Melandrium の 倍 數 體

小 野 知 夫

TOMOWO ONO: Polyploidy and Sex Determination in *Melandrium*.

I. Colchicine-induced Polyploids of *Melandrium album*.

Received October 24, 1939.

Melandrium ハ石竹科ニ屬スル雌雄異株植物デ、ソノ性決定因子ハ雄ガヘテロ、雌ガホモ接合ヲナスコトハ兩全種トノ交雜 (CORRENS 1919), 伴性遺傳ノ研究 (SHULL 1914, WINGE 1931), 花粉ノ競争交雜實驗 (CORRENS 1918) 及ビ性染色體ノ檢出 (BLACKBURN 1923, 1924, WINGE 1923, MEURMAN 1925 等) 等ノ各方面ヨリノ研究ニヨツテ完全ニ證明サレタ所デアル。併シ同植物ガ自然ノ狀態デハ倍數體ノ出現ヲ拒ンデキタタメ、倍數性ト性ノ關係ニ就テハコレ迄謎ノ問題トシテ殘サレテキタ。然ルニ近年高温處理 (RANDOLPH 1932) 及ビコルヒチン處理 (BLAKESLEE & AVERY 1937) ニヨリ容易ニ染色體倍加ノ可能ナルコトガ明ラカニサレ、大ニ等處理ノ一般雌雄異株植物ヘノ適用ガ計畫サレ、既ニ *Melandrium* ニ就テハ WESTERGAARD (1938) 及ビ WARMKE & BLAKESLEE (1939 a, b) ノ研究ガ現レルニ至ツタ。

筆者モ亦同様ナ目的ノタメ昨年來コルヒチン處理ニヨリ種々ノ雌雄異株植物ノ倍數體育成ノ實驗ヲ計畫シ、はうれんさう、かなむぐら、すいば、ひめすいば、印度すいば及ビあすばらがす等ノ倍數化ニ成功シテキル。*Melandrium* モソノ材料ノーツデ、未ダ第二代植物ハ開花ノ期ニ達シテキナイガ今日迄ニ得タ結果ノ一端ヲコ、ニ簡單ニ報告スル次第デアル。

I 倍 數 體 ノ 育 成

コノ研究ニ用ヒタ *Melandrium album* 及ビ *M. rubrum* ノ種子ハ岡部作一氏ガ獨逸ノ GREIFSWALD 植物園ヨリ入手シタモノデアル。同種子ハ多少不純デアツタモノノ如ク、例ヘバ *album* ノ種子ヲ播クト大部分ハ白花品デアツタガ、ソノ他赤花品及ビ全く異ツタ種ノモノガ生ジテ來タ。コノ混入種ハ雌雄兩全デ、葉ハ匏形、柱頭ハ3裂、萼齒6、體ノ全面ニハ粘ル腺毛ガ密生シ、夜開花スル點カラ恐ラク *M. noctiflorum* デハナカラウカ。

岡部氏ハ 1938 年春以上ノ種子ニコルヒチン處理ヲ行ヒ數本ノ倍數體ヲ育成シタガ、都合ニヨリ研究ノ續行ヲ中止サレ、筆者ハ同氏ヨリソノ材料ノ贈與ヲ受ケタ次第デアル。筆者モ亦同様更ニコルヒチン液ノ種子處理及ビ芽生滴下ヲ行ヒ目下30株以上ノ倍數體ヲ得ルコトガ出來タ。

以上ノコルヒチン處理ニヨツテ育成サレタ *Melandrium* ノ倍數體ハ個體ニヨリ多少差ガアリ、又時ニ藥品ノ作用ヲ免レタ姉妹植物ト區別ガ困難ナ場合モアルガ、大體ニ於テ巨大性ガ見ラレタ。例ヘバ莖ハ太ク、葉ハ厚ク、幅廣ク且ツ濃綠デ、氣孔、花

