Humihiko ONO : Intergeneric hybridization in Cichorieae. (An award lecture at the annual meeting of the Genetics Society of Japan, held in Okayama, Oct. 16-18, 1955). Jap. Jour. Genet : 30 (1955): 269-274.

タンポポ類の属間交雑*

小野記彦**

東京都立大学理学部生物学教室

UDC 576. 312. 33 : 576.
372 : 852. 998.

Résumé

1. A natural hybrid *Paraixeris denticulata* × *Crepidiastrum platyphyllum* is similar to the artificial hybrid of the same combination.

2. The mode of pairing in these hybrids are characterized by having 5 bivalents regularly, in spite of the morphological dissimilarity of the parental chromosomes. The progeny having aberrant combinations of chromosomes is apt to have 5 bivalents at metaphase, although at earlier stages fewer configurations with multivalents are observed. Separations of chromosome parings in later stages are thought to occur at the points of the residual pairing.

3. As to the possibility for a natural hybrid to be able to begin a starting line of a new species, the present intergeneric hybrids serve as an example of an occurrence of a new type, since the parental characters are more dissimilar than in ordinary interspecific hybrids.

4. The hybrid *Paraixeris denticulata* ($n = 5$) × *Lactuca squarrosa* ($n = 9$) has not 14 chromosomes as expected from the parental chromosomes, but has 10-14. And the majority of the cells have 12 chromosomes. This condition is observed in all the 9 individuals studied.

5. The fragmentation and the elimination are observed in the other hybrids, *Paraixeris denticulata* × *Crepidiastrum Keiskeanum*, *Crepidiastrum platyphyllum* × *Lactuca squarrosa*. The eliminated chromosomes seem to be the paternal ones.

6. Also in the natural hybrid, these fragmentation and elimination of the chromosomes are observed.

7. Some natural hybrid populations consist of old hybrids with the fertilities of more than 90%, and other populations consist of recent hybrids with the fertility of some 20%.

は し が き

この研究は 20 数年前篠遠がクレビス (*Crepis capillaris*) にタンポポ (*Taraxacum platycarpum*) をかけて数個の雑種をえたのがはじまりで、その後さらに同じ交雑がくりかえされて、その結果は篠遠・小野 (1934) によつて発表された。その後小野は本邦産のタンポポ類 (Cichorieae) の多くの種類について属間交雑を行い、いろいろの雑種をえたとし、またその細胞学的研究を行うと同時に子孫の状態をしらべた。いまここではこれらのうち特によく研究されたものについて述べる。

ヤクシソウとワダンとの雑種

ヤクシソウ (*Paraixeris denticulata*) とワダン (*Crepidiastrum platyphyllum*) との自然雑種と

* Contributions from the division of Morphology, Biology Laboratory, Faculty of Science, Tokyo Metropolitan University, No. 12.

日本遺伝学会第 27 回大会受賞講演。

** Biology Laboratory, Faculty of Science, Tokyo Metropolitan University, Tokyo.

思われるものとしてヤクシワダン (*Crepidiastrixeris denticulatoplatphylla*) とよばれる種が牧野富太郎氏によつて記載されている。この植物の細胞学的研究を行う一方、実際にワダンとヤクシソウとの雑種をつくつて、それが自然雑種とよく一致することをたしかめた。これらの雑種ではいつもヤクシソウの染色体 ($n = 5$) とワダンの染色体 ($n = 5$) との和が観察され、代をかさねてもその数がほと

Fig. 1. A schemal illustrating the sequence of the residual affinity. At early stages, the combinations of many chromosomes are seen, but the residual affinity is not sufficient to combine them at later stages.

う。このことは Winge (1937) が *Tragopogon* の種間雑種で言及しているところである。F₁ において一価染色体は非常にまれにしか観察されないが、これはふつう前中期以後にみとめられるので、たいていのばあい他の染色体にくつついて、2 価または多価染色体の一部になつていたものが早く離れたために生ずるものと考えた。一般に染色体の結合は中期におけるよりも早い移動期においてはるかに強力であり、多数の染色体の結合が観察される。これは染色体間に相同による主親和力のほかに小さい相同部分による残余親和力 (residual affinity) があつて、それによつて対合が行われ (residual pairing), それが早く離されるためと考えた。

この属間雑種の染色体数は F₁ では両親の染色体の和がみられるが、F₂ 以後においては、染色体数は 10 のものが多いが、核型を注意して観察すると、新しい型の染色体がふくまれたり、染色体の構成が異つたりしていることがわかる。これらの新しい染色体や核型が保存されるためには、二次的にいろいろの組換をへて、平衡に達する必要がある。また自然の状態では、これが更に何代ものもどし交配をへて、またもとにもどつてしまうことも期待される。

