



ブラキコーム・リニアリローバ：自然集団の細胞学的構造と動態について

渡邊 邦秋

(Citation)

種生物学研究, 2:83-94

(Issue Date)

1978-01-20

(Resource Type)

journal article

(Version)

Version of Record

(URL)

<https://hdl.handle.net/20.500.14094/90003439>



ブラキコム・リニアリローバ；自然集団の 細胞学的構造と動態について

渡 邊 邦 秋
(神戸大学教養部)

本日お話するブラキコム *Brachycome* に関する細胞学的研究は、シドニー大学名誉教授の SMITH-WHITE 博士が中心になって1965年から始められたものです。本来ならば彼がこの演壇で講演をされるのが適当でしょうが、しばらく一緒に仕事をさせていただいたということで、力不足ではありますが、私が代役をつとめさせていただきます。十分に吟味されていないデータも使って話を進めてまいります。独断的解釈やまちがいも多々あるかと思いますが、すべて私の責任です。大いに御批判いただければ幸いです。

***Brachycome lineariloba* の概観** *Brachycome* 属は、オーストラリアおよびニュージーランドに固有なキク科の植物群です。この属は葯の形態の違い等により、2つの亜属 *Brachycome* と *Metabrachycome* に分けられ、前者は染色体基本数 $x=2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 14$ を持つ45種4変種を含み、オーストラリア東部に分布の

中心をもっています。後者は $x=8, 9$ を持つ17種4変種を含み、オーストラリア西部に分布の中心をもっています (SMITH-WHITE et al. 1970)。

本日お話する *Brachycome lineariloba* は、多様な染色体基本数をもつ *Brachycome* 亜属に含まれ、オーストラリア中央部低地の半砂漠地帯に自生しており、generation time は、7月中旬から9月中旬までのおよそ8週間くらいできわめて短命な一年生草本です。種子の形態、植物体の外部形態、分布等から DAVIS 博士は *Brachycome* 亜属の系統関係を図1のように考えています (DAVIS, 1948)。染色体数は SMITH-WHITE 博士によって調べられたものです。*B. lineariloba* は superspecies *leptocarpa* の1種に分類されており、細胞学的情報も考慮しますと、*B. leptocarpa* ($2n=6$)、*B. debilis* ($2n=6$)、*B. campylocarpa* ($2n=8, 10, 12$) などにきわめて近縁であると思われます。

この *B. lineariloba* には染色体数 $2n=4, 8, 10, 12, 16$

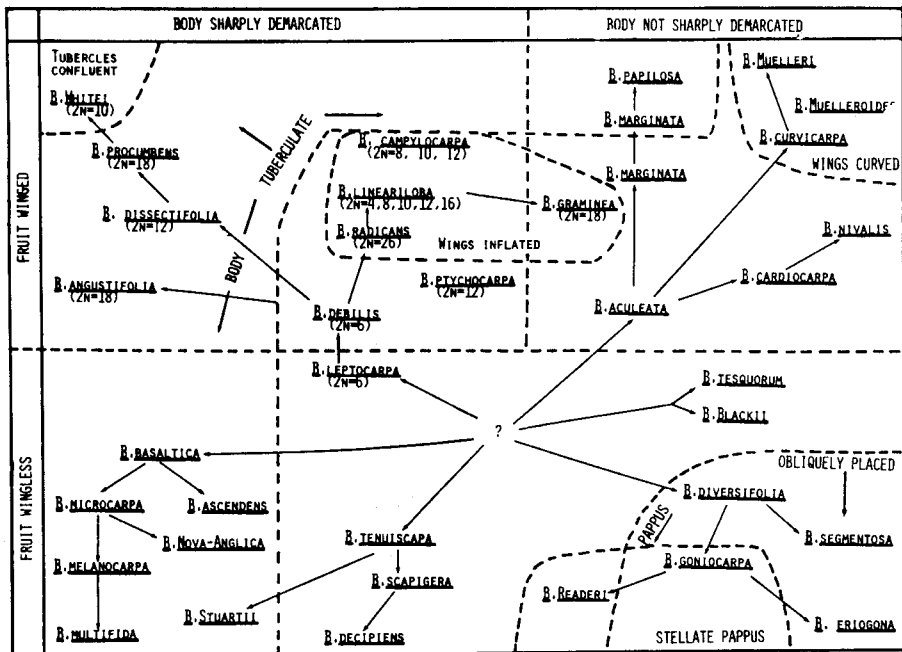


図1 *Brachycome* 亜属に含まれる種の系統 (DAVIS 1948 から)

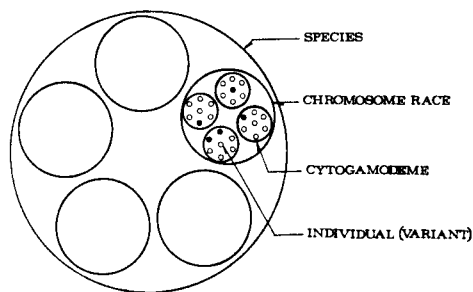


図2 *Brachycome lineariloba* における種の内部構造の模式図

を持つ5つの植物群が存在することがわかっています。各々を以後 chromosome race A($2n=4$), D($2n=8$), E($2n=10$), B($2n=12$), C($2n=16$) と呼びます。アルファベットは、発見の順序にしたがってつけられたものです。各 chromosome race は、細胞学的に識別できるいくつかの地域個体群から成り立っています。これらの個体群を cyto (gamo) deme と呼びます。また、これらの個体群中には、さまざまな変異個体が低頻度でみつかっています。図2は、このような *B. lineariloba* の内部構造を模式的に示したものです。

$2n=4$ を持つ race A を除いて、残りの chromosome race は南部の海岸地帯から内陸部にむけて帯状に分布しています。各 race の帯状の分布は、*B. lineariloba* が野外で生育している時期、8月の降雨量と対応しているように思われます。Race D($2n=8$) および race E($2n=10$) は南部の海岸地帯に分布し、石灰岩上で生育しています。自生地の大部分で両 race は混生していて、race D($2n=8$) が単独で生育している場所はみつかっていません。しかし、race E($2n=10$) はこの混生地帯よりさらに内陸部にまで分布し、やがて分布の北縁部分で race B($2n=12$) との混生集団になります。さらに内陸部では race B($2n=12$) の単独集団になっています。この race B($2n=12$) が自生している地帯は特別なユーカリの種類が独特な植物社会を形成しており、malle と呼ばれています。このユーカリ林が認められなくなり、さらに乾燥した大陸内部には、race C($2n=16$) の単独集団がみつかっています。このように、染色体数の多い race ほど、より乾燥した大陸内部に、より広大な分布域を持っています。Race A($2n=4$) の分布域(図4)は、race B($2n=12$) および C($2n=16$) の一部と重なっています。

各 race の形態的な違いは、植物体の size にあります。Race D($2n=8$) が最も小さく、草丈は4-5cmで、染色体数の多い race ほど大きくなり、race C($2n=16$) では15-20cmにもなります。ところが、草丈は生育条件によってかなり変化するために、野外では草丈だけをたよりに各 race を識別することは困難です。しかし、水分・

