邦産キク亜科植物の細胞学的研究 XVI.

サワギク族における核型分析

荒 野 久 雄*

Hisao ARANO*: Cytological Studies in Subfamily Carduoideae
(Compositae) of Japan XVI.

The Karyotype Analysis in Tribe Senecioneae

1963 年 12 月 11 日受付

すでにサワギク族 (Senecioneae) に含まれる *Ligularia* 属の 3 種, *Senecio* 属の 5 種および *Farfugium* 属の 2 種について, その核型ならびに若干の系統的考察を報告した¹⁾が, 今回は *Ligularia* 属の 3 種および *Senecio* 属の 2 種について核型分析を行なったので, その結果を報告する.

材料および方法

研究材料はすべて 1959 年 6 月より 1963 年 7 月の間において, 主として中部山地, 東北, 北海道の海岸および高山で採集したものである. 特に *L. angusta* は神奈川県真鶴岬で採集し, 開花期は他の同属のものより早く 5 月中で, 6 月には地上部は枯死し, 根の生長はとまってしまい, 移植を特にき

らい, 枯れることが多いので根端の採取に困難があった. また *S. pseudo-arnica* は北海道襟裳岬産のものである. 材料植物についての詳細は第 1 表に記したとおりである.

研究方法は前報¹⁾と同様である.

L. angusta は根の生長速度が遅く, 分裂の時期も早朝とか夕刻とかにかたよっており, 分裂像をさがすのに多少てまどった.

観 察 結 果

1. *L. angusta* (ヤマタバコ), $2n=58$, 真鶴岬産 (神奈川県), Figs. 1, 6.

本種の体細胞染色体数については $2n=58$ が根端細胞の分裂において観察された. 本種は花部の特徴

Table 1. Chromosome numbers in *Ligularia* and *Senecio*.

Species	Chromosome number				Localities
	Previous records		Present records		
	n	2n	n	2n	
<i>S. pseudo-arnica</i>			20	40	Erimomisaki in Hokkaido
<i>S. nemorensis</i>			20	40	Mt. Shiraiwa in Saitama Pref.
			(Matsuura and Suto) ²⁾		
<i>L. angusta</i>				58	Manazuru in Kanagawa Pref.
<i>L. fischerii</i>				60	Mt. Norikura in Nagano Pref.
<i>L. hodgsonii</i>			58	58	Tazawa-Ikubo in Akita Pref.
			(Afzelius) ⁷⁾		

* 昭和薬科大学生物化学研究室 Biological Institute, Showa Pharmaceutical College, Tokyo, Japan.

によれば *Ligularia* 属に含まれることが理解されるが、まだ花穂のあらわれない頃には同属の他種と外部形態的に著しく相違している。特に巨大な根生葉的なさじ形の全縁葉と葉面に厚くろう被層が発達し、早期に開花するなど著しい差がみられるものである。

染色体の大きさは最大 6μ から最小 4μ の範囲で、一般に大型であり、ほぼ *Ligularia* 属の他種に共通的な大きさである。

染色体組は染色体の大きさと形態によって3群に大別することが適当である。大型染色体群は4対の中部狭窄型および3対の次中部狭窄型染色体を除けばすべて次端部狭窄型のものである。中位の大きさ以下の染色体群には1対ずつの次端部狭窄型および端部側に近く狭窄をもつ次端部狭窄型染色体が含まれるが、残りは6対の次中部狭窄型染色体と12対の中部狭窄型染色体である。

核型は概して不対称核型であり、次の式によって示すことができる。

Figs. 1—3. Schematic representations of the karyotype of *Ligularia*. 1, *L. angusta*, $2n=58$; 2, *L. fischerii*, $2n=60$; 3, *L. hodgsonii*, $2n=58$.

$$K=58=6A_1^{st}+6A_1^{sm}+4A_1^m+6A_2^{st}+4A_2^m+2B^{st \rightarrow t}+6B^{sm}+2B^m+4C_1^{sm}+8C_1^m+2C_2^{st}+2C_2^{sm}+6C_2^m$$

2. *L. fischerii* (オタカラコウ), $2n=60$, 乗鞍岳産 (長野県), Figs. 2, 7.

