ジャガイモの細胞学的研究 I. 二倍種田山の体細胞染色体とその減数分裂に おける染色体行動

沢 村 正 五*

Shogo SAWAMURA: Cytological studies on several species of potato I. The somatic chromosome and meiotic chromosome behaviour in diploid species "Tayama"

ジャガイモは遺伝学上及び育種学上多くの未解決な問題を残している。その細胞学的分野の研究において本邦では福田 (1927) 及び須藤 (1927) の報告があるほか、最近奥野はこの方面の研究に成果をあげ、田山種が $n=12$ の二倍体であることを明らかにした (未発表)。また添田も 1947 年に田山種を観察して同様な結果を得ている。

筆者は 1948 年以來ジャガイモの野生種及び栽培種の花粉母細胞減数分裂の観察を行ってきた。最近田山種の体細胞染色体の核型分析の結果、減数分裂における異常性が気温による影響以外にその雑種性と一連の関係があることを示唆する結果を得た。本文はこれらの点を報告するものである。

材料及び方法

二倍種田山は外交官田山氏が南米よりもちかえり、農林省北海道島松馬鈴薯試験地において田山種として栽培保存されているものである。その系統は不明であるが、野生種とされ、花色は白、莖色は葉とともに浅緑色で塊莖肉質は黄白色である。外観は四倍体栽培種に比べ莖葉ともに細小で弱々しく、北海道でも夏季高温の札幌附近では莖葉のみ繁茂し、塊莖の形成をみないか、できても非常に小さい。野生種は一般に花期が長いのが特徴であるが、田山種も他の野生種と同様で 9 月に入つても開花がみられる。本実験に用いた材料は 1949 年島松馬鈴薯試験地より塊莖でもらいうけ、北大理学部植物学教室の実験圃場で鉢植えにしたものである。

根端細胞はナフシン液で固定し、パラフィン塊とし、1950 年宇都宮大学生物学教室で切片とし、ハイデンハイネ鉄ヘマトキシリンで染色して観察した。

花粉母細胞の材料はすべて同試験地品種保存区圃場より採集し、ただちにカルノフで固定、醋酸カーミンなすりつけ法で処理した。

一方現地で直接醋酸カーミンなすりつけ法で標本を作り観察した。なお花粉母細胞の固定は 1949 年 7 月 12 日 9 時と 1950 年 7 月 18 日及び 23 日の 9 時と 10 時の 3 回にわけて行つた。12 日の材料では分裂は正常であつたが、18 日及び 23 日のものは異常であつた。

* 宇都宮大学生物学教室

この研究は北海道大学理学部添田徹助教授のもとではじめられ、その後宇都宮大学奥野俊教授のもとでさらに研究をつづけ、1951 年文部省内地留学研究員として東京大学理学部植物学教室において本稿をまとめたものである。添田徹助教授は不幸病魔のため 1949 年 7 月逝去された。

謹んで先生の靈にこの小稿を捧げる。

観 察 結 果

A. 体細胞染色体

根端細胞で明らかに 24 ケの染色体を数えることができた。第 2 図は 22 の中期核板の染色体の観察から相同と思われるものをならべたものである。この図に明らかであるように 12 組の染色体中、2 組にそれぞれ附随体があることがわかつた。

第 1—2 図 田山種体細胞染色体, 1. 分裂中期, 2. 同像より形態的相同のものを配列。2 対の附随体染色体と最後の 1 対の異型染色体 $\text{ca.} \times 2,500$

この附随体染色体の存在はジャガイモにおいては初めて報告されたものである。なおこの 2 組の附随体染色体中、1 対は中央附近にくびれがあり、附随体の連結絲は長い、他の 1 対はくびれのあることは前と同様であるが、連結絲が非常に短い。他の 9 対の染色体は大いさ及び形態上から区別することは困難である。しかし残りの 1 対(第 2 図最後に示せるもの)の染色体は大いさに明らかな相異がみられた。この 1 対の異型染色体は各分裂像及び多くの中期核板の詳細な観察により明らかにされたものである。

このことは田山種のゲノム分析に重要な示唆を与えるものと思われる。即ち、この二倍種田山は 1 対の染色体において著しい大小の形態的相異を示すが、他の 11 対の染色体においては殆んど相等しい形態を示すものと考えられる。この推論は花粉母細胞の減数分裂における染色体の行動により一層支持された。

さきに Müntzing (1933) 及び奥野 (1950) はジャガイモのゲノム構成について論及し、6 が基本数で、今日みられるジャガイモの多くは異質倍数体であろうと結論している。

