Goichi NAKAJIMA: Cytogenetical studies of triple hybrid from F_1 *Triticum turgidum* $\times$ *Secale cereale* and *Triticum vulgare*. IV, Meiosis in PMC's of F_2 plants. Jap. Jour. Genet. 33 (1958): 146~154.

三元雑種 (*T. turgidum* $\times$ *S. cereale*) $\times$ *T. vulgare* の細胞遺伝学的研究

IV. F_2 植物の花粉母細胞成熟分裂

中 島 吾 一

群馬大学工学部生物学教室

昭和 33 年 4 月 1 日受領

UDC: 633.1: 582.542.575.1

Résumé

1. The meiosis of PMC's of 35 individuals of F_2 raised between two species of *Triticum* and *Secale cereale* is described.

2. The number of bivalents observed in one PMC is 11~23 at the heterotypic metaphase of *Triticum-Secale* triple F_2 plants, and the frequency of those bivalents is shown in Table 1. And the mode of the number of bivalents was 14_{II} in the individuals having $2n=28\sim32$ chromosomes, 15_{II} in those of $2n=33\sim37$, 15_{II}~19_{II} in those of $2n=38\sim44$ and 17_{II}~21_{II} in those of $2n=45\sim50$. Generally, the number of bivalents increases as the number of chromosomes increases; showing that the number of homologous chromosomes will also increase when the number of chromosomes increases.

3. Trivalents or tetravalents, suggesting that the plants have 3 or 4 homologous chromosomes.

4. *Triticum-Secale* triple hybrids employed in the present research are of the 2nd generation raised from the hybridization between two species of *Triticum* and *Secale cereale* each of which has quite different nature. Therefore, the meiosis in PMC's is very anomalous.

緒 言

本研究の第 III 報においてすでに三元雑種 (*T. turgidum* $\times$ *S. cereale*) $\times$ *T. vulgare* の F_2 植物 40 個体の体細胞染色体数並にそれら F_2 の中 35 個体の外部諸形質について述べた (Nakajima 1952)。本報ではこれら F_2 植物の花粉母細胞成熟分裂について述べる。

材料および方法

本研究に用いた F_2 植物はこの研究の第 III 報に述べた F_2 植物と同一の個体である。そして体細胞染色体を観察した 40 個体の中、17-1 ($2n=56$), 17-2 ($2n=46$), 18-13 ($2n=44$), 18-15 ($2n=33$) および 24-1 ($2n=42$) の 5 個体は固定材料の貯蔵中にアルコールが揮発したため成熟分裂の観察をすることが出来なかった。花粉母細胞の成熟分裂を観察したこれら 35 個体の中には、外部諸形質の測定をし得なかったものも 1 個体 (18-12, $2n=47$) あった。花粉母細胞の成熟分裂を観察し得なかった上記の 5 個体は何れも不稔性を示した。花粉母細胞成熟分裂の観察には Belling 氏の醋酸カーミンなすりつけ法によって作製したプレパラートを用い、図の原倍率は $\times 2300$ である。

観察結果および考察

本報で述べる 35 個体の F_2 植物の花粉母細胞第 I 成熟分裂中期において観察した染色体

Photo. 1. Spikes of fertile individuals of *Triticum-Secale* triple F_2 hybrids, left to right. Tri- F_2 -14-1, 15-2, 15-3, 15-5, 15-6, 18-1, 18-2, 18-3, 18-5. ca. $\times 3/7$.

Photo. 2. Spikes of sterile individuals of *Triticum-Secale* triple F_2 hybrids, left to right, Tri- F_2 -18-15, 19-2, 19-3, 20-5, 21-1, 21-2, 21-3, 22-1. ca. $\times 1/9$.