稔性と外部形態とをしらべて、種形成に対して、どのような役割が期待されるかをしらべて見たと

んど一定に保たれた。その形態もちょうど両親と同じものであつた。F₂ 以後において異なる染色体数をもつものが現れることが期待されるのであるが、多くのものでは一様に 10 本の染色体をもつていた。異なる数をもつていた植物は三崎で採集した自然雑種に $2n = 9$ のものがあつたのと、F₂ 中約 100 個体中 $2n = 11$ のものが 4 個体あり、ほかに 1 個体の自然雑種が三崎の自然雑種中に発見された。

次に減数分裂についての観察では、体細胞染色体でみられるように両親の染色体の形態にはかなりの相異があり、外部形態もかなり著しいちがいを示しているのに、対合はいつも完全に行われ、分離も正常である。これは恐らく種遺伝子や属遺伝子が重複して染色体の各部に存在するためであらう。

Fig. 2. Schematic representation of the chromosomes of *Paraxeris denticulata* (center), *Lactuca squarrosa* (lower) and their hybrid (upper).

ころ、一つの頭状花序の花の数（小花数）が5と14のものをそれぞれ両親型とすると、この数に近いものはほとんど両親にもどつたものと考えられ、90%以上の稔性を示すものが多い。さらにいちぢるしいことは小花数11のもので稔性の高いものがあらわれたが、もしここで隔離が行われて、もどし雑種がさまたげられれば、11の花をもつもの、つまり中間型のものが分離してくる可能性をあたえるものである。ふつうには種間雑種のように割合に近いもののかけ合わせでは、その中間にこのような型の生ずる可能性はすくないけれども、属間雑種ではその可能性が高いものと考えられる。

ヤクシソウ × アキノノゲシ

ヤクシソウ (*Paraixeris denticulata*) × アキノノゲシ (*Lactuca squarrosa*) でははじめて1939年種子をえたが、これはうまく発芽させることができなかった。その翌年も数個の種子をえたが、そのうちから、ただ1個体の幼植物を得ることができた。この植物の体細胞染色体をしらべたところ、きわめて特異な現象が観察された。それは体細胞染色体がヤクシソウは10、アキノノゲシは18であるのに、その雑種は $5 + 9 = 14$ にならないで、12のものをもつとも多く、そのほかに10~14の染色体数を示す細胞が一つの根の中においてさきキメラ状にまじっていた。この原因についてはいろいろと考えられるが、もつとも確からしいのは異質細胞質中で父方の染色体が分断消失したためと考えられ、それには父親の核が卵細胞と結合した直後に父方の染色体の切断—結合—橋—切断がおり、さらにこの過程がくりかえされて、染色体の消失をきたしたのと考えられた。

さらに8個体の雑種をえたが、この雑種ではいずれも、上の12染色体の核型のものを最大多数として、そのほかにいろいろの断片染色体などをもつ雑種を生じた。このように、得られたすべての雑種に染色体の分断消失がみられるばかりでなく、それがだいたい同じ型のものに安定していくということは特異なことといわなければならない。

以上は根端における染色体についての観察であるが、地上部の染色体がキメラになっているかどうかは明らかでない。しかし観察された一つの枝ではやはり12の染色体が観察された。対合に際しては上の断片染色体と思われる小型の2個の染色体が多くて異常を引きおこしていたが、いちぢるしい残余対合が観察された。

ヤクシソウ × アゼトウナ

ヤクシソウ (*Paraixeris denticulata*) とアゼトウナ (*Crepidium Keiskeanum*) との雑種もやはり特異なもので、従来知られているいろいろの種間雑種とはおもむきを異にしている。この雑種でとくに目につくことは F_1 においていちぢるしい多様性があらわれることである。ヤクシソウをアゼトウナにかけたものでは比較的一様な F_1 がえられるけれども、その相反交雑であるアゼトウナをヤクシソウにかけたものではきわめていちぢるしい多様性があらわれた。多くの雑種

Fig. 3. Principal karyotypes of 8 different individuals of the hybrid *Paraixeris denticulata* and *Lactuca squarrosa*, showing that they are of almost the same constitutions.