粉が大形デアル。尙花粉粒ノ大サヲソノ直径ニヨツテ測定シタ結果ハ第1表ノ如クデ、平均値ハ二倍體ノ 50.34μ ニ對シテ四倍體デハ 59.64μ ヲ示シタ。

第1表 花粉粒ノ大サ(μ)ノ比較

倍性	植物番號	變異ノ幅	モード	平均値
$2x$	No. 3	39~57	41	49.80 (150)
	No. 5, 11	42~57	41	50.88 (115)
		39~57		50.34 (265)
$4x$	No. 18	36~75	60	59.04 (114)
	No. 7	42~66	60	57.29 (116)
	No. 1	45~69	63	61.65 (134)
	No. 13	45~75	63	60.60 (126)
		36~75		59.64 (490)

雌株ニ於テハ蒴果ノ形狀並ビニ種子ノ大サニ著シイ差が見ラレタ。

即チ蒴果ハソノ大サ即チ高サ、中央部ノ幅及ビ蒴口ノ口径ガ増大シテキル計リデナク、蒴齒數ノ増加及ビ蒴壁ノ著シイ肥厚ヲ伴ツテキル。尙コレ等ノ比較ヲ第2表ニ示ス。

第2表 二倍體ト倍数體ノ蒴果ノ比較

倍性	植物番號	大サ (cm)			蒴齒數
		高サ	幅	口径	
$2x$	No. 10	1.45	1.16	0.50	10
	No. 11	1.44	1.06	0.46	10
		1.45	1.11	0.48	
$4x$	No. 8	1.64	1.28	0.66	10~14
	No. 9	1.50	1.28	0.62	10~12
	No. 12	1.58	1.46	0.62	10~14
		1.57	1.34	0.63	
	No. 4*	1.25	1.28	0.80	10~14

* *M. rubrum*

II 減數分裂

Melandrium ノ二倍體雄 ($2n = XY + 22a$) ノ減數分裂ニ就テハ BLACKBURN (1923, 1924), WINGE (1923) ソノ他ノ研究ガアリ、ソノ第一分裂ニ於テ11個ノ常染色體對ト大小不等ノX及ビYカラナル性染色體對ヲ示スコトハ既ニ明ラカニサレタ所デアアル。筆者ノ場合ニ於テモ Figs. 1-3 ニ示ス如ク全く同様ナ結果ガ得ラレタ。Fig. 2ノ右端ニ見ラレル大形ノ不等對染色體ハXY對デアアル。コノ大小ノ性染色體中何レガXデアリ又Yデアアルカニ就テハ異論ガアルガ、後述ベル理由ニヨリ大形ノモノヲY、小形ノモノヲXト呼ブコトニスル。

コルヒチン處理ニヨリ倍加サレタ四倍體雄ハ正常雄ノ2倍即チ $2n = XXY + 44a$ ノ染色體ヲモツ。從ツテコレ等同質四倍體ノ減數分裂ニ際シ相同染色體ノIV價接合ヲ期待スルコトガ出來ル。Fig. 4ハ花粉母細胞ノ中期核板ヲ示シタモノデ、四連

結合ヲナシタ性染色体 (左上) ト IV 價接合ヲナシタ 11 個ノ常染色体ヲ見ルコトガ出來ル。常染色体ノ IV 價接合力ハ一般ニ強イガ、屢或モノハ離レテ II 價或ハ稀ニ III 價及ビ I 價染色体トナルコトガアル。XXYY 性染色体ノ接合ニ就イテハ特ニ注意シテ觀察ヲ行ツタ。前期ノ終リニ最モ屢見ラレル像ハコレ等 4 個ノ性染色体要素ガ互ニ端ト端デ結合シタ四連結合ノ形デアアル。性染色体要素ハ他ノ何レノ常染色体ヨリ大形デアアルタメ容易ニ識別スルコトガ出來ル。而シテコノ四連體ヲ形成シテキル染色体要素ノ排列順序ハ常ニ 大-小-小-大 デアルカラ、ソノ大サカラ判斷シテコノ連結ヲ Y-X-X-Y デ書キ表スコトガ出來ル。尙コレ等 4 個ノ性染色体要素ハ屢獨立シタ棒狀ト環狀接合ヲナス 2 個ノ等對ヲ作ルコトガアル。コノ場合棒狀對ハ環狀對ヨリ大キク、從ツテ前者ハ Y-Y 對後者ハ X-X 對デアアルコトガ明カデアアル。カクノ如ク性染色体ガ 2 個ノ獨立對ヲナシテ現レテクル場合ハ何レモ等對ノモノノミデ WESTERGAARD (1938) ノ述ベテキル不等對 X-Y ノ如キ場合ハ發見サレナカツタ。四連染色体ノ中期核板ニ於ケル排列ハ一般ニ N 字型ヲ示スガ、時々捻レタ $\times$ 型

