九州大学学術情報リポジトリ
Kyushu University Institutional Repository

染色体不対合エビスグサの後代に関する研究

片山, 平
九州大学農学部植物育種学

https://doi.org/10.15017/21577

出版情報：九州大學農學部學藝雜誌. 19 (2), pp.257-271, 1962-01. 九州大學農學部
バージョン：
権利関係：

KYUSHU UNIVERSITY

染色体不対合エビスグサの後代に関する研究*

片　山　　平

Morphological and cytogenetical studies on the progenies of the asynaptic wild senna, *Cassia Tora* Linné

Taira Katayama

I. 緒　　言

これまでの研究から，原爆被爆エビスグサの後代に分離した高不稔性個体は，いわゆる染色体不対合現象をしめし，かつ単劣性因子の支配をうけていることが明らかになつた（永松，1949；片山，1953a）.

またこのような不対合個体の後代にはさまざまな異数体や倍数体の出現することが知られている（Beadle, 1930；Ehrenberg, 1949）.

すでに不対合エビスグサの後代に偶発した巨大型三染色体植物については報告したところであるが（Katayama, 1953b），ここにはその他の異数個体について行なつた形態学的ならびに細胞遺伝学的研究の結果について述べる.

稿を進めるに当り，日頃助言と指導を賜わり，かつ校閲の労をとられた永松，福島両教授に厚くお礼を申し上げる.

II. 材料と方法

不対合エビスグサの後代に偶発した三染色体エビスグサ，複三染色体エビスグサ，四染色体エビスグサおよび単染色体エビスグサが材料として用いられた.

根端および花粉母細胞はファーマー液で固定したのち冷蔵し，ずい時アセトカーミン"おしつぶし法"によつて検鏡した．なお固定にさきだつて根端は0.02％コルヒチン水溶液または0.75％抱水クロラール液で前処理された.

III. 観察結果

1. 三染色体エビスグサ

1952年，不対合エビスグサの後代に見出された特異な花器の構造を示す13個体の不稔植物が観察された．これら13個体とその親植物との主要な諸特性をまとめて第1表とした．これら13個体は減数分裂の前，中期における相同染色体の対合の程度によつて2群に大別された．すなわち1個の余分の染色体を除いて対合が完全な個体群を第I群とし，相同染

* 九州大学農学部育種学教室業績

Table 1. General characters of the trisomic wild senna.

	1952 Plant no.	1951 Plant no.	1951 Pollen sterility	1951 2n	1952 2n	1952 Pollen sterility	1952 No. of seeds sown	1952 No. of plants survived	1952 % of survivals	1952 % of trisomics per survivals
Group I	SL. 3- 2	SL. 2- 2	N/2	27	27	N/3	49	8	16.3	12.5
	SL. 24- 7	〃	〃	〃	〃	N/2	57	9	15.8	22.2
	SL. 24- 3	〃	〃	〃	〃	S	〃	〃	〃	〃
	SL. 14- 1	SL. 4- 2	〃		〃	N/2	178	23	12.9	17.4
	SL. 14- 2	〃	〃		〃	〃	〃	〃	〃	〃
	SL. 14-10	〃	〃		〃	S	〃	〃	〃	〃
	SL. 12- 2	SL. 4- 5	S		〃	N/3	27	3	11.1	66.6
	SL. 12- 4	〃	〃		〃	〃	〃	〃	〃	〃
	SL. 21- 5	SL. 40- 3	〃	27	〃	S	38	5	13.2	40.0
Group II	SL. 6- 1	SL. 3-15	S		27	S	35	5	14.3	20.0
	SL. 26- 1	SL. 3- 4	〃		〃	〃	15	3	20.0	33.3
	SL. 14-11	SL. 4- 2	N/2		〃	〃	178	23	12.9	17.4
	SL. 21- 1	SL. 40- 3	S	27	〃	〃	38	5	13.1	40.0

色体の大部分が対合の失敗を示す個体群を第II群とした.

これら13個体を生じた親植物の花粉母細胞における染色体の接合型は観察しなかつたけれども，第1表に示された花粉稔性から三染色体エビスグサ（SL. 2-2, SL. 40-3 は体細胞染色体数によつて確定）であつたと推定した. 下種粒数に対して生育個体数が非常に少ないのは，発芽率の低いためで発芽後の枯死はほとんど見られなかつた.

形態学的観察

13個体はその草性から若干の型に区分されるが，個々についての詳細な調査は行なわなかつた. 大部分の個体は矮小な複葉，細い茎などの貧弱な生育のため，生育の初期に正常個体や不対合個体から区別出来るが，とくに開花数日前頃から蕾は雌ずいの突出を示して特異的であつた. 花べんは細長くて淡黄色を呈し，また花粉稔性と平行して種子稔性は低い.

三染色体エビスグサの次代での出現頻度

すでに三染色体植物は花粉を通して次代に伝わる頻度は少なく（Blakeslee 1922, Blakeslee and Farnham 1923, in *Datura*），主として卵細胞を通して伝わるとせられている. もちろんその頻度は植物の種類により，または三染色体植物の系統によりことなる (Tsuchiya, 1958).

三染色体エビスグサではどのような頻度で次代に出現するかを知るため，正常個体との間に相反交雑を行ない，その結果を第2表として示した. 取り扱つた個体数が少なく，かつ三染色体エビスグサの各系統については不明であるが，全体としては花粉を通して約4%，卵細胞によつて約17%の三染色体植物が次代に伝えられる. また三染色体エビスグサの自殖および自然交雑によつても，それぞれ約16%および17%の頻度で次代に出現した.

細胞学的観察

体細胞において，各個体とも $2n=27$ の染色体を数えた（第4図版1，第1表）. すでに述べたように減数分裂における染色体の行動から次の2群に大別した.

（第I群）

原則として余分の1個の染色体を除いて，相同染色体は完全な対合を示し，13個体中9個体が包括される. 第3表に示したように，ディアキネシス期および第一分裂中期を通じ

Table 2. Results of reciprocal crosses between trisomic and normal plants, and those of self- and open-pollination and as well as the segregating behaviour of their progeny.

Cross combination		1952 Pollen fertility of trisomics	1952 No. of seeds per pod	1953 Segregation Normal	1953 Segregation Trisomic	1953 Segregation Total	1953 % of trisomic plant
Normal × Trisomic							
C-1	SL. 3- 2	31.77	15.2	267	13	280	4.64
〃	SL. 24- 7	41.72	13.0	56	0	56	0.00
〃	SL. 12- 4	29.20	1.0	1	0	1	0.00
C-4	SL. 14-10	16.76	4.0	2	0	2	0.00
			Total	326	13	339	3.84
Trisomic × Normal							
SL. 3- 2	C-1	31.77	8.0	63	11	74	14.86
SL. 14- 2	C-2	50.65	6.9	41	8	49	16.33
SL. 12- 2	〃	20.58	4.8	17	6	23	26.09
SL. 12- 4	C-1	29.20	6.8	19	4	23	17.39
SL. 21- 5	〃	12.35	4.2	12	2	14	15.71
SL. 14- 1	C-2	50.00	7.0	3	1	4	25.00
SL. 14- 7	〃	—	4.0	3	1	4	25.00
SL. 14-10	C-13	16.76	8.0	5	2	7	28.57
SL. 24- 3	C-2	12.77	1.0	1	0	1	0.00
			Total	164	35	119	17.59
SL. 26- 1	C-1	0.40	1.5	6	1	7	14.28
SL. 6- 1	C-2	0.20	2.0	2	0	2	0.00
SL. 21- 1	C-1	0.00	1.0	1	0	1	0.00
			Total	9	1	10	10.00
			Grand total	173	36	209	17.23
Self pollination							
SL. 3-2		31.77	8.8	35	7	42	16.67
SL. 12-4		29.20	5.0	2	0	2	0.00
SL. 14-1		50.00	4.0	8	2	10	20.00
SL. 14-2		50.65	6.7	7	2	9	22.22
SL. 24-7		41.72	7.7	50	8	58	13.79
			Total	102	19	121	15.70
Open pollination							
SL. 3-2		31.77	5.3	12	1	13	7.69
SL. 12-2		20.58	3.5	13	3	16	18.75
SL. 14-1		50.00	5.0	3	0	3	0.00
SL. 14-2		50.65	2.0	2	2	4	50.00
SL. 24-7		41.72	3.5	35	7	42	16.67
			Total	65	13	78	16.67
SL. 26-1		0.40	1.0	1	0	1	0.00
			Grand total	66	13	79	16.46