光条件を一定にして実験室で育てると、草丈は各 race によってはっきりと違いがあることがわかります。また、染色体数の多い race ほど、より直立した、より長い花梗をもっています。Race D($2n=8$) は極端に短い花梗をもっていますので、race E($2n=10$) との混生集団の中から確実にこの race D($2n=8$) を識別することが可能です。Race A($2n=4$) は、草丈、花径の大きさ、舌状花の長さ、花梗の長さは5 race 中最大で、花梗は最も直立しています。しかも、self-incompatible で outbreeding により系統が維持されています。他の race は舌状花が著しく小さく、めだたない花をもち、self-compatible で(雄ずいをもたない舌状花を除き)、主に inbreeding で系統が維持されています。つまり race A($2n=4$) は、形態的、生理的に、また分布様式に関しても、染色体数の変化と並行した形質の変化をしている race D($2n=8$), E($2n=10$), B($2n=12$), C($2n=16$) とは、かなり異なる植物群であると思われます (SMITH-WHITE and CARTER 1970, WATANABE 1975 a, b)。

Race A($2n=4$) の集団構成と動態 これまでに、*B. lineariloba* の素描をしてきましたが、これから細胞学的データを中心にして、 $2n=4$ をもつ race A についてくわしく述べてゆくことにします。この race には、4個の常染色体のほかに、いくつかのB染色体を含む個体がみつかっています。およそ1000個体について、核型を分析したところ、常染色体に関して、20種類の異なる核型がみつかりました。そのうち、特に高頻度で出現する4つの核型を、発見の順に、cytodeme A₁, A₂, A₃, A₄ と呼びました。これら各 cytodeme の染色体は、分裂中期の形態だけでなく、前中期における凝縮のパターンでも、その個性性を識別できるために、よりくわしい核型の比較分析が可能です。この凝縮パターン、分裂中期の染色体形態、各 cytodeme 間の交雑で得られた雑種の減数分裂における染色体間の親和性(表1)などをもとにして各 cytodeme を比較してみると、図3に示されているよ

表1 各ディームおよびそれらの雑種の減数分裂における染色体対合

ディームまたは雑種	染色体対合形態	
	2個の2価染色体	1個の4価染色体
A ₁	261 PMC	0 PMC
A ₂	250	0
A ₃	239	0
A ₄	469	0
A ₁ ×A ₂	1 ^a	731
A ₂ ×A ₃	641	0
A ₁ ×A ₃	0	379
A ₁ ×A ₄	2 ^a	131

a ; 異型2価染色体

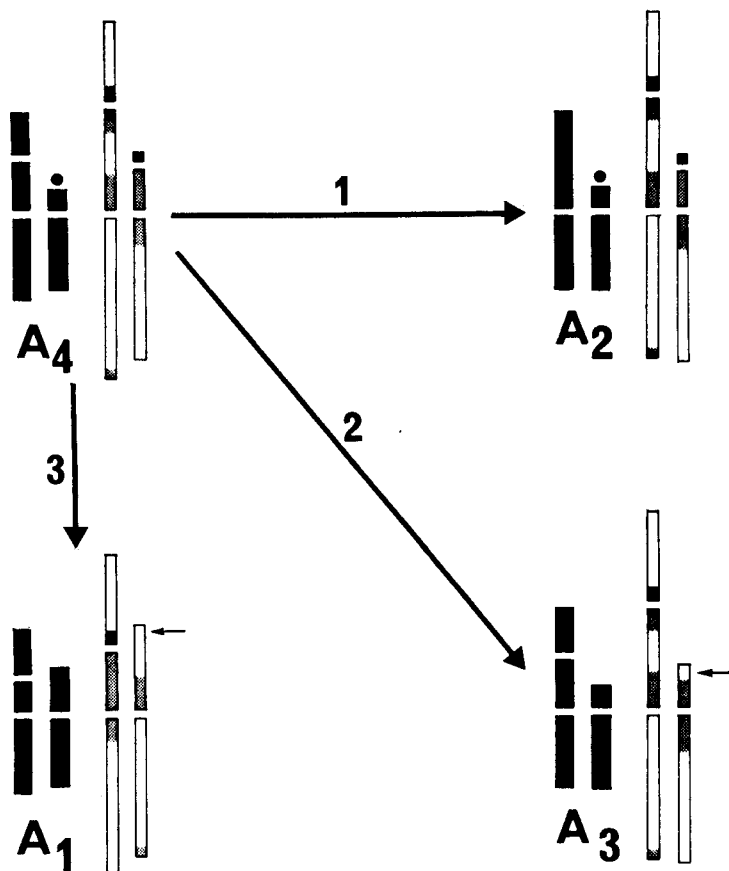


図3 *B. lineariloba* race A($2n=4$) の各 cytodeme の細胞分裂中期および前期の核型
前中期の染色体で黒くぬりつぶした部分は heterochromatin を意味し、網点部分は、白色の部分に比べて早く凝縮をする chromatin を示す。A₄ を最も古い祖先型と考え、他の A₁, A₂, A₃ は、それぞれ転座、欠失または二次狭窄の発現の抑制等によって導びかれたと考えている。A₁ および A₃ における小矢印は、凝縮型の変化が認められた部分を示している。

うに、A₄ と A₂ の違いは大型染色体の二次狭窄の有無に、A₄ と A₃ の違いは小型染色体の付随体の有無と、その付随体に隣接している短腕の端の凝縮パターンに、A₄ と A₁ の違いは、大型付随体をもつ染色体が A₄ では次中部狭窄型染色体で、小型染色体は次端部に狭窄をもっているが、一方、A₁ では付随体をもつ染色体は次端部に狭窄をもち、小型染色体は次中部に狭窄をもつ点に、つまり、大型付随体をもつ染色体が A₄ と A₁ では、各々逆になっているという点です。また、矢印で示していますように、凝縮パターンにもわずかな違いがあります。これら核型の違いはお互いに単純な染色体の構造変化により互換されうるものと思われます。各 cytodeme の形態的な違いは、舌状花弁の色が、A₃ では完全に白色ですが、他の cytodeme ではやや青紫色をしているということです。

B 染色体に関しては、各 cytodeme に出現する頻度の取りあげてお話しします。大きさおよび性質の違いがあ

る 2 種類の B 染色体がみつかっています。およそ 4 μ の大型 B 染色体は個体によって 1-3 個、1 μ の小型 B 染色体は 1-22 個含まれています。表 2 に示されているように、大型 B 染色体は頻度が多少異なりますが全ての cytodeme でみつかっています。ところが、小型 B 染色体は cytodeme A₃ では全くみつかりません。調査個体数がまだ十分とはいえませんが、このようなデータは、各

表 2 *Brachycome lineariloba* race A($2n=4$) 自然集団における B 染色体の出現頻度

Cytodeme の 種 類	B 染色体をもつ植物体の数		調査した植物 体総数
	大型 B 染色体 (1-3 個)	小型 B 染色体 (1-22 個)	
A ₁	23	6	228
A ₂	28	5	181
A ₃	18	0	191
A ₄	10	3	142

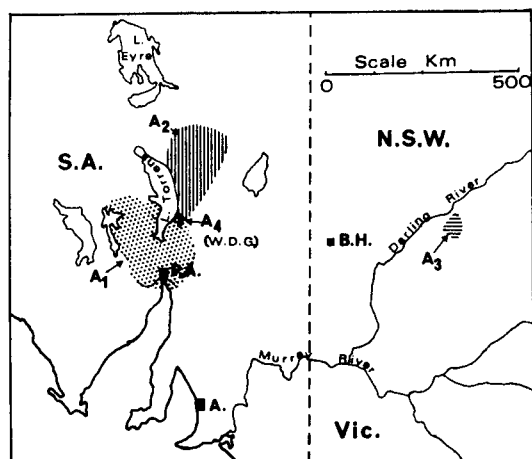


図4 *Brachycome lineariloba* race A($2n=4$) を構成する各 cytodeme の地理的分布

A—Adelaide, B.H.—Broken Hill, P.A.—Port Augusta, W.D.G.—Wild Dog Glen(cytodeme A₄)

cytodeme の分化を考える手がかりを与えてくれます。すなわち cytodeme A₃ の集団 size は、図4に示されているように小さく、しかも他の cytodeme と地理的に大