数はそれぞれの個体において何れも $2n$ 数として、根端細胞で観察したと同数で、28~50 である。そしてこれら 35 個体の F_2 の親植物である F_1 8 個体の染色体数は何れも 41 または 42 である (Nakajima 1952)。 F_2 植物の染色体は、ほぼ同数の染色体を持つ配偶子の接合によって生じたものであるとすれば、これら 35 個体の F_2 植物はそれぞれ 14~25 染色体を持つ配偶子間の接合によって生じたものであると考えられる。

花粉母細胞第 I 成熟分裂中期において 1 母細胞中に見出される 2 価染色体数は第 1 表の通りである。

Table 1. Frequency of bivalents at IM of meiosis in PMC's of F_2 Plants of *Triticum-Secale* triple hybrid.

Individuals	2n	Number of bivalent												Total	Mean	
		11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22			23
Tri- F_2 -22-1	28				48	578									626	13.92
" 18-1	29	2	8	95	176										281	13.58
" 18-2	30				17	188									205	13.92
" 18-3	32		6	21	128	62									217	14.13
" 20-5	32			22	243	93	7								365	14.23
" 18-4	33				90	157	17								264	14.53
" 20-4	33			14	133	182	24								353	14.60
" 19-1	37			11	56	107	39	4							217	14.86
" 14-1	38			2	23	83	89	38	2						237	15.23
" 15-3	38				21	66	48	7							142	15.38
" 15-4	38					43	138	72	7						260	16.17
" 15-2	39				3	27	51	97	25						203	16.56
" 15-6	39			5	33	78	119	34	9						278	15.62
" 18-11	40					5	67	234	105	12					423	17.12
" 19-3	40					3	27	119	103	23					275	17.42
" 18-6	41				23	42	84	71	18						238	16.08
" 18-7	41	3	5	10	12	24	56	34	9						153	15.60
" 15-5	43						7	61	138	70	18				294	18.11
" 18-10	43				7	29	40	92	63	17					248	16.91
" 15-1	44					3	11	41	62	22	5				144	17.72
" 18-8	44					1	26	78	185	97	5				392	17.75
" 18-9	44						3	11	38	80	56	25			213	18.09
" 19-2	44				5	8	42	97	116	62	17				347	17.63
" 20-2	44					4	24	46	87	128	40	5			334	18.35
" 22-2	44						23	68	103	47	28	4			273	16.97
" 17-3	45				3	18	34	101	86	47	11				300	17.45
" 20-3	45								21	82	138	49			290	19.74
" 21-1	45						6	36	133	118	32	7			332	18.47
" 21-3	45					29	76	97	35	9					246	16.67
" 18-5	47				3	3	19	38	73	104	35	9			284	18.37
" 18-12	47								9	47	66	30			152	19.77
" 20-1	47						11	62	92	44	7				216	18.88
" 21-2	47								17	76	108	53			254	20.78
" 22-3	48					11	43	79	59	41	3				236	17.36
" 18-14	50									27	42	132	92	34	327	21.20

第1表によって明らかなように、2 価染色体数は 11~23 である。そしてその頂数は $2n=28\sim32$ の個体では 14_{II} 、 $2n=33\sim37$ の個体では 15_{II} 、 $2n=38\sim44$ の個体ではやゝ変異の巾が広く $15_{II}\sim19_{II}$ であり、また 45~50 の個体では $17_{II}\sim21_{II}$ である。即ち染色体数 $28\sim32$ および $33\sim37$ の個体では 2 価染色体数の mode はそれぞれ 14_{II} および 15_{II} であって、それぞれの group をなし、 $2n=38\sim44$ の染色体数を示す個体では、染色体数の増加するにしたがい 2 価染色体の頂数も次第に高まる傾向を示し、 $2n=45\sim50$ の染色体数を示す個体では、

Figs. 1~24 Meiosis in PMC's of *Triticum-Secale* triple F_2 hybrids. $\times 690$.

