タバコ属植物の細胞遺伝学的研究 V*

N. suaveolens と他種の交配3組合せの F_1 の減数分裂

竹 中 要**

Yô TAKENAKA: Cytogenetic studies of *Nicotiana*, V. Reduction divisions in hybrids between *N. suaveolens* and three other species, with English summary

1953 年 6 月 8 日受付

本研究の目的は (1) 種間交配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

研究材料は, 「タバコ属植物の細胞遺伝学的研究 I, II」に使用したものを使つた。*N. suaveolens* ($n=16$) は小形の濠州系の種である。外形は *N. alata* 系のものに似ている。本種に同じ濠州系の *N. gossei* ($n=18$) を交配したが, よく結実した。又この相反交雑もよく結実する。それに反し, *alata* 系の *N. alata* ($n=9$), *N. longiflora* ($n=10$), *N. plumbaginifolia* ($n=10$) を *N. suaveolens* に交配した場合には後二者で辛じて結実を見ただけであつた。この三者に *N. suaveolens* の花粉を交配する相反交雑はすべて不成功であつた。

花粉母細胞の減数分裂の観察は, すべて鉄醋酸カーミンによるナスリツケ法と, カルノー氏液固定後塩酸・醋酸オルセインによる押しつぶし法とによつた。

(1) *N. suaveolens* × *N. gossei* の F_1

外形は両親の中間型であるが雑種強勢を示して両親より大きく強剛である。莖葉の毛茸は *gossei* ほど多くないが相当多量に見られる。花筒の毛茸は *gossei* と同じように多い。

減数分裂 太糸期: 太糸期まではちよつと見ると, 正常のものと変りはないが, よく見ると部分的に1重, 2重, 3重, 4重等の染色糸が見られる。殊に太糸期の頃になると大きな染色糸の集団の外に離れて少数の小さい集団が見られることがある。

複糸期: 大きな染色分体の集団があり, その外に染色分体の二重となつた小さいものが数箇見られることが多い。大きな集団では染色分体の接着の様子を追跡することは困難であるか, あちこちで接着していることは認められる。時に多数の染色分体の接着したものが見られる。

移動期: 二価染色体が数箇見られることがあるが, これはむしろ例外的で三価以上の多価染色体が多数存在する。五〜七価のものが見られることもある。

第一中期: 二価染色体と多価染色体とが見られる。しかも1染色体が2箇所以上の点で他の染色体に接着するものがある。もつとも本雑種では染色体が若干 sticky であり, 又細長いので種々の機械的接着も考えられる。第一中期核板における一価染色体の数は,

N. suaveolens × *N. gossei* F_1 の第一中期一価染色体数

1 価 染 色 体 数	0	1	2	3	4	合 計
観 察 数	41	46	41	4	2	134

* Contributions from the National Institute of Genetics, Japan. No. 49.

** 国立遺伝学研究所

一価染色体が 3~4 箇のことは非常に稀れであり, 0~2 箇のことが最も多い。全体数の約 30% に達する 2 箇の一価染色体が *gossei* からきたものであるかどうかは不明であるが, 恐らく *gossei* からのものであろう。一価染色体のない場合も約 30% あるが, このときはこれ等 2 箇の染色体は明らかに多価染色体をつくるのに関係している。又一価染色体が 1 箇のことが約 30% あるが, この折りにも他の 1 箇は多価染色体をつくるのに関係している。

第一後期: どの母細胞にもほとんど常に染色体橋が見られる。そしてしばしば染色体横断が起る。このとき一価染色体には両極の集団から遊離するものがある。

第二分裂: 第一分裂で紡錘体外に遊離した染色体は二分して小さい紡錘をつくる。又第一後期で横断された断片にも紡錘体外に押し込まれるものがある。第二中期の核板の染色体数は 15~19 箇であるが, 多くは 16~18 箇である。これ等は縦裂して第二後期に入っていく。第二後期でも少数のものに染色体橋を生ずるが, なお外に第一後期の染色体橋の残っているものがある。この後者の染色体橋は二分するものとししないものとある。これ等の染色体橋は長く最後まで残っている。