きく隔離されていること；小型B染色体の出現頻度は、他の cytodeme においてもきわめて低いこと；大型B染色体は、同一個体内では各細胞に同数含まれ比較的安定であります。それに対して、小型B染色体は、同一個体内でも細胞によって含まれる数が異なり、きわめて不安定です。このようなことから、1) cytodeme A₃ に分化した個体群は最初から小型B染色体を含んでいなかった；2) cytodeme A₃ では、他の cytodeme にくらべて急速に小型B染色体の消失がおこった；3) A₃ が他の cytodeme から分化した後に小型B染色体が他の cytodeme 内に生じた；等が考えられますが、私は1)が最も可能性が高い仮説であろうと思っています。大型B染色体は cytodeme A₂ において、やや高頻度にとめられますが、全ての cytodeme に出現しているところから、これら大型B染色体は各 cytodeme が分化する以前に race A 内に生じていたと思われます (CARTER and SMITH-WHITE 1972, WATANABE et al. 1975)。

さて、このような常およびB染色体の形質、地理的分布を考えあわせると、各 cytodeme は、図3のような関係にあるものと思われます。つまり、分布の中心にあり、しかも各 cytodeme の核型の特徴をすべて兼ねそな

表3 *B. lineariloba* race A($2n=4$) の Wild Dog Glen 自然集団における核型分析の結果

採 集 地	植物体総数	核 型 (植物体数)
40 km NE of site 2	50	A ₂ (45), A ₂ +1B(5)
40 km N of site 2	10	A ₂ (6), A ₂ +3B(1), A ₂ +2B(1), A ₂ +1B(2)
16 km N of site 2	11	A ₂ (8), tri.A ₂ (1), A ₂ ×A ₄ (1), A ₄ (1)
1.6 km N of site 2	9	A ₄ (5), A ₂ (4)
Site 2	9	A ₄ (9)
3	9	A ₄ (7), A ₄ +1B(1), A ₄ ×A ₂ (1)
4	10	A ₄ (9), A ₄ +1B(1)
5	9	A ₄ (6), A ₄ ×A ₂ (3)
6	19	A ₄ (17), A ₄ +1B(1), tri.A ₄ (1)
7	29	A ₄ (19), A ₄ +1B(3), A ₄ ×A ₂ (2), tri.A ₄ (3), var. 2A ₄ (1), var. 3A ₄ (1)
8	10	A ₄ (8), A ₄ +1B(1), A ₄ +2B(1)
9	18	A ₄ (15), A ₄ +1B(1), tri. A ₄ (1), A ₁ (1)
10	27	A ₁ (13), var. 1 A ₁ +1B(3), A ₁ +micro Bs(1), A ₁ ×A ₄ (1)
11	10	A ₄ (7), A ₄ +3B(1), tri. A ₄ (1), A ₁ ×A ₄ (1)
12	20	A ₄ (17), A ₄ +micro Bs(3)
13	14	A ₁ (7), var. 1A ₁ (5), var. 6A ₁ (2), A ₁ ×A ₄ (1)
14	7	A ₄ (2), A ₁ ×A ₄ (1), A ₁ (4)
15	7	A ₁ (3), var. 1A ₁ (3), A ₁ ×A ₄ (1)
16	10	A ₁ (10)
17	7	A ₁ (5), A ₁ ×A ₄ (2)
18	8	A ₁ (8)
1.6 km S of site 17	7	A ₁ (7)
3.2 km S of site 17	9	A ₁ (7), A ₁ +1B(1), var. 5 A ₁ (1)
0.5 km W of site 3	6	A ₁ (5), A ₁ +1B(1)

注： tri.=三倍体, var.=変異体

えた A_4 から、他の cytodeme が、二次狭窄部の欠失または機能の抑制、付随体部分の欠失、付随体部分の転座等によって導びかれたものと推定されます。異なる cytodeme の分布が接触している場所で、その集団構成を分析したのが表3です。表の上は図4の地図上の北にあたり、下(南)にゆくにつれて集団を構成している cytodeme が、 A_2 から A_4 、さらに A_1 へと順に変わっているのがおわかりいただけると思います。また、 A_2 と A_4 の混生地域は 20 km 以上にもわたり漸進的に2つの cytodeme の出現頻度の変化がみとめられます。ところが、 A_4 と A_1 の混生地域は 1 km にもみちません。 A_2 と A_4 では雑種の形成がおこっても、その F_1 雑種の減数分裂で2個の2価染色体が形成されて正常に子孫が得られるために、 A_2 および A_4 はお互いの分布域内で雑種を形成したり、その雑種が各々の cytodeme に戻し交雑をしたりしても、各ゲノムは維持されるために、お互いに深い浸透が可能になったと考えられます。しかし、 A_4 と A_1 との雑種が形成された場合、減数分裂で1個の4価染色体が形成されるために、引きつづく配偶子形成が異常になってまいります。その結果表3に示されるようにこの地域に多くの変異個体が生じているものと思われます。いいかえれば A_4 および A_1 のそれぞれのゲノムは、お互いに他の集団内では安定的に維持されない、そのために混生地域が広がらないと思われます。このように outbreeding により集団を維持している植物群では、染色体構造の違いが各々の集団を隔離する大きな要因となります。そこで A_2 と A_4 の集団が接触し、しかもお互いの分布域内に深く浸透し、広い地域にわたってゆるやかな出現頻度のクラインが生じることができたのは、両 cytodeme の細胞学的類似性が大きな要因であると考えて、このクラインを cytocline と呼んでみました。この地域内では、両 cytodeme 間に広範な遺伝子の流れが生じていると思われます (SMITH-WHITE 1968, WATANABE et al. 1975)。

Race C ($2n=16$) の集団構成と動態 次に、染色体数の最も多い race C ($2n=16$) について述べてみます。核型分析は10集団およそ 1000個体について行なわれ、約 40 種類の異なる核型がみつかりました。これらは、 $2n=14$ から 18 までの数の変化と、欠失、転座等による染色体の形の変化です。この race C では、Wilcannia や Broden Hill などの東部集団から cytodeme C_1 、Port Augusta の北方に位置する西部集団から cytodeme C_2 の2種類の核型を異にする個体群が識別されました。調査した集団のうち、race C_1 ($2n=16$) が race A_3 ($2n=4$) と混生している集団、race C_2 ($2n=16$) が race B ($2n=12$) と混生している集団、変異個体が最も多く見つげられた Broken Hill の集団についてお話ししてみたいと思います。



図5 Wilcannia 東 72 km 地点における race A_3 ($2n=4$, □), および race C_1 ($2n=16$, ●) の混生集団の一部 (5m×10m; scale 2m)

図5は race C ($2n=16$) と race A_3 ($2n=4$) が混生している場所で、5m×10m の区画内に生育している *B. lineariloba* をすべてかきこんであります。race A_3 ($2n=4$) が210個体、race C_1 ($2n=16$) が188個体、両 race が、ほぼ同じ頻度で密に自生しています。この調査をした1973年には全く雑種がみつかりませんでした。10年間にわたって同じ調査がなされていますが、この2 race の混生地帯全域で見いだされた雑種はわずかに10個体内外です。形成された雑種も減数分裂がきわめて異常になり、不稔です。したがって、両 race の染色体構成は混生していてもほとんどお互いの影響をうけていません。つまり、両 race は同一場所に生育していてもお互いに良く隔離されており、それぞれ異なる breeding population を形成しているということが出来ます。