この二倍体田山種の核型分析の結果は、これら研究者の見解に有力なる支持を与えるものであつて、ジャガイモの倍数性並びにその原種に対し重要な意義を有するものと考えられる。

B. 減数分裂

1. 正常分裂 1949 年 7 月 12 日 (気温最高 27.7°C . 最低 16.6°C .) 採集の材料ではその花粉母細胞の減数分裂は概ね正常に行われ、その移動期では末端キアズマで対合している 12 ケの二価染色体がみられた (第 3 図)。第一分裂中期では 12 ケの二価染色体が明らかに数えられ典型的な配列を示す (第 4 図及び第 5 図顕微鏡写真)。また第一中期及び第二中期にお

この附随体染色体の存在はジャガイモにおいては初めて報告されたものである。なおこの 2 組の附随体染色体中、1 対は中央附近にくびれがあり、附随体の連結絲は長い、他の 1 対はくびれのあることは前と同様であるが、連結絲が非常に短い。他の 9 対の染色体は大いさ及び形態上から区別することは困難である。しかし残りの 1 対(第 2 図最後に示せるもの)の染色体は大いさに明らかな相異がみられた。この 1 対の異型染色体は各分裂像及び多くの中期核板の詳細な観察により明らかにされたものである。

第 3—7 図 正常減数分裂。3. 移動期。4. 第一分裂中期極面觀。4 ケを内に、8 ケを外周に配列する 12 ケの二価染色体。5. 顕微鏡写真、第一分裂中期、外周に 9 ケ内に 3 ケの二価染色体の配列。6. 第二分裂中期。7. 正常四分子。3 4 6. $\text{ca.} \times 1,600$. 7. $\times 950$.

ける 12 ケの二価染色体がみられた (第 3 図)。第一分裂中期では 12 ケの二価染色体が明らかに数えられ典型的な配列を示す (第 4 図及び第 5 図顕微鏡写真)。また第一中期及び第二中期にお

いて二次接合もしばしば観察された。第二中期以後の分裂も正常に行われ、四分子には多少の大小はみられたが、大部分は正常なものであつた。

2. 異常分裂 1950 年 7 月 18 日 (気温最高 30.1°C., 最低 20.4°C.) 及び 23 日 (気温最高 31.0°C., 最低 20.1°C.) の観察材料では正常分裂は極めて少なかつた。両日の材料で観察された共通な異常は染色体の分離時期の不一致と遅滞で第一中期で二価染色体の若干が常に先行的に分離し、或いは核板中心より遅滞の染色体の分離がみられる (第 8~14 図)。このような染色体の分離及び遅滞の異常は第一後期及び第二中期においても観察された (第 15~18 図)。

第 13 図は 1 組の染色体は既に分離先行して核板から離れ、5 組はこれについて分離して核板附近にあるが、残りの 6 組はなお対合したまま二価染色体として核板にとどまっている像を示す。何れにしてもこのような現象がみられることは二価染色

第 8~22 図 異常減数分裂 8—10 第一分裂中期極面において二価染色体の先行的分離 11—14 同側面観 1 対の染色体の先行分離特に 13 ではキアズマ形成の弱いことを示す。14. 1 ケの核板外遅滞染色体の分離。15 第一分裂後期。16 第二分裂中期、両極に 18 ケの染色体を数う。二分染色体 12 ケ中のそれぞれ 3 ケが先行的に分離四分染色体となるもの。17—18 若干染色体の第一後期の遅滞。19. 染色体の鎖状融合。20. 染色体橋。21 第一後期の染色体橋類似の現象。22. 復旧核。ca. $\times 2,500$

第 23~29 図 異常四分子及び花粉粒。23—25. 細胞膜不形成の各四分子、細胞質はくびれている。26. 肥厚異常二分。27. 2 核性花粉粒、細胞膜の不形成に基づく。28. 巨大花粉粒。29. 花粉粒の大きさ a—b 以内は稔性花粉粒。c 不稔性花粉粒。ca. $\times 950$

体のキアズマ形成が弱く、且つその程度が各染色体によつて異なることを示すものと思われる。即ち、このことは二倍種田山は非常に親和性は強いが、二つのゲノムから構成されているということを示唆するものである。

減数分裂において 1 組の染色体の分離先行は体細胞染色体の 1 組の異型染色体の存在と対照して非常に興味あることであり、この 1 組の先行分離は 18 日の材料において特に著るし

