タバコ属植物の細胞遺伝学的研究* VI

タバコと他の種との交雑種の減数分裂

竹 中 要**

Xô TAKENAKA: Cytogenetic Studies of *Nicotiana* VI.
On Three Hybrids between *N. tabacum* and Other Species

1955 年 9 月 12 日受付

本研究の目的は(1)種間交配による育種の優良形質の発見, (2) 雑種の減数分裂異常を利用しての優劣悪両形質の分離, (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。

材料と研究方法

材料 *N. trigonophylla* (n=12), *N. undulata* (n=12), *N. rustica* (n=24) は前の報告 (1951, 1953a) にて吟味したものを使った。これ等と *N. tabacum* (n=24) の品種との間に交配を行つた。*N. trigonophylla* × *N. tabacum* は 1951 年に行つたが失敗した。1951 年には逆交配の *N. tabacum* × *N. trigonophylla* を行い、種子を得た。*N. undulata* と *N. tabacum*, 及び *N. rustica* と *N. tabacum* との間には多数の正逆交配を行つたが、1951 年において得られた蒴果からは求める雑種は得られなかつた。1952 年においては *N. undulata* × *N. tabacum* (Odaruma) と、その逆交配とをそれぞれ 8 花と 64 花について行い、前者で 1 個と後者で 2 個との蒴果を得た。そして前者からのみ少数の雑種を得た。*N. rustica* × *N. tabacum* と、その逆交配を再び 1952 年におこなつた。*N. tabacum* (Odaruma) × *N. rustica* (Afghanistan, Maholoca) を 128 花について行い 2 蒴果を得たし、逆交配の *N. rustica* (Afghanistan) × *N. tabacum* (Odaruma) を 157 花について行つて 3 蒴果を得た。これ等の蒴果から得られた種子を蒔いて、1953 年において、*N. tabacum* (Odaruma) × *N. rustica* (Afghanistan) から僅かに 1 本の求める雑種を得た。

N. trigonophylla は北メキシコ原産のやや細い植物で、花は小形で淡緑白色である。トリゴノフィラ節に入れられている。*N. undulata* はペルー原産のやや小形の植物で、花は小形、淡黄緑色を呈する。パニキュラータ節に属する。*N. rustica* は喫煙用にもなり、品種は多数ある。これは *N. paniculata* と *N. undulata* との天然交配による複二倍体と考えられるから、パニキュラータ節に入れる。植物体はタバコ程大きくはないが、一見頑強に見える。花はやや大きく黄緑色を呈する。

上に述べた組合せの交配、すなわち *N. tabacum* × *N. trigonophylla*, *N. undulata* × *N. tabacum*, *N. tabacum* × *N. rustica* の F₁ の花粉母細胞の観察用プレパラートの製作は鉄醋酸カーミンによるなすりつけ法を主とした。しかし時にはカルノア氏液にて蒴を固定した後に、塩酸にて加水分解し、醋酸オルセインによる圧しつぶし法を併用した。

観 察

(1) *N. tabacum* (n=24) × *N. trigonophylla* の F₁
草型は母の *N. tabacum* よりやや小さく、葉形は両親の中間を示す。花色は淡紅色で *N. tabacum* に近いが、幾分 *N. trigonophylla* に似て淡い。やや雑種強勢を示す。種子はつけない。

減数分裂 第一分裂: 減糸期、複糸期において染色糸は接着してネジレを示すことはなく、ただ数本のものに端部接着が見られるだけである。移動期においても介在キアズマ、両端キアズマは見られず、数個のものに一端キアズマ(接着か)が見られるだけである。

第一中期においては一価、二価稀れには多価染色糸が見られるが、一価染色糸の多数は核板を構成することなく、早期に機会的に両極に分配される。核板は二価と多価染色糸のほか少数の一価染

* Contributions from the National Institute of Genetics, Japan. No. 123.