て，$1_{III}+12_{II}$ の出現頻度が最も高く（第3図版1），他はほとんど $13_{II}+1_{I}$ であつた（第3図版2）．第一分裂後期に染色体は13と14とにわかれて別々の極に向かう場合が普通に観察され，第二分裂も大体正常である．

（第 II 群）

染色体不対合個体において観察されたと同様な染色体の異常行動が，この群に属する4個体の減数分裂の前，中期像を特色づけた．すなわち母細胞当りの二価染色体の出現頻度は 0_{II}～12_{II} の範囲に分布し，その平均はディアキネシス期に約6個，第一中期には3.5～4.5と時期の進むにつれて減少を示した（第4表）．第3図版3はディアキネシス期の，ま

Table 3. Chromosomal configurations at diakinesis and MI in the trisomic wild senna (Group I).

1952 Plant no.	Chromosomal configurations								
	Diakinesis				MI				
	$1_{III}+12_{II}$	$13_{II}+1_{I}$	$12_{II}+3_{I}$	Total	$1_{III}+12_{II}$	$1_{III}+11_{II}+2_{I}$	$13_{II}+1_{I}$	$12_{II}+3_{I}$	Total
SL. 3- 2	27	8	—	35	49	—	21	—	70
SL. 24- 7	37	9	—	46	27	1	27	—	55
SL. 24- 3	—	—	—	—	22	—	10	—	32
SL. 14- 1	40	13	—	53	23	1	24	2	50
SL. 14- 2	—	—	—	—	16	—	13	—	29
SL. 14-10	15	1	—	16	33	—	20	—	53
SL. 12- 2	22	11	—	33	29	—	23	1	53
SL. 12- 4	54	12	—	66	30	—	29	—	59
SL. 21- 5	15	5	1	21	3	—	4	—	7

Table 4. Frequency occurrence of bivalent chromosomes at diakinesis and MI in the trisomic wild senna (Group II).

Plant no.		Number of bivalent chromosomes														$\bar{x}$	s^2
		0_{II}	1_{II}	2_{II}	3_{II}	4_{II}	5_{II}	6_{II}	7_{II}	8_{II}	9_{II}	10_{II}	11_{II}	12_{II}	Total		
SL. 6- 1	Dia.	—	—	—	2	9	14	16	17	7	6	5	—	—	76	6.408	3.1253
	MI	1	1	5	16	18	12	12	3	6	—	1	—	—	75	4.560	3.4659
SL. 26- 1	Dia.	—	—	1	4	3	2	8	5	—	1	2	—	1	27	5.926	5.6866
	MI	1	4	6	19	20	24	8	5	2	2	1	—	—	92	4.347	3.3282
SL. 14-11	Dia.	—	—	—	1	1	1	—	2	2	2	—	—	—	9	—	—
	MI	2	4	8	11	11	7	3	1	1	—	—	—	—	48	3.438	2.9747
SL. 21- 1	Dia.	1	2	1	4	3	13	10	9	10	3	2	2	3	63	6.365	6.7847
	MI	4	13	14	18	15	8	11	—	2	—	—	1	—	86	3.349	4.1358

た同図版4は第一分裂中期での分裂像で，それぞれ $2_{II}+23_{I}$ および $3_{II}+21_{I}$ の対合型を示している．

すでに染色体不対合個体において述べたように（片山，1953b），減数分裂前，中期に出現する多数の一価染色体に由来する種々の異常分裂が観察される．第4図版2は第一分裂後期の不等分離の結果形成された1個の核と核外にとり残された2個の染色体を示し，また同図版3および4はそれぞれ第二分裂中期に相当し，前者は三極像を，後者は余分の紡錘体とその2個の核板上に染色体とともに仁の存在が認められる．

以上の観察結果から，第II群は三染色体植物であるとともに不対合因子に関してホモ個体でもあるといえる．

花粉の稔性と染色体数

一般に三染色体植物は余分の染色体のため花粉稔性の低下を示す．第I群では最低12％から最高50％と個体間にかなりの相違が認められたのに対し，第II群は0～0.4％と完全かまたはそれに近い花粉不稔性を示した（第5表）．

さらに第I群に属する2個体で，花粉四分子形成後小胞子発育過程の核分裂中期像を観察して，配偶子に含まれる染色体数と次代植物に期待される異数体との関係をみた．観察例は少ないけれども第6表から大体の推定は可能である．すなわち正常の半数染色体を有する（n）-配偶子と余分（または不足）の染色体をもつ（$n\pm1$）-配偶子との形成割合は理論数とかなり相違している（第4図版5）．

Table 5. Frequency occurrence of various sporads and pollen fertility in the trisomic wild senna.

	1952 Plant no.	Pollen sporads 2	3	4	5	6	7	8	9	Total	Pollen fertility
Group I	SL. 3- 2		12	88						100	31.77%
	SL. 24- 7			99	1					100	41.72
	SL. 24- 3			96	3	1				100	12.77
	SL. 14- 1		2	49	8	1	1			61	50.00
	SL. 14- 2			96	4					100	50.65
	SL. 14-10		1	88	12					101	16.76
	SL. 12- 2			50	2					52	20.58
	SL. 12- 4		6	94	1					101	29.20
	SL. 21- 5		19	79	2					100	12.35
Group II	SL. 6- 1		1	5	20	44	22	8	1	101	0.20
	SL. 26- 1		2	26	79	44	9	2		162	0.40
	SL. 14-11		2	17	30	40	16	4		109	0.00
	SL. 21- 1	4	6	25	57	38	5	1		136	0.00
	Normal		2	98						100	95.75

Table 6. Chromosome numbers counted with pollen grains produced by the trisomic wild senna.

1952 Plant no.	Chromosome numbers 8	9	10	11	12	13	14	Total
SL. 12-2	1	—	—	—	1	29	3	34
SL. 14-1	—	—	—	—	—	7	2	9

2. 複三染色体エビスグサ

染色体不対合エビスグサに正常個体を交配してえられた F_3 世代に，1951年に偶発した高不稔の1個体が供試された．その系譜と特性は第7表として示した．

Table 7. Pedigree of SL. 31-1 and their characteristics.