1. Polar view of heterotypic metaphase, 14_{II} (Tri- F_2 -22-1); 2. do., $14_{II}+1_I$ (Tri- F_2 -18-1);
3. do., $14_{II}+2_I$ (Tri- F_2 -18-2); 4. do., 16_{II} (Tri- F_2 -20-5); 5. do., $15_{II}+2_I$ (Tri- F_2 -18-3);
6. do., $13_{II}+6_I$ (Tri- F_2 -20-5); 7. do., $15_{II}+3_I$ (Tri- F_2 -18-4); 8. do., $14_{II}+5_I$ (Tri- F_2 -18-4);
9. do., $16_{II}+5_I$ (Tri- F_2 -19-1); 10. do., $15_{II}+7_I$ (Tri- F_2 -19-1); 11. do., $16_{II}+6_I$ (Tri- F_2 -15-4);
12. do., $17_{II}+5_I$ (Tri- F_2 -15-2); 13. Side view of heterotypic metaphase, chromosomes separately drawn, 16_I+7_I (Tri- F_2 -15-2); 14. do., $1_{III}+13_{II}+10_I$ (Tri- F_2 -15-6);
15. Polar view of heterotypic metaphase, $19_{II}+2_I$ (Tri- F_2 -19-3); 16. do., $17_{II}+6_I$ (Tri- F_2 -19-3);
17. Side view of heterotypic metaphase, chromosomes separately drawn, $17_{II}+7_I$ (Tri- F_2 -18-6);
18. do., $15_{II}+11_I$ (Tri- F_2 -18-7); 19. do., $11_{II}+19_I$ (Tri- F_2 -18-7);
20. do., $19_{II}+5_I$ (Tri- F_2 -15-5); 21. Polar view of heterotypic metaphase, $16_{II}+11_I$ (Tri- F_2 -15-5);
22. Side view of heterotypic anaphase, 13 laggards; 23. Polar view of heterotypic metaphase, $19_{II}+6_I$ (Tri- F_2 -18-8);
24. do., $18_{II}+8_I$ (Tri- F_2 -18-9);

2 価染色体の分散度は複雑であって、各個体の包含する染色体の複雑性を示すものようである。

第1表に示すように染色体数の増加するにしたがい2 価染色体数の増加する傾向を示しているのは、染色体数の増加するにしたがい相同染色体もまた増加していることを示すものである。しかし $2n=45\sim50$ の group 即ち 42 の染色体数より3 個体以上の染色体を増加した個体では、染色体の相同関係の複雑であることを示している。

このように2 価染色体数の観察結果から見て、これら 35 個体の F_2 植物の大多数はほぼ同数の、しかも互に相同染色体数の多い配偶子間の接合によって生じたもののようである。また2 価染色体の観察結果から見て、 $2n=28\sim32$ の F_2 個体の後代は急速に $2n=28$ の個体として固定し、また $2n=38$ 以上の染色体を持つ F_2 個体の子孫は次第に 42 染色体を持つ個体となって固定するものと考えられる。しかし $2n=33\sim37$ の染色体を持つ F_2 個体の後代については現在の所予想を許さない。

本報に述べる F_2 植物 35 個体の中 20 個体は稔性を示し、15 個体は不稔性を示した。そして両者間には、2 価染色体数、成熟分裂の不規則の度等について、それぞれの染色体数を示す個体間に多少の差異は存するがその度は著しくはない。また一定の方向性も認められない。

Figs. 25~40. Meiosis in PMC's of *Triticum-Secale* triple F_2 hybrids. $\times 690$.