かつた。なお以上の分裂異常の外、染色体の鎖状融合、染色体橋（第19, 20 図）、復旧核の形成及びその過程のもの（第 21, 22 図）、等も観察された。また核と細胞分裂の不均衡による細胞膜不形成の四分子、及び分裂異常のため生ずる一分子、二分子などがみられた。

この一分子、二分子の巨大四分子は 23 日の材料に多かつた。この他同日の花粉粒観察材料中に異常に肥大成長した二分子（第 26 図）や、二核を有する花粉粒（第 27 図）もみられた。

以上簡単に減数分裂の異常について述べたが、18 日採集の材料と 23 日採集のものでは異常分裂の種類やその他の異常、また頻度に違いがみられた。

第 1 表 固定日の相異に伴い P. M. C. に現れる分裂異常の状態

異常の種類 固定日	分裂の非 同時性	染色体の 遅滞	染色 体橋	復旧核	細胞膜不 形成四分子	異常四 分子	異常花 粉粒	小型花粉粒 混在の程度
1950 年 7 月 18 日	卅	卅	—	—	卅	+	—	卅
7 月 23 日	卅	+	卅	卅	卅	卅	+	卅

* —5%以下, +10%~15%, 卅20%~30%, 卅40%~50%, 卅70%~90%

このような相違は環境要因特に気温の影響によるものと考えられるので、本実験に用いた材料の採集固定日前後 13 日間の最高及び最低温度を第 2 表に示した。

第 2 表 材料固定日前後の島松地方における気温の変化

日		11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
7 月	最高	24.2°C.	27.7	31.7	26.8	29.5	30.4	31.8	30.9	24.6	26.2	26.6	30.6	27.4
	最低	15.0°C.	16.6	16.8	18.3	18.5	17.5	18.0	18.6	19.6	19.5	19.3	20.3	16.4
1949 年	最高	27.7°C.	25.9	26.2	27.9	24.8	25.6	28.7	30.1	30.2	27.9	29.0	32.1	31.0
	最低	17.3°C.	14.1	17.7	12.3	19.3	16.9	19.6	20.4	20.2	20.5	21.0	19.5	20.1

* 最高温度 14 時, 最低温度 9 時観測

論 議

ジャガイモの体細胞染色体についてはすでに Rybin (1930), Müntzing (1933), Lamm (1938), 奥野 (1950) 及びその他によつて報告され、倍数性が明らかにされているが、その核型については報告されていない。筆者はジャガイモの核型分析を行い、前述せる如く 2 対の附随体染色体を明らかにすることができた。この附随体染色体が今までに報告されなかつたのはジャガイモの染色体は小さく且つ観察に相当困難な材料であること及びこれまで研究の重点が核型分析になかつたことなどによるものと考えられる。本研究でその核型をある程度明らかにできたのはナワシン液で固定するに当り、室温以下の 13°C.—14°C. の中に 12 時間保つたことが好結果をもたらしたのと考えられる。

この 2 対の附随体染色体の発見は今後他の二倍体及び三倍体、四倍体等の核型分析並びに

ジャガイモのゲノム分析に対し重要な目安となるものと思う。

さらに本材料で 1 対の異型染色体の存在が明らかにされたことは田山種は異質二倍体であることを示唆するものである。Müntzing (1933) は二倍体及び三倍体の花粉母細胞減数分裂における二次接合の研究から、また奥野 (1950) も二次接合及び雑種の染色体の特殊行動の観察からジャガイモの染色体基数は $n=6$ であると推論している。本研究でも彼等の説の妥当性を支持する結果が得られた。

高温処理によつて人為的に花粉母細胞の減数分裂の異常を誘起した例は種々の植物で報告されているが、ジャガイモにおいても須藤 (1927) は四倍種を材料として高温処理 ($25^{\circ}\text{C}.$ — $30^{\circ}\text{C}.$) で減数分裂の異常が起り、その結果不稔性の花粉の増大することを観察し、低温 ($15^{\circ}\text{C}.$ — $20^{\circ}\text{C}.$) で正常な減数分裂が行われ稔性花粉のできることを報告した。このような実験から須藤は野外における気温の上昇がジャガイモの減数分裂を乱し、そのため不稔性花粉ができると結論した。また福田 (1927) は 50 有余のジャガイモ四倍種の花粉母細胞減数分裂の観察よりその異常は雑種性によるものと考えた。

Kostoff (1933) はバイラスによる花粉不稔や核分裂の異常性についての研究から彼等の見解は温度とバイラスの結合に基づく結果のものでなかつたかと指摘している。

