Yô TAKENAKA : Cytogenetic studies in *Nicotiana*. IX. Reduction divisions in hybrids between *N. tabacum* and two other species. Jap. Jour. Genet. **31** (1956) : 104-108.

タバコ属の細胞遺伝学的研究*

IX. タバコその他の 2 種との交配 F₁ の減数分裂

竹 中 要**

国立遺伝学研究所

昭和 30 年 12 月 5 日受領

UDC 571. 11 : 576. 354. 4 :
575. 12 : 582. 951. 4.

Abstract

At MI in F₁ *tabacum* × *alata*, 1-6 bivalents were observed, and the most frequent configurations found were 3II + 17I, and 4II + 15I, although rarely trivalents occurred. According to Kostoff's description (1943), the hybrids, *tabacum* × *alata* and *tabacum* × *Sanderae* contained 5-9 bivalents and also some polyvalents.

The writer (1953) reported that F₁ *tabacum* × *sylvestris* had 0-9 trivalents with mode 3. In F₁ *tomentosa* × *sylvestris*, Goodspeed (1934) counted 0-7 bivalents with mode 2-3, and Kostoff (1943) found a similar meiotic pairing behaviour. In F₁ *tomentosiformis* × *sylvestris*, closely related to the former, Kostoff (1943) observed somewhat fewer bivalents. The writer also observed that three hybrids *sylvestris* × *tomentosiformis*, *sylvestris* × *tomentosa* and *sylvestris* × *otophora* had each 1-9, 0-9 and 0-5 bivalents with each mode 4, 3 and 2 in the above cited order. These facts suggest that there are 2-4 pairs of homologous or partially homologous chromosomes between *tomentosa* group and *sylvestris* genomes. Accordingly, the bivalents found in F₁ *tabacum* × *alata* cannot be attributed simply to homologous relation between two subgenomes of *N. tabacum* and *alata* genome.

At MI in F₁ *tabacum* × *tomentosiformis*, most frequent configuration found was 12II + 12I and the next, 11II + 1III + 11I. Besides these configurations, a few deviations from them were found.

This meiotic behaviour agrees with Goodspeed's findings (1934) in the same hybrid. Since the studies on F₁ *tabacum* × *tomentosa* by Goodspeed and Clausen (1928), *N. tomentosa* or *N. tomentosiformis* is recognized by many investigators to be one of the ancestors of *N. tabacum*.

本研究の目的は (1) 種間交雑による育種的優良形質の発見, (2) 雑種の減数分裂異常を利用したの優良劣悪両形質の分離, (3) タバコ属の核学的研究方法による系統進化の究明である。

材 料 と 方 法

研究材料 *N. tabacum* ($n = 24$), *N. paniculata* ($n = 12$), *N. tomentosiformis* ($n = 12$) 及び *N. alata* ($n = 9$) は前の報告 (1951, 1953 a) において検定済みのものを使った。 *N. tabacum* と *N. paniculata*, *N. tomentosiformis* 及び *N. alata* との間に交配を行って, *N.*

* Contributions from the National Institute of Genetics, Japan. No. 140.

** The National Institute of Genetics, Misima, Japan.

paniculata × *N. tabacum* (交配数 48) 及びその逆交雑 (交配数 67) では成熟種子が得られなかったが, *N. tabacum* × *N. alata* では少量の, *N. tabacum* × *N. tomentosiformis* では多量の種子が得られた。

上記の交配は 1953 年に行い, 1954 年に播種して, それらの成長した植物の減数分裂を研究した。

花粉母細胞の観察は多くは鉄醋酸カーミンによる“なすりつけ法”に従った。しかし時にはカルノー氏液にて葯を固定した後塩酸にて処理をなし, 醋酸オルセインによる“押しつぶし法”を併用した。

観 察

1) *N. tabacum* (Pindorama) × *N. alata* の F₁

N. tabacum の品種 Pindorama × *N. alata* の F₁ は甚だしく矮性であるが, 一般的外形は両親の中間型であつたし, *N. tabacum* の別品種 Bright Yellow × *N. alata* の F₁ は節間もやや長く幾分タバコに近かつた。両者の間に差異が著しいので根端細胞を観察した結果は何れも明らかに 33 本の染色体数を示し, 両親の半数染色体数を合せたものと一致した。

減数分裂: *Nicotiana tabacum*: Pindorama × *N. alata* F₁ の花粉母細胞の減数分裂は, 細糸期においても, 太糸期においても染色糸は一重性であつて, 核内に充満する。捻糸期においては

Fig. 1. Somatic chromosomes of F₁ *N. tabacum* × *N. alata*, counting 33.

