Chrysanthemum Yoshinaganthum における分化について*

田 中 隆 莊**

Ryuso TANAKA** On the Speciation in *Chrysanthemum Yoshinaganthum**

1957 年 8 月 27 日受付

植物に於ける種の分化については、細胞遺伝学的研究がその原因又は過程を種々の場合に於いて明らかにし、ある場合には種内倍数性により、ある場合には核型の変化が関与しているなど多くの報告がある。そして種の分化の細胞遺伝学的特性は個々の種についてそれぞれ特徴があって甚だ複雑であるから、それぞれの場合が詳しく研究されねばならない。

筆者は四国の那賀川の流域に分布しているナカガワノギク (*Chrysanthemum Yoshinaganthum* Makino ex Kitamura) を細胞遺伝学的に精査した結果、本種の分化は他種との天然交雑が第一の原因でありこの自然雑種が稔性を有し且つ両親種と交配可能であるため順次異なる生態型を生じたと考えられることを確め得た。

材料及び方法

1952 年から 1955 年までの 4 年間毎年ナカガワノギクの開花期の 11 月中旬から 12 月上旬に生育の場所を調査し、分布を調べると共に形態学的観察を行い、多くの場所からその場所を代表すると見做される株を多数採集し、これを実験園に移植して形態学的な形質を比較研究し、併せて染色体数の決定及び減数分裂に於ける染色体対合の状態を調べた。

体細胞染色体の観察は Tjio 及び Levan (1950) の方法の 1 部を改めた下斗米その他 (1956) の方法により行った。減数分裂の観察は田中 (1955) の方法により次の如くにした。(1) 若い蕾を醋酸アルコール (1:3) の液にて 5 時間固定後、(2) 酢酸鉄みょうばんを媒染剤としてよく吸着させ、(3) スライドの上にて葯を取り出し酢酸カーシ

(1%) にて染色し (4) 軽く熱しておしつぶした。この方法によると染色体は濃赤灰色に仁は淡赤灰色に染められる。又細胞質は透明になるので染色体の形態がよく観察できる。

観 察

1. 地理的分布と種の分化

本種の分布を確めるために筆者是那賀川及びこれに近接する諸川の流域を詳しく調査した。調査した諸川及び調査地は次の如くである：

那賀川 (石立山、木頭、上木頭、中木頭、坂州木頭、沢谷、宮浜、日野谷、延野、鷺敷、加茂谷、大野、羽ノ浦)、勝浦川 (高鈴、横瀬、生比奈)、吉野川 (大杉、大歩危、小歩危、池田、半田)、桑野川 (長生、桑野)、日和佐川 (赤河内)、海部川 (川西)、物部川 (横山)、仁淀川 (弘形、越知)、四万十川 (窪川、壽原、大正、昭和、十川、江川崎)、肱川 (野村、横林)。

この調査の結果、本種が那賀川の流域にのみ分布していることを確かめた。即ち、第 1 図に示した如く本種が那賀川上流の宮浜村谷口附近から下流の加茂谷村持井附近までの間にのみ分布し、その間約 30 km にわたり那賀川に沿って帯状に分布していることを確めた。

本種の分布区域内の多くの生育の場所に於いて、本種の形態及び生態を詳しく調べた結果本種が中流地区に於いてシマカンギク (*Ch. indicum* $2n=36$) と自然雑種を生じ、この地点を境として、種の分化をおこしていることを確めた。これを詳しく記せば次の如くである。

本種の標準型 (第 2 図 a)： 上流の宮浜村谷口附近から中流の鷺敷町田野附近までの間に主とし

** 広島大学理学部植物学教室 Botanical Institute, Hiroshima University, Hiroshima, Japan.

第1図 *Chrysanthemum Yoshinaganthum* の分布

● A 型 (標準型), ◐ B 型 (生態型), ◑ C 型 (生態型),
◐ 自然雑種 (*Ch. Yoshinaganthum* × *Ch. indicum*) ○ *Ch. indicum* (2n=36).
A: 谷口, B: 朴野, C: 川口, D: 延野, E: 田野, F: 北地, G: 氷柱観音,
H: 大田井, I: 大井, J: 十八女, K: 深瀬, L: 持井