次に、race C_2 ($2n=16$) が race B ($2n=12$) と混生している集団について述べることにします。Port Augusta の北には、この2 race の混生地帯が南北におよそ 70 km も続いています。南にゆくほど race B ($2n=12$) の割合

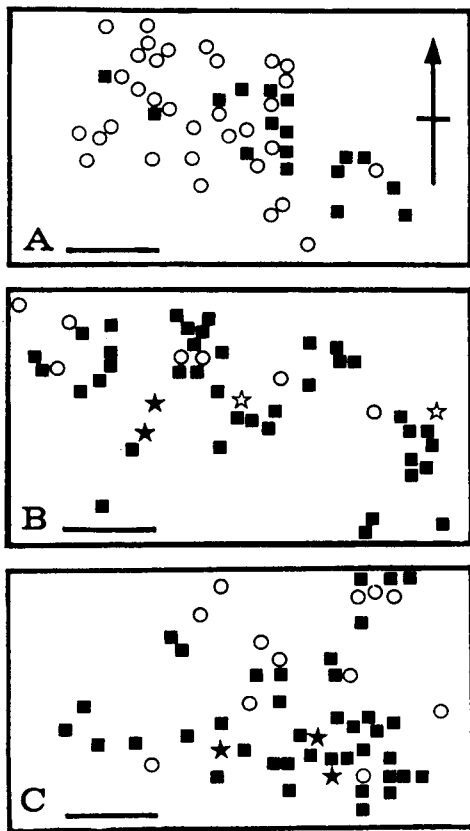


図6 Port Augusta 北3地点における race B($2n=12$, ■), race C₂($2n=16$, ○) およびそれらの雑種子孫 ($2n=14$, ★, $2n=15$, ☆) の混生集団の一部 (scale 3 m)

が増加し、図6-Cの南約10kmではrace B($2n=12$) 単独の集団になっています。また、図6-Aの北約30kmでは、race C₂($2n=16$) の単独集団になっています。この地域内には $2n=14$ および 15 をもつ個体が出現することから、race B($2n=12$) と C₂($2n=16$) の間で雑種が形成されていると思われます。図6-A, B, C に示されているように2つの異なる race が、お互いの分布域内に clinal に浸透している様子は、図3に示された race A₂($2n=4$) と A₄($2n=4$) との混生集団構成ときわめて類似しています。ところが、race A₂($2n=4$) や A₄($2n=4$) は outbreeding により系統を維持し、race B($2n=12$) や C₂($2n=16$) は主に inbreeding で系統を維持しています。したがって後者では、栄養体繁殖をおこなっている集団と同じように、それぞれ独立して分布域を拡大できる。つまりこれらの自然集団の構成は、まさに race 間の競争とか、生態的諸条件への適応度とか、異なる2集団が接触してからの時間などによって決定されていると思われます。

染色体数のより多い race ほど後になって生じ、より

表4 *B. lineariloba* race B($2n=12$) と race C($2n=16$) の混生地域から採集された染色体数 $2n=14$ をもつ植物体から得られた子孫の染色体数

染色体数	植物体の数(%)
$2n=12$	14(45)
$2n=13$	8(26)
$2n=14$	5(16)
$2n=16$	4(13)
総個体数	31(100)

大きな乾燥への適応能力をもつために、大陸内部へと分布を広げることができたと同時に、現在も進行している乾燥化にともなって染色体数のより多い race は、より少ない race の分布域内にも広がって(つまり、南下して)いると思われます。Race C($2n=16$) と B($2n=12$), race B($2n=12$) と E($2n=10$), race E($2n=10$) と D($2n=8$) 間の幅広い混生地帯の存在は、その証拠であろうと思います。Race D($2n=8$) は、race E($2n=10$) が南に分布域を拡大したために全分布域で混生状態になっているのではないかと思います。

時間の経過とともに、race C($2n=16$) はさらに南下してくると思われます。時おり形成されている race B($2n=12$) × C₂($2n=16$) 間の雑種は、表4に示されるように稔性があり、両 race にくらべてあまり生育力に差がないために、雑種子孫が集団内にある頻度で保有されています。 $2n=12$ および 16 をもつ個体の核型は集団内ではほぼ一様で安定しており、雑種形成による影響はほとんどみとめられません。

最後に、最も多くの変異体が見つかった Broken Hill の集団についてお話してみたいと思います。439 個体の核型分析をおこなったところ、その14.5%が cytodeme C₁ からの何らかの変異個体で、その変異個体のうち、70%が変異を homo にもつ核型です。優占している cytodeme C₁ から、相互転座によって生じたと思われる2種類の変異核型をもつ個体が、かなりの頻度で出現しています。これらの変異体は、図7の番号6の調査小集団で高頻度に見つかり、そこを中心にして周囲の小集団では頻度が低くなっています。番号4と11の小集団中には、この2種類の変異体の中間タイプつまり雑種個体が認められますので、この集団内では多少の outbreeding もおこなわれていることがわかります。高頻度で出現している変異体の核型は、図8-B, C に示されているように、変異を homo に含み減数分裂もきわめて安定しており、種子稔性も高く、この集団で優占している cytodeme C₁ と全く変わりません。Self-compatible で主に inbreeding によって系統を維持している race C($2n=16$) では、生じた hetero な変異が一代で homo に安定すること