Generations	P(1948)	F_1(1949)	F_2(1950)	F_3(1951)
Cross combination or plant no.	SL. 4-13×SL. 16-1	SL. 91-1	SL. 198-18	SL. 31-1
As. or normal plant	As×N	N	As	2n+1+1
No. of pods per plant*	1	19	1	0
No. of seeds per pod	3	2-15	3	0
Total no. of seeds	3	149	3	0

Note: As=Asynaptic plant, N=Normal plant, P=Parent.
* showing only pods including seed.

形態学的観察

生育は正常個体に比べて著しく劣り，植物体は繊細である．草丈は大体正常個体の 2/3 程度でほとんど分枝しない．正常個体では第1小葉の基部に2個の蜜腺が発達しているのに対し，複三染色体エビスグサは多くの場合1個，まれに2個が観察される．各小葉は小さくかつ細長い．開花は正常個体よりも約10日おそく，花器の構造は小さい．すでに三染色体エビスグサにおいて述べたところであるが，複三染色体エビスグサにおいても開花数日前頃より，雌ずいは花冠から突出を示して特徴的である．花べん数は正常個体の5枚に対し，複三染色体エビスグサでは5.8枚と多く，かつ変異の幅も広い．

細胞学的観察

Table 8. Chromosomal configurations at diakinesis and MI in the double trisomic wild senna.

Chromosomal configurations	No. of PMCs observed	
	Diakinesis	MI
$13_{II}+2_{I}$	32	44
$1_{III}+12_{II}+1_{I}$	18	12
$2_{III}+11_{II}$	12	10
$12_{II}+4_{I}$	—	2
$1_{III}+11_{II}+3_{I}$	—	2
$11_{II}+6_{I}$	—	1
$1_{III}+10_{II}+5_{I}$	—	1
Total	62	72

体細胞において $2n=28$ の染色体が数えられ，2個の余分の染色体を含むことが明らかにされた．

減数分裂における染色体の対合型は第8表に示した．ディアキネシス期においては $13_{II}+2_{I}$ の対合型が最も多く，観察数の50％に相当し（第3図版5），$1_{III}+12_{II}+1_{I}$ および $12_{III}+11_{II}$（第4図版6）はそれぞれ30と20％とであつた．同様の傾向は第一分裂中期においても観察された（第3図版6,7；第4図版7,8）．

このようにディアキネシス期および第一分裂中期の染色体対合型のうち，$2_{III}+11_{II}$ はこの個体が複三色体エビスグサであることを示す証左でもある．

第一分裂後期には染色体は通常14：14または13：15の分離を示した．分裂異常としては遅滞染色体，三極像，余分の紡錘体（第4図版9）などがしばしば観察され，まれに染色体橋もみられた．

染色判定による花粉稔性はわずかに3.2％（正常個体は88.95％）と高不稔性を示した．2個の不完全種子をえたが不発芽におわつた．

3. 四染色体エビスグサ

1952年三染色体エビスグサの次代に偶発した高不稔矮性個体が，2個の過剰染色体をもち，しかも減数分裂の染色体対合型から四染色体植物であることが認められた．その系譜を第9表として示した．すなわち染色体不対合因子に対してヘテロの個体（1949年）の次代に分離した不対合個体（1950年）から，さらに翌年三染色体エビスグサを生じ（1951年），おそらくその自殖によつて四染色体エビスグサを誘発したものと推定した．

Table 9. Pedigree of a tetrasomic wild senna and its reproductive behaviour.

Year	1949	1950	1951	1952
Plant no.	9-33	9-3	SL. 1-27	SL. 30-4
No. of somatic chromosome	26(N)	26(As)	27(2n+1)	28(2n+2)
No. of pods per plant*	—	4	18	0
No. of seeds per pod	—	2	1.39	0
Total number of seeds	—	8	25	0

Note: As=Asynaptic plant, N=Normal plant.
* showing number of pods including seed.

形態学的観察

正常個体に比べて全体的に小さく繊弱であつた．すなわち草丈は正常個体の約70％位に相当し，茎は細く，各小葉は小さい，したがつて正常個体との識別はすでに生育初期にお

いて容易であつた．三染色体エビスグサおよび複三染色体エビスグサと同様に，雌ずいは嚢から突出し，かつ花は小さく細長い．

細胞学的観察

根端細胞では $2n=28$ の染色体が数えられ，2個の余分の染色体をもつていることが確かめられた．大部分の染色体で動原体は中央部か次中央部にみられた（第5図版1）．

2個の余分の染色体をもつこの個体は，はたして複三染色体エビスグサであるか，または四染色体エビスグサであるかを決定するため減数分裂における染色体の対合型の精細な観察を行なつて第10表の結果をえた．ディアキネシス期に $1_{III}+12_{II}+1_{I}$，$1_{IV}+12_{II}$（第5図版2），$13_{II}+2_{I}$，14_{II} および $1_{IV}+11_{II}+2_{I}$ の対合型がそれぞれ37，27，18，16および2％の頻度で観察され，また第一分裂中期には $1_{III}+12_{II}+1_{I}$，$13_{II}+2_{I}$，$1_{IV}+12_{II}$（第5図版3）および 14_{II}（第5図版4）が，それぞれ58，29，9および5％の割合で出現した．

Table 10. Chromosomal configurations and their frequencies at diakinesis and MI in the tetrasomic wild senna.

Chromosomal configurations	No. of PMCs observed	
	Diakinesis	MI
14_{II}	8	5
$13_{II}+2_{I}$	9	30
$1_{IV}+12_{II}$	13	9
$1_{III}+12_{II}+1_{I}$	18	60
$1_{IV}+11_{II}+2_{I}$	1	—
Total	48	104

観察された $1_{IV}+12_{II}$，$1_{IV}+11_{II}+2_{I}$ および 14_{II} の如き対合型は，2個の余分の染色体が相同であることを意味し，したがつてこの個体は四染色体エビスグサであると考えた．

第二分裂は大体正常であるが，なおしばしば第二分裂中期に2個の紡錘体の代りに余分の紡錘体（第5図版5）をもつ場合，三極像，複旧核などの異常のほか遅滞染色体が観察された．

花粉四分子は大体正常四分子を形成し，約12％の稔性花粉がえられた．このような花粉稔性にもかかわらず種子は完全不稔であつた．おそらく卵細胞における受精能力の不能に起因すると考えられる．

4. 単染色体エビスグサ

自然交雑によつて染色体不対合エビスグサの次代（1950年）に生じた完全不稔個体を材料として用いた．

この個体の系譜，稔性および体細胞染色体数を第11表として示した．すなわち1948年までの種子稔性は正常で，1949年に不対合現象を示し，各世代とも体細胞で $2n=26$ の染

Table 11. Pedigree of a monosomic wild senna and its reproductive feature.

Year	1946	1947	1948	1949	1950
Plant no.	18	18-82	22-6	26-30	38-1
Sterility	N	N	N	As	As
Chro. no. in somatic cell	26	26	26	26	25

Note: N=Normal plant, As=Asynaptic plant.