本種の体細胞染色体数は根端において $2n=60$ が観察された。染色体は一般に大きく、最大 6μ より最小 4.3μ の範囲で、個々の染色体の間の大きさの差はやや著しい。

染色体組は前種 *L. angusta* と同様に、染色体の大きさと狭窄の位置にしたがって3群に分けることができる。7対の大型染色体群は1対の中部狭窄型染色体のほかはすべて端部側に近く狭窄をもつ次端部狭窄型の4対とそれに近い狭窄をもつ染色体である。次に中型の染色体群は1対の中部狭窄型の染色体と8対の次中部狭窄型染色体以外は4対の次端部狭窄型染色体である。小型の染色体群は2対の次端部狭窄型以外は中部狭窄型あるいはこれに近い次中部狭窄型染色体である。さらに中位の大きさの1対の第2次狭窄型染色体が存在する。核型は一般に不対称核型であり、次のようにあらわすことができる。

$$K=60=8A_1^{st}+4A^{sm}+2A^m+8B_1^{st}+16B_1^{sm}+2csB_1^m+4B_2^{st}+4B_2^{sm}+4B_2^m+8C^m$$

3. *L. hodgsonii* (トウゲブキ), $2n=58$, 田沢湖生保産 (秋田県), Figs. 3, 8.

本種の根端細胞の分裂において $2n=58$ の体細胞数がかぞえられた。染色体の大きさは概して大型で最大 6μ から最小 4.2μ の範囲であり、個々の染色体の大きさの差はあまり著しくない。

染色体組は染色体の大きさと形態によって3群に区分される。17対の大型染色体群は8対の次端部狭窄型および3対の次中部狭窄型染色体のほかは6対の中部狭窄型染色体からなり、中位の大きさの群は1対の中部狭窄型および2対の端部側に近く狭窄をもつ次端部狭窄型染色体 ($st \rightarrow t$ 狭窄型染色体) 以外はすべて次中部狭窄型染色体である。3対の最小の小型染色体群はすべて次中部狭窄型のものである。

核型は不対称的であり、次式により示すことができる。

$$K=58=6A_1^{st}+4A_2^{st}+10A_2^m+4A_3^{st}+6A_3^{sm}+4A_3^m+4B^{st \rightarrow t}+10B^{sm}+2B^m$$

Figs. 4—5. Schematic representation of the karyotypes of *Senecio*. 4, *S. nemorensis*, $2n=40$; 5, *S. pseudo-arnica*, $2n=40$.

$$+4C_{sm \rightarrow st} + 4C_{sm \rightarrow m}$$

4. *Senecio nemorensis* (キオン), $2n=40$, 白岩山産(埼玉県), Figs 4, 9.

本種については体細胞染色体 $2n=40$ がすでに松浦と須藤²⁾ によって報告されているが、筆者の観察もこれと一致している。

個々の染色体の大きさの差はきわめて小さく、最大 4μ から最小 3μ の範囲で概して大きい。

染色体組は染色体の大きさと形態により 3 群に大別することができる。各群に属する 1 対ずつおよび小型群の 2 対の染色体が次中部狭窄型であるほかは、すべて中部狭窄型あるいはこれに近いもののみである。次端部、または端部狭窄型のものは認められない。

したがって核型はきわめて高い対称型のもので、前報告¹⁾ の *S. cannabifolius* の核型によくいて、両者はきわめて系統的に近縁であり、いずれもあまり進化しない核型をもつことが指摘される。核型は次式によって示すことができる。

$$K=40=2A_{sm}+4A_{sm \rightarrow m}+4A_m+2B_{sm}+12B_m+2C_{1sm}+10C_{1m}+4C_{2sm}$$

5. *S. pseudo-arnica* (エゾオグルマ), $2n=40$, 襟裳岬産(北海道), Figs. 5, 10.

本種の体細胞染色体数は $2n=40$ が根端細胞の分裂中期において認められた。花粉母細胞の分裂において 20 個の 2 価染色体の正常の行動が観察された。したがって本種は $b=10$ の同質四倍体と認めることができる。

染色体の大きさは最大 4.2μ より最小 2μ の範囲であり、個々の染色体の長さの差は著しくない。

染色体組は染色体の大きさと狭窄の位置にしたがって 3 群に区分される。特に大型の 2 対の中部狭窄型染色体の存在が目だが、中位の大きさの 1 対の第二次狭窄型染色体および 2 対の次端部狭窄型染色体 ($st \rightarrow t$ 狭窄型染色体で *Senecio* 属の多くの種にみられる) を除けば、残りはすべて中部狭窄型もしくはこれに近い次中部狭窄型染色体 ($sm \rightarrow m$ 狭窄型) のみからなり、核型はきわめて高い対称的核型をもっている。