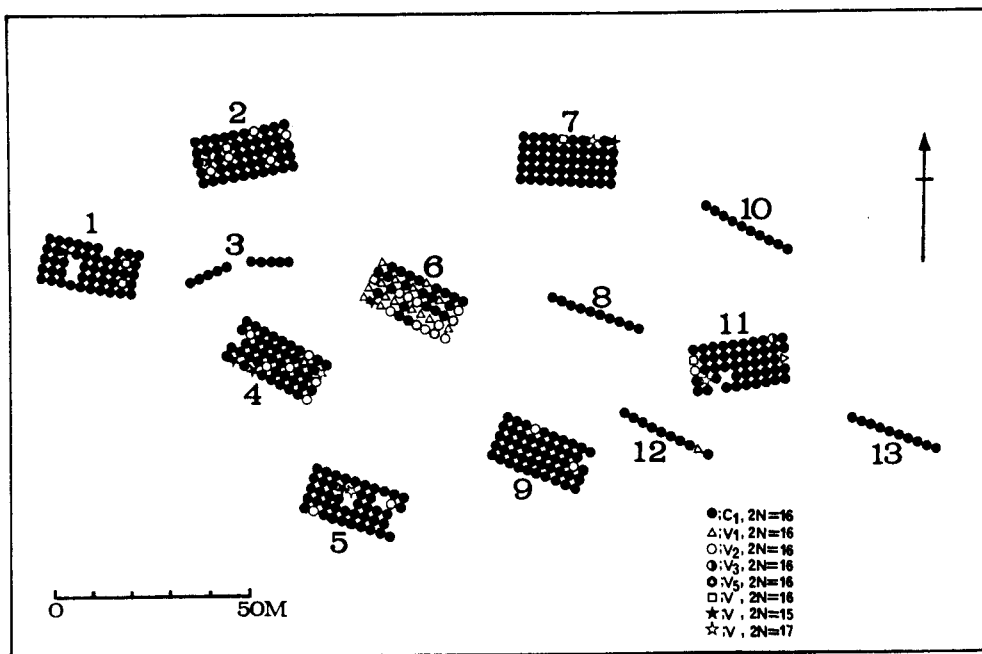


図7 Broken Hill 西 11.2 km の race C₁ (2n=16) 自然集団

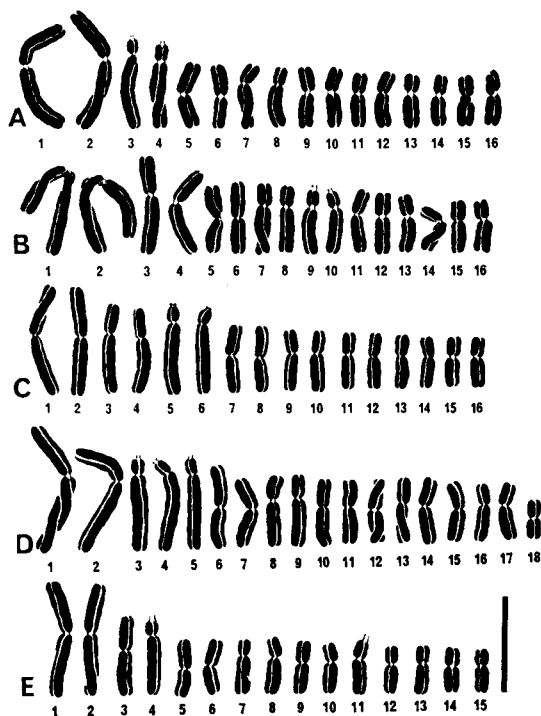


図8 体細胞分裂中期における *B. lineariloba* race C の核型

A, cytodeme C₁. B, variant 1. C, variant 2. D, variant 19. E, variant 24. (scale 10 μ)

ができ、よほど生育力が弱い変異個体でないかぎり集団内に温存されるものと思われます (WATANABE et al. in

preparing).

Chromosome race E(2=10), B(2=12), C(2=16)

の起原 染色体数が同じ race 内にも複雑な内部構造が存在することがわかりましたが、次に、染色体数が異なる各 race がどのような起原をもつかという問題について述べてゆきます。図11に示しましたように、race A (2n=4) が染色体の供給源になり、染色体数が増加した race が次々に生じてきたのではないかというのが結論です。その根拠として、第一に各 race の分布が race A (2n=4) を除いて染色体数が多いものほど、より乾燥した内陸部に生育しているということです。この地方では7000-8000年前から極端な乾燥化が進行しており、より乾燥に耐えられるものほど、より遅れて生じてきたと考えられるからです。第二に、race A(2n=4) を除き各 race は、そのゲノム内に染色体の凝縮および弛緩に関して非同調な2組の染色体セットをもっていて(図10-A, B), もし、染色体数の減少がおこったと仮定すると、より異質な2対の大型染色体が除去されてもよいはずであるが、これらの染色体は、race D(2n=8), E(2n=10), B (2n=12), C(2n=16) 間でほとんど変化していないこと、しかも、各 race と race A(2n=4) との雑種の細胞内では、race A(2n=4) の染色体と各 race の小型染色体が、大きさおよび分裂期での凝縮および弛緩のパターンで、著しく類似しています(図9-B および 10-C)。さらに、染色体の形態的特徴だけでなく、両染色体は減数分裂においても高い相同性があることが示されています。例えば表5は、race A₁(2n=4) × B(2n=12) の F₁ 雑種 (2n

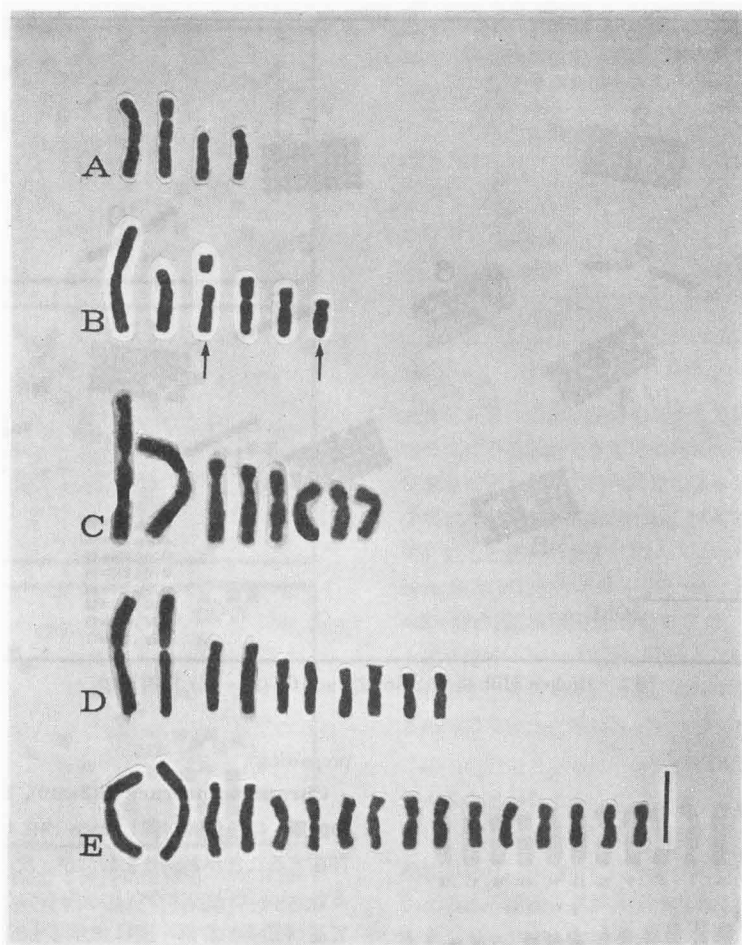


図9 体細胞分裂中期における *B. lineariloba* の核型

A, race A₃ (2n=4). B, race A₃ × D 雑種 (2n=6, A₃ 由来の染色体に矢印).
C, race D (2n=8). D, race E (2n=10). E, race C₁ (2n=16). (scale 10 μ).

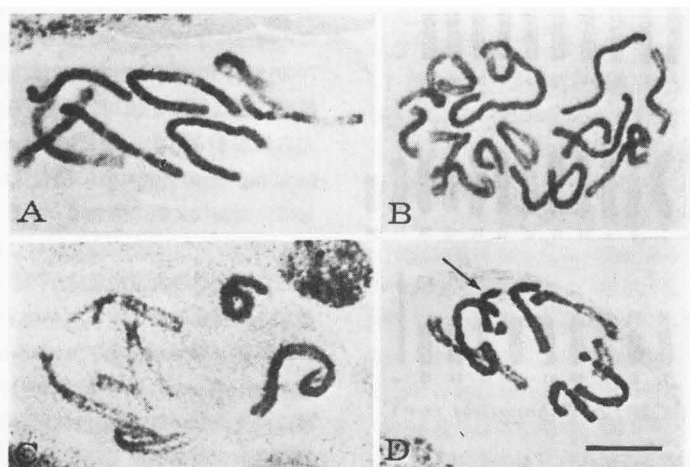


図10 体細胞分裂前中期における *B. lineariloba* および *B. lineariloba* × *B. campylocarpa* 雑種の染色体

A, *B. lineariloba* race D (2n=8). B, *B. lineariloba* race C₁ (2n=16). C, *B. lineariloba* hybrid race A₃ × D (2n=6). D, *B. lineariloba* race A₁ × *B. campylocarpa* race A (2n=6+1 B). (scale 10 μ).
race および雑種細胞における染色体の非同調的凝縮に注目, *B. lineariloba* に含まれB染色体 (矢印) は *B. campylocarpa* 染色体と, 同調的凝縮を示している.