Fig. 2. MI in a PMC of F₁ *N. tabacum* × *N. alata*, showing a configuration, 5II + 23I.

Fig. 3. MI in PMC's of F₁ *N. tabacum* × *N. tomentosiformis*.

a, Polar view, 12II + 12I.
b, Side view, 12II + 12I.

少数の折れ曲りでやや複性を示すもの, 或は大きさの異つた染色糸の間に一部接着が認められた。

移動期においては一価染色体が核内に分散するが, 2 個またはそれ以上の染色体が接近するもの, 端部で 2 染色体の軽く接着するもの, 或は非端部で大きさの異つたものが接着するもの等が数個見られる。

第 1 表 *N. tabacum* × *N. alata* F₁ の
第一中期二価染色体数

二価染色体数	1	2	3	4	5	6	Total
出現頻度	3	14	48	42	14	4	125

第一中期では一価染色体の少数と二価染色体が核板を構成し, 残りの一価染色体は機会的に分散している。二価染色体は, 3~4 個をモードとして 1~6 個見られる。但しこれ等二価染色体の接着はゆ

るやかである。二次対合はいちぢるしくない。ごく稀れに三価染色体が見られる。二価染色体の出現頻度は第 1 表の通りである。

第一後期に先だつて核板外の一価染色体は機会的に両極に行く。核板内の一価染色体は後期において、これまた両極へ機会的に行くが、二価染色体の多くは染色体橋をつくる。

第二分裂も不規則であり、できた花粉は充実度が低く用をなさない。

2) *N. tabacum* × *N. tomentosiformis* の F_1

N. tabacum × *N. tomentosiformis* の F_1 の一般的外形は両親の中間型であるし、花色、花形ともまた中間を示した。従つて花形は少しばかり *Campanurae* zygomorphic であつた。

減数分裂：花粉母細胞の減数分裂で、接合期には染色糸の 2 本並列せるものが見られる。捻糸期においては捻れているものの外に一重構造のものがある。またこの捻れた二重構造のものの近くに接して一重構造の染色糸が列ぶことがある。複糸期においても同様の核状態が見られた。

移動期においては、2 個の染色体の、環状、平行、一端接着をなすものが、少なくとも通常 12 組見られる。外に単独の一価染色体が多数現われる。稀れには二価染色体のキアズマ部に他の単独染色体が一端をもつて接することがある。

第一中期は主に一価と二価の染色体からできており、稀れに三価染色体が見られる。なお外に二次対合と思われるものもある。この二次対合は稀れには一価染色体相互の間にも見られるが、むしろ二価染色体と一価染色体との間に多く見られる。従つて III か $(III + II)$ か不明なものがある。またごく稀れには二価染色体の二次対合 $(III + III)$ か四価染色体 IV か不明なものがあつた。大きな一価染色体で核板に対し斜に位置するものが往々見られた。第 2 表は二次対合を考えないで観察した第一中期の染色体構成である。

第 2 表 *N. tabacum* × *N. tomentosiformis* F_1 の第一中期染色体構成

染色体構成	$12II+12I$	$11II+1III+11I$	$10II+2III+10I$	$9II+3III+9I$	$8II+4III+8I$	$7II+5III+7I$	Total
出現頻度	68	24	6	2	3	1	104