25. Polar view of heterotypic metaphase, $21_{II}+3_I$ (Tri- F_2 -20-3); 26. Side view of heterotypic metaphase, chromosomes separately drawn, $1_{III}+17_{II}+8_I$ (Tri F_2 -17-3); 27. Polar view of heterotypic metaphase, $16_{II}+13_I$ (Tri- F_2 -21-3); 28. Side view of heterotypic metaphase, chromosomes separately drawn, $15_{II}+15_I$ (Tri- F_2 -21-3); 29. Polar view of heterotypic metaphase, $21_{II}+5_I$ (Tri- F_2 -21-2); 30. do., $19_{II}+9_I$ (Tri- F_2 -20-1); 31. Side view of heterotypic metaphase, chromosomes separately drawn, $16_{II}+12_I$ (Tri- F_2 -22-3); 32. do., $22_{II}+6_I$ (Tri- F_2 -18-14); 33. Polar view of heterotypic metaphase, $20_{II}+10_I$ (Tri- F_2 -18-14); 34. Polar view of homotypic metaphase, 14 chromosomes (Tri- F_2 -22-1); 35. do., 15 chromosomes (Tri- F_2 -18-2); 36. do., 16 chromosomes (Tri- F_2 -18-3); 37. do., 19 chromosomes (Tri- F_2 -14-1); 38. do., 24 chromosomes (Tri- F_2 -21-1); 39. do., 27 chromosomes (Trf- F_2 -21-3); 40. do., 28 chromosomes (Tri- F_2 -20-1).

2価染色体の形態は棒状 (open type) および環状 (closed type) の両者が見られるが前者の方が多し。また個体によっては3価および4価染色体が見られる場合もあり、相同染色体3個以上を持つことを示した。そしてその形態はV字型あるいはN字型である。2価および多価染色体は核板の中央に、1価染色体はその周辺に配列するのが普通であるが稀には配列の異常な場合も見られた。

本研究の三元雑種 F_2 は、小麦2種とライとの雑種の次代であり、その染色体は小麦の ABD, AB およびライの R ゲノムに由来するもので、特性の異なる親植物に由来する染色体を包含するために成熟分裂の経過も多少の不規則性を示す。第1および第2分裂の中、後期にしばしば遅滞染色体が観察された (Table 2)。然し遅滞染色体の数はその個体の持つ染色体数と関連性はないようである。またその数は第1分裂において第2分裂におけるよりも多い傾向を示し

Figs. 41~48. Heterotypic division in PMC's of F_2 . ×690.

41. Anomalous division at heterotypic metaphase; side view, having 2 group chromosomes (Tri- F_2 -18-8); 42. Anomalous division, side view of heterotypic metaphase in a large PMC, showing chromosome group of different stage of division (Tri- F_2 -20-2); 43. Side view of heterotypic metaphase in a large PMC, $4_{II}+37_I$ (Tri- F_2 -17-3); 44. do. $14_{II}+17_I$ (Tri- F_2 -17-3); 45. Anomalous division, side view of heterotypic metaphase, having chromosomes corresponding to 2 nuclei (Tri- F_2 -17-3); 46. Heterotypic ana-telophase, all chromosomes (47) gathered at one pole (Tri- F_2 -20-1); 47. Polar view of heterotypic metaphase, tetraploid nuclear plate having $42_{II}+10_I$ (Tri- F_2 -20-1); 48. Anomalous division at heterotypic telophase in a giant PMC, supposed to have 2 nuclei united (Tri- F_2 -20-1).

た。

四分子は多くの個体では4細胞からなる場合が普通であるが、まれには3~6細胞からなるものも見られた (Table 3)。そして四分子の各細胞には遅滞染色体に由来する小核を有するものが多い (Table 2)。

この外成熟分裂の不規則な例として、第1分裂において2核と思われるもの (Fig. 45, F₂-17-3 2n=45), すべての染色体が1極だけに行くもの (Fig. 46, F₂-20-1 2n=47), F₁ の成

Table 2. Number of laggards and micronuclei.