** National Institute of Genetics, Misima, Japan.
(国立遺伝学研究所)

色体によつて構成される。二価と多価染色体との数は 0~11 で、5 と 6 が最も多い。多価染色体は主に三価である。

Fig. 1. F₁ *N. tabacum* × *N. trigonophylla*, IM, side view, 7II+22I

第 1 表 *N. tabacum* × *N. trigonophylla* F₁ の第一中期核板構成

二価と多価染色体数	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	合計
観察数	1	4	8	15	12	28	28	14	13	6	0	1	0	130

第一中期の核板を主とする薬房内においても太糸期〜移動期の核をもつ母細胞が見られるが、また四分子期や第二分裂期を主とするものにおいても第一中期のものが相当数存在する。これらの場合、第一中期核板の二価染色体の数は後者では前者のものより少ない。

第一後期になると二価染色体は両極に分れるが、多価染色体の構成分子と一価染色体とは機会的に両極に分れる。染色体橋は二価と多価染色体に由来するものが多いが、稀れには一価染色体由来のものもある。第一分裂中期において全部が一価染色体で、均等分裂をする母細胞が稀れに見られる。

第二分裂：第二分裂中期においては大多数の染色体は均等分裂をするが、稀れには均等分裂をしないで早期に核板を離れて極に向うものがある。第二分裂後期にも染色体橋が相当数見られるが、その中には第一分裂の染色体橋の残存物もある。第二分裂中期、後期において、稀れに第二分裂を中止するため、母細胞が二分子のままで花粉粒生成に入るもの、また 1 娘核は二分するが、他の 1 娘核は二分しないで、三分子で花粉粒生成に入るものがある。第一と第二の核分裂を通じて核外に放出される染色体が少数存在する。

四分子期：以上のような分裂過程であるから多胞子形成によつて微細胞子をもつものが相当数に達するし、二分子、三分子形成による大形胞子も少数見られる。

(2) *N. undulata* ($n=12$) × *N. tabacum* ($n=24$) の F₁

外形は全体として *N. tabacum* により多く似ていて、幹の大きさも *N. tabacum* と殆んど同大である。葉も *N. undulata* より大きいが、葉形は幾分 *N. undulata* に似た点がある。花色は黄緑を含んだ淡紅色である。雑種強勢を示す。種子はつけない。

減数分裂 第一分裂：前期の太糸期の頃迄は正常の植物の染色体行動と目立つた差異はない。移動期においては正しい両端キアズマ、介在キアズマは見られないが、大小様々の染色体が一端をもつて軽く接着するものが見られる。時に端部接着の多価、環状多価染色体が存在するし、また非端部接着の染色体も見られる。

第一中期に於いては多数の一価と少数の二価、稀に三価染色体が見られる。二価及び三価の染色体には密に接合するものは少なく、多くは疎に接合する。また二次対合と見るべき二連及び三連、或はそれ以上の多連の染色体が存在する。第一中期における染色体の内一価のものの多数は早く両極に行くが、若干数の一価染色体と二価及び三価染色体の全部とは核板を構成する。第二表は第一分裂中期核板の二価（三価も含めて）染色体の出現頻度である。この表において両極に対し縦列せる二価及び三価染色体のみが掲げられており、横列せる接着型の二連乃至多連型は二次対合と見なして除外した。しかし二次対合も部分相同に基づくものあることは、移動期における染色体の接着数が、第一中期の接合数より多いこと、及び移動期に非端部接着の染色体のあることから推察される。この表で見られる如く 4 個の二価染色体のものが最大多数である。

第 2 表 *N. undulata* × *N. tabacum* F₁ の第一中期核板構成

二価と多価染色体数	0	1	2	3	4	5	6	7	8	合計
観察数	1	4	13	27	34	15	13	5	1	113

第一後期においては染色体橋が見られる外に、両極外に放出される染色体も存在する。但しその数及び頻度は低い。そして核外に放出されるものは甚だしい。

第二分裂：第二分裂においては姉妹染色体が同

Fig. 2. *F₁ N. undulata* × *N. tabacum*. a, early diaphase, $3\text{III}+9\text{II}+9\text{I}$. b, IM, side view, $2\text{II}+30\text{I}+1$ jointed chromosome, the jointed chromosome consisting of two chromosomes: c, tetrad stage, abnormal nuclei and fragmental chromosomes.