中村 (1932, 35, 36) はホウセンクワの減数分裂の異常が季節的に日々の気温の影響によるものであることを報告している。本研究の染色体の先行的分裂及び遅滞等の異常はホウセンクワにみられた場合と非常に類型的であることは二倍種田山の花粉母細胞減数分裂が日々の気温即ち、高温の影響を受けやすいことを示すものである。

Sax (1937) はムラサキツユクサを低温処理と高温処理をし、さらにこれを温室に移してその花粉母細胞を観察したところ、核は正常に分裂するが細胞分裂がこれに伴わぬため一方だけ核を有する二分子の細胞が誘起されたことを報告している。この現象は異常温度によつて核と細胞の分裂が不均衡になるためであるとしている。田山種における一分子及び二分子の発生、大小の花粉粒及びその他の異常四分子も日々の気温の高低による減数分裂の異常及び核と細胞分裂の不均衡に基因するものと考えられる。

つぎに減数分裂における異常現象として特異な 1 対の染色体の先行的分裂があげられるが、この特殊染色体は体細胞染色体の観察において明らかにされた 1 対の異型染色体であると推定する。Müntzing (1933) が既に報告しているようにジャガイモは一般にキアズマ形成が弱い、この異型染色体にはキアズマ形成がみられないか、みられても他の 11 対に比し、その結合が弱いものとする。この弱く結合した異型染色体はさらに環境要因特に温度等の影響により容易に分離するものと思われる。

ジャガイモ二倍体田山種にみられた減数分裂の異常は内因的には雑種性であること、外因的には高気温の影響を受けることに基因するものと思われる。従つて高温のような外因の影響を受けぬ場合は、減数分裂は正常に行われ稔性ある配偶子ができるもので、雑種であるが非常に高度の親和性のある染色体組から構成されたものと考えられる。

各種ジャガイモの基本核型、ゲノム構成については今後さらに研究を続ける。

終りに当り、種々の助言と貴重な文献を貸与された奥野俊博士及び東京大学教授和田文吾博士に深甚の謝意を表す。また材料の採集に便宜をはかられた北海道島松馬鈴薯試験地技官永田利男、戸田節郎両氏の好意に対して深謝する。

摘 要

本研究においてはジャガイモ二倍体田山種の体細胞染色体と減数分裂における染色体の行動について調べた。

24 ケの体細胞染色体中、2 対の附随体染色体と、1 対の形態的異型の染色体の存在することを明らかにした。

日々の高気温の影響により、減数分裂における染色体の異常行動や花粉粒形成などの異常がみられたが、特に 1 対の染色体の先行的分離の行動は体細胞における 1 対の異型染色体との関連性が考えられ、田山種の雑種性であることを示唆する。

しかし適温においては田山種は二倍体として多くの稔性ある花粉粒を生ずるので、その雑種性は高度の親和性をもつゲノムより構成されているが、高温によつてその親和性は容易に乱されるものと推測される。

Résumé

In the present study the idiogram in root-tips and the meiotic chromosome behaviour of pollen mother cells in the diploid potato species “Tayama” were investigated. The somatic chromosome number of this species is 24; among them 2 pairs of large chromosome have one satellite respectively; the members of one pair of chromosomes are unequal in size; and the other 9 pairs are small and nearly of the same size.

Irregularities of chromosome behaviour in meiosis and in pollen grain formation have been described. Special attention was given to the preceding of one pair of chromosomes and, also to the appearance of both normal and abortive pollen grains corresponding to changes of temperature during sporogenesis. As a result of these investigations, the irregularity of meiosis and the formation of abortive pollen grains are ascribed to the hybrid nature of this species demonstrated in the idiogram and externally to high air temperature.

The hypothetical two chromosome sets seem to have high affinity but it is, however, easily disturbed by daily high air temperature during sporogenesis as ascertained in the meiosis occurring in the month of July.