雑種では一般に同一葯内の母細胞に還元分裂の時期的ずれが著しいが, ことに本雑種ではいちぢるしい。核動期, 第一中期を主とするものにおいても, 太糸期や第二分裂を示すものがあるし, 又第二分裂や四分子期を主とするものにおいても, しばしば太糸期, 複糸期, 第一分裂を含む。第一分裂中期を多数もっている葯では, 中期核板の染色体が細長であつて, 多数の二価或は多価染色体をもつことは上述した通りである。ところが第二分裂から四分子期のものを主とする葯中に存在する第一分裂中期のものは様子が異つている。その模式的なものは染色体が親和せず一価染色体であり, 染色体が短く丸い。すなわち両親からきた染色体が対合しないで 34 箇が一平面上に核板をつくる。そして縦裂して両極に向う。もつともこれ等の中にも完全な 34 箇染色体の核板をつくるものから, 時にごく少数の二価, 多価染色体を含む中間型のものもある。最もいちぢるしいものでは第 1 回に 34 箇が均等分裂をなし, 第 2 回目にも均等分裂をなして, 34 箇又はそれに近い染色体をもつ大きな四分子をつくるものがある。

今 1 葯からの母細胞で第一と第二の分裂を行つたものと, 均等分裂のみを行いつつあるものとの頻度を表示する。

N. suaveolens × *N. gossei* F₁ の減数分裂型と均等分裂型の頻度

核 分 裂 の 型	均 等 分 裂 型	減 数 分 裂 型	合 計
観 察 数	21	93	114

四分子期: 以上のように不規則な減数分裂をするから, 四分子期の母細胞には 4 よりも少数の小孢子形成のものが見られるし, 又外に微細胞子を含んでいるものがある。上表で均等分裂型が約 20% あつたが, 四分子期のものに二分胞子型と三分胞子型とで全母細胞の約 20% 見

N. suaveolens × *N. gossei* F₁ の四分子期の小孢子数

小 孢 子 と 微 細 胞 子 数	I	II II ₊₁ *	III III ₊₁	IV IV ₊₁ IV ₊₂	合計
観 察 数	1	11 12	8 1	97 34 3	167

* アラビア数字は微細胞子数を示す。

られたのは、上の関係とよく一致する。

(2) *N. suaveolens* × *N. plumbaginifolia* の F_1

外形的に両親がやや似た植物であるから、 F_1 が何れの親により多く似ているかということは困難である。一般的には両親の中間型を示し、両親よりも丈夫で花数も多く開花期も永く雑種強勢を示す。

減数分裂 複糸期：太糸期までは大略的に見て正常のものと大した区別はないが、何れの時期でも染色糸は1本ずつで平行した複性のものは殆んど見られない。複糸期においても平行したり縄状にねじれるものはない。ただ時に染色分体の集団からはづれた2~3の染色分体が見られることがある。

移動期：*suaveolens* からの16と*plumbaginifolia* からの10からなる26染色体は一価染色体として核内に分散する。しかし二次接合的に2の染色体が接近していることはしばしば認められる。

第一中期：合計26の染色体は一価染色体として核内に分散する。移動期の終りの収縮期から紡錘糸の発達にともなつて機会的に紡錘体内に分散するから、大多数のものは間もなく両極に集まるが、少数のものは紡錘体中央にきて小核板をつくる。その内に少数の二価染色体が見られる。

N. suaveolens × *N. plumbaginifolia* F_1 の第一中期染色体構成

1価と2価との染色体数	26I	1II+24I	2II+22I	3II+20I	4II+18I	合計
観 察 数	49	42	14	3	1	109

すなわち多数は一価染色体ばかりか、二価染色体1箇のものである。二価染色体2箇乃至4箇のものが少数存在する。上に述べたように一価染色体が核内に分散し、やがて両極に集まるから、第一中期と後期との区別が困難であるし、その上後期の初めにおいて一価染色体の染色体橋を二価染色体と見過ることが起りやすいから、上表の二価染色体数は実際よりも若干多過ぎる恐れがある。

第一後期：紡錘体の中央にきた一価染色体はしばしば染色体橋をつくる。又二価染色体も染色

Fig. 1

Fig. 2.