色体が数えられた．したがつて初期世代における正常稔性は不対合因子に関してヘテロ個体であつたと考えられる．

形態学的観察

正常個体に比べて発育はやや緩漫で，とくに開花は正常個体が7月下旬であつたのに対し，この個体では9月5日にようやく開始した．その諸特性を正常個体と対比して第12表に示した．同表から草丈は正常個体に比べてやや低く，また各小葉長もわずかに短い程度で大差はみられない．孔辺細胞は褐変して枯死したものが多く，その正常なものの長さは正常個体のそれよりも約3.3μほど短い．やや細長く小型の蕾は突出した雌ずいによつて特異的である．花べんは小さく細長い．雄ずいは繊弱で内容はほとんどなく，その大部分は退化して正常個体の7.03本に対してわづかに2.09本が数えられたにすぎなかつた．雌ずいの多くはほう合線にそつて一部分の縦裂，あるいは先端の分岐などの異常を示した（第5図版10，11）．

正常個体との相反交雑によつて全く次代はえられず，花粉，卵細胞ともに機能のないことが認められた．

Table 12. Several characteristics compared with normal and monosomic wild senna.

Plant no.	Height (cm)	No. of branches per plant	Length of leef-lets (cm) 1st.	2nd.	3rd.	Length of stomata (1 unit=3.3μ)	No. of stamens per flower	Pollen fertility
9-1	101.4	18.3	3.31±1.13	4.62±0.77	4.94±0.84	8.52±0.63	7.03±0.3	86.3%
38-1	89.0	31.0	3.02±0.67	4.12±0.78	4.69±0.80	7.51±0.42	2.09±1.1	0.0

細胞学的観察

体細胞で $2n=25$ の染色体が数えられ，単染色体エビスグサであることが確認された（第5図版6）．

減数分裂のディアキネシス期および第一分裂中期に大部分の染色体は一価染色体として行動し，いわゆる染色体不対合現象を示した．第5図版7は $2_{II}+21_{I}$ の対合型を示すディアキネシス期の1例であり，また第13表には形成された二価染色体数とその頻度とをまとめた．二価染色体数の増加にともないその出現頻度は減少し，9個以上の二価染色体の形成はみられなかつた．すでに染色体不対合エビスグサにおいても指摘したように，二価染色体数の平均はディアキネシス期の3.46に対して第一分裂中期の2.35と，時期のすすむにしたがいキアズマの末端化による有意な減少が認められた（$P<0.001$）．

Table 13. Frequency occurrence of bivalents appeared at diakinesis and MI in monosomic wild senna.

Stage	Number of bivalent chromosomes 0	1	2	3	4	5	6	7	8	Total	x	s^2
Dia.	2	7	14	11	17	9	6	2	1	69	3.46	3.08
MI	17	22	37	19	13	9	4	1	1	123	2.35	2.89

第一分裂後期以後に遅滞染色体のほか，三極像，非減数に由来した第二中期像などの異常が観察された（第5図版9）．

花粉四分子期において正常四分子の形成は少なく，一分子～十分子の範囲に分布し，したがつて形成された花粉は完全に不稔であつた．

IV. 論　　議

染色体不対合個体の後代

Beadle (1930) は *Zea* で，正常花粉によつて交配せられた不対合個体の次代に三倍体のほかに若干の 20～30 個の染色体をもつ植物をえた．*Ulmus* (Ehrenberg, 1949) においては，不対合個体間の交雑，不対合個体×正常個体およびその相反交雑から多数の三倍体と若干の四倍体がえられた．とくに不対合個体の花粉を正常個体に交配して，その次代に生育した 72 個体がすべて三倍体であつたことから，不対合個体に形成された花粉中，倍化花粉のみが機能を有していたものと考えられており，これは三倍体作出に対する一つの有効な方法といえる．また正常花粉で交配された不対合 *Liatris* (Gaiser, 1950) には充実度の異なる種子がえられ，そのうち充実不良の種子からは三倍体を，充実した種子からは二倍体を生じた．

Li, Pao and Li (1945) は *Triticum* の不対合個体から生じた 95 個体について観察した結果，その大部分は $2n=42$ の染色体をもち，若干個体が $2n+x$ を示したのに対し，$2n-x$ の個体はえられず $n-1$ 配偶子の生存力のないことを意味しているとした．Andersson (1947) によれば不対合 *Picea* の後代にえられた 62 個体中，そのほとんどは $2n=24$ で，ほかに $2n=24+2ff$ の 1 個体と，$2n=24\pm$ の 4 個体とがえられたとしている．また Krishnaswamy *et al.* (1958) は grain sorghum の Dsy-2 (Desynaptic plant の第 2 型) ($2n=20$) の後代に 25, 28 および 30 個の染色体をもつ個体をそれぞれ 1 個体づつと，40 個の染色体をもつ個体多数をえている．

また不対合個体の後代に，異数性でかつ不対合現象を示す個体が観察されている．すなわち *Datura* (Bergner *et al.*, 1934) において，その後代に生じた ($2n+21\cdot22$)-個体のうち，"bd" 因子に関して triplex を示す個体は染色体の対合にも失敗を示した．Goodspeed and Avery (1939) は *Nicotiana* で，正常個体との交雑から不対合現象を示す第一次三染色体植物を報告している．

これらとは異なり 3 つの異なる型 (a, b, c) の不対合 *Triticum* においては，その後代にもつぱら $2n=14$ を生じ，倍数体も異数体もえられなかつた (Smith, 1936).

不対合エビスグサでは巨大型のほかに多数の三染色体植物と複三染色体植物，四染色体植物，単染色体植物おのおの 1 個体づつをえた．これらのうち三染色体植物の 4 個体と単染色体植物とは同時に不対合現象をも示した．

三染色体植物の起原と次代での出現頻度

三染色体植物の起原としては，(1) 正常二倍体からの偶発，(2) ある三染色体植物からこれとは異なる型の三染色体植物の偶発，(3) 染色体不対合個体の後代に発生，(4) 放射線処理後代とくに相互転座ヘテロ個体の後代，(5) 三倍体の後代に出現する場合がこれまでに知られており (土屋, 1958)，また三染色体植物には，(1) primary, (2) secondary, (3) tertiary の区別と，(1) simple, (2) double, (3) triple……などの区別がある．こ

れらのうちここでは第一次単純三染色体植物についてのべる.

三染色体植物は正常個体との相反交雑において，その次代に理論的には50％の三染色体植物を，またその自殖後代に $(2n):(2n+1):(2n+2)$ をそれぞれ 1：2：1 の割合で期待しうる.

しかし実際には，三染色体植物の過剰染色体は花粉を通して次代に伝わる場合は少なく，多くは卵細胞によつて行なわれるが，その割合は植物の種類によりまた三染色体植物の系統によつて差異がある．すなわち *Datura* においては自殖により約25％が，主として卵細胞を通して子孫に伝えられ (Blakeslee, 1921)，また三染色体 *Datura* "Globe" は花粉を通して3％，卵細胞によつて25％が次代に伝えられている (Blakeslee, 1921)．イネでは正常型に三染色体型を交配して次代に8型の三染色体植物を，またその逆交雑および三染色体型間の交雑によつて 50％またはそれ以下の三染色体植物が F_1 に出現した（盛永・栗山，1951)．さらに土屋 (1958) はオオムギの7系統の三染色体植物と正常個体との交雑によつて最低 9.8％ (Pseudonormal)，最高 27.5％ (Slender) の，また自殖によつて最低 21.9％ (Slender)，最高 33.1％ (Bush) の三染色体植物が次代に伝えられたのに対して，花粉を通しては全く伝えられなかつたとしている.

1952年三染色体エビスグサの若干個体を用いて，正常個体との間に相反交雑および自殖を行ない，次代における異数体の出現頻度をしらべた．三染色体植物を花粉親として用いた場合約4％，正常個体を交配した場合約18％（不対合個体を除く)，自殖の場合約16％の三染色体植物がえられた.