時的に両極に分れるものの外に早期に分れるもの遅れて離れるものなどが相当数見られる外、染色体橋も他の雑種よりやや多く見られる。しかし第二分裂終期において核外に放出されている染色体数は少ない。そのためか核内で染色体の集団から離れている染色体が相当数ある。その結果として四分分子期に4小胞子以外の微細胞子をもつ多胞子形成の頻度は低いが、小胞子内に微細核を含むものは割合多い。

(3) *N. tabacum* ($n=24$) × *N. rustica* ($n=24$) の F_1

外形は一見 *N. tabacum* に似ているが、詳しく見ると *N. rustica* の形質もまじつて現れている。葉は大きく厚く、花色は黄色を底に含んだ淡紅色である。雑種強勢を示す。種子は稔らない。

減数分裂 第一分裂: この雑種には *N. tabacum* と *N. rustica* とからそれぞれ24箇の染色体がきているわけであるから、全染色体数は48箇である筈である。しかし減数分裂第一中期では、染色体数の多いためと不規則行動のために、完全に算定することは困難であつたが、僅かに数個の美しい像で、全数で48染色体であることを確めた。

第一中期核板は数箇の二価染色体と多数の一価染色体とからなつており、往々二価以上の多価染色体も見られる。第3表はこの核板構成状態である。

第3表 *N. tabacum* × *N. rustica* F_1 の第一中期核板構成

二価と多価染色体数	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	合計
観察数	0	4	6	17	33	13	11	7	1	2	1	95

表で見られる様に4箇の二価染色体が最大多数

である。この第一中期における一価染色体は、既に相当数両極に先行している、外核板内にも核板附近にも存在する。これ等の数の分布は不規則である。また二次対合が相当数の染色体の間に存在し、その数は不定である。しかもその二次対合は二次接着とも申すべき密着型が多い。この接着染色体を構成している染色体の数も形も不定である。核板で接合している二価染色体にも、相互間に大さの不同が見られる。

第一後期において二価染色体は両極に分配されるが、一価及び多価染色体の分配は不定である。またしばしば染色体橋が見られる外、少数の染色体は紡錘体外に放出される。

第二分裂: 第二分裂中期の核板には姉妹染色体の対合以外に、第一分裂時の多価染色体の、或は二次対合(接着)の何れの残存か決定できないが、端と端とで接着した多連染色体がしばしば見られる。これ等は姉妹染色体のように正しくは両極に分れない。少数のものは早期に極に向うし、染色体橋を作るし、或は主紡錘体外に放出される。

四分分子期: 第一、第二分裂が不規則であるにかかわらず、多胞子現象は余り著しくない。

論 議

N. tabacum × *N. trigonophylla* に成功した人は、筆者の取調べた範囲にはない。ただ Christoff (1928) がこれの逆交配で不完全な実生を得ただけである。しかし *N. tabacum* の一方の先祖をなすと思われる *N. tomentosa* 系のものと、*N. trigonophylla* との間の交雑には成功した人々がある。Goodspeed (1934) は *N. trigonophylla* × *N. tomentosiformis* と *N. trigonophylla* × *N. tomentosa* に成功して、前者では0~9の、後者では2~11の二価染色体を、第一分裂中期で見ている。それに対して Kestoff (1941-43) は *N. trigonophylla* × *N. tomentosiformis* で0~8の二価染色体を見ているが、その内で2~5が多く、また *N. trigonophylla* × *N. tomentosa* では2~10の二価染色体が多いことを報告している。そして両者ともに稀に僅少の三価染色体を示すことを観察した。しかしこれ等の雑種 F_1 は自家授粉でも他種との交配でも種子をつくらなかつた。

Fig. 3. F_1 *N. tabacum* $\times$ *N. rustica*. a, IM, polar view, $4II+20I+8$ jointed chromosomes, of which jointed chromosomes are composed of two or three chromosomes. b, IIM, polar and side views, showing some undivided chromosomes and chromosome fragments.