文 献

- Fukuda, Y. 1927, Cytological studies on the development of the pollen grain in different races of *Solanum tuberosum* L. with special reference to sterility. Bot. Mag. Tokyo, 41: 459-474. Kostoff, D. 1933, A contribution to the sterility and irregularities in the meiotic processes caused by virus diseases, Genetica. 15: 103-114. Lama, R. 1938, Note on a haploid potato hybrid. Hereditas. 24: 391-396. Müntzing, A. 1933, Studies on meiosis in diploid and triploid *Solanum tuberosum* L., Hereditas. 17: 223-245. Nakamura, M. 1932, Daily changes in the occurrence of the imperfect pollen grains in *Impatiens balsamina* L., Jour. Soc. Trop. Agr. 4: 149-160.—1935a, 人為的高温の影響に依る鳳仙花の花粉母細胞核分裂異常に就て 遺雜 11: 118-123.—1935b, The effect of seasonal high air

temperature on the pollen mother cells of *Impatiens balsamina* Linn., Proc. Jap. Assn. Adv. Sci. 10:474-478.—1936, Experimental and cytological studies on the unstability of the meiotic division of the pollen mother cells of *Impatiens balsamina* Linn. caused by the effect of high air temperature. Mem. Facult. Sci. Agr. Taihoku Imp. Univ. 17:121-183. 奥野俊 1950, 馬鈴薯の染色体基数について 遺雜 25:244.—1951, Cytological studies on potatoes, with some remarks on its genetical experiments. Part I. Jap. Jour. Genet. 26:79-103, Rybin, W. A. 1930, Karyologische Untersuchungen an einigen wilden und einheimischen kultivierten Kartoffeln Amerikas. Zeitschr. f. ind. Abst. -u. Vererbgs. 53:313-354. Stow, I. 1927, A cytological study on pollen sterility in *Solanum* L., Jap. Jour. Bot. 3:217-238. Sax, K. 1937, Effect of variations in temperature on nuclear and cell division in *Tradescantia*, Amer. Jour. Bot. 24:218-225. 佐藤重平 1942, 核型及び基本核型分析とその限界, 植及動 10:217-222.

(26頁より続く)

はない。④ 次々に生ずる daughter frond の壽命も、その大きさが減ると共にだんだん短くなる。⑤ 以上のことが行はれるにも拘らず自然状態で群落全体として frond の平均の大きさがほぼ恒常状態を保っているのは mother frond の生涯の末期に生ずる界常以小形の daughter frond が自身より大きい frond を生ずるからである。これは“若返り”である。frond の分裂組織がふるくなるにつれて見られる首尾一貫した変化を説明するため次のような可能性を仮定して一つづつ吟味した。① 一対しかない mother frond の分裂組織が daughter frond の原基で、だんだん満員になってくるので後の daughter frond の原基ほど制約をうけて小形になり従ってそれから生ずる frond も小さくなる。② daughter frond の大きさを左右するような生長促進物質が mother frond から出されるが、この物質が年齢と共に減る。③ 逆に mother frond が出す成長抑制物質が年齢と共に増える。(同じ物質で濃度の違いによつて促進と抑制に作用するとしたら? 抄録者) ① の可能性は解剖学的にたしかめて否定された。② か ③ かを決めるために生長のいろいろの段階で daughter frond を mother frond から切り離してみたところ、いづれの段階のものも全然切らずに放置した daughter frond が到達する大きさには達しなかつた。但し切り離された frond が結局に於て示す生長総量(以後の代も含めて)は一定であつた。又、切り離された frond がいかに小さくても、光合成と無機栄養の点では mother frond に依存しないことは確かめられている。この実験から ② の可能性が残された。然しどのようにして促進物質が減少するかは明かでない。早い時期の daughter frond がその物質を独占するということも考へられるが実験から判断してそうではないらしい。又、この物質を作り出すには frond の約 80% を除去した残りでもこと足りる。次にこの物質がどんな性質のものか調べるため一つの手掛りを得ようとして、普通に培養した mother frond から生じた一番目の daughter frond を 2.5% mg/l の濃度の heteroauxin を含んだ培養液で育てた。heteroauxin の影響を受けた frond は mother frond についたまま生長した frond より遙に小さかつた。heteroauxin の一つの影響は frond の壽命を短くすることで、以後の daughter frond の生産を時間的に促進する。heteroauxin の上記の効果を利用して daughter frond の大ききの減少が mother frond の生理的年齡を測るめやすになるという仮説をためすことができる。即、ヘテロオーキシンによつて壽命を短くする(早く年をとらせる)ことが同時に同じ差率で frond の生長量を減少させることになる。この事実は Lemma に於ては mother frond の ageing の進度を daughter frond が小さくなっていく進度で置き換えてもよいということの一つの傍証になるだらう。物質はまだ明かにされていない。更にこの場合を基礎にして莖の上に葉が展開される一般の植物で生理的年齡をどのように把握するかなど困難な問題がひかえている。

(古 沢 潔 夫)