以上の結果から，イネにおける三染色体型×正常型および三染色体型の異型間交配の次代に出現した三染色体植物の頻度が理論比に合致するほかは，いずれもかなりまたはいちじるしく期待値からはずれている.

Buchholz and Blakeslee (1922, 1930) は *Datura* で，正常および三染色体植物の花粉を正常個体に交配して，その花柱内での花粉管の伸長速度を測定し，後者のそれは二頂曲線を示すことを認め，これは三染色体植物に形成される2種の花粉のうち，$(n+1)$-配偶子の花粉管は (n)-配偶子のそれよりも伸長速度がおそいためであるとし，これが花粉を通して次代に伝わる三染色体植物の割合が卵細胞を通す場合よりも遙かに少ない理由であるとしている.

また三染色体エビスグサの雄性配偶子発育過程において観察された半数染色体数から，(n)-配偶子と $(n+1)$-配偶子との形成頻度にかなりの差のあることが明らかとなつた.

このように過剰染色体をもつ雄性配偶子はその形成頻度が理論数よりもかなり少ないこと，花柱内における花粉管の伸長速度のおそいことなどのほか，おそらくはさらにかかる花粉の発芽率の低下などのため，花粉を通して子孫に出現する三染色体植物の頻度が，卵細胞を通して伝わる場合よりもはるかに低いと考えられる.

複三染色体植物の由来

これまでに報告された複三染色体植物は，*Matthiola* の場合を除いてはほとんどが三倍体および三倍体と二倍体との相反交雑の後代に出現している．すなわち Frost(1927) は三染色体植物の異型間交雑および三染色体植物と正常個体との交雑の次代に，Lesley (1928) は

トマトの，McClintock (1929) は *Zea* の，Ramanujam (1937) は *Oryza* の三倍体×二倍体の次代にそれぞれ複三染色体植物をえた．また Price and Ross (1955) は三倍体 *Sorghum* の自然交雑によつてえられた 25 個体中に 3 個体の複三染色体植物を観察している．

1951 年にエビスグサにおいて見出された複三染色体植物は，不対合個体×正常個体の F_2 に相当し，その F_2 は不対合個体であつた．

これら複三染色体植物の誘発機構としては次の 3 つの場合，(1) (n)-配偶子×$(n+a+b)$-配偶子，(2) $(n+a)$-配偶子×$(n+b)$-配偶子，(3) $(n+a+b)$-配偶子×(n)-配偶子が考えられる．

さきに述べられたそれぞれの観察例について複三染色体植物の誘発機構の可能性を考えてみると，三染色体植物の異型間交雑の場合は第 2 の可能性が，三染色体植物および三倍体に二倍体を交雑した場合は第 3 の可能性が強い．すでに述べたように過剰染色体を有する花粉はその形成頻度，発芽および花粉管の伸長速度などの点から考えて第 1 の可能性は最も少ない．

四染色体植物の由来

2 個の過剰染色体をもつ個体には，複三染色体植物と四染色体植物とが存在し，これら両者の判定は減数分裂における染色体の対合型によらねばならない．すなわち複三染色体植物では $2_{III}+(n-2)_{II}$ を，他方四染色体植物では $1_{IV}+(n-1)_{II}$ および $(n+1)_{II}$ の対合型が期待される．

Matthiola において三染色体植物の自殖後代に少数の (Frost, 1927)，また三染色体植物に正常花粉を交配して 1 個体の (Lesley and Frost, 1928) 四染色体植物がえられた．*Oryza* では三倍体と二倍体との F_1 に 3 個体の (Jones and Longley, 1941)，*Sorghum* では三倍体の自然交雑によつてえられた 25 個体中 1 個体の (Price and Ross, 1955) 観察例がある．また Kerber (1954) は三倍体オオムギから生育した 25 個体中に 1 個体の $2n=16$ の植物をえている．

1952 年にえられた 1 個の四染色体エビスグサは，不対合個体の後代に誘発された三染色体植物の次代に偶発したものである．

このような四染色体植物誘発機構の可能性としては，(1) (n)-配偶子×$(n+a+a)$-配偶子，(2) $(n+a)$-配偶子×$(n+a)$-配偶子，(3) $(n+a+a)$-配偶子×(n)-配偶子が考えられる．

したがつて三倍体に二倍体を交配した場合は第 3 の可能性が，三染色体植物および三倍体の自殖または自然交雑では第 2 および第 3 の可能性が考えられる．

単染色体植物の由来

Darlington (1937) は単染色体植物の成因を分けて，(1) 正常個体の体細胞分裂において 1 個の染色体が失われる (*Datura*, *Zea*, *Oenothera*)，(2) 減数分裂中に 1 個の染色体を失つた非減数卵細胞の単為生殖によつて発育 (*Oenothera*)，(3) 1 個の染色体を失つた卵細胞と正常花粉との結合 (*Nicotiana*)，(4) 1 個の染色体を失つた花粉が正常卵細胞と結合 (*Zea* のX線照射花粉) としている．

1 個の過剰染色体をもつた花粉は，その形成頻度，発芽および花柱内での伸長速度など，

正常花粉に比べてかなり劣ることが知られている．1個の染色体を失つた花粉はより著しく正常花粉に対して劣ると考えられる．

1950年に不対合エビスグサの次代に偶発した単染色体植物は，上に述べた理由から，Darlington (1937) による分類の第3にその成因を求めるのが妥当と考えられる．

V. 摘　　要

三染色体エビスグサ

1) 1952年に観察された13個体の三染色体エビスグサは，減数分裂期における染色体の行動から2群に分けられた．

2) 第I群に属した9個体は，ディアキネシス期および第一分裂中期に $1_{III}+12_{II}$ および $13_{II}+1_{I}$ の対合型が大部分をしめ，以後の分裂は大体正常であつた．

3) 第II群には4個体が包括され，減数分裂の前，中期に多数の一価染色体を形成し，あきらかにこれらの個体は相同染色体の対合に失敗した三染色体エビスグサと考えられる．

4) 正常個体と三染色体エビスグサとの相反交雑，自殖または自然交雑の結果，卵細胞を通して約17％，花粉によつて約3.8％が後代に三染色体植物を伝える．

5) 小胞子発育過程における染色体数の観察結果から，$(n+1)$-配偶子の生成は (n)-配偶子の形成に比して著しく低く，これは次代における三染色体植物の出現頻度が理論数より少ないことに対する原因の一つと考えられる．

6) 大部分の個体は矮小な複葉，細い茎などのため生育の初期に正常または不対合個体と識別出来る．とくに花蕾から突出した雌ずいは特徴的である．

複三染色体エビスグサ

1) 1951年，不対合個体×正常個体の F_3 世代に，$2n=28$ の染色体数をもつ高不稔と矮性とを示す1個体をえた．

2) 減数分裂において観察された $2_{III}+11_{II}$ の対合型から，この個体は複三染色体エビスグサであることが確認された．

3) 形態的諸特性は大体三染色体エビスグサに類似したが，さらにその特性を強調した．

4) 2粒の不完全種子をえたが不発芽におわつた．

四染色体エビスグサ

1) 1952年，三染色体エビスグサの次代に $2n=28$ の染色体をもつ高不稔矮性個体を偶発した．

2) 減数分裂の前，中期において観察された $1_{IV}+12_{II}$，$1_{IV}+11_{II}+2_{I}$ および 14_{II} などの対合型から，この個体は四染色体エビスグサであると認めた．

3) 外形は繊細で生育力も弱い．花蕾から突出した雌ずいが特異的である．

4) 花粉稔性は約12％を示したにもかかわらず，正常個体による交配，自殖および自然交雑によつて種子はえられなかつた．卵細胞の異常によるものと考えられる．

単染色体エビスグサ

1) 1950年に不対合エビスグサの次代に偶発した完全不稔個体について観察した．

2) 草丈および各小葉長は正常個体と大差を示さないのに対し，花器は小さくて異常が

みられ，孔辺細胞は褐変枯死したものが多い．なお開花は著しく遅延した．

3) 根端細胞で $2n=25$ の染色体が数えられ，いわゆる単染色体エビスグサであることが判明した．

4) ディアキネシス期と第一分裂中期に多数の一価染色体が形成され，染色体不対合現象を示すことが認められた．

文　　献

Andersson, E., 1947. A case of asyndesis in *Picea Abies*. Hereditas, **33**: 301-347.