このように *N. trigonophylla* は *Tomentosa* group との間に雑種をつくるのであるから、*N. tabacum* との間に雑種を生じ得ることは考えられる。*N. tabacum* $\times$ *N. trigonophylla* の F_1 の第一分裂中期において、筆者は 0~11 の二価染色体を観察したが、そのうちで 5~6 が多数であつた。すなわち *N. tabacum* と *N. trigonophylla* との染色体の親和性は、*N. trigonophylla* と *Tomentosa* group との親和性と余り大差がない。従つて *N. tabacum* の 2 の subgenome の内 *Sylvestris*-genome は *N. trigonophylla* の genome との間には親和性は殆んどないものと推察される。

N. undulata $\times$ *N. tabacum* とその逆交配の成績も筆者の調べ得た範囲の文献には載っていない。また *N. sylvestris* 及び *Tomentosa* 系のもとの *N. undulata* との間の交配にも成功した記録がない。しかるに *N. undulata* $\times$ *N. tabacum* の F_1 第一中期においては 0~8 の二価染色体が見られ、殊に 2~5 のものが多いから、そしてその数は *N. tabacum* の 2 の subgenome 間の染色体接合数よりも僅かに多いから、*N. undulata* の genome と *N. tabacum* の genome との間には僅少ではあるが、親和があるものと考えられる。

N. tabacum $\times$ *N. rustica* には Eghis (1927) が成功し、Rybin (1927) がその細胞学的研究を発表した。また Eghis (1933) はこの逆交配にも成功した。しかし East and Hayes (1912), Savelli (1927), Christoff (1928), Kostoff (1930, 1937) 及び Ternovsky (1935) はこの逆交配にのみ成功した。*N. tabacum* $\times$ *N. rustica* F_1 の外形は Kostoff (1941-43) の記載した *N. rustica* $\times$ *N. tabacum* F_1 とよく一致する。Kostoff は彼のつくつた雑種で 5~24 の二価染色体を見たが、Christoff (1928) と Ternovsky (1935) はごく少数の二価染色体を観察したにすぎなかつた。筆者は *N. tabacum* $\times$ *N. rustica* F_1 において 1~10 の二価染色体を観察したが、3~6 が多数で、4 が最大多数であつた。しかも既に *N. tabacum* の 2 の subgenome, *sylvestris* と *tomentosa* との間にも部分相合の染色体のあることを報告した(竹中, 1936b), また *N. rustica* の 2 の subgenome, *paniculata* と *undulata* との間にも部分相合の染色体が若干ある(未発表)から、上に述べた親和(接合)数が総て *tabacum* genome と *rustica* genome との間での相合または部分相合の染色体数であるとは断定できない。しかし稀れに三価以上の染色体のあること、多数の二次接合のあること、及び *N. tabacum* $\times$ *N. paniculata* F_1 における染色体親和度が、*tabacum* の 2 の subgenome 間の親和度よりも高いことから、*tabacum* genome と *rustica* genome との間には少数の部分相同染色体があるものと推察される。

Kostoff (1941-43) は *N. rustica* $\times$ *N. tabacum* F_1 の自家授粉では種子を得なかつたが、親と雑種との交配では種子を得た。筆者もまた *N. tabacum* $\times$ *N. rustica* F_1 の 105 箇の花の自家授粉では種子を得なかつたが、この雑種を母として *N. tabacum* を父とした場合には 72 箇の花で 2 箇の着果を見た。