Individuals	2n	Number of lagging chromosomes						Number of micro-nuclei in tetrad		
		1st meta-anaphase			2nd meta-anaphase					
		Vari- ation	n	Mean	Vari- ation	n	Mean	Vari- ation	n	Mean
Tri-F ₂ 22-1	28	0~3	262	0.03	0~1	379	0.01	0~4	307	0.43
" 18-1	29	—	—	—	1~3	76	2.21	0~4	263	1.94
" 18-2	30	0~3	151	1.54	1~3	52	2.38	0~6	277	2.36
" 18-3	32	5~9	26	7.62	2~5	97	3.18	0~10	268	5.18
" 20-5	32	2~5	32	4.44	1~6	61	2.79	0~8	264	3.20
" 18-4	33	3~6	41	4.20	1~6	60	3.05	0~6	248	3.56
" 20-4	33	0~6	76	2.92	0~6	76	2.62	0~6	253	3.09
" 19-1	37	6~9	20	8.05	5~9	53	6.87	2~8	137	4.74
" 14-1	38	7~9	23	8.61	4~8	5	6.60	0~10	184	4.53
" 15-3	38	6~9	23	8.43	3~7	29	4.69	2~8	261	5.18
" 15-4	38	4~7	70	5.69	2~7	58	3.66	0~8	230	4.09
" 15-2	39	—	—	—	3~7	30	5.27	0~8	194	1.93
" 15-6	39	8~12	47	9.62	—	—	—	0~6	271	1.41
" 18-11	40	2~8	65	4.71	4~6	28	5.29	2~10	324	6.39
" 19-3	40	1~9	54	6.35	3~7	22	3.91	0~8	249	2.74
" 18-6	41	5~12	49	9.22	2~5	34	2.97	2~8	138	6.22
" 18-7	41	5~9	44	7.70	—	—	—	1~14	269	9.12
" 15-5	43	5~12	41	7.78	2~3	30	2.73	0~6	213	2.51
" 18-10	43	5~12	80	7.60	6~12	42	8.19	0~6	171	2.39
" 15-1	44	7~12	43	9.56	1~7	71	4.34	2~10	113	5.41
" 18-8	44	4~12	86	8.02	3~7	102	4.59	4~12	214	7.34
" 18-9	44	6~11	38	8.34	2~9	35	5.49	2~12	335	6.39
" 19-2	44	4~12	65	7.94	4~10	20	6.90	0~14	375	8.57
" 20-2	44	6~12	48	8.44	3~7	57	4.67	0~8	242	1.94
" 22-2	44	4~10	61	7.15	3~9	57	5.25	0~10	217	5.16
" 17-3	45	7~12	46	8.72	3~7	69	4.36	2~14	216	10.61
" 20-3	45	6~13	100	10.12	2~9	102	4.62	0~10	350	3.67
" 21-1	45	4~9	87	7.44	4~7	55	5.25	0~10	222	4.20
" 21-3	45	5~13	76	9.20	4~12	53	7.32	0~8	217	4.99
" 18-5	47	5~12	58	8.79	4~9	62	6.65	2~12	241	7.17
" 18-12	47	2~10	56	6.46	1~7	91	3.85	2~8	214	5.60
" 20-1	47	7~14	55	11.62	5~7	11	5.91	2~10	242	6.23
" 21-2	47	2~10	102	5.29	3~7	74	4.26	0~7	301	3.18
" 22-3	48	5~14	51	9.47	3~7	47	5.36	1~10	217	6.37
" 18-14	50	—	—	—	—	—	—	0~8	319	3.49

熟分裂の第1分裂中期に酷似するもの (Figs. 43, 44, F₂-17-3), その他: Figs. 41, 42 および 48 に示すようなものもしばしば見られた。また第1分裂中期において倍加染色体を持つ母細胞が見られた (Fig. 47, F₂-20-1 2n=47)。しかし筆者がさきに報じた小麦×ライ F₁ あるいは F₂ 植物において観察したような予期数よりはるかに少ない染色体数を持つ母細胞は見られなかった (Nakajima, 1951, '54, '55 および印刷中)。

第1成熟分裂中期において2価染色体の各半はそれぞれ両極に、また1価染色体もほぼ同数

Table 3. Remarks on meiosis in PMC's of F₂ plants of *Triticum-Secale* triple hybrid.