て分布す(第1図)。最も多数生じている場所の1つは延野村細口附近である。本型は主として川岸の岩磐(砂岩, 礫岩, 頁岩を主とする)の間隙に生育し, 若干の茎を生ずる小さなクローンを形成す。本型の外部形態に関する観察結果は第1表及び第2図aに示した如くであり, 本型の特徴が葉身が狭楔形, 総苞外片が線形乃至長被針形で多毛である点にあることを確めた。記述の便宜上この標準型を以下に於いてはA型と呼ぶ。分類学上*Ch. Yoshinaganthum* Makino ex Kitamura (北村 1940) として記載されているものはこのA型と一致する。

自然雑種 (第2図d): 中流の鶯敷町北地附近

第2図 *Chrysanthemum Yoshinaganthum* の3型及び自然雑種 (*Ch. Yoshinaganthum* × *Ch. indicum*) の葉. ×約½

a: A 型, b: B 型, c: C 型, d: 自然雑種

及び氷柱観音附近に生ず(第1図)。この場所は川幅が狭く, 兩岸は石灰岩地であり, 自然雑種はA型の生じている川岸の岩磐とシマカンギクの生じている山麓傾斜地との間にある路傍の石垣及びその附近に生じている。この自然雑種は多形的であり, 例えばある株は卵形葉を呈し両種の間間形であり, ある株は楔形葉を呈し比較的ナカガワノギクに近似し, 又ある株は広卵形葉を呈し比較的シマカンギクに近似している。この自然雑種の多型はF₁の分離により生じたもの, 或は戻し交配に

第1表 *Chrysanthemum Yoshinaganthum* の3型に於ける外部形態の観察結果

	A 型	B 型	C 型
草 丈 (cm)	30~60	35~65	20~50
葉 の 形	狭卵形	広卵形又は狭卵形	狭卵形
1 葉に於ける鋸 歯 数	3~13	11~26	7~19
偽 托 葉	欠	多くは有	多くは欠
舌状花卉の色	白	淡黄又は白	白
舌状花卉の長さ (cm)	1.0~2.0	0.8~1.2	0.8~1.6
1 頭状花に於ける総苞片の数	35~55	24~35	29~41
総苞外片の形	線形又は長被針形にして多毛	広楔形又は楔形にして少毛	狭楔形又は線形にして多毛

より生じたものなどを含むためと見做される。北村氏 (1940) がワジキギク (*Ch. cuneifolium* Kitamura) として記載しているものはこの自然雑種の中のある株と一致する。同様の自然雑種が下流の深瀬附近に於いても少数ではあるが確められた。

中流以下の本種につき形態及び生態を詳しく調べた結果、次の如き B 型及び C 型の 2 生態型が分化していることを確めた。即ち、

B 型 (第 2 図 b): 本型は中流の田野附近、下流の大田井附近及び深瀬附近に生ず (第 1 図)。その形態は第 1 表及び第 2 図 b に示した如く葉身が広卵形、総苞外片が広楔形である点に於いて特徴がある。本型は株によっては形態的に著しく異なる場合がある。本型は主として山麓の傾斜地に生育し、多くの場合大きなクローンを形成している。これらの諸事実から本型が前記の自然雑種の分離により形態的及び生態的に分化を来して生じ山麓の傾斜地に適応して固定しつつあるものであることが判る。

C 型 (第 2 図 c): 本型は下流に広く分布し、主として大井、十八女、持井附近に生ず (第 1 図)。その形態は第 1 表及び第 2 図 c に示した如く草丈が低く葉身が狭卵形である点に於いて特徴がある。第 1 表及び第 2 図 c から判明する如く本型は多くの形質に於いて概して A 型と B 型との中間形を呈している。又本型が特有の生態を示すことを確めた。即ち、本型は川より約 20m 乃至 200m 離れた田畑の畦、路傍の石垣、傾斜地等に生育し匍匐状の茎を生じ、小さなクローンを形成してい