表5 *B. lineariloba* race A(2n=4)×race B(2n=12) 雑種 (2n=8) の減数分裂における染色体対合

染色体対合	花粉母細胞 の数(%)	対 合 形 態 の 解 釈
1 _{VII} +1 _I	2(0.7)	1 chain _{VII} (1A, 2A, 1B, 3B, 4B, 5B, 6B)+2B
	1(0.3)	1 chain _{VII} (1A, 2A, 2B, 3B, 4B, 5B, 6B)+1B
1 _{VI} +2 _I	4(1.4)	1 _{VI} including one triple chiasma and 1B+2B+1 chro.
	1(0.3)	1 chain _{VI} +2B+1 chro.
	1(0.3)	1 _{VI} including one triple chiasma+1B+2B
	1(0.3)	1 chain _{VI} including 2B+1B+1 chro.
1 _V +1 _{III}	3(1.0)	1 _V (ring _{IV} -2B)+1 _{III} (chain 1B and other 2 chros.)
1 _V +1 _{II} +1 _I	2(0.7)	1 _V (ring _{IV} -1 chro.)+1 _{II} (1B-1 chro.)+2B
	1(0.3)	1 _V (ring _{IV} -2B)+1 _{II} (1B-1 chro.)+1 chro.
	1(0.3)	1 chain _V including 1B+1 _{II} (2B-1 chro.)+1 chro.
1 _V +3 _I	26(8.8)	1 chain _V +1B+2B+1 chro.
	3(1.0)	1 _V including one triple chiasma+1B+2B+1 chro.
	1(0.3)	1 _V (ring _{IV} -1 chro.)+1B+2B+1 chro.
	1(0.3)	1 chain _V including 1B=2B+2 chros.
	1(0.3)	1 chain _V including 2B+1B+2 chros.
1 _{IV} +1 _{III} +1 _I	6(2.0)	1 ring _{IV} +1 chain _{III} (1B-1 chro.-2B)+1 chro.
	2(0.7)	1 ring _{IV} +1 chain _{III} (1B-1 chro.-1 chro.)+2B
	2(0.7)	1 chain _{IV} +1 chain _{III} (1B-1 chro.-1 chro.)+2B
	1(0.3)	1 ring _{IV} +1 chain _{III} (2B-1 chro.-1 chro.)+1B
1 _{IV} +2 _{II}	12(4.1)	1 ring _{IV} +1 _{II} (1B-1 chro.)+1 _{II} (2B-1 chro.)
	4(1.4)	1 chain _{IV} +1 _{II} (1B-1 chro.)+1 _{II} (2B-1 chro.)
1 _{IV} +1 _{II} +2 _I	37(12.6)	1 ring _{IV} +1 _{II} (1B-1 chro.)+2B+1 chro.
	27(9.2)	1 ring _{IV} +1 _{II} (2B-1 chro.)+1B+1 chro.
	12(4.1)	1 chain _{IV} +1 _{II} (1B-1 chro.)+2B+1 chro.
	4(1.4)	1 chain _{IV} +1 _{II} (2B-1 chro.)+1B+1 chro.
	2(0.7)	1 ring _{IV} +1 _{II} (1 chro.-1 chro.)+1B+2B
	1(0.3)	1 chain _{IV} including 2B+1 _{II} (1 chro.-1 chro.)+1B+1 chro.
1 _{IV} +4 _I	100(34.0)	1 ring _{IV} +1B+2B+2 chros.
	26(8.8)	1 _{IV} including one triple chiasma +1B+2B+2 chros.
	1(0.3)	1 chain _{IV} +1B+2B+2 chros.
2 _{III} +1 _{II}	1(0.3)	1 chain _{III} +1 _{III} including one triple chiasma and 2B+1 _{II} (1B-1 chro.)
2 _{III} +2 _I	1(0.3)	1 chain _{III} +1 chain _{III} including 1B+2B+1 chro.
1 _{III} +2 _{II} +1 _I	3(1.0)	1 chain _{III} +1 _{II} (1 chro.-1 chro.)+1 _{II} (2B-1 chro.)+1B
1 _{III} +1 _{II} +3 _I	1(0.3)	1 chain _{III} +1 _{II} (2B-1 chro.)+1B+2 chros.
1 _{III} +5 _I	1(0.3)	1 chain _{III} +1B+2B+3 chros.
3 _{II} +2 _I	1(0.3)	1 _{II} (1B-1 chro.)+1 _{II} (1 chro.-1 chro.)+1 _{II} (1 chro.-1 chro.)+2B+1 chro.
花粉母細胞総数	294(99.4)	

chro.; 染色体 1A, 2A, 3B, 4B, 5B, 6B のうち, いずれかの染色体

＝8) の染色体対合を示していますが, ひじょうに複雑な対合がみられ, race A_I(2n=4) の染色体が race B(2n=12) の小型染色体に高い親和性をもっていることがわかと同時に, race B(2n=12) のゲノム内にかなりの重複があることがわかります. 第三に, 染色体数の多い race ほど植物の size も大きくなり, 生育力もますますことがあげられます. しかも, race A(2n=4)×D(2n=8) の F₁ 雑種は race E(2n=10) に, race A(2n=4)×E(2n=10) の F₁ 雑種は race B(2n=12) に, race A (2n=4)×

B(2n=12) の F₁ 雑種は race C(2n=16) の植物 size にほぼ相当します. このように各 race は race A(2n=4) との雑種形成により size が増大し, さらに花梗および舌状花冠が長くなり, 花梗が直立してきます. 第四に, 分類学的 (外部形態に重点を置いて) に近縁と考えられている種の染色体数が n=3 や 4 であること. 第五に breeding system に関して, race A(2n=4) は self-incompatible で, 他の race は self-compatible であること. 一般に, 近縁植物群内において self-compatible な植物

群は、self-incompatible な植物群から分化してくると考えられています。これは、self-incompatible をひきおこす遺伝子が、新しくできてくることよりは、うまく作用しなくなったり、失なわれたりする方が容易におこりうる変化であるからです。形態学的にも、細胞学的にも近縁であると考えられる *B. leptocarpa* ($2n=6$), *B. debilis* ($2n=6$), *B. campylocarpa* ($2n=8, 10, 12$) は長い舌状花をもち、self-incompatible です。 *B. lineariloba* においても self-compatible な植物群は、self-incompatible な植物群から由来したと思われます。このことに関連して、race E($2n=10$) の特殊な配偶子形成機構についてお話ししておきます。この race の減数分裂ではきわめて規則正しく、 $4\text{ II}+2\text{ I}$ が形成され、花粉母細胞側では、この1価染色体は行動を共にして、4個の染色体を持つ分子と6個の染色体をもつ分子が形成されます。前者は退化して雄性配偶子として発達せず、後者のみが受精にあずかる雄性配偶子として発達します。一方、胚のう母細胞側では、これら1価染色体は、胚のうが形成されるまでに退化し、4個の染色体をもつ雌性配偶子が形成されます。こうしてつくられた両配偶子が合体して ($6+4=10$)、race E の $2n=10$ が維持されているのです。このような複雑な配偶子形成をおこなう race E($2n=10$) が、安定した個体群を維持できたのは、self-compatible で inbreeding ができる繁殖様式によるところ大であったと思われます。以上の理由から、 $D(2n=8) \rightarrow E(2n=10) \rightarrow B$