第一後期では一価染色体は機会的に、二価染色体の多くは規則正しく両極に分配されるが、少数のものは染色体橋をつくる。

第二分裂中期は比較的に規則正しい行動をとるが、時に 2 核板の外に 1~2 の染色体が小紡錘をつくることがある。第二後期にも少数の染色体橋が見られる。

四分子期の母細胞は 4 分子の外に、しばしば微細小胞子を含んでいる。花粉には内容の充実したものが多数ある。

論 議

N. tabacum × *N. alata* には East (1928) と Schmidt (1934) が成功したし、これに近い *N. tabacum* × *N. Sanderae* には East (1928, 1935), Kostoff (1930) 及び Ternovsky (1934) が成功している。また逆交配の *N. alata* × *N. tabacum* には East (1928, 1935) のみが成功した。上記の研究者達によると、この雑種は均一性を欠くし、大多数は矮性であるという。Kostoff (1930) は *N. tabacum* × *N. Sanderae* において母親に *N. tabacum* var. *sanguinea* を用いたときは、より多く *N. tabacum* に似ていたが、*N. tabacum* var. *macrophylla* を用いたときは中間形であつたといつている。このことは筆者の材料においても一方の親 *N. tabacum* の品種によつて、それぞれ異なる 2 つの結果を得たことと一致する。

Kostoff (1941-43) によると、これ等 2 雑種の減数分裂は不規則であり、6~9 個の二価染色体が見られるし、また多価染色体もできるという。筆者の研究においては二価染色体は 1~6 であつて、モードは 3~4 であつたから、Kostoff の叙述より多少異なる。しかも多価染色体も彼の研究に比べて稀れであつた。筆者はさきに (1953 c) *N. tabacum* $\times$ *N. sylvestris* F_1 の研究においてタバコの subgenome *'sylvestris* と *N. sylvestris* のゲノムとが接合する外にタバコの他の subgenome *tomentosiformis* が上記 2 ゲノムと接合して、各種の段階 (0~9) の三価染色体をつくるのを見た。そしてそのモードは 3 個であつたことを報告した。このことは *N. tabacum* の 2 の subgenome の間に若干の親和のある染色体の存在を意味するから、*N. tabacum* $\times$ *N. alata* において 3~4 をモードとして 1~6 の二価染色体のつくられたことは、よしんば *N. tabacum* の 2 の subgenome と *N. alata* のゲノムとの間に親和がないとしても、起り得ることであるといえよう。なお直接的に *N. sylvestris* と *Tomentosa* group との交配 F_1 において、これ等両ゲノム間に親和のあるのを見た若干の研究は、一層この間の関係を裏附けるものといえよう。すなわち Goodspeed (1934) は *N. tomentosa* $\times$ *N. sylvestris* において 2~3 をモードとして 0~7 個の二価染色体を見たし、Kostoff (1930) もまた同じ組合せの F_1 でほぼ同じ結果に達した。Kostoff (1931, 1933) はまた *N. tomentosiformis* $\times$ *N. sylvestris* でもほぼ似た数値を得たが、前者よりほんの少し二価染色体数が少なかつたと述べている。筆者もまた、 F_1 *N. sylvestris* $\times$ *N. tomentosiformis*, F_1 *N. sylvestris* $\times$ *N. otophora*, F_1 *N. sylvestris* $\times$ *N. tomentosa* の 3 者で、それぞれ 4 をモードとして 1~9 個、2 をモードとして 0~5 個、3 をモードとして 0~7 個の二価染色体を観察した。

Kostoff (1941-43) によると *N. sylvestris* と *N. Sanderae* との交配は辛じて種子が得られたが、それは発芽から生長の間に死んでしまつた。しかも *N. sylvestris* $\times$ *N. alata*, またはその逆交配には誰も成功していない。また *Tomentosa* group のものを一方の親として、*N. alata* 或は *N. Sanderae* を他方の親としての交配にも成功した人を聞かないから、*N. tabacum* の 2 つの subgenome と *N. alata* のゲノムとの関係については上の研究結果以外に推察すべき何物もない。

N. tabacum $\times$ *N. tomentosiformis* は多数の人々によつてつくられて研究された。すなわち Brieger (1927, 1928), Kostoff (1930, 1933), Kostoff and Kendall (1931), Beisser (1934), Goodspeed (1934) である。

