Ryuso TANAKA: Über die polyhaploiden Nachkommen und abnormen F_1 -Bastarde bei *Chrysanthemum indicum* var. hexaploid ($2n=54$) $\times$ *Ch. lavandulaefolium* ($2n=18$). Jap. Jour. Genet. 30 (1955): 24—33.

Chrysanthemum indicum var. hexaploid ($2n=54$) $\times$ *Ch. lavandulaefolium* ($2n=18$) において生じた 半数体と異常な雑種について

田 中 隆 莊*

広島大学理学部植物学教室

昭和 29 年 3 月 18 日 受領

UDC 575. 129 : 576. 356.
5 : 582. 993

Resümee

In der vorliegenden Mitteilung sind die Ergebnisse der Kreuzung zwischen *Chrysanthemum indicum* var. hexaploid ($2n=54$) und *Ch. lavandulaefolium* ($2n=18$) berichtet, bei der die polyhaploiden Nachkommen und die Bastarde mit vermehrter Chromosomenzahl auftraten.

1). Zwei polyhaploide Pflanzen von *Ch. indicum* var. hexaploid entstanden in der Kreuzung, wo *Ch. indicum* var. hexaploid als Mutterpflanze bedient wurde. In der Meiose der polyhaploiden Pflanzen treten Uni-, Bi- und Trivalenten auf. Die Trivalenten treten am häufigsten hervor. Diese Tatsache zeigt, dass die polyhaploide Pflanze drei fast homologen Genome hat. Sehr selten tritt auch eine Hexavalente auf.

2). Bei der Kreuzung, wo *Ch. lavandulaefolium* als Mutterpflanze bediente, gingen 30 F_1 -Pflanzen hervor. Alle diese Individuen haben nicht die erwartete $2n=36$ Chromosomen, sondern die vermehrte Chromosomenzahl $2n=45$. Die vermehrten Chromosomen müssten die Chromosomen von *Ch. lavandulaefolium* sein. In der Meiose dieser Bastarde treten Uni-, Bi-, Tri Tetra- und Pentavalenten auf. Die Konjugationsweisen von Chromosomen zeigen uns, dass die Chromosomen von *Ch. indicum* var. hexaploid mit die Chromosomen von *Ch. lavandulaefolium* beinahe homolog sein müssen.

3). Auf der Grund der Untersuchungen von Shimotomai und Takemoto (1936, 1937, 1939) und meiner Untersuchungen kann man die Genome von drei Pflanzen folgendermassen ausdrücken: *Ch. lavandulaefolium* AA, *Ch. indicum* AAA'A' und *Ch. indicum* var. hexaploid AAAA'A'.

倍数体は同質倍数体と異質倍数体とに大別されているが、同質倍数体には不安定なものが多い。しかるに天然に見出される倍数植物の中には同質的ゲノムを有ししかも安定性を得ている倍数植物があり、植物の進化学の見地よりすれば研究に値するものである。キク属にみられる倍数性植物はかかる同質的な倍数体で、減数分裂において二価染色体のみを出現する安定した倍数体である。このような安定は如何にして生じたかについての研究には、先ずかかる植物のゲノム構造を明らかにすることが必要であるが、ゲノムが同質的であるためゲノム分析は単なる交雑法によつては困難である。しかしもし倍数体の半数体を作ることができればそれは容易となるだろう。

筆者は *Chrysanthemum indicum* var. hexaploid ($2n=54$) と *Ch. lavandulaefolium* ($2n=18$) とを種々の栽培条件下で育成し、交雑を行つた結果、前者の半数体植物 ($2n=27$) の出現を見出した。なおこの交雑においては染色体数の増加した異常な雑種をも生じた。以下その交雑結果及び生じ

* Botanical Laboratory, Faculty of Science, Hiroshima University, Hiroshima, Japan.