でははじめは母親型であるが、しだいに父親型があらわれはじめるとともに、不規則な発育をはじめる。その中のあるものはひじようにおさえつけられた発育であつてほとんどのびなくて、せいぜい数センチの大きさにしかならないものからひじようによくよくのびてほとんどヤクシソウと同じように丈高くのびるものまで、いろいろの形のものあらわれる。この植物の稔性もひじように低く、10% くらい花粉の稔性を示すものが大部分である。

Fig. 4. Difference in appearance of the F₁ hybrids of *Paraixeris denticulata* × *Crepidiastrum Keiskeanum* (left) and the reciprocal (right).

この雑種の多様性については、はじめにひじように奇異におもわれたのであるが、体細胞染色体をしらべるにいたつて、その原因が明らかになった。すなわち1本の根の中にすら、いろいろの染色体数をもつた細胞が混つて存在し、染色体数は10の細胞が1ばん多いけれども、そのほかの数のものもかなり見られ、また同じ染色体数のものでも、核型にはいろいろのもの

がある。これもやはりヤクシソウとアキノノゲシとの雑種のばあいと同じように、染色体異常をおこした細胞がいりまじつていて、後にはもつとも優勢な染色体構成をもつ細胞が勢力を得て、その枝がのびるために、それぞれの枝に特有の染色体構成があらわれる。したがつてできた植物はその染色体構成に応ずる外部形態を示すということになり、このようにして F₁ の多様性があらわれることになる。

ワダン × アキノノゲシ

ワダン (*Crepidiastrum plalyphyllum*) にアキノノゲシ (*Lactuca squarrosa*) をかけた雑種はただワダンを母としてアキノノゲシをかけたものしか得られていないが、この雑種においてもやはりアキノノゲシの染色体の分断と消失とが見出される。ヤクシソウにアキノノゲシをかけた雑種においてもアキノノゲシの染色体が消失するが、その消失する染色体は、この雑種のものとは異なる。しかしいつも父親の染色体が消失し、しかもその中の一定のものに限られることは特に注目すべきことといわなければならない。

自 然 雑 種

ヤクシソウとワダンとの自然雑種については 1910 年牧野氏が、三浦半島長者ヶ崎付近で発見して、ヤクシワダンと名づけたのがはじまりで、その後、三崎付近にもあることが知られてきたが、この植物は前述の人工的につくつた雑種ときわめてよく一致するものであつた。

またヤクシソウとアゼトウナとの雑種は久内氏が沼津牛伏付近で発見してヤクシアゼトウナ (*Crepidiastrum surugensis*) と名づけたのがはじまりである。その後筆者は愛媛県宇和島付近において発見した雑種らしい植物を観察したところ、花粉の稔性がきわめて低く (30%~50%)、雑種性のものであることを物語っていた。自然のまま放置したところでは、瘦果は全然形成されなかつた。雑種個体は採集時すでに開花期であつたために、根端細胞の染色体を観察することができなかつたがタペート細胞の様子から $2n = 10$ であることが見られた。減数第一分裂では $2IV + 1I$ のもの

つとも多く、これについて $2IV + 2I$ または $1IV + 2II + 2I$ などがしばしばみられた。

伊豆半島各地にはかなりの程度にこれらの雑種が見られるであろうという推定のもとに伊豆半島の海岸におけるアゼトウナの群落を調査したところ、その中にはヤクシソウ型、ノゲシ型、コウゾリナ

Fig. 5. A natural hybrid of *Crepidiastrum Keiskeanum* and certain unidentified species of Cichorieae, in which the fragmentation and elimination of chromosomes are also observed.

稔のものから 100% 稔性のものまでのいろいろの変異があり、50% 以下のものが多かった。

また体細胞における染色体構成は人為的につくった雑種のばあいと同じであつて、いろいろの染色体数の核板が一つの根においてすら見出された。その中には多くの分断染色体と考えられるものがあつて、それらの数に変異があり、そのためにいろいろの数の染色体数がみられる。すなわち人為的な雑種と全く同じに自然における雑種でもこのような分断消失の過程がくりかえされるものと考えられる。

1952 年夏採集した仁科 14 という植物はとくにいちぢるしいのでつぎにする。この個体は体細胞分裂にいちぢるしい異常をしめた。即ち同一の根においてさえ染色体数 14, 12, 10 の核板が混在しているのが見られて、その中で多いのは $2n = 10$ の核型であつて、おそらく染色体数が 14 から分断消失によって 10 に減るとこのような核型におちつくものと思われるが、核型はわずかに異っている。この個体は翌年 1953 年まで生残つたのであるが、古い葉が枯れて、春でて来た葉は前年のとは全く異つた形態をもつて