Figs. 1-3: chromosome figures in PMC's of the hybrid *N. suaveolens* × *N. gossei*. Fig. 1, diakinesis, showing various chromosome conjugations. Fig. 2, chromosome figures at IM, showing uni-, bi- and polyvalents. Fig. 3, remarkable end to end conjugations at IM.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

Figs. 4-5: chromosome in PMC's of the hybrid *N. suaveolens* × *N. plumbaginifolia*. Fig. 4, 20 univalents and 3 bivalents at IM. Fig. 5, a chromosome bridge continuing from IA to IIM.

体橋をつくることがある。染色体の少数は両極外で、しかも紡錘体外にでることがある。

第二分裂：中間期には休眠核をつくることなく第二分裂に進行する。核板が構成され染色体は二分されて、極に行くが、染色体橋がしばしば観察される。このときなお第一分裂の染色体橋が残っているものがある。第二後期においても第一後期と同様に紡錘体外に放出されたり、紡錘体の中央に残る染色体が見られる。

四分子期：以上のような分裂過程であるから、多孢子形成その他の不規則が見られる。その状態を示せば、

N. suaveolens × *N. plumbaginifolia* F₁ の四分体期小胞子数

小胞子 と微細 胞子数	I	II ₊₁ * II ₊₂ III ₊₃ II ₊₄	III III ₊₁	IV IV ₊₁ IV ₊₂ IV ₊₃ IV ₊₄	V V ₊₁ V ₊₂	VI VI ₊₁ V ₊₂	合計
観察数	1	1 6 2 1	2 1	34 52 19 4 1	7 6 1	10 2 1	151

* アラビア数字は微細胞子数

この外同一小胞子内に小核を1箇乃至数箇含むものがある。

以上のように減数分裂が不規則であるから種子を生じない。

(3) *N. suaveolens* × *N. longiflora* の F₁

外形は両親の中間である。両親がやや似ているから特徴を取り上げることは困難であるが、花筒外部の色は *longiflora* に似てやや紫を帯びている。雑種強勢を示し両親より大きく、多くの枝をだし、多数の花をつける。開花期も又長い。

減数分裂： 葯の発達が若い蕾では悪い。なすりつけ法で観察するために葯を押しつぶしたが、胞原細胞も花粉母細胞も押しだされない。そこでカルノー氏液で固定し永久プレパラートを作つて見た。

ごく若い蕾 10 箇すなわち 50 箇の葯を固定して鏡検したが、葯室は全部押しつぶされて馬蹄形に彎曲した狭い間隙となり、その中に少量の死細胞の遺物が黒くなつていただけであつた。ただ 10 蕾中 1 箇だけは葯室のやや広いものがあり、死細胞と生細胞が混じていた。もつとも死細胞の黒くなつた遺物の間に非常に稀れに半死の母細胞が存在することがあるが観察には適当でなかつた。

死細胞と生細胞とを交えたものの観察では、葯室の内側の絨氈細胞が異常に発達して葯室が狭ばめられるが、その始まりは何時であるかを決定することはできなかつた。しかし他の蕾の葯において、死細胞の遺骸の間に非常に稀れに胞原細胞の死にかかつたものが見られたから、あるものでは胞原細胞期に既に破壊が初まるとも思われる。なお又この異常に発達した内側の絨氈細胞も母細胞の死滅が終局になると、やがて破壊をはじめて黒い遺骸のみを残すようになり、母細胞の遺骸と混じて押しひしやけられ、区別がつかなくなる。

今上の 1 蕾から得た、生きた花粉母細胞をもつ葯を観察した結果を述べる。

細糸期～移動期： 母細胞の染色体は複性を示すことなく 1 本ずつの細かい糸である。太糸期も同様 1 本であり、複糸期の染色分体は 1 本ずつばらばらに散布しておるが、その若干は 1 箇所に集団している。移動期の染色分体も接着しているものは殆んど見られなかつた。

第一中期： 移動期から第一中期に入ると、染色体は一価のままで両極へ向つて分れるが、少数のものは赤道附近に集まる。又核膜に沿つて染色体の分散するものもある。赤道附近に集つた染色体も殆んど一価であり、二価であることは少ない。二価ではないかと思われるものも紡錘体の縦軸の方向に列ぶと限らず、それに直角のものが多い、今中期における二価染色体の分布を見る。

N. suaveolens × *N. longiflora* F₁ の第一分裂中期染色体構成

2 価 染 色 体 数	0	1Ⅱ	2Ⅱ	3Ⅱ	合 計
観 察 数	44	22	4	3	73

Photo. 1.