た半数体と異常な雑種における形態学的、細胞学的研究結果を記す。

材料及び方法

Chrysanthemum lavandulaefolium M. ($2n=18$) アブラギク (アワコガネギク) は下野国宇都宮市から採集された株を用い、*Ch. indicum* L. var. hexaploid ($2n=54$) ハマカンギクは長門国萩市傘山で採集された株を用いた。後者は長門、周防、筑前、豊後及び肥後の各国の海岸に面した急傾斜地に自生している野生菊で、この植物に近縁な *Ch. indicum* L. は $2n=36$ の四倍種で、その分布が内陸性であるのと異なる。この植物は長門国を除いては *Ch. japonense* N. と分布を接していて両種間の雑種性植物が生じているため、この種の純粋な株の生育している上記傘山にて採集された株を用いた。

両種夫々に於て 1 クロン (Klon) の株を植木鉢に移し、次の如き下斗米・田中氏 (1952) と同様な A, B の二条件のもとで、3 月から 12 月迄育成させた。即ち (A) 腐植土と湿度をできるだけ少量に与えた土壌、(B) 腐植土と湿度を豊富に与えた土壌である。

染色体の観察は、体細胞に於ては Tjio 及び Levan (1950) の方法を次の如く改めた方法によつて行つた。根端を 8-オキシキノリンの 0.002 モル水溶液に 15°C にて 90 分浸漬、1 分間水洗、 55°C の 1-N の塩酸の中に 10 秒間浸漬する。次いで根端をスライドガラス上に取り出し 1 % の醋酸オルセイン液にて約 5 分間染色する。染色後カバーガラスをかけて僅かに温め、強くおしつぶして検鏡した。

減数分裂における染色体の対合の観察は、花粉母細胞の第一減数分裂のディアキネシス期において行つた。観察方法は若い頭状花を氷醋酸 1 : 無水アルコール 3 の液で 24~48 時間固定後、氷醋酸 45 cc + 3% 鉄明礬水溶液 55 cc の液に 3 時間浸漬し、管状花から取り出した葯をスライドガラス上にて醋酸カーミン液で染色し、強く熱して後おしつぶして検鏡した。この方法によると、細胞質は透明となり、染色体は黒紫色に濃染し、仁も淡く染り更に染色体が容易に平面に拡がるので観察に極めて好適であつた。染色体の対合は変異に富むものであるから、対合を明らかにするために多数の分裂像について観察を行い、種々なる対合の出現頻度を研究した。

結 果

1. 稔性その他。

第 1 図. a, *Chrysanthemum lavandulaefolium* の葉, b, *Ch. lavandulaefolium* ♀ × *Ch. indicum* var. hexaploid ♂ において生じた染色体数の増加した F_1 の葉, c, *Ch. indicum* var. hexaploid ♀ × *Ch. lavandulaefolium* ♂ において生じた *Ch. indicum* var. hexaploid の半数体の葉, d, *Ch. indicum* var. hexaploid の葉。

両種とも栽培条件 A にて育成された株は B にて育成された株に比較して劣つた生育を示した。例えば前者は舌状花卉の發育が悪く、花柄の著しい短縮が認められ、莖の高さは約 $\frac{3}{4}$ 、葉の面積は約 $\frac{1}{2}$ であり、葉は質厚く濃緑であつた。

交雑結果は相反交雑によつて著しい相違が認められた。*Ch. indicum* var. hexaploid ♀ × *Ch. lavandulae-*

folium ♂ の結果は第1表の上の欄に示した如くで、種子は A 環境で育成された *Ch.indicum* の花粉を用いて交配された場合にのみ生じた。その稔性は 0.3% と 1.1% で著るしく低い。種子の発芽は母体となる *Ch. indicum* var. hexaploid が B 環境で育成された場合にのみ認められ、その率は 25% であつた。生じた子孫は 2 個体で、それは共に $2n=27$ であつた(第2図)。この染色体数は両親の配偶子染色体数の和より少く、それは母体である *Ch. indicum* var. hexaploid の半数染色体数に相当する。

Ch. lavandulaefolium ♀ × *Ch. indicum* var. hexaploid ♂ の結果は第1表に示した如くで、種子は 1 種類の交雑条件の何れにおいても生じ、その率は交雑における組合せの相違によつて差異が認められた。最も高い稔性は A 環境で育成された *Ch. lavandulaefolium* に B 環境で育成された *Ch.*