第 2 表 *Chrysanthemum Yoshinaganthum* の 3 型の減数分裂に於ける染色体の対合の変異と各対合の出現頻度

染色体の対合	A 型	B 型	C 型
7IV + 4II	1		
5IV + 8II	1		
3IV + 12II	18		
2IV + 14II	69	5	5
1VI + 1IV + 13II		2	
2IV + 13II + 2I		4	
1IV + 16II	42	23	22
1III + 16II + 1I		5	
18II	17	16	33
17II + 2I	2	5	

る。本型に於けるこの特異な形態及び生態が、A 型及び B 型と共に同一環境に於いて育成しても持続し、又子孫に遺伝することを確めた。このことは本型が特有の遺伝子を有していること及び新しい遺伝的平衡を確立していることを示している。この本型に於ける特異な形態及び生態は、雑種の分離と戻し交雑及び遺伝子の変化等のことが複雑に組み合わされて生じたものと見做されこの点は細胞遺伝学的にも確められた。

2. 染色体数と減数分裂に於ける染色体対合。

本種に於ける分化の原因の一端を知るために、A 型、B 型、C 型及び自然雑種につき染色体数及び減数分裂に於ける染色体対合を研究した。その結果は第 3 図、第 2 表及び第 4 図に示す。

1. A 型、 $2n=36$ (第 3 図 a)、 $2IV+14II$ (第 4 図 a)。採集地を異にする 29 株につき研究した結

果、すべて $2n=36$ であり、減数分裂に於いて $2IV+14II$ が多く出現し稀に $7IV+4II$, $5IV+8II$ が出現することを確めた。これらの事実から本型が染色体の相同性の高い四倍体で所謂同質四倍体に類似のものであることが判明した。

2. B 型、 $2n=36$ (第 3 図 b)、 $1IV+16II$ (第 4 図 b)。本型は染色体

第 3 図 *Chrysanthemum Yoshinaganthum* の 3 型及び自然雑種 (*Ch. Yoshinaganthum* × *Ch. indicum*) の根端細胞に於ける染色体。× 約 1000
a: A 型, $2n=36$, b: B 型, $2n=36$, c: C 型, $2n=36$, d: 自然雑種 $2n=36$

第4図 *Chrysanthemum Yoshinaganthum* の3型及び自然雑種
(*Ch. Yoshinaganthum* × *Ch. indicum*) の減数第1分裂ディキネ
シス期に於ける出現頻度の高い分裂像. ×約 1100
a: A型 2IV+14II, b: B型 1IV+16II, c: C型 18II,
d: 自然雑種 1VI+1V+1III+11II.

数はA型同様、 $2n=36$ であるが、染色体対合に因してはA型とは相違している。即ち、1IV+16IIが多く出現し、しばしば一価、三価、六価染色体等が形成される。これらの事実は本型の染色体の組み合わせがA型のそれに較べて相違していることを示している。

3. C型、 $2n=36$ (第3図c)、18II (第4図c)。本型の染色体数は $2n=36$ であり前記A型及びB型と同じであるが、減数分裂に於いては18IIが多く出現し、この点に於いてA型及びB型とは相違している。このことは本型の染色体の組み合わせがA型及びB型のそれとは異なるものであることを示している。又対合が18II, 1IV+16II, 2IV+14IIの3種類のみ観察されたことは本型の染色体の組み合わせが安定していることを示している。

4. 自然雑種、 $2n=36$ (第3図d)、 $2n=34$, 1VI+1V+1III+11II (第4図d)。自然雑種の染色体数は調べた16株が $2n=36$ であり、2株が $2n=34$ の異数体であることを確めた。この異数体は北地及び深瀬に於いて1株づつ見出されたものである。減数分裂に於いては1VI+1V+1III+11IIが観察された。かように六価及び五価染色体が出現することは転座が起きていることを示している。又対合は株によっては相違するものがあり、これについては目下研究中である。