核型は次式によってあらわすことができる。

$$K=40=4A_{1m}+6A_{2sm \rightarrow m}+18A_{2m}+2csA_{2st}+4B_{st \rightarrow t}+2C_{1sm \rightarrow m}+2C_{1m}+2C_{2m}$$

考 察

筆者はすでに *Senecioneae* (サワギク族) の *Senecio* 属およびその近接属種の間には一連の核型進化の系列が存在することを報告した¹⁾。すなわち、狭窄の位置がいずれも中部またはそれに近い対称型の核型 (*S. cannabifolius*) からやや狭窄の末端化の始まりかけた軽度の不对称核型 (*S. pierotii*, *S. flammeus* ssp. *glabrifolius*) を経て、さらに狭窄が末端化の著しい高度の不对称核型 (*Erechtites hieracifolia*) への変化がみられ、さらに進んで核型が構造的に複雑化し、2 個の付随体をもつ特異形態の第三次狭窄型染色体の種がみだされている³⁾。このように染色体の大きさにおいてもほとんど著しい差のないものから各染色体の大きさに差が生じて大小に分かれたものなどにいたるサワギク族の進化の段階の種々の断面を核型の上に明らかに認めることができる(第 2 表)。

Senecio 属中、最も低次の $2n=20$ の *S. scandens* は基本数 $b=10$ の二倍体で核型はやや対称型であり、分類的には *Synotis* 節に属している^{4,5)}。

隣接の *Nemosenecio* 節に属する *S. nikoensis* は *S. cannabifolius* と同様に $2n=40$ であるが、核学的には 2 対の端部側に近く狭窄をもつ次端部狭窄型染色体 ($st \rightarrow t$ 狭窄型染色体) の存在によってやや対称核型により区別される。また同節の *S. nemorensis* も同一染色体数をもつが次端部狭窄型染

Table 2. Karyotypic constitutions in *Senecio*, *Ligularia*, *Emilia* and *Erechtites*.

Species	Chromosomes†					
	ct,	cs,	st,	sm,	m	Total Size (μ)
<i>S. pierotii</i>			4	8	36	48 4 —2
<i>S. flammeus</i> ssp. <i>glabrifolius</i>			10	10	26	46 4 —2
<i>S. nikoensis</i>			4	4	32	40 3.2—2
<i>S. scandens</i>			2	6	12	20 3 —2
<i>S. cannabifolius</i>				8	32	40 4 —3
<i>S. nemorensis</i>				14	26	40 4 —3
<i>S. pseudo-arnica</i>		2	4	8	26	40 4.2—2
<i>L. dentata</i>			10	32	18	60 6 —4
<i>L. stenocephala</i>			14	28	18	60 6.5—4.2
<i>L. kaialpina</i>			16	32	10	58 6 —4
<i>L. angusta</i>			14	18	26	58 6 —4
<i>L. fischerii</i>		2	20	26	12	60 6 —4.3
<i>L. hodgsonii</i>			20	22	16	58 6 —4.2
<i>F. japonicum</i>		2	38	20		60 5 —3
<i>F. hiberniflorum</i>		2	44	14		60 5 —3.2
<i>E. sonchifolia</i>	2		12	6		20 8 —3
<i>Erechtites hieracifolia</i>			32	8		40 6 —2.3

† ct, tertiary constriction; cs, secondary constriction; st, subterminal constriction; sm, submedian constriction; m, median constriction.

色体を欠き、核型は著しく対称的核型である。*S. cannabifolius* の核型に類似して両者は系統的に密接な関係にあることが核型を通して認められる。

次に前述の *S. nikoensis* の核型に類似要素をもち、2対の次端部狭窄型染色体(st→t 狭窄型)をもつが全体的にはやや対称的の核型をもつ *S. pierotii* および *S. flammeus* ssp. *glabrifolius* は異なる Tephroseris 節に所属している⁴⁾。これらの種は $2n=48, 46$ をそれぞれもっている。これらの種のもつ基本数は第二次的に $b=5$ あるいは $b=10$ から誘導されたものと考えられる。