第1表. 二様の栽培条件によつて育成した *Chrysanthemum indicum* var. hexaploid ($2n=54$) と *Ch. lavandulaefolium* ($2n=18$) との相反交雑の結果

	栽培条件		授粉された	授粉された	得られた	稔性	発芽数	発芽率	生じた子孫の
	♀	♂	頭状花数	管状花数	種子数	(%)		(%)	染色体数
<i>Ch. indicum</i> var. hexaploid ♀ ($2n=54$) × <i>Ch. lavandulaefolium</i> ♂ ($2n=18$)	A	A	15	700	2	0.3	0	0	—
	A	B	15	700	0	0	—	—	—
	B	A	15	700	0	0	—	—	—
	B	B	15	700	8	1.1	2	25.0	$2n=27$
<i>Ch. lavandulaefolium</i> ♀ ($2n=18$) × <i>Ch. indicum</i> var. hexaploid ♂ ($2n=54$)	A	A	15	700	14	2.0	10	71.4	$2n=45$
	A	B	15	700	20	2.9	14	70.0	$2n=45$
	B	B	15	700	6	0.9	4	66.7	$2n=45$
	B	A	15	700	3	0.4	2	66.7	$2n=45$

indicum var. hexaploid の花粉を授粉させた場合に認められ、稔性は 2.9% であつた。一般的に云つて稔性は母体となる *Ch.lavandulaefolium* が A 環境で育成された場合の方が高い。種子の発芽率は種子の発芽率は約 70% であつた。生じた子孫は全部で 30 個体であるが、それらは共に $2n=45$ が算定され、両親の配偶子染色体数の和より 9 染色体ほど多い。

2. 半数体

Ch. indicum var. hexaploid ($2n=54$) ♀ × *Ch. lavandulaefolium* ($2n=18$) ♂ に於て生じた子孫は前記の如くすべて $2n=27$ 即ち半数体であつた。その形態は、茎、葉及び花器の諸形質の何れ

第2表. *Chrysanthemum lavandulaefolium* ($2n=18$), *Ch. indicum* var. hexaploid ($2n=54$) 及び両種の交雑によつて生じた二種類の子孫の形態学的比較研究の結果

形 質	<i>Ch. lavandulaefolium</i>	子 孫		<i>Ch. indicum</i> var. hexaploid
染色体数 ($2n$)	18	45	27	54
茎の高さ (cm)	140	110	30	45
葉身の長さ (°)	8.0	7.0	3.0	4.2
” 幅 (°)	7.5	5.8	2.8	3.8
” 色	緑	濃緑	淡緑	緑
孔辺細胞の長径 (μ)	29.03 ± 0.02	45.05 ± 0.03	34.17 ± 0.01	41.24 ± 0.03
托 葉	無	有 (不完全)	有 (完全)	有 (完全)
1 頭状花における管状花の数	72	63	50	55
開 花 日	10 月 20 日	10 月 26 日	11 月 4 日	11 月 6 日

第2図. *Ch. indicum* var. hexaploid の半数体の体細胞染色
体, $2n=27$ が認められる。倍率, 約 1500.

第3表. *Chrysanthemum indicum* var. hexaploid ($2n=54$) の半数体植物 ($2n=27$) の I-減数
分裂における染色体対合に関する観察結果

染 色 体 対 合	観 察 数
9III	14
1IV+7III+1II	1
8III+1II+1I	12
1VI +6III+1II+1I	4
1IV+6III+2II+1I	2
7III+2II+1I	16
1VI +5III+2II+2I	3
1IV+5III+3II+2I	2
6III+3II+3I	25
1VI +4III+3II+3I	3
5III+4II+4I	10

第3図. *Ch. indicum* var. hexaploid の
半数体 ($2n=27$) のI-減数分裂ディアキネシス
期における1分裂像, 9_{III} が認められる。倍率,
約 1500.