($2n=12$) $\rightarrow C(2n=16)$ という染色体数が増加する方向に分化が進行したものとされます。Race D のように $2n=8$ をもつ植物の減数分裂で異常がおこり非減数の配偶子が形成され、これが race A($2n=4$) のように $n=2$ をもつ配偶子と合体すると、 $2n$ で10をもつ F_1 雑種ができ、この雑種の減数分裂では、 $4\text{ II}+2\text{ I}$ が形成されるはずです。しかし、2個の1価染色体が確実に雄性配偶子に伝達されるような染色体間の組み換えがおきない限り race E($2n=10$) のような植物は生じてこないと思われます。Race D($2n=8$) $\times$ E($2n=10$) の F_1 雑種の減数分裂では付加した染色体を含む大型の3価染色体が形成されることから race D($2n=8$) 由来の大型染色体の一部が、付加された染色体に転座していることが予想されます。転座した部分には、おそらく花粉形成に欠くべからざる遺伝子が存在し、その染色体を含むことができた分子だけが、受精にあずかる雄性配偶子として完全に発達できたのでしょう。他方胚のう母細胞側では、1価染色体の分配や退化の様子が、各個体によってかなり異なり、花粉母細胞側の整然とした染色体行動とは対照的です。つまり、この2本の1価染色体は胚のうの形成に関与する遺伝子群の担荷体ではないことが暗示されます。しかし、なぜ完全に退化してしまうのか？ 現在のところ、うまい説明がみつかりません。とにかくこのような組み換えがおこることによって race E($2n=10$) が生じたと思われます。

次に race B($2n=12$) が race E($2n=10$) のような植物から生じてくる過程は、race E($2n=10$) の胚のう形成前に完全に除去されていた2本の1価染色体が、何かの異常によって除去または退化がおこらず残り、花粉および卵双方から6個ずつ伝達されて、 $2n=12$ をもつ接合子が形成されたと推定されます。この植物の減数分裂では6個の2価染色体が形成され安定した配偶子形成が保障されます。Race E($2n=10$) は不完全な2倍体 quasi-diploid の状態にあり、race B($2n=12$) が生ずる過程は2倍体化 diploidisation ということになります。次に race C($2n=16$) が生ずる過程は、 $2n=12$ をもつ race B のような植物と、 $2n=4$ をもつ race A のような植物が、複2倍体を形成し、それが安定した個体群に発達しているのだらうと思われます(注参照)。

Chromosome race D の起原 以上のように、race D($2n=8$) を出発点として、race E($2n=10$), B($2n=12$), C($2n=16$) が生じてきたと考えますと、次に race D($2n=8$) の起原が問題になってきます。この race の染色体構成は、2組の大型染色体と2組の小型染色体からなり、size のちがう両者は、凝縮および弛緩のパターンに関しても大きな違いがあり、非同調的なサイクルをもっています(図9-Dおよび10-A)、この race に含まれる小型染色体も、大きさ、凝縮のパターンが race A

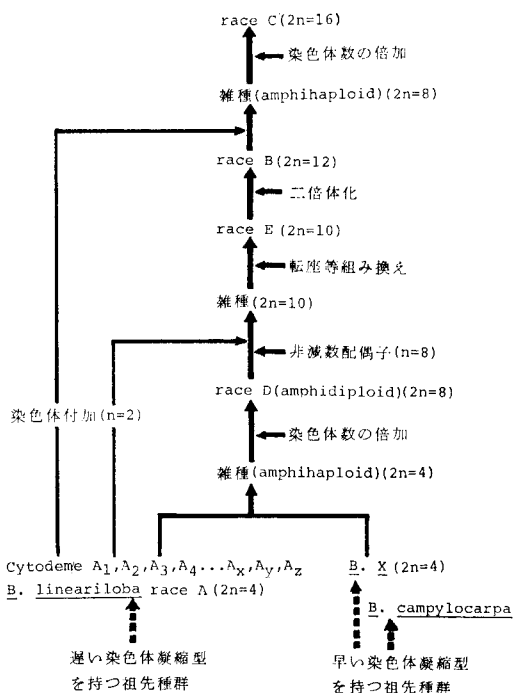


図11 *Brachycome lineariloba* における各 race の起源および系統

($2n=4$) の染色体によく似ており、しかも雑種内では両染色体間に高い親和性があることはすでに述べました (図 9-B および 10-C)。そこで、race D($2n=8$) は race A($2n=4$) を一方の親とする複 2 倍体起原の植物ではないのかと考えたわけです。つまり、染色体の size および凝縮のパターンが著しく異なる 2 種が交雑して、2 様相の race D($2n=8$) の染色体構成ができあがったのではないのかということです。Race A($2n=4$) と $2n=8$ をもつ *B. campylocarpa* との交雑より得られた F_1 雑種 ($2n=6$) では、上記の仮説を裏づけるような染色体の非同調性が観察されました。図 10-D に示されているように、*B. campylocarpa* 由来の 4 本の染色体は、*B. lineariloba* 由来の常染色体にくらべて、強く凝縮しています。興味深いことは、*B. lineariloba* に含まれていた B 染色体 (矢印) が、雑種細胞内において *B. campylocarpa* の常染色体と同じような凝縮パターンを示していることです。この事実が、*B. lineariloba* が近縁他種と交雑することによって、B 染色体がこの race A の中にもちこまれた可能性を示唆します。

現在、 $2n=4$ をもつ植物は *B. lineariloba* race A 以外に、近縁植物群ではみつかりません。したがって、 $2n=4$ をもち、かつ *B. lineariloba* race A と異なる染色体の size および凝縮・弛緩パターンをもつ race D($2n=8$) の一方の祖先種を想定することは、完全に仮説の域を出ません。しかし、race D($2n=8$) の細胞内でみとめられる 2 組の染色体間の凝縮および弛緩のずれが、*B. lineariloba* race A($2n=4$) を含む種間雑種の細胞内に実験的に作りだせる事実は、race D($2n=8$) が複 2 倍体植物起原であることを強く示唆するものと思われます。

B. lineariloba race A($2n=4$) の起原については、まだ十分なデータがそろっていませんが、 $2n=6$ をもつ *B. leptocarpa* や *B. debilis* から染色体数の減少によって導びかれたものかもしれません。

主として、外部形態をよりどころに分類学者によって、*B. lineariloba* として識別された植物群は、細胞レベルでは、きわめて複雑な内部構造をもつダイナミックな小集団から構成されているのです (CARTER et al. 1974, WATANABE et al. 1976, WATANABE et al. in prepairing)。

注) HARLAN と deWET (1975) は、複 2 倍体の形成に関して、「異質な 2 種が交雑し、複半数体を形成した後に接合子内または雑種個体の初期発生段階で染色体倍加がおこり複 2 倍体が形成される」という WINGE (1917) の仮説にあてはまるようなケースは天然ではほとんどなく、非減数の配偶子が形成され、それが受精にあずかって複 2 倍体が形成される場合が多いと総説している。Race D($2n=8$) が、彼らのような複 2 倍体起原であるとする、図 11 に示した複 2 倍体化の過程は、*B.*

lineariloba race A($2n=4$) が *B. species X* ($2n=4$) と交雑する際に、前者に非減数の配偶子が形成され、減数した後者の配偶子と合体して ($2n+n$) の接合子が生ずる。これが成体にまで発達し、減数分裂がおこなわれる際に異常がおこり、再び非減数の配偶子が形成される。この配偶子が、*B. species X* の減数した配偶子と合体すること (戻し交雑) により ($2n+2n$) の接合子が生ずる。これが発生すれば、減数分裂が安定する複 2 倍体植物になる。正逆交雑でも、同じ原理で複 2 倍体が生ずる。また race C($2n=16$) が形成されたと思われる複 2 倍体化の過程も、race A($2n=4$) と B($2n=12$) から同様の原理で進行した可能性もある。