Photo. 2.

Photo. 3.

Photo. 4.

Photo. 5.

Photo. 6.

Photos. 1-5; chromosome figures in PMC's of the hybrid *N. suaveolens* × *N. gossei*. Photos. 1-2, chromosome configurations at IM, showing especially various chromosome conjugations. Photo. 3, homeotypic nuclear plate at first division. Photo. 4, splitting chromosome bridge at IIA. Photo. 5, 2 chromosome bridges continuing from IA to IIA.

Photo. 6, pollen sacs of the hybrid *N. suaveolens* × *N. longiflora*, showing enlarged tapetum cells (right), and degenerated and disintegrated PMC's (left).

ただしこの二価染色体が眞の親和性のものか否かは甚だ疑わしい。染色体総数は両親のものを合せた数で 26 箇であつた。

第二分裂：染色体が縦裂して分配されるが、もちろん第一分裂で主紡錘体外に放出された染色体又は染色体群はそれぞれ小さい紡錘をつくり分裂する。主紡錘体内の両極の染色体数も種々様々である。従つて四分子期には多孢子形成が行われて大小種々の小孢子又は微細胞子ができる。

花粉：開花せるものの葯は裂開するものと裂開しないものがある。今裂開している葯を見ると、花粉量は甚だ少ない。しかも大小様々の少量の花粉粒と多量の花粉の遺骸とがある。それは花粉の遺骸というより、むしろ塵埃というべきものである。中には退化した組織形のまゝのものさもある。これは胞原細胞と絨氈細胞の組織との破壊したものであろう。花粉らしい形をしたものを観察して 342 箇中僅かに 13 箇に内容があつた。葯の裂開しないものは全部死花粉で、裂開した葯においてさえも生きた花粉は上のように少ない。もちろん種子はつけない。

論 議

N. suaveolens × *N. gossei* は正逆交配とも容易に種子が得られる。*N. suaveolens* × *N. longiflora* と *N. suaveolens* × *N. plumbaginifolia* とは Kostoff (1941-43) のいう通り、辛じて種子が得られたが、その逆交雑は遂に種子が得られなかつた。*N. suaveolens* × *N. gossei*, *N. suaveolens* × *N. longiflora*, *N. suaveolens* × *N. plumbaginifolia* の 3 雑種とも、その外形は Kostoff の記載の通りであつた。

N. suaveolens ($n=16$) × *N. gossei* ($n=18$) の F_1 の第一分裂では 0~4 箇の一価染色体の外は二価乃至多価染色体であることを見た。そして 0~2 箇の一価染色体をもつものが絶体多数であつたから、 $16\text{II}+2\text{I}$, $1\text{III}+15\text{II}+1\text{I}$, $2\text{III}+14\text{II}$ の染色体構成のものが多いわけである。Kostoff (1941-43) も又同じ交雑 F_1 で 13~16 箇の二価染色体を見ているが、多価染色体にはふれていない。筆者の観察では上の染色体構成の外に、もつと沢山の多価染色体の存在もあつた。これは恐らく *N. gossei* ($n=18$) と *N. suaveolens* ($n=16$) との関係は、*N. gossei* が *N. suaveolens* に比べて、余分に 2 箇の染色体をもつものではなく、この 2 箇の染色体に含まれている遺伝子座はもとよりのこと、他の染色体に於ても、*suaveolens* の染色体との間に幾つかの転座関係があることが考えられる。殊に多数の染色体橋の見られることは、このことを指示するものといえよう。この交配 F_1 において第一分裂を省略するものと、第一と第二の分裂がともに均等分裂であるものとを合せて約 20% の多きに達するのは著しい現象である。