に関しても殆ど母親植物に当る *Ch. indicum* var. hexaploid と同様であるが、相違点は茎が細く葉が淡緑で薄く、気孔が小さいこと等である（第2表及び第1図）。

半数体の減数分裂における染色体対合に関する観察結果は、第3表に示した如く観察に供された分裂像 92 の中で 11 種類の対合が観察された。これら対合のうち出現頻度の最も高いのは $6III + 3II + 3I$ であるけれども、特に指摘されるべき対合は $9III$ で、（第3図）、これが相当な高頻度（15%）で出現することである。この事実はこの半数体を構成している 3 ゲノムが同質的であることを示すものである。又仁に附着した六価染色体が観察されたが、かかる対でない染色体間の対合は恐らく転座に起因するものと推定される。

3. 異常雑種

第4表. *Chrysanthemum lavandulaefolium* ($2n=18$) ♀ $\times$ *Ch. indicum* var. hexaploid ($2n=54$) ♂
 において生じた染色体数の増加した F_1 ($2n=45$) の I-減数分裂における染色体対合の観察結果

染 色 体 対 合	観 察 数
6v+3III+3II	9
5v+IIv+3III+3II+II	3
5v + 4III+4II	14
IVIII+4v + 3III+4II	2
4v+IIv+4III+4II+II	5
3v+2IV+4III+4II+2I	2
4v + 5III+5II	9
3v+IIv+5III+5II+II	3
3v + 6III+6II	5
2v+IIv+6III+6II+II	1

Ch. lavandulaefolium ($2n=18$) ♀ $\times$ *Ch. indicum* var. hexaploid ($2n=54$) ♂ において生じた子孫の外部形態は両親の中間形であつたが(第2表及び第2図), 染色体数は $2n=45$ で, 両親の配偶子染色体数の和である $2n=9+27=36$ より9個の染色体が増加している。

この F_1 における減数分裂の観察結果を第4表に示す。即ち観察に供された分裂像53の中で10種類の対合が観察された。これら対合のうち出現頻度の最も高かつたのは $5v+4III+4II$ で(第4図)。観察に供された分裂像の26%である。これら各対合には五価染色体が多く, 一価染色体が極めて少い。この観察事実は F_1 における5ゲノムが同質的であることを示している。又稀に1個の八価染色体が出現し, それはしばしば仁に附着しているのが観察された。これは対でない染色体間の接合を示すもので, 前記 *Ch. indicum* var. hexaploid の半数体において観察された恐らく転座に起因す

第4図. 染色体数の増加した F_1 の I-減数分裂ディアキネシス期において出現頻度も最も多い分裂像, a, 写真, b, a の説明図, $5v+4III+4II$ が認められる。倍率, 約 1800。

る対合と見做される。

この F_1 の増加した 9 個の染色体は、 F_1 の外部形態が *Ch. lavandulaefolium* の形質を比較的強く発現していることから *Ch. lavandulaefolium* の染色体だろうことが推定できるが、このことを確かめるために次のことを行つた。まず *Ch. lavandulaefolium* の同質四倍体をコルヒチンで育成した。この同質四倍体についての研究結果は別に報告するが、これと *Ch. indicum* var. hexaploid との F_1 を作り、この F_1 と前記染色体の増加した F_1 との外部形態及び減数分裂における染色体対合の比較研究を行つた。その結果この F_1 は $2n=45$ で、外部形態も前記 F_1 と全く同様で、減数分裂における染色体対合もやはり前記 F_1 と同様な対合が観察された。この事実は F_1 において増加した 9 個の染色体が *Ch. lavandulaefolium* の染色体であることを示すものである。