Beadle, G. W., 1930. Genetical and cytological studies on Mendelian asynapsis in *Zea mays*. Cornell Univ. Agr. Exp. Sta. Memoir, **129**: 1-23.

Bergner, A. D., Cartledge, J. L. and Blakeslee, A. F., 1934. Chromosome behavior due to a gene which prevents metaphase pairing in *Datura*. Cytologia, **6**: 19-37.

Blakeslee, A. F., 1921. The Globe mutant in the Jimson weed (*Datura stramonium*). Genetics, **6**: 241-264.

———, 1922. Variations in *Datura* due to changes in chromosome number. Amer. Nat., **56**: 16-31.

——— and Farnham, M. E., 1923. Trisomic inheritance in the Poinsettia mutant of *Datura*. Amer. Nat., **57**: 481-495.

Buchholz, J. T. and Blakeslee, A. F., 1922. Studies of the pollen tubes and abortive ovules of the Globe mutant of *Datura*. Science, **55**: 597-599.

——— and ———, 1930. Pollen tube growth and control of gametophytic selection in Cocklebur, a 25-chromosome *Datura*. Bot. Gaz., **90**: 366-383.

Darlington, C. D., 1937. Recent advances in cytology. London.

Ehrenberg, C. E., 1949. Studies on asynapsis in the elm, *Ulmus glabra* Huds. Hereditas, **35**: 1-26.

Frost, H. B., 1927. Chromosome-mutant types in stocks (*Matthiola incana* R. Br.). I. Characters due to extra chromosomes. Jour. Hered., **18**: 475-486.

Gaiser, L. O., 1950. Asynapsis and triploidy in a population of *Liatris ligulistylis*. Lloydia (Cincinnati), **13**: 229-242.

Goodspeed, T. E. and Avery, P., 1939. Trisomic and other types in *Nicotiana sylvestris*. Jour. Genet., **38**: 382-458.

Jones, J. W. and Longley, A. E., 1941. Sterility and aberrent chromosome numbers in Caloro and other varieties of rice. Jour. Agr. Res., **62**: 381-399.

片山　平，1953 a．原子爆弾に依り誘発されたエビスグサ (*Cassia Tora* L.) の不稔現象に就いて．II．染色体不対合個体に於ける交配実験並びにその遺伝．九大農学芸誌，**14**：195-204．

片山　平，1953 b．同上．III．染色体不対合個体の細胞学的観察．九大農学芸誌，**14**：205-215．

Katayama, T., 1953 c. Cytogenetical studies on the sterile wild senna (*Cassia Tora* L.) produced by the atomic bomb explosion. IV. On the gigas mutants segregated from the asynaptic wild senna (*Cassia Tora* L.). Jour. Fac. Agr. Kyushu Univ., **10**: 119-132.

Kerber, E. R., 1954. Trisomics in barley. Science, **120**: 808-809.

Krishnaswamy, N., Chandrasekharan, P. and Meenakshi, K., 1958. Abnormal meiosis in the grain sorghums. II. The cytogenetics of the progeny of the desynaptic plant-2. Cytologia, **23**: 251-269.

Lesley, J. W., 1928. A cytological and genetical study of progenies of triploid tomatoes. Genetics, **13**: 1-43.

——— and Frost, H. B., 1928. Two extreme "Small" *Matthiola* plants: A haploid with one and a diploid with two additional chromosome fragments. Amer. Nat., **62**: 22-33.

Li, H. W., Pao, W. K. and Li, C. H., 1945. Desynapsis in the common wheat. Amer. Jour. Bot., **32**: 92–101.

McClintock, B., 1929. A cytological and genetical study of triploid maize. Genetics, **14**: 180–221.

盛永俊太郎・栗山英雄, 1951. Trisomic 稲の遺伝学的研究（要旨）. 遺伝雑, **26**: 235.

永松土巳, 1949. 原爆地で採種した染色体不対合による不稔性ハブソウの細胞遺伝（要旨）. 遺伝雑, **24**: 46–48.

Price, M. E. and Ross, W. M., 1955. The occurrence of trisomics and other aneuploids in a cross of triploid and diploid *Sorghum vulgare*. Agron. Jour., **47**: 591–592.

Ramanujam, S, 1937. Cytogenetical studies in the Oryzeae. II. Cytological behaviour of an autotriploid in rice (*O. sativa*). Jour. Genet., **35**: 183–221.

Smith, L., 1936. Cytogenetic studies in *Triticum monococcum* L. and *T. aegilopoides* Bal. Univ. Missouri Agr. Exp. Sta. Res., Bull. **248**: 1–38.

土屋 工, 1958. 大麦三染色体植物の研究. I. 第一次三染色体植物7型の起原と特性. 生研時報, **9**: 69–86.

Summary

Morphological, genetical and as well as cytological studies were carried out on certain progenies of the asynaptic wild senna (*Cassia Tora* Linné) found in the progeny of the wild senna collected in the open field situated in the neighbourhood of the center of Atomic-bomb Explosion on Aug. 9, 1945, at Nagasaki City. The results obtained are briefly summarized as follows:

1. Thirteen trisomic plants discovered in the progenies of the asynaptic plants in 1952 were easily distinguished from both the normal and the asynaptic ones by the lesser expression of vigours at their seedling stage. Specific characters, such as the smallness of the petals and as the protruding pistils at late flower-bud stage, were noticed in these trisomic plants. The shape, size and colour of the petals in these trisomic plants were slender, much smaller and fainter, respectively, than those of the original asynaptic plant.

From the chromosomal configurations at the reduction division, these trisomic plants could be divided into two groups, that is, the first group, consisting of nine trisomic plants, showed the chromosomal configurations such as $1_{III}+12_{II}$, $13_{II}+1_{I}$, $1_{III}+11_{II}+2_{I}$ or $12_{II}+3_{I}$ at diakinesis and at MI. Each plant in the second group, consisting of four other trisomic plants contained, however, asynaptic genes in homozygotic state in addition to an extra chromosome. From the progeny analysis of reciprocal crossings between the normal and the trisomic plants, it was acertained that the trisomic nature could be transmitted in about 3.8 per cent of offspring through pollen-grains and 17 per cent through ovules.