Figs. 1-5. *Melandrium album*. Meiosis in pollen mother cells of diploid and tetraploid male plants. Figs. 1-3, diploid male ($24=XY+22a$). Fig. 1, first metaphase, polar view ($XY+11a$). Fig. 2, ditto, side view. Fig. 3, second metaphase, polar view ($X+11a$ and $Y+11a$). Figs. 4-5, tetraploid male ($48=XXYY+44a$). Fig. 4, first metaphase, polar view ($YXXY+11a$). Fig. 5, sex chromosomes showing different types of conjugation and orientation in the first metaphase, side view:

或ハソノ他ノ型ヲトル。又稀ニハ一要素ガ離レテキルコトモアル。中期核板ニ於ケル性染色体 XXYY ノ種々ノ接合型トソノ頻度ヲ第 3 表及ビ Fig. 5 a-f ニ示シタ。

第 3 表 性染色体 XXYY ノ接合型トソノ頻度

	a	b	c	d	e	f
接合型	$\begin{array}{c} X \quad Y \\ \quad + \quad \\ X \quad Y \end{array}$	$\begin{array}{c} Y \quad X \\ \diagdown \quad \diagup \\ X \quad Y \end{array}$	$\begin{array}{c} Y \quad X \\ \diagup \quad \diagdown \\ Y \quad X \end{array}$	$\begin{array}{c} X-X \\ \quad \\ Y \quad Y \end{array}$	$\begin{array}{c} X \\ \diagdown \quad \diagup \\ Y \quad X-Y \end{array}$	$\begin{array}{c} X \\ \diagdown \quad \diagup \\ Y \quad X+Y \end{array}$
頻 度	32%	41%	18%	4%	3%	2%

コレ等諸種ノ接合型ヲ示ス性染色体要素ハ後期ニ於テ夫々ソノ最モ近い極ニ分配サレル。從ツテ a-c ニ於テハ XY—XY ノ均等分離ヲ見、ソノ頻度ハ 91% ヲ占メテキル。ソノ他 d-f ニ於ケル分離ハ幾分異常型ト見ルベキモノデアルガ、コレ等ヨリ XY ノ外 XX, YY, X 及ビ XYY 等ヲ含ム配偶子ノ出現ヲ期待スルコトガ出來ヨウ。

III 次代植物トソノ染色体

種々ノ性染色体及ビ常染色体ノ組合セヲ有スル個體ヲ得ル目的ノタメ四倍體ノ間及ビ四倍體ト二倍體ノ間ニ正逆交雜ヲ行ツタ。ソノ結果ヲ示スト第 4 表ノ如クデアル。

第 4 表 交雜實驗結果

交雜組合セ	蒴果内ノ平均 着 粒 数	種 子 ノ 形 態	發芽率(%)	播 種 番 號
a) $4x \times 4x$				
No. 8×1	230(5)	大, 整正	68(249)	No. 2
No. 12×1	307(5)	大, 多少不整	34(320)	No. 10
No. 12×18	148(1)	大, 整正	48(148)	No. 17
No. $4^* \times 3$	159(5)	"	59(161)	No. 3
	236.00		52.25	
b) $4x \times 2x$				
No. 8×3	75(10)	大小不整, 糝アリ	41(196)	No. 1,22
No. 12×3	188(3)	"	30(332)	No. 11,20
No. 9×3	190(4)	"	8(25)	No. 21
No. $4^* \times 3$	3(9)	大小不整, 糝多シ	55(31)	No. 12
	91.50		33.50	
c) $2x \times 4x$				
No. 11×1	129(10)	不整, 糝多シ	0.4(540)	No. 5,15
No. 11×18	188(1)	不整, 糝著ルシ	1.1(188)	No. 16
No. 11×13	227(2)	"	0.0(270)	No. 8
No. 11×7	180(2)	"	0.0(182)	No. 9
	181.00		0.38	
d) $2x \times 2x$				
No. 10×3	199(2)	中, 整正	75(210)	No. 13

