HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	X線による染色體變換　（エンレイサウ屬染色體研究，第9報）
Author(s)	松浦, 一; 芳賀, 忞
Citation	Journal of the Faculty of Science, Hokkaido Imperial University. Ser. 5, Botany, 6(1), 1-10
Issue Date	1946
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/26279
Type	bulletin (article)
File Information	6(1)_P1-10.pdf

Instructions for use

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