本種の核型に関しては別報に於いて詳しく記すが、A型とC型との核型がほぼ一致していること、この2者に較べてB型の核型は二次狭窄を有する染色体が2本確められ、この点に於いて相違が生じていることが判ってきている。

論 議

近縁な2種の分布が交る区域には両種間の自然雑種が生ずることが多い。ナカガワノギクの場合もその一例である。しかしたまたまナカガワノギクの分布が1つの川の流域にのみ限られていたため、自然雑種がその中流域に生じたために、それより下流の流域にその自然雑種の子孫が生じ、本種の分化が起り且その分化の状態が比較的たやすく解明されたのである。

自然雑種の個々の株は自家不和合のために不稔であるが、他の株とは和合性を有して種子をつくるので、子孫を生じ染色体の分離及び組み合わせが起ったのである。又両親植物との戻し交雑も可能であって、特にナカガワノギクとの戻し交雑が天然に於いて起ったに相違ない。かようにして中流以下に於いては自然雑種の子孫に種々のものが生じたと考えられ、その中でA, B, Cの3型、特にB, Cの2型が現存するに到っているのである。

本種に見られたこの現象は Anderson (1949) が *Iris fulva*, *I. hexagona* var. *giganti-caerulea* の研究によって明らかにした Introgressive Hybridization と類似しているが、*Iris* の Introgression なる現象に於いては F_1 が不稔であり、戻し交雑のみが行われ従って他種の性質が一方に移入されるのであるが、本種の場合には戻し交雑も起きたのであろうが主因は F_1 の分離であって、そのために新たなる“型”が分離して生じたのである。この点が Anderson (1949) の *Iris* の場合とは本質的に違う点であり、又 Introgressive Hybridization と類似しているが異なる点である。

更に本研究に於いては細胞学的に分化の原因を究め得たのであって、分化の原因が染色体の組み合わせの相違にあることが証明されたことは従来の自然雑種に関する研究に於いては明かにされなかった新しい事実である。かように系統の異なる染色体が組み合わせの相違を生じていることは、筆者(1954)はワカサハマギク (*Ch. wakasaense*, $2n=36$) の分化に於ても確めたのであって、種の分

化に於いて染色体が組み合わせの相違を生ずることが1つの重要な原因であることが判ってきたのである。

終りに臨み、終始御懇篤な御指導と御鞭撻を賜った広島大学教授下斗米直昌先生に深甚なる感謝の意を表する。

Résumé

Chrysanthemum Yoshinaganthum is an endemic species, having a limited habit along the bank of the River Naka in the Province of Awa, Shikoku, Japan.

By means of cytological, systematical, and geotaxonomical studies, the following facts have been found: 1) In the valley on the upper-stream grows only the typical race (race A) of this species. 2) In the valley on the mid-stream grow the natural hybrids between *Ch. Yoshinaganthum* and *Ch. indicum* ($2n=36$). 3) In the valley on the down-stream grow newly developed two ecological races (race B and race C). 4) The three races have the number of chromosome $2n=36$. 5) The three races differ, with one another, in the conjugations of chromosomes at meiosis I. 6) The differentiation of the races B and C must have originated by the difference in the combination of chromosomes.

引 用 文 献

- 1) Anderson, E., *Evolution* 2: 1 (1948). 2) ———, *Introgressive Hybridization*, New York (1949). 3) Clausen, Jens, *Stages in the Evolution of Plant Species*, New York (1951). 4) Kitamura, S., *Memoirs Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. Ser. B.* 15(3): 285 (1940). 5) Shimotomai, N., *Jour. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B. Div. 2*, 2: 1 (1933). 6) 下斗米直昌, 田中隆荘, 益森静生, 石黒道也, 植雑 69: 514 (1956). 7) 田中隆荘, 植雑 67: 91 (1954). 8) ———, 遺伝学雑誌, 30: 17 (1955). 9) Tjio, J. H. and Levan, A., *Anales Estac. Exp. Aula Dei* 2(1): 21 (1950).