.18	0
$dd\alpha a$	—	—	—	+	$2n$	VI	1.8	1.5	2
$D\alpha$ } Da } $\rightarrow DDnn$	—	—	+	+	$2n$	IV	33.3	27.6	8
$Dd\alpha\alpha$	?	?	?	?	?	?	11.1	9.3	?
$Ddaa$	?	?	?	?	?	?	0.9	0.8	?
$Dd\alpha a \rightarrow DDdd\alpha\alpha\alpha a$?	—	—	—?	+	$4n$?	VII?	14.7	12.3	6
$DD\alpha\alpha$ $DDaa$ } $\rightarrow DDDDnnnn$ $DD\alpha a$	—	—	+	+	$4n$	V	20.0	16.8	8
	—	+	—	—	$2n$	III	—	—	5
	—	—	—	—	$2n$	VIII	—	—	14
	—	—	—	—	L	IX	—	—	8

らば, Type VII がこれである。

もし $DD\alpha\alpha$ および $DDaa$ と $Dd\alpha\alpha$ および $Dd\alpha a$ が同じ表現型をもつとすれば Type V の実験値が少なすぎる。また, $Dd\alpha\alpha$ と $Dd\alpha a$ が MMR—, CMR—, BMR—, SP—, で義務的 2 倍体化能をもたないとすれば, Type IX の出現したことの説明ができない。逆にこれらが 2 倍体化するならば, Type VIII の存在が説明できない。

Type III の存在は Type II の集団接合能の低いものとしてのみ説明できる。

Table 1, Table 2 に示したように完全発芽子嚢における D/d の分離は期待通りであるから, H-986 が D/d 因子座をもつ染色体について trisomic であったことは疑えない。したがって理論的に期待されない type は D/d -染色体の一本が還元分裂中に消失したものと考え

Table 5. Segregational ratio expected from triploid $+/+/-*$.

Polysomic condition	Theoretical ratio**			Experimental ratio		
	+ : —					
	tetrad ratio	per 84 segregants		$AD : ad$	$AR : ar$	$GA : ga$
Trivalent : no recombination	4 : 0 3 : 1 2 : 2	66.7% 0 33.3	69.4 : 14.6	40 : 44 $x^2=71.9$ $p<0.001$	52 : 32 $x^2=24.5$ $p<0.001$	49 : 35 $x^2=33.8$ $p<0.001$
random recombination	4 : 0 3 : 1 2 : 2	26.7 66.7 6.7	68.0 : 16.0	$x^2=60.3$ $p<0.001$	$x^2=19.7$ $p<0.001$	$x^2=28.4$ $p<0.001$
Bivalent and univalent : no recombination	4 : 0 3 : 1 2 : 2	66.7 0 33.3	69.4 : 14.6			
random recombination	4 : 0 3 : 1 2 : 2	44.4 44.4 11.1	69.4 : 14.6			

* dominant gene is symbolized as "+", and recessive gene is symbolized as "—".

** the ratio is calculated according to Emerson (1956).

えられる。

Table 5 に示されたように, $AD/AD/ad$, $AR/AR/ar$ および $GA/GA/ga$ の分離比は理論値とかなり違っている。Table 1 および Table 3 のようにこれらの不規則分離の存在から, これら遺伝子をもつ染色体が H-986 では trisomic であったことはあやまりないので, この結果を説明するために次のような仮定が考えられる。すなわち優性遺伝子をもつ染色体と劣性遺伝子をもつ染色体が第 1 分裂で 2 価染色体となり, 残ったものは 1 価染色体となる。1 価染色体は還元分裂中に消失しやすいために 1:1 に近い分離比が得られた。

$MA/ma/ma$ および $ME/me/me$ の分離比は理論値との差が有意ではなかった (Table 6)。したがってこれらの遺伝子をもつ染色体が第 1 分裂で 3 価染色体となるか, 2 価染色体と 1 価染色体を形成するかは不明であるが, 不規則分離 (1:3 または 0:3) のあったことから 3 価染色体を形成することが多いのではないかと思われる。

Table 6. Segregational ratio expected from triploid +/+/+.