* *M. rubrum*

以上ノ交雑中 c) ノ $2x \times 4x$ 組合セハ比較的多クノ種子ヲ得タ=拘ラズ夫レ等ハ多ク不完全デ發芽率ガ少ナク、從ツテ第二代ハ極メテ少數シカ得ラレナカツタ。コレ=反シ他ノ a) $4x \times 4x$ 及ビ b) $4x \times 2x$ ノ組合セハ多數ノ第二代ヲ得ルコトガ出來タ。コレ等ノ第二代植物中 a) ノ組合セヨリ生ジタ四倍體ハソノ體が大キク且ツ強健デアルガ、b) 及ビ c) ノ組合セヨリ生ジタ三倍體ハ外觀前者=比シ稍小形デ發育ノ途中=倒レテ終フモノガ相當多カツタ。次代植物中=ハ屢細葉ノモノ或ハソノ他ノ葉ノ異常型ヲ示スモノガ見ラレタ。

次ニコレ等次代植物ノ染色體數=就イテ述ベル。*Melandrium* ノ正常二倍體ノ染色體式ヲ ♀ $2n=XX+2A$, ♂ $2n=XY+2A$ デ示セバ、**コルヒチン**四倍體ハ夫々 ♀ $2n=XXXX+4A$ 及ビ ♂ $2n=XXYY+4A$ トナル。從ツテ二倍體雌ヨリハ $X+A$, 又雄ヨリハ $X+A$ 及ビ $Y+A$ ラ含ム配偶子ヲ生ジ、又四倍體=於テハ異常分離ノ場合ヲ除キ雌ヨリハ $XX+2A$, 雄ヨリハ $XY+2A$ ラ含ム配偶子ノ形成ガ期待サレル。從ツテ前記ノ交雑=ヨリ生ズベキ次代植物ノ染色體構成ハ次ノ如クニナル。

交雑組合セ	兩親ノ配偶子	次代植物ノ染色體
a) $4x \times 4x$	$(XX+2A) + (XY+2A) = XXXY+4A = 48$	
b) $4x \times 2x$	$(XX+2A) + (X+A) = XXX+3A = 36$	
	$(XX+2A) + (Y+A) = XXY+3A = 36$	
c) $2x \times 4x$	$(X+A) + (XY+2A) = XXY+3A = 36$	

Figs. 8—11 ハ a) 及ビ b) ノ交雑ノ結果生ジタ次代植物ノ染色體ノ一例ヲ示シタモノデ、夫々 $4\delta = XXXY+44a$ (Fig. 10), $36 = XXX+33a$ (Fig. 8) 及ビ $36 = XXY+33a$ (Fig. 9) ノ染色體數ヲ計ヘルコトガ出來ル。次代植物中=ハソノ他屢異數性ヲ示ス個體モ發見サレタ。Fig. 11 =示シタモノハソノ一例デ $35 = XXX+32a$ ノ染色體ヲ有ツ。コレ等異數體ノ出現ハ倍數體親ノ減數分裂=於ケル多價

Melandrium album. Figs. 6—11, somatic chromosomes of di-, tri-, tetra- and hypotriploid plants. Fig. 6, $24=XY+22a$ (♂). Fig. 7, $24=XX+22a$ (♀). Fig. 8, $36=XXX+33a$. Fig. 9, $36=XXY+33a$. Fig. 10, $48=XXXY+44a$. Fig. 11, $35=XXX+32a$.