Individuals	2n	No. of cells in tetrad stage	Shape of tetrad	Anomaly of meiosis	Remarks
Tri-F ₂ -22-1	28	4	normal	nearly normal	
" 18-1	29	4	"	" "	
" 18-2	30	4	"	" "	
" 18-3	32	4	"	" "	
" 20-5	32	4~5	anomalous	" "	
" 18-4	33	4	normal	" "	
" 20-4	33	3~4	"	" "	
" 19-1	37	4	"	" "	
" 14-1	38	4	"	somewhat anomalous	chrom. distribut. 19: 19
" 15-3	38	4	"	nearly normal	
" 15-4	38	4	"	" "	
" 15-2	39	4	"	" "	
" 15-6	39	4	"	" "	
" 18-11	40	4	somewhat anomalous	" "	
" 19-3	40	4	normal	" "	
" 18-6	41	4	"	" "	chrom. distribut. 24: 23 cells of 2 nuclei cells of 2 nuclei
" 18-7	41	3~4	normal	highly anomalous	
" 15-5	43	4	"	nearly normal	
" 18-10	43	4	"	" "	cells of 2 nuclei laggards, chrom. bridge numelous tetravalent
" 15-1	44	4	"	anomalous	
" 18-8	44	4	"	nearly normal	
" 18-9	44	4~5	"	" "	cells of 2 nuclei
" 19-2	44	4~7	"	" "	
" 20-2	44	4	anomalous	" "	cells of 2 nuclei
" 22-2	44	4	normal	" "	
" 17-3	45	4	"	highly anomalous	tetravalent
" 20-3	45	4	"	nearly normal	
" 21-1	45	4	"	" "	
" 21-3	45	4	"	" "	
" 18-5	47	4	"	" "	
" 18-12	47	3~4	anomalous	" "	dead anthers
" 20-1	47	4~6	normal	highly anomalous	
" 21-2	47	4	anomalous	nearly normal	
" 22-3	48	4	normal	" "	
" 18-14	50	4	anomalous	" "	

ずつ両極に分配されるのが普通であるが時にはこれら 1 価染色体の分配が不均等に行われることもあり、第 2 分裂の核板には各個体のそれぞれの $2n$ 染色体数の半数よりもかなり増加または減少した染色体がしばしば観察された。

第 2 分裂においてもまた第 1 分裂におけると同様にしばしば不規則な場合が見られた。

上記の成熟分裂の不規則性を要約すれば第 3 表のようである。

成熟分裂の不規則の度は各個体の持つ染色体の組成によるもので、染色体数に関連性は少ない。

概括的に見て、 F_2 植物の花粉母細胞成熟分裂の経過は親植物である F_1 のそれに比較して、幾分安定度は高まったようであるが、著しい差異は認められない。これは本研究材料は小麦 2 種とライとの複雑な雑種の子孫であり、かつ F_2 ではまだ世代を経ることも甚だ少ないためであると考えられる。

Literature cited

- Nakajima, G. 1951. Cytogenetical studies on triple hybrid from F_1 *Triticum turgidum* $\times$ *Secale cereale* and *Triticum vulgare*. II. A. maturation division of pollen mother cells in F_1 plants. Jap. Jour. Genet. 26: 105~118.
- . 1952. do. III. Characteristics of F_2 plants and the number of somatic chromosomes. Jap. Jour. Genet. 27: 39~99.
- . 1952. Genetical and cytological studies in the breeding of amphidiploid types between *Triticum* and *Secale*. III. A. The maturation division in PMC's of F_2 plants having $2n=42$ chromosomes raised *T. turgidum* ($n=14$) $\times$ *S. cereale* ($n=7$). Bot. Mag. Tokyo 65: 288~294.
- . 1954. do. VI. A. Meiosis of *T. compactum* $\times$ *S. cereale* F_2 plants. Jap. Jour. Breed. 3: 47~52.
- . 1954. do. VI. B. Meiosis of PMC's of *T. compactum* $\times$ *S. cereale* F_2 plants with $2n=56$ and 58 chromosomes. Jap. Jour. Breed. 3: 53~58.
- . 1955. Cytogenetical studies on *T. compactum* $\times$ *S. cereale* F_2 hybrids. La Kromosomo 22-24: 816~823.