N. suaveolens × *N. longiflora* と *N. suaveolens* × *N. plumbaginifolia* の F_1 の花粉母細胞の研究は Christoff (1929) と Kostoff (1941-43) とによつて發表されている。Christoff はこれ等の交配の F_1 で第一中期に 26 箇の一価染色体を見ているが、Kostoff は *N. suaveolens* × *N. longiflora* で 0~3 の、*N. suaveolens* × *N. plumbaginifolia* で 0~4 の二価染色体を観察した。筆者の研究が丁度 Kostoff と一致して、前者で 0~3 の、後者で 0~4 の二価染色体を見たのは、余りにも珍らしい一致である。そして *N. suaveolens* × *N. plumbaginifolia* では大多数の母細胞は一価染色体のみのもの (26I) と 1 箇の二価染色体と 24 箇の一価染色体 ($1\text{II}+24\text{I}$) との構成をもつていた。このことから、相当長い部分相同をもつ染色体が両親の間に一組あることが考えられる。又 *N. suaveolens* × *N. longiflora* の F_1 においても、大多数の母細胞は一価染色体のみのもの (26I) と 1 箇の二価染色体と 24 箇の一価染色体 ($1\text{II}+24\text{I}$) 構成であつたから、上の交配の場合と同じように染色体部分の相同性が推察される。ただ *N. suaveolens* ×

N. longiflora の F_1 においては花粉母細胞が死滅することと、絨氈細胞の異常な発達が見られた点が、*N. suaveolens* × *N. plumbaginifolia* の場合と異なる。この原因は上記二組の染色体間の不和合にもとづくというより、*N. suaveolens* の細胞質と *N. longiflora* の染色体との間の不和合に原因すると思うべきであろう。そして絨氈細胞の異常な発達が、機械的に母細胞の破壊を速進するのか、或はまた母細胞の死滅がホルモンの作用で絨氈細胞の異常発達を促がすのかは確定できなかった。

Summary

(Reduction divisions in hybrids between *N. suaveolens* and three other species.)

Reciprocal crosses between *N. suaveolens* ($n=16$) and four other species, *N. gossei* ($n=18$), *N. alata* ($n=9$), *N. longiflora* ($n=10$) and *N. plumbaginifolia* ($n=10$), were carried out. The reciprocal crosses between *N. suaveolens* and *N. gossei* gave always many germinating seeds, while the other six crosses did not produce any seeds, with the exception of *N. suaveolens* × *N. longiflora* and *N. suaveolens* × *N. plumbaginifolia*.

In the meiosis of the PMC's of the hybrid *N. suaveolens* × *N. gossei*, the chromosome configurations most frequently found were of the following three types, $2III+14II$, $1III+15II+1I$ and $16II+2I$. Besides, several polyvalents were occasionally observed, and many chromosome bridges were seen at first anaphase. This suggests the presence of some inversions or translocations between the chromosomes of *N. suaveolens* and those of *N. gossei*.

The study of meiosis in the PMC's of the two hybrids, *N. suaveolens* × *N. longiflora* and *N. suaveolens* × *N. plumbaginifolia*, agreed very well with Kostoff's observations, the number of bivalents in the former being 0~3 and in the latter 0~4. Since the chromosome configuration $1II+24I$ was mostly observed in the above two hybrids, it seems that one pair of chromosomes with long homologous parts in common is present among the chromosomes of *N. suaveolens* and *N. longiflora* or *N. plumbaginifolia*.

In the hybrid *N. suaveolens* × *N. longiflora*, cells of the tapetum tissue were strikingly enlarged at an early stage of meiosis, and all PMC's, from unknown causes, almost always degenerated and disintegrated before the end of the reduction division.

(National Institute of Genetics, Misima, Japan.)

引用文献

- Christoff, M. (1938) Cytological studies on some species hybrids of *Nicotiana*. Year book Univ. Sofia, Fac. Agric., 7: 289-302. (After Kostoff 1941-43).
 Kostoff, D. (1941-43) Cytogenetics of the genus *Nicotiana*. Karyosystematics, genetics, cytology, cytogenetics, and Phylesis of tobaccos. Sofia.
 Takenaka, Y. (1951) Cytogenetic studies of *Nicotiana*, I. La Kromosomo, 9-10: 384-392.
 ——— (1953) Cytogenetic studies of *Nicotiana*, II. Ibid., 16: 596-601.