Abstract

The three species, *N. trigonophylla*, *N. undulata* and *N. rustica* were crossed reciprocally with *N. tabacum*. The crosses *N. tabacum* $\times$ *N. trigonophylla*, *N. undulata* $\times$ *N. tabacum* and *N. tabacum* (Odaruma) $\times$ *N. rustica* (Afghanistan) gave some seeds, while no seeds were obtained from the three remaining crosses. No

report on the hybrids *N. tabacum* × *N. trigonophylla* and *N. undulata* × *N. tabacum* or their reciprocal crosses has been published, so far as I know.

In external characters the F_1 *tabacum-trigonophylla*, is somewhat smaller than *N. tabacum*, the leaf form is intermediate between those in the parents, and the flower colour is a pale red. F_1 *undulata-tabacum* is more similar to *N. tabacum* than to *N. undulata*, but its flowers are pale yellowish red, showing an intermediate color between the two parents. The morphology of F_1 *tabacum-rustica* agrees with that of Kostoff's description of the reciprocal hybrid (*N. rustica* × *N. tabacum*). These three hybrids were all vigorous.

All the hybrids mentioned above, showed considerable irregularities in the meiotic behaviour of the PMC's. Polysporous PMC's were often observed, and the hybrids were completely sterile.

At first metaphase in F_1 *tabacum-trigonophylla*, 0-11 bivalents, mostly 5-6, were counted. In F_1 *trigonophylla-tomentosa* and F_1 *trigonophylla-tomentosiformis*, Kostoff (1941-43) observed 2-10 and 0-8 bivalents, respectively. Accordingly, the chromosome conjugation in F_1 *tabacum-trigonophylla* is assumed to be caused mostly by semi-homologous chromosomes between the *trigonophylla* genome and the *tomentosa* sub-genome, not the *sylvestris* subgenome, of *N. tabacum*. In F_1 *undulata-tabacum*, 0-8 bivalents, mostly 3-5, were observed. In this hybrid the number of the bivalents is a little more than that of the chromosome conjugation in haploid *tabacum* or F_1 *sylvestris-tomentosiformis*. Accordingly it is assumed that a few semihomologous chromosomes are present between the *undulata* genome and the two subgenomes of *N. tabacum*. In F_1 *tabacum-rustica*, 1-10 bivalents (also multivalents) were formed at the first metaphase and some secondary associations were observed at first and second metaphases. Christoff (1928) and Trenovsky (1935) also observed a small number of bivalents in F_1 *rustica-tabacum*, while Kostoff (1941-43) found many bivalents, as many as 5-24, in the same hybrid. The cause of these different results was not determined.

Literature cited

- Christoff M. (1928) Genetics, **13**: 233-277.
 East, E. M. and Hayes, H. K. (1912) After Kostoff (1941-43).
 Eghis, S. A. (1927) Bull. Acclimatization stat. Dentskoje selo, Part 6, 151-189.
 ——— (1933) After Kostoff (1941-43).
 Goodspeed, T. H. (1934) Univ. Calif. Publ. Bot., **17**: 369-398.
 Kostoff, D. (1930) Genetica, **17**: 33-39.
 ——— (1937) Proceed. Indian Acad. Sci. **5,6**: 237-240.
 ——— (1941-43) Cytogenetics of the genus *Nicotiana*. Karyosystematics, genetics, cytology, cytogenetic, and phylogeny of tabaccos. Sofia.
 Rybin, V. A. (1927) Bull. Acclimatization stat. Dentskoje selo, Part 6, 191-240.
 Savelli, R. (1927) Atti Lincei, **5,6**: 513-524.
 Takenaka, Y. (1951) La Kromosomo **9-10**: 384-392.
 ——— (1953a) La Kromosomo **16**: 596-601.
 ——— (1953b) La Kromosomo, **17-19**: 706-713.