2. In 1951, a highly sterile plant with two extra chromosomes (SL. 31–1) was discovered in the F_3 generation of the crossing between the asynaptic and the normal plants. This plant started to flower about ten days later than the normal one. It could be easily distinguished by the smallness of their petals and the protruding pistils in the young-bud stage. From their chromosomal configurations, such as $2_{III}+11_{II}$, at diakinesis and at MI, the plant was determined as a double trisomic form and the author could assume that the plant may have arisen from the mating of $(n+a+b)$– and (n)–gametes.

3. In 1952, a completely sterile plant with two extra chromesomes occurred among the progeny of a trisomic plant. The plant was smaller in size and less in vigour than the parent trisomic one. From the chromosomal configurations at diakinesis and at MI, such as $1_{IV}+12_{II}$, $1_{IV}+11_{II}+2_{I}$ or 14_{II}, it was concluded that the plant was a tetrasomic form, having two extra homologous chromosomes in addition. As stated above, it was duly presumed that the plant may have been induced through the selfing of the trisomic form.

4. In 1950, a completely sterile plant was discovered among the progeny of an asynaptic plant. This plant did not differed in its plant height compared with the normal one, but made clear the degeneration of their stamens and showed their malformed pistils in various degrees. Moreover, it started flowering one month later than the normal plant. From the results of the cytological observations the plant was determined as a monosomic one along with asynapsis.

Explanation of Plate 3

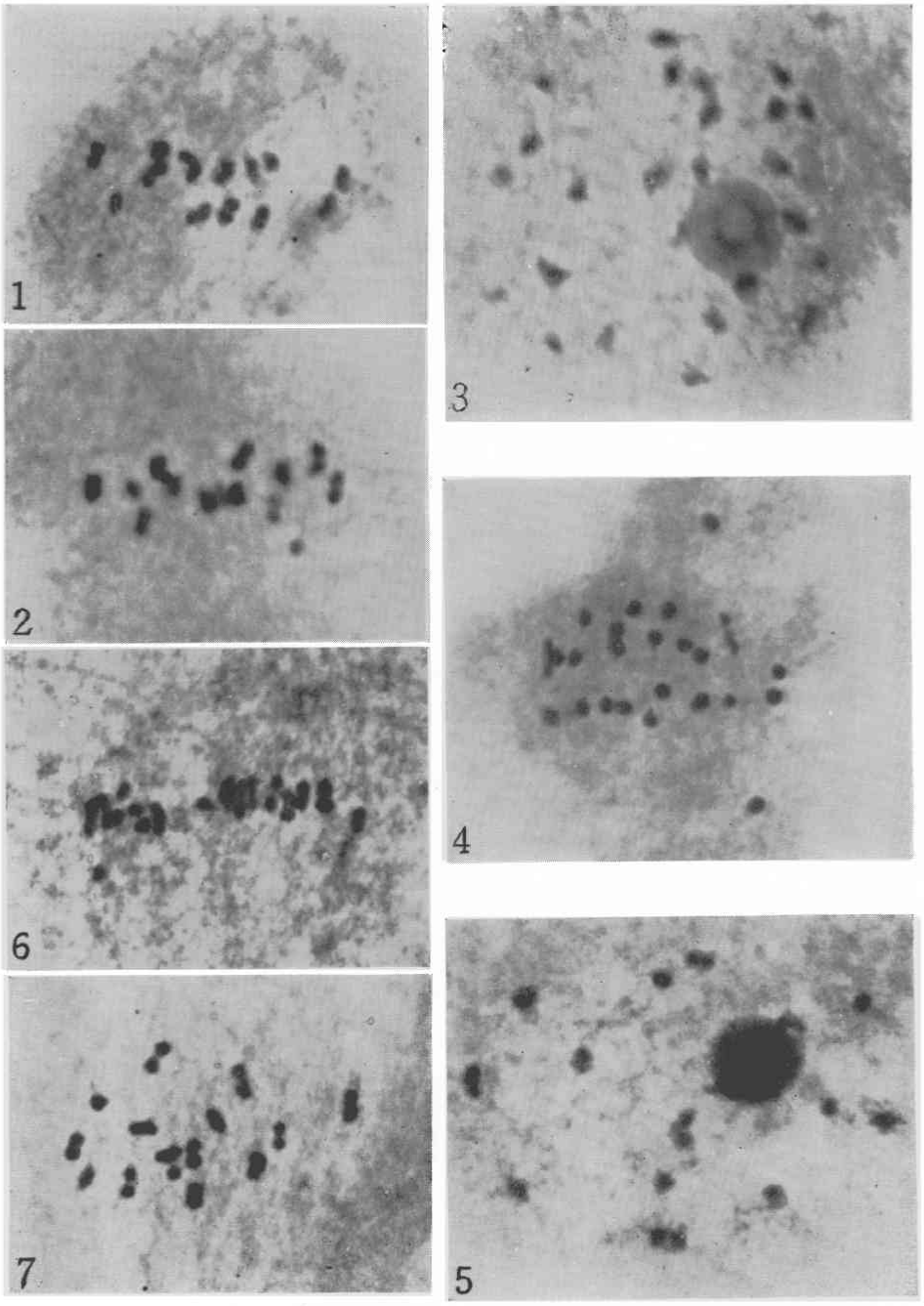
Meiotic divisions of trisomic and double trisomic wild senna.

1–4. Meiotic divisions of trisomic wild senna.

1. MI of SL. 12–4, showing $1_{III}+12_{II}$.
2. MI of SL. 12–4, showing $13_{II}+1_{I}$.
3. Diakinesis of SL. 26–1, showing $2_{II}+23_{I}$.
4. MI of SL. 26–1, showing $3_{II}+21_{I}$.

5–7. Meiotic divisions of double trisomic wild senna.

5. Diakinesis of SL. 31–1, showing $13_{II}+2_{I}$.
6. MI of SL. 31–1, showing $13_{II}+2_{I}$.
7. MI of SL. 31–1, showing $1_{III}+12_{II}+1_{I}$.