染色體ノ不分離現象ニヨツテ説明スルコトガ出來ヨウ。

尙最後ニ正常ノ二倍性植物ノ核型ニ就テ少シク述ベテ置ク。Fig. 6 及ビ 7 ハ夫々雄及ビ雌植物ノ體細胞染色體ヲ示シタモノデアル。圖ニヨツテ明カナ如ク、性染色體ハ何レモ略中央ニ狹窄ヲ有シ屢 V 字形ヲ呈スル最大ナ染色體デ、他ノ常染色體要素ト容易ニ區別スルコトガ出來ル。而シテ雌ノ場合デハコレ等性染色體ガ 2 本共同大デアルニ對シ (Fig. 7), 雄ノ場合デハ大小ノ差ガ見ラレル (Fig. 6)。コノ雄ニ見ル大小ノ性染色體中小形ノ性染色體ガ雌ノ X 染色體ニ相當シテキルコトハ兩者ノ核板ノ比較ニヨツテ容易ニ了解スルコトガ出來ル。從ツテ雄ニ見ル不等對ヲナス性染色體中小形ナモノガ X, 大形ナモノガ Y デソノ大サノ比ハ略 10:13 ニ相當シテキル。常染色體ノ分析ハ未ダ不十分ナ點ガアルガ、端ニ近ク狹窄ヲモツ i 型ノモノ及ビ略中央ニ狹窄ヲモツ j 型ノモノトヲ區別スルコトガ出來ル。コレ等ハ夫々 5 對ヅ、デ、残りノ 1 對ハ後者ニ近イモノデアル。又 i 型染色體ノ 1 對ニハ屢附隨體ヲ見ルコトガ出來ル。

IV 考 察

WESTERGAARD (1938) ハ高溫及ビコルヒチン處理ニヨリ育成シタ *Melandrium* ノ XXXY 四倍體雄ノ減數第一分裂ニ於テ性染色體接合ニ X-X, Y-Y ト X-Y, X-Y ノ 2 型アルコトヲ發見シ、コレ等ノ分離ノ結果トシテ XX, XY, YY ヲ有ツ 3 種ノ配偶子ガ夫々 1:4:1 ノ割合ニ生ズベキコトヲ述ベテキル。然ルニ WARMKE & BLAKESLEE (1939b) 及ビ筆者ノ觀察デハ既ニ述ベタ如ク四連結合ヲナス場合ト 2 個ノ獨立シタ對ヲ作ル場合トヲ認メタガ、後者ノ場合デハ常ニ X-X, Y-Y ノ等對ノミデ、不等對ハ發見サレナカツタ。WESTERGAARD ノ場合ハ Fig. 5b ニ示ス如キ N 字型四連染色體ヲ 2 個ノ獨立シタ對トシテ見謬ツタモノデハナカラウカ。

次ニ WARMKE & BLAKESLEE (1939b) ノ *Melandrium dioicum* ニ關スル研究ハ次ノ二ツノ點ニ於テ注目スベキモノガアル。ソノーハ倍數性ト性ノ關係ニ於テ Y 染色體ガ雄性決定因子トシテ重要ナ割役ヲナスコトヲ認メタ點ト他ハ *M. dioicum* ノ X 染色體ガ Y 染色體ヨリ小形ナルコトヲ主張スル點デアル。倍數性ト性ノ關係ニ就イテハ次代植物ノ開花ヲ待ツテ論議スルコト、シ、コ、デハ後者ノ問題ニ就イテノミ述ベルコトニスル。

Melandrium ノ雄ニ見ル不等對性染色體中大形ナモノヲ X, 小形ナモノヲ Y トスルコトハ WINGE (1923) ニヨツテ唱ヘラレタモノデアル。尙コノ問題ニ就イテハ MEURMAN (1925) ノ再吟味ガアリ、ソノ後多クノ研究ガアツタガ、ソノ儘承認サレテ來タ。然ルニ *Melandrium* ノ性染色體ノ最初ノ發見者タル BLACKBURN (1924) ハソノ本報ニ於テ WINGE トハ全ク反對ニ X ハ Y ヨリ小形ナルコトヲ指摘シタ。コレハ最近ノ WARMKE & BLAKESLEE ノ觀察トノ一致ヲ示スモノデアル。筆者ハコノ點ヲ明ラカニスルタメ特ニ體細胞染色體ニヨリ雌雄二倍體ノ核型ノ比較及ビ倍數體ノ子孫ノ核型分析ヲ行ヒ BLACKBURN 等ト同一ノ結果ヲ得ルニ至ツタ。例ヘバコルヒ