Polysomic condition	Theoretical ratio		Experimental ratio	
	+ : -		$MA : ma$	$ME : me$
	tetrad ratio	per 84 segregant		
Trivalent no recombination	2 : 2 100%	42 : 42	45 : 39 $\chi^2=0.43$ $0.5 < p < 0.7$	36 : 48 $\chi^2=1.75$ $0.1 < p < 0.2$
	1 : 3 0 0 : 4 0			
random recombination	2 : 2 86.7	39.2 : 44.8	$\chi^2=1.61$ $0.2 < p < 0.3$	$\chi^2=0.49$ $0.3 < p < 0.5$
	1 : 3 13.3 0 : 4 0			
Bivalent and univalent no recombination	2 : 2 100			
	1 : 3 0 0 : 4 0			
rhndom recombination	2 : 2 100			
	1 : 3 0 0 : 4 0			

Pomper, Daniels & McKee (1954) はプロットローフ法によって得られた 3 倍体酵母の 4 分子が 2 個の 2 倍体胞子と 2 個の 1 倍体胞子をもつと報告しており, Leupold (1956 b) は *Schizosaccharomyces pombe* の 3 倍体が同様に分離することを報告している。しかし, この報告では上に述べたような理由から, 還元分裂中に 1 価染色体の消失が考えられるので, 異数体胞子が生じていると思われる。また, 異数体の胞子は多くの場合不発芽になるものと推定される。

要 約

Saccharomyces chevalieri の雌雄同株 2 倍体と *S. cerevisiae* の雌雄異株 1 倍体との最少増地交配によって作られた 3 倍体 (H-981 と H-986) の子嚢胞子の顕微解剖を行なった。

H-981 の胞子発芽率は極めて低く (11.1%), 発芽胞子の生育は途中で停止した。H-986 の発芽率も 2 倍体雑種より低い (38.8%)。H-986 の 4 分子分析の結果, 理論的に期待できない性行動を示す segregant が見られた。また, 理論値と一致しない分離比が得られた。この結果から, 還元分裂中に 1 価染色体が消失し, そのため異数体となる胞子が生じ, その多く

が発芽能力をもたないものと推定される。

この実験結果の発表を許可された吹田研究所長小竹無二雄博士、およびこの結果をまとめるにあたって御指導ならびに御助言をいただいた東京大学応用微生物研究所池田庸之助博士、斎藤日向博士および京都大学農学部西山市三博士に謝意を表する。

引 用 文 献

- Emerson, S. 1956. Notes on the identification of different causes of aberrant tetrads ratios in *Saccharomyces*. Compt. Rend. Trav. Lab. Carlsberg, Sér. Physiol. **26** : 71-86.
- Fowell, R.R. 1952. Sodium acetate agar as a sporulation medium for yeasts. Nature **170** : 578.
- Hawthorne, D.C. 1955. The use of linear asci for chromosome mapping in *Saccharomyces*. Genetics **40** : 511-518.
- Leupold, U. 1956a. Tetraploid inheritance in *Saccharomyces*. J. Genet **54** : 411-426.
- Leupold, U. 1956b. Some data on polyploid inheritance in *Schizosaccharomyces pombe*. Compt. Rend. Trav. Lab. Carlsberg, Sér. Physiol. **26** : 221-251.
- Lindegren, C.C. 1949. *The Yeast Cell, its Genetics and Cytology*. Educational Publishers, Inc., St. Louis.
- Lindegren, C.C. and Lindegren, G. 1943. A new method for hybridizing yeast. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S. **29** : 306-308.
- Lindegren, C.C. and Lindegren, G. 1951. Tetraploid *Saccharomyces*. J. gen. Microbiol. **5** : 885-893.
- Pomper, S., Daniels, K.M. and McKee, D.M. 1954. Genetic analysis of polyploid yeast. Genetics **39** : 343-355.
- Roman, H., Hawthorne, D.C. and Douglas, H.C. 1951. Polyploid in yeast and its bearing on the occurrence of irregular genetic ratios. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. **37** : 79-84.
- Roman, H., Phillips, M.M. and Sands, S.M. 1955. Studies of polyploid *Saccharomyces*. I. Tetraploid segregation. Genetics **40** : 546-561.
- Roman, H. and Sands, S.M. 1953. Heterogeneity of clones of *Saccharomyces* derived from haploid ascospores. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. **39** : 171-179.
- Saito, H. and Takahashi, T. 1957. Gene controlled adenine dependence epistatic to production in *Saccharomyces*. Jap. Jour. Genet. **32** : 147-152.
- Takahashi, T. and Ikeda, Y. 1959. Bisexual mating reaction in *Saccharomyces chevalieri*. Genetics **44** : in press.
- Takahashi, T., Saito, H. and Ikeda, Y. 1958. Heterothallic behavior of a homothallic strain *Saccharomyces* yeast. Genetics **43** : 249-260.
- Winge, O. and Roberts, C. 1949. A gene for diploidization in yeasts. Compt. Rend. Trav. Lab. Carlsberg, Ser. Physiol. **24** : 341-346.
- Winge, O. and Roberts, C. 1958. *Life history and cytology of yeasts*. pp. 93-122. The Chemistry and Biology of Yeasts. Edited by A. H. Cook. Academic Press, Inc. New York.