さらに今回核型分析を行なった *S. pseudo-arnica* は第二次狭窄型染色体をもち、かつ特有的な *S. pierotii* に含まれるような2対の次端部狭窄型染色体(くわしくは st→t 狭窄型染色体)の存在を認めることができる。核型は比較的対称型に近いもので Tephroseris 節の種の核型によく似ているが、基本数の相違によって明らかに区別されねばならない。

この種の核型は2対の次端部狭窄型染色体の存在を除けば、きわめて高度の対称核型を示し、Nemo-senecio 節に核学的に包含される。また核型的には類似性の高いことから Tephroseris 節に所属されるべきであるが、体細胞染色体数の相違によって *S. pseudo-arnica* の核型は核学的に特異的存在とみなすことができよう。北村⁴⁾は分類学的に Croci-seris 節として特設させているが、核型からもその根拠を与えることができると考えられる。

次に *Senecio* 属ならびに Senecioneae (サワギク族)の染色体数およびその基本数については、まず Afzelius⁷⁾, Darlington⁸⁾, Beaman, De Jong, Stoutamire⁹⁾ は最近 *Senecio* 属における最も共通な染色体数は $n=20$ であり、サワギク族またサワギク属の基本数は $b=5$ と考えている。Ornduff および Peter⁶⁾ らによれば $b=5$ はサワギク族の3種の一年生のものにのみ知られている(*S. discifolius*, *Emilia sagittata*, *E. sonchifolia* の3種)。この *Emilia* 属はしばしば *Senecio* 属にいれられ

Figs. 6-8. Schematic chromosomes of *Ligularia*. 2650 $\times$ 6, *L. angusta*, $2n=58$; 7, *L. fischerii*, $2n=60$; 8, *L. hodgsonii*, $2n=58$. Arrows point to a pair of the chromosomes with subterminal constriction.

ることがある。これは筆者の核学的知見からは不適当である。しかし、もしこの $b=5$ がこのサワギク族、サワギク属の基本数であるならば10の倍数性的系列だけでなく、5の倍数的関係の15, 25, 35などがあらわれてもよいわけである。しかし実際にはほとんど知られていない。したがってこの族の基本数は5ではなく10であることが提唱されている⁶⁾が、筆者の考察もこれに一致するものである。

これらを総合的に考えると、*Senecio* 属には10(または5)を正常の基本数とする比較的対称的核型をもつ直系的な倍数系列群($n=5, 10, 20, 30, 40$

Figs. 9-10. Somatic chromosomes of *Senecio* 2950 $\times$ 9, *S. nemorensis*, $2n=40$; 10, *S. pseudo-arnica*, $2n=40$. Arrows point to a pair of the chromosomes with subterminal constrictions.

50, 60, 80, 90)とその段階的な染色体の減数による異数的誘導による系列群($n=18, 24, 36, 44, 46, 48$)の存在が核学的に指摘できる。

この基本数のほかに形態的にも *Senecio* 属は中部狭窄型またはこれに近い染色体が絶対的に優占した対称的核型であり、核型構造は単純であり、個々の染色体はほとんどそろった大きさを持ち、かつ基本数はキク亜科中最少の $b=5$ ($2n=10$) を有するなどの核学的特性から系統的にかなり原始的な核型であることを認めることができよう。

Small¹⁰⁾ がかって *Senecio* 属はキク科中最も原始的であるといい、他科はこれより派生したと述べたが、核型的にもややこれに近いことがいえるのではないだろうか。

次に隣接属の *Ligularia* 属の *L. angusta* について考察を進める。

今回取り扱った *L. angusta* は *Cyathocephala faurèii* としてヤマタバコ属に特設されていたものであるが、やがて *Ligularia angusta* として現代の分類所属になり、ヤマタバコ節 *Cyathocephalum* となったものである⁴⁾。これらの分類学的の位置の変更はおそらく外部形態的根拠に基づいたものであろうが、核型的にはどうであろうか。

もともと *Ligularia* 属には $2n=60$ が多いが本種は $2n=58$ である。これは $n=30$ より減数的に誘導されたものであろう。核型は非対称核型であり、*Ligularia* 属の種と区別すべき核学的的特異性はみいだせない。しかし、厳密に観察すれば他の *Ligularia* 属の種と比較して中部狭窄型およびこれに近い染色体が多く存在し、核型は *Ligularia* 属中では比較的不对称の度合は小さいものである。