いた。同時に新しくのびた根を観察すると体細胞染色体は大部分 10 本となり、断片染色体 1 本をふくむ 11 本の染色体をもつ細胞がところどころに混在している程度で、 $2n = 14 \sim 12$ という細胞はみられなかつた。 $2n = 10$ という核型は前年度に比較的多くみられた安定型らしいものであつた。つまり、この安定型らしい核型が優勢になつて来て、核型どうしの競争が行われて、もつとも安定なものが全体を占めるようになったものと思われる。さらにそのつぎの年すなわち 1954 年春には芽の勢もよくなり、根端細胞を観察すると 10 本の染色体からなる安定型核型のみから成つていた。

型、アキノノゲシ型などのいろいろの雑種性と考えられるものが見出された。これらは採集して実験圃に移植し、それらの植物の稔性、外部形態、染色体形態などを調査し、これらが全く自然に生じた雑種であることを明らかにした。しかしその染色体構成だけからでは、一方の親がはたして、外部形態から推定されるとおりであるかどうかということは明らかでなかつた。

これらの植物の稔性は完全に不

Fig. 6. A natural hybrid of *Paraxeris denticulata* $\times$ *Crepidiastrum Keiskeanum*. The chromosomes are converging to the haploid set of the mother.

全体のアゼトウナ集団の稔性をしらべて見るとある地区ではほとんど 90% 以上の高い稔性を有するもののみから成っており、またある地区では 60% から 95% ぐらいのものがふくまれる集団となっており、ある地区では 20% から 95% ぐらいのもののふくまれる集団となっているなどいろいろの稔性を示していることがわかった。これらの低い稔性のものをふくむ集団は当然比較的新しくできた雑種をふくんでいるものであり、高い稔性のみの集団は雑種性はあつても、すでに年月をへて、安定化した個体になっているものと考えられる。したがって集団の稔性は年々移動しているものと考えられる。

摘 要

1. ヤクシソウとワダンとの雑種は自然に存在するヤクシワダンとよばれるものもあるが、人工的につくった雑種もだいたいこれと同じものになる。
2. この雑種の減数分裂における対合は特異であり、染色体形態の異なるにもかかわらず、常に 5n がみられる。その子孫においては染色体の配分がいろいろとみだされるが、中期では 5 個の Configurations を示すものもつとも多く見られた。しかしより早い時期では、Configurations の数の減少、すなわち多価染色体が多く見られた。このようにはじめに結合していて中期に進むにつれて解消するような結合を残余対合 (residual pairing) とよんだ。
3. 自然雑種は新しい種の出発点となり得るかどうかはいろいろの考えがあるが、属間雑種のように両親の形質が違いものでは、二次的安定種がつくられる可能性が示された。
4. ヤクシソウとアキノノゲシとの雑種では染色体数が一定しないで 10~14 のいろいろの数の細胞が一つの根においてもキメラになっているのがみとめられた。しかしその中で 12 のものが、もつとも多く、しかも得られた 9 個体において、このことは常に一定であつた。
5. 同じような染色体の分断消失による減少はヤクシソウとアゼトウナとの雑種、ワダンとアキノノゲシとの雑種においても見出される。しかもいつでも分断消失する染色体は父方のものである。
6. 自然にもこのような雑種がみられるが、アゼトウナ自然集団の中から採集された自然雑種においても同じように染色体の分断消失がみられる。
7. 自然集団の中には 90% 以上の高い稔性のもののみの集団と 20% ぐらいのひくい稔性のものをふくむ集団とがある。前者は古くできた雑種集団であり、後者は新しくできた雑種のふくまれる集団であると思われる。

文 献

- Ono, H., 1943. Intergeneric hybridization in Cichorieae, VI. A hybrid of *Paraixeris denticulata* and *Lactuca squarrosa*. *Catologia* 13 : 61-72.
1951. Ditto, IX. Considerations on cytological and morphological features of F_4 individuals of *Paraixeris denticulata* $\times$ *Crepidiastrum platyphyllum* with special reference to fertility. *Jap. Jour. Genet.* 26 : 156-173.
- and B. Sakai 1952. Ditto, XI. On the diminution of the chromosome number in the F_1 -hybrid of *Paraixeris denticulata* and *Lactuca squarrosa*. *Cytologia* 17 : 97-103.
- and ——— 1954. The natural hybrid populations of *Crepidiastrum Keiskezum* in the Western Izu. *Seibutsushinka* 1 : 95-102.