Clausen (1927, 1928) が第 5 回国際遺伝学会議で *N. tabacum* は *N. sylvestris* と *N. tomentosa* との自然交雑からできた複二倍体であると発表し、Brieger がそれに反対したという歴史的背景の上に出発した *N. tabacum* の起源に関して、今日では最早 *N. tomentosa* (或は *N. tomentosiformis*) が *N. tabacum* の一方の親であることについて疑うものはなくなつた。そのとき Clausen は彼の仮説の証拠として F_1 *N. tabacum* $\times$ *N. tomentosa* の減数分裂が $12\text{II} + 12\text{I}$ を示すことを掲げている。また Goodspeed (1934) も同様の結果を発表したが、彼は *N. tomentosa* の代りに *N. tomentosiformis* でも同様であることを見た。筆者の研究もまた彼等の結果と一致して、*N. tomentosiformis* は *N. tabacum* の一方の親であると推察される。

Literature cited

- Beisser, E. 1934. Zytologisch-genetische Untersuchungen an den Eastarden *Nicotiana tabacum* × *N. Rusbyi* und ihren Rück kreuzungen zu *N. Rusbyi* und *N. sylvestris*. I. Die Nachkommen aus reduzierten Einzellen. Zeits. Ind. Abst. u. Vererb. 67 : 115—151.
- Brieger, F. 1927. Über Artkreuzungen in der Gattung *Nicotiana*. Zeits. Ind. Abst. u. Vererb. 46 : 22.
- 1928. Über die Vererbung der Chromosomenzahl bei dem Bastard *N. tabacum* L. × *N. Rusbyi* Britt. Zeits. Ind. Abst. u. Vererb. 47 : 1—53.
- Clausen, 1927. Interspecific hybridization and the origin of species in *Nicotiana*. Zeits. Ind. Abst. u. Vererb. 46 : 25.
- 1928. Interspecific hybridization and origin of species in *Nicotiana*. Verhdl. V. Intern. Kongress. Vererbungswiss, Berlin, 1927.
- East, E. M. 1928. The genetics of the genus *Nicotiana*. Bibliogr. Genetica, 4 : 243—320.
- 1935 a, b, c. Genetic reactions in *Nicotiana*. I. Compatibility. Genetics, 20 : 403—413
- II. Phenotypic reaction patterns. Genetics, 20 : 442—451. III. Dominance. Genetics, 20 : 414—442.
- Goodspeed, T. H. 1934. *Nicotiana* phylesis in the light of chromosome number, morphology, and behavior. Univ. Calif. Publ. Bot. 17 : 369—398.
- Kostoff, D. 1930. Ontogeny, Genetics and cytology of *Nicotiana* hybrids. Genetica, 12 : 33—139.
- 1931. A fertile hybrid *Nicotiana tabacum* × (*N. sylvestris* × *N. Rusbyi*). Amer. Jour. Bot., 18 : 112—113.
- 1933. Cytogenetic studies of the triple fertile hybrid *Nicotiana tabacum* × (*N. sylvestris* × *N. Rusbyi*) — *N. triplex*. Bull. Appl. Bot. Genet. and Plant Breed. (USSR), Ser, 11, 5 : 167—205.
- 1941—43. Cytogenetics of the genus *Nicotiana*. Sofia.
- and Kendall, J. 1931. The progeny of a heteroploid (*N. tabacum* × *N. Rusbyi*) × *N. tabacum* plant. Genetica, 13 : 17—26.
- Schmidt, M. 1934. Immunitätssüchtung bei Tabak. Arbeit. Kaiser Wilh. Inst. Züchtgsfrsch, Münchenberg, Naturwiss., 22, 17/18.
- Takenaka, Y. 1951. Cytogenetic studies in *Nicotiana*. I. La Kromosomo, 9—10 : 384—392.
- 1953 a. Cytogenetic studies in *Nicotiana*. II. Reduction divisions of twelve wild species and three commercial varieties. La Kromosomo, 16 : 596—601.
- 1953 c. Cytogenetic studies in *Nicotiana*. IV. Reduction divisions in hybrids between *N. tabacum* and three other species. La Kromosomo, 17—19 : 706—713.