したがって核型的にも *Ligularia* 属の核型的特性を共有すると同時に、また同属の他種に対し、や

や区別されるべき核型であることから *Cyathocephalum* 節として特設することも一応考えられる。

これに対し、*L. fischerii* および *L. hodgsonii* はいずれも、全般的に前述の *L. angusta* より高い非対称核型をもち、さらに高い進化を示していることが認められる。これらは前報告¹⁾の *L. dentata*, *L. stenocephala* などと同様な *Ligularia* 型の核型をもっている(第2表)。

前述のように *Ligularia* 属の大部分の種はいずれも $2n=60$ であるが、ほかに若干の $2n=58$ の種が認められる。したがって本属の基本数は *Senecio* 属と同じく 10 (あるいは 5) と考えられる。*Senecio* 属においては低次から高次へと段階的の倍数体がみられるが、*Ligularia* 属においてはいずれも高次の倍数体 ($6n$ または $12n$) あるいはその異数体のみで低倍数体および中間的の倍数体をまったく欠いている。おそらく低二倍体から飛躍的に高倍数体が形成されたとは考えられない。これは最終的にできた高倍数体およびこれより誘導された異数体のみが現在残存して、特殊な環境条件の交錯する深山、亜高山、高山、北地、海浜などに適応し分布するに至ったと考えるのが自然ではないかとおもわれる。

Ligularia 属は高倍数体からのみなり、染色体数が多数を占めるにかかわらず、その大きさはすべて大型で太くて長いのが特徴である。これは Stebbins の説¹¹⁾とは相反する核学的事実である。

以上染色体数および核型よりみて *Senecio*, *Ligularia* の両属は系統的に密接な関係をもつことが示されているが、かなり異なった進化の方向を経て現在にいたったことを物語っていると考えられる。

終わりに終始ご懇篤なご指導を賜っている東京都立大学教授小野記彦博士に衷心から御礼を申し上げる。また材料植物の採集その他に協力を願った北海道大学農学部附属植物園華園康次氏および神奈川県立真鶴公園蔵品勇夫氏、当研究室中村卓造副手、上島忍君に感謝の微意を呈する。

Figs. 11—12. Photomicrographs of the somatic chromosomes of *Ligularia*, $200\times$. 11, *L. angusta*, $2n=58$; 12, *L. hodgsonii*, $2n=58$. Arrows point to a pair of the chromosomes with subterminal constrictions.

文 献

- 1) Arano, H., Bot. Mag. Tokyo 75: 401 (1962).
- 2) Matsuura, H., and Suto, T., J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 5: 121 (1935).
- 3) Arano, H., La Chromosome 53-54: 1794 (1962).
- 4) Kitamura, S., Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. (B) 3: 158 (1942).
- 5) Kitamura, S., Mem.

Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. (B) **3**: 60 (1957). 6) Ornduff, R., and Peter, H., Amer. Jour. Bot. **50**: 131 (1963). 7) Afzelius, K., Acta. Horti. Bergiani. **8**: 123, **15**: 65 (1949). 8) Darlington, C. D., and Wylie, A. P., Chromosome Atlas of Flowering Plants, 262 (George Allen and United Ltd., London, 1956). 9) Beaman J. H., De Jong, D.C.D., and Stoutamire, W. P., Amer. Jour. Bot. **49**: 41 (1962). 10) Small, J., New Phytol. **18**: 201 (1919). 11) Stebbins, G. L., Variation and Evolution in Plants, 401 (Columbia Univ. Press, New-York, 1950).

Summary

1) The observations of the chromosome number and the karyotype were carried out on five species of the genus *Senecio* and *Ligularia*.

2) The chromosome numbers of *S. pseudo-arnica*, *L. angusta* and *L. hodgsonii* are here reported for the first time.

3) The chromosome numbers of the most species of genus *Ligularia* appear to be hexaploids of a basic number of ten, and diploid number fifty eight with a basic number of twenty nine which may be derived from thirty, is found in *L. angusta* and *L. hodgsonii*.

4) A karyological similarity can be found in *S. nemorensis* and *S. cannabifolius*. These two species have rather symmetrical karyotypes, suggesting to be phylogenetically primitive.

5) In spite of the similarity in the external morphology between *S. pseudo-arnica* and *S. pierotii*, these species have respectively a characteristic karyotype.

6) On the basis of the karyotypical data obtained, the relationship between *Senecio* and *Ligularia* was discussed.