チン四倍體間ノ交雜ニヨツテ生ジタ第二代ニハ性染色體 XXXY ヲ有スル四倍體ガ期待サレル。若シ X ガ Y ヨリ大形デアレバ、コレ等四倍體ニハ 3 個ノ大形ナ性染色體ト 1 個ノ小形ナ性染色體ガ發見サレル理デアル。然ルニ Fig. 10 ニ示ス如ク實際ハコレト反對デ小形ノモノガ 3 個、大形ノモノガ 1 個發見サレル。又 $4x(\varphi) \times 2x(\delta)$ ノ子孫ニハ XXX 或ハ XXY ノ性染色體ヲ有スル三倍體ガ期待サレ、特ニ後者ノ如キ異型接合ノ組合セデハ Fig. 9 ニ示ス如クソノ性染色體ハ 2 個ハ小サク、1 個ガ大形デアル。コレ等ノ事實ハ X ガ Y ヨリ小形デアルコトヲ裏書シテキルモノデアル。WARMKE & BLAKESLEE 等ハ研究者ニヨリカハル差ノ見ラレルノハソノ材料ノ差ニヨルモノデアラウト述ベテキルガ *M. dioicum*, *M. album* ノミナラズ *M. rubrum* モ亦同様ナ性染色體構成ヲナスモノト考ヘラレル。

Y 摘 要

1) *Melandrium* ノ種子及ビ芽生ノコルヒチン處理ニヨリ雌及ビ雄ノ四倍性植物ヲ得タ。コレ等植物ノ種々ノ器官、花粉粒、蒴果ノ大サ、蒴齒ノ數等ハ正常ノ二倍體ニ比シ増大シ、倍數體トシテノ特徴ヲ示ス。

2) 四倍體雄ノ減數分裂ニ際シ性染色體 XXYY ハ 2 個ノ獨立シタ X-X 及ビ Y-Y 對或ハ 1 個ノ Y-X-X-Y ノ四連結合ヲナス。II 價接合ヲナス場合 X-Y 對ノ如キ不等對ハ發見サレナカツタ。分離ニ際シコレ等性染色體要素ハ Fig. 5 ニ示ス如キ種々ナ形式ヲトルガ、ソノ頻度カラ見テ 90% 以上ハ XY—XY ノ均等分離ガ起ル。

3) 性染色體 X 及ビ Y ハ略中央ニ狹窄ヲ有シ、常染色體ノ何レヨリモ大形デアル。而シテ X ハ Y ニ比シ小サクソノ長サノ比ハ約 10:13 ニ相當スル。

4) $4x \times 4x$, $4x \times 2x$ 及ビソノ逆交雜ノ結果、次代植物 = XXXY + 4A, XXX + 3A, XXY + 3A ノ如キ四倍體及ビ三倍體ト種々ノ染色體組合セヲ有スル異數體トヲ得タ。コレ等ノ植物ト性ノ關係ニ就イテ追ツテハ報告スル。

終リニ臨ミ貴重ナル種子及ビ材料ヲ惠與サレタ岡部作一氏ニ、マタ文獻ニツキ御盡力下サレタ吹田信英氏ニ對シテ感謝ノ意ヲ表スル次第デアル。

尙本研究ハ日本學術振興會ノ補助ニヨツテナサレタモノデ、同會ニ對シ深甚ナル謝意ヲ表ス。

Résumé.

1. A number of male and female tetraploids have been induced in *Melandrium album* by colchicine method.

2. Conjugations of sex chromosomes at the meiotic divisions in the induced tetraploid males are illustrated in figs. 5 a-f and table 3.

3. The induced tetraploids and normal diploids were intercrossed and a considerable number of seedlings were obtained (table 4). Some of

them have been examined cytologically and determined to be triploid (figs. 8-9), tetraploid (fig. 10) or heteroploid (fig. 11).

4. In comparing size relations between the X and the Y chromosomes in somatic cells, it was ascertained that the Y is the larger member of the sex chromosomes.

主 要 文 獻

- BLAKESLEE, A. F. and AVERY, A. G. 1937. Journ. Hered., **28**: 393-411.
BLACKBURN, K. 1924. Journ. Exper. Biol., **1**: 413-430.
MEURMAN, O. 1925. Soc. Sci. Fennica Comm. Biol., II, **3**: 1-105.
WARMKE, H. E. and BLAKESLEE, A. F. 1939a. Genetics, **42**: 88.
—— 1939b. Science, **89**: 391-392.
WESTERGAARD, M. 1938. Nature, **162**: 917.