論 議

Ch. indicum var. hexaploid ($2n=54$) と *Ch. indicum* ($2n=36$) との相違の著しい点はそれらの分布に關してのみである。即ち前者が海岸近くに分布しているのに対し、後者は内陸殊に石灰岩地帯に分布している。*Ch. indicum* の核型は、下斗米・竹本氏 (1936, 1939) によつて同質的ではあるがその一部に非相同な染色体の存する核型であることが明らかにされている。*Ch. indicum* と *Ch. lavandulaefolium* との間の F_1 は竹本氏 (1937, 1939) によつて研究されている。即ちその核型は極めて同質的であるが、前記 *Ch. indicum* に於て認められた非相同な染色体に關しては異質的な核型であることが明らかにされた。この F_1 の減数分裂はやはり竹本氏によつて観察されて、 $8\text{III} + 1\text{II} + 1\text{I}, 5\text{III} + 4\text{II} + 4\text{I}$ の対合が観察されている。筆者もこの F_1 の染色体対合について観察したが (未発表)、その結果 9III の対合や、上記竹本氏の観察した対合、その他 9III の中の 2~3 の三価染色体が分離して二価染色体と一価染色体となつた対合が観察された。又稀に仁に附着した四価染色体や六価染色体も観察された。これら観察結果は F_1 のゲノムが同質的であることを推定させるが、又そのゲノムの中には、六価染色体の形成されることよりして、恐らく転座に起因すると見做される部分的に異質化したゲノムの存在をも推定させる。これらの事実に基づき *Ch. indicum* のゲノム構造を推定するに、仮りに *Ch. lavandulaefolium* のゲノムを $A A$ で表わすと *Ch. indicum* のゲノムは $A A A' A'$ で示されよう。

Ch. lavandulaefolium $\times$ *Ch. indicum* の F_1 と *Ch. indicum* var. hexaploid の半数体とは外部形態が極めて類似していると同時に、減数分裂における染色体対合も一致している。それ故この F_1 と半数体とは同じゲノム構造を有するものと見做される。従つて *Ch. indicum* var. hexaploid は *Ch. lavandulaefolium* $\times$ *Ch. indicum* の F_1 の染色体が倍加した植物であろうと見做され、そのゲノム構造は $A A A A A' A'$ で示すことができよう。

この研究は広島大学下斗米直昌教授の指導のもとに行われた。ここに謹んで感謝の意を表す。

摘 要

Ch. indicum var. hexaploid ($2n = 54$) $\times$ *Ch. lavandulaefolium* ($2n=18$) においてそれを種々の栽培条件下で行い、*Ch. indicum* var. hexaploid の半数体植物 ($2n=27$) を作ることに成功した。なおこの交雑においては染色体数の増加した F_1 ($2n=45$) をも生じた。この二種類の子孫における細胞学的研究を行つた結果、半数体において 9III その他、雑種において多数の五価染色体を含む対合が観察された。又二種類の子孫の何れにおいても、ゲノム数より多い多価染色体が観察された。この観察結果から *Ch. indicum* var. hexaploid が同質的六倍体で、且つそのゲノムがすべて *Ch. lavandulae-*

folium のゲノムと同質的であることが明らかとなつた。これらの結果と下斗米及び竹本氏 (1936, 1933, 1939) による核型の研究結果とから, *Ch. lavandulaefolium* のゲノムを AA で表すと *Ch. indicum* のゲノムは $AA A' A'$, *Ch. indicum* var. hexaploid のゲノムは $AAAAA' A'$ 示される。

引用文献

- 下斗米直昌・竹本貞一郎, 1936: 菊属 6 種の染色体の形態について. 植物学雑誌 50, 325-331.
- Shimotomai, N. und. T. Takemoto, 1939. Über die Morphologie der Chromosomen bei 6 Arten von *Chrysanthemum*. Jour., Sci., Hiroshima Univ., Series B, Div. 2, Vol. 3, 201-204.
- Shimotomai, N. und R. Tanaka, 1952. Über die zweierlei F_1 -Artbastarde von *Chrysanthemum Makinoi* ($2n=18$) $\times$ *Ch. japonense* ($2n=54$.) ditto, Vol. 6, 39-44.
- 竹本貞一郎, 1937. 菊属の人為的トリプロイド雑種について. 植物学雑誌 51, 866-871.
- Takemoto, T., 1939. Über die Morphologie der Chromosomen bei einer Art und zwei Bastarden von *Chrysanthemum*. Jour., Sci., Hiroshima Univ., Series B, Div. 2, Vol. 3, Art. 13. 205-209.
- Tjio, J. H. and A. Levan, 1950. The use of oxyquinoline in chromosome analysis. Anales de la Estacion Experimental de Aula Dei 2 (1). 21-64.