染色体不対合エビスグサの後代

Explanation of Plate 4

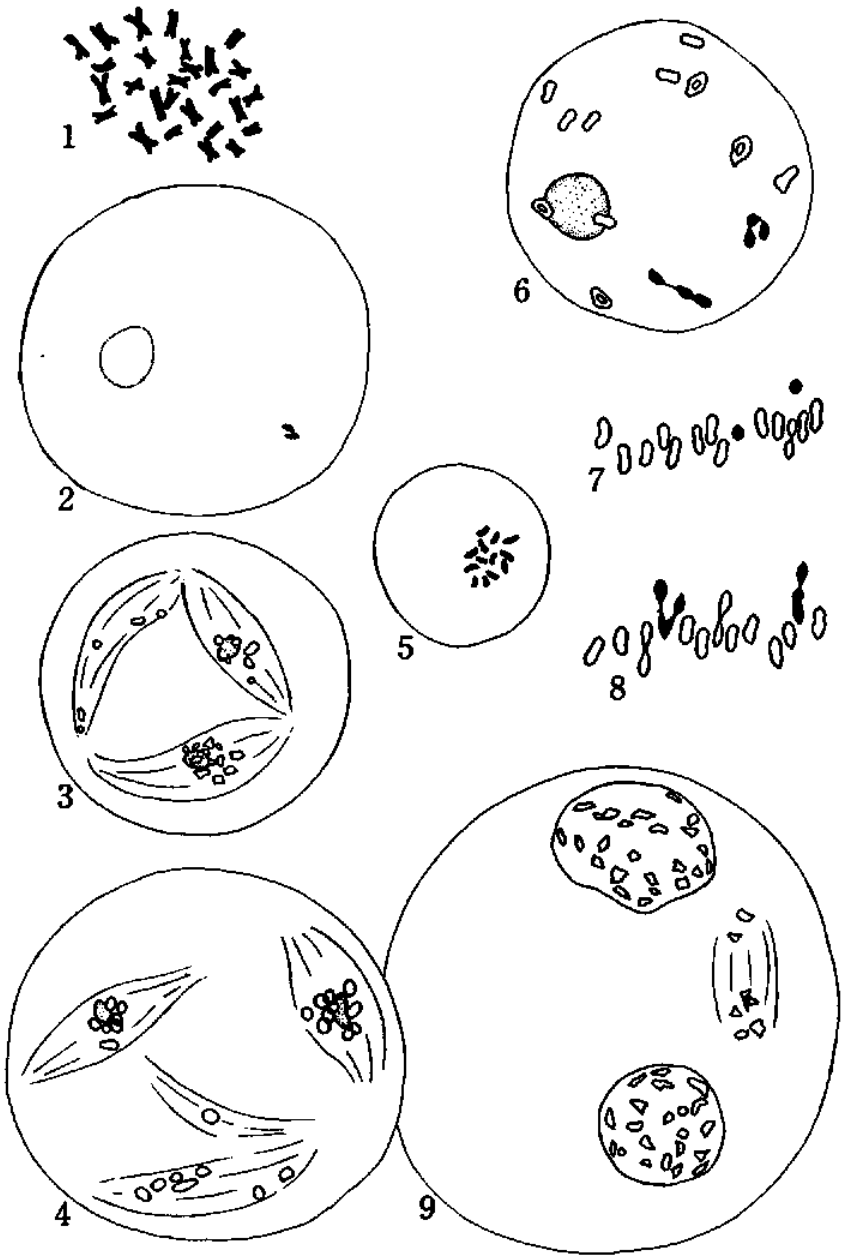
Somatic chromosome and meiotic divisions of trisomic and double trisomic wild senna.

1–5. Somatic chromosome and meiotic divisions of trisomic wild senna.

1. Somatic chromosome of SL. 26–1, showing $2n=27$.
2. Irregularity of interkinesis of SL. 26–1, showing only one nucleus and two chromosomes.
3. Tripolarity of SL. 26–1.
4. MII of SL. 26–1, showing two extra spindles.
5. Ist division of pollen nucleus, showing 13 chromosomes.

6–9. Meiotic divisions of double trisomic wild senna.

6. Diakinesis of SL. 31–1, showing $2_{III}+11_{II}$.
7. MI of SL. 31–1, showing $13_{II}+2_{I}$.
8. MI of SL. 31–1, showing $2_{III}+11_{II}$.
9. Interkinesis of SL. 31–1, showing extra spindle.



染色体不対合エビスグサの後代

Explanation of Plate 5

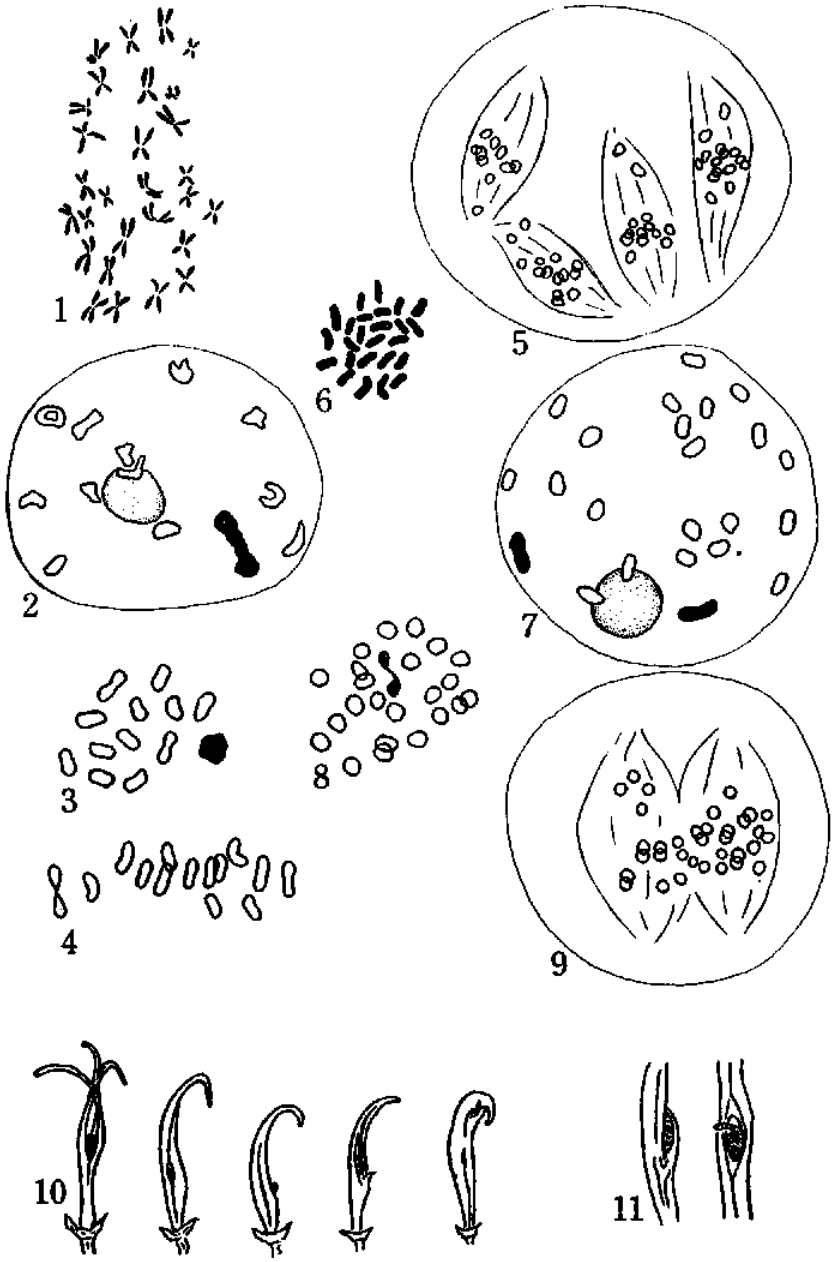
Somatic chromosomes, meiotic divisions and irregular pistils of tetrasomic and monosomic wild senna.

1– 5. Somatic chromosome and meiotic divisions of tetrasomic wild senna.

1. Somatic chromosome of SL. 30–4, showing 2n=28.
2. Diakinesis of SL. 30–4, showing $1_{IV}+12_{II}$.
3. MI of SL. 30–4, showing $1_{IV}+12_{II}$.
4. MI of SL. 30–4, showing 14_{II}.
5. MII of SL. 30–4, showing two extra spindles.

6–11. Somatic chromosome, meiotic divisions and irregular pistils of monosomic wild senna.

6. Somatic chromosome of SL. 38–1, showing 2n=25.
7. Diakinesis cf SL. 38–1, showing $2_{II}+21_{I}$.
8. MI of SL. 38–1, showing $1_{II}+23_{I}$.
9. MII of SL. 38–1, showing non-reductional spindle.
10. Pistil of SL. 38–1, showing various irregularity.
11. Enlargement of a part of irregular pistil.



染色体不対合エビスグサの後代