引用文献

- DAVIS, G. L. 1948. Revision of the genus *Brachycome* CASS. I. The Australian species. Proc. Linn. Soc. N. S. W. **73**: 142-241.
- CARTER, C. R. & S. SMITH-WHITE. 1972. The cytology of *Brachycome lineariloba*. 3. Accessory chromosomes. Chromosoma (Berl.) **39**: 361-379.
- CARTER, C. R., S. SMITH-WHITE & D. W. KYHOS. 1974. The cytology of *Brachycome lineariloba*. 4. The 10-chromosome Quasi-diploid. Chromosoma (Berl.) **44**: 439-456.
- HARLAN, J. R. & J. M. J. deWET. 1975. On Ö. WINGE and a prayer: The origins of polyploidy. Bot. Rev. **41**: 361-390.
- SMITH-WHITE, S. 1968. *Brachycome lineariloba*. A species for experimental cytogenetics. Chromosoma (Berl.) **23**: 359-364.
- SMITH-WHITE, S. & C. R. CARTER. 1970. The cytology of *Brachycome lineariloba* 2. The chromosome species and their relationships. Chromosoma (Berl.) **30**: 129-153.
- SMITH-WHITE, S., C. R. CARTER & H. M. STACE. 1970. The cytology of *Brachycome*. I. The subgenus *Eubrachycome*; A general survey. Aust. J. Bot. **18**: 99-125.
- 渡邊邦秋 1975 a. オーストラリア大陸にブラキコム ($2n=4$) を求めて (1). 遺伝 **29** (10): 88-95.
- 渡邊邦秋, 1975 b. オーストラリア大陸にブラキコム ($2n=4$) を求めて (2). 遺伝 **29** (11): 51-57.
- WATANABE, K., C. R. CARTER & S. SMITH-WHITE. 1975. The cytology of *Brachycome lineariloba* 5. Chromosome relationships and phylogeny of the race A cytodesmes ($n=2$). Chromosoma (Berl.) **52**: 383-397.
- WATANABE, K., C. R. CARTER & S. SMITH-WHITE. 1976. The cytology of *Brachycome lineariloba* 6. Asynchronous chromosome condensation and meiotic behaviour in *B. lineariloba* A ($n=2$) $\times$ *B. campylocarpa* A ($n=4$). Chromosoma (Berl.) **57**: 319-331.
- WINGE, Ö. 1917. The chromosomes. Their numbers and general importance. Compt. Rend. Trav. du Lab. de Carlsberg **13**: 131-275.

森島：染色体の変異の生成と適応との関係を示唆するような、随分詳しい御話がありました。少し残念なのは、時間を超過してますので、直接の質問なり具体的な御指摘だけ今お受けして、総合的なコメントなり意見は後の総合討論にまわしたいのですが、今どうしても言っておきたいという人があればどうぞ。

岡田：一番最後に言われた、コンデンセーションのずれについて疑問を感じたのですが、あれはヘテロクロマチンの量の差ではないのだろうかという気がするのですが、つまり、*Brachycome camphylocarpa* から来ただろうとしている染色体は、ほとんどヘテロクロマチンであって、コンデンセーションがずれたのではないと思うのですが、そうしたら、ほとんどの染色体がヘテロクロマチンだと考えても良いのではないのでしょうか。

渡邊：私は *B. camphylocarpa* の染色体のほとんどがヘテロクロマチンであるとは思いません。つまり、*B. camphylocarpa* の染色体は、もとの親植物においては静止核で十分な弛緩をおこない、HEITZ によって定義されたヘテロクロマチン様の行動をとらない。雑種細胞で、はじめて *B. lineariloba* の染色体との凝縮の差が観察される。両種の染色体間で染色体が凝縮している時間、M 期の長さの違いがあり、凝縮が非同調的に進行しているために、その違いが観察できるのだろーと思ひます。

岡田：そうだとすれば、違った種の雑種として良いと考えているわけでしょう。それでは、雑種にはかなりもう一つの方の形質が入り込んでいるわけですか。実際問題として全体を *B. lineariloba* として、その中にレースがたくさんあると考えている以上は、もう一つの種の形質が入っていないということになるのとちがうのですか。

渡邊：*B. lineariloba* race A と異なる凝縮サイクルをもち、 $2n=4$ の植物がみつかっていませんから、祖先種がどのような外部形態をもっていたかという問題はかなり難しいが、あえて想像してみますと、*B. lineariloba* race A より草丈きわめて低く花梗がきわめて短い植物であつたろうと思ひます。Race D が雑種起源であらうと予想した理由は、その染色体構成と植物体の矮小性で、race A と race D のみを取り出して並べみると、草丈・花梗の長さ・舌状花の長さ・種子の数等著しく異なり、両者の間には明らかなギャップがあります。したがって、race A と race D だけしかみつからない場合には、DAVIS 博士も 2 つの植物群に分けたかもしれません。ところが、race E, B, C が私達が予想したように race A の染色体のアディションによって成立した植物群であるとする、染色体数が増加するにつれてより

race A に似たものが生じてくることになります。これらの各 race が race D と race A の中間にあったギャップをうめてしまつて、どこで線を引いて 2 つの群に分けるか、きわめて難しくなつてきたと思ひれます。

森田：*Brachycome lineariloba* と *B. camphylocarpa* とを交雑する際に、どちらを雌にしているのですか。どちらを母親にしても同じようなコンデンセーションが見られるのでしょうか。

渡邊：正逆いずれの交雑によって得られた雑種でも同じような染色体の凝縮・弛緩パターンをもっています。つまり、染色体凝縮のパターンは細胞質の違いによって影響を受けていないことが分ります。

池田：種内で数の少ない染色体というのは、たとえば *Chaenactis* や *Hapropappus* という植物群は、数が減るという方向で考えられているのですが、今御指摘のありましたもので、もう一方の親として $2n=4$ をもつたものと考えられたことがよく分らないのですが、Race A から race C までは、なるほど細胞学的に判りますけれど、その race A の場合は減数したという考えの方がより普通ではないのでしょうか。

渡邊：近縁と考えられる植物群もすべて、 $2n=4$ より多くの染色体数をもっていますので、 $2n=4$ をもつ race A が *B. lineariloba* の出発点と考える場合でも、この植物群が染色体数の減数によって他の植物群から由来したと考えています。現に、DAVIS 博士も *B. lineariloba* は $2n=6$ をもつ *B. leptocarpa* や *B. debilis* から由来していると考えています。染色体構成・地理的分布・外部形態の分析、雑種の分析等から得られた情報の中には、 $2n=16$ をもつ race C から順次染色体数が減少して $2n=4$ をもつ race A が生じてきたことを示す事実は何もない。むしろ、 $2n=4$ をもつ race A が出発点になって、順次染色体が増加した植物群が生じてきたと考える方が、観察結果をうまく説明できる。 $2n=4$ をもつ race A から、*B. lineariloba* としての歴史であつて染色体数が減少する過程は、他の系を使つていてもいっこうにかまわない。一度減少したものは、2 度と増加をしてはいけないということはない。長時間でみると染色体数は増加したり、減少したりしており、たまたま *Haplopappus* とか *Chaenactis* で、染色体数が減少することによって新しい植物群が生じてきたのではないかという動的な歴史の“場面”が各種の情報から推定できるに過ぎないのではないのでしょうか。

森島：まだまだ意見がでそうですが、一応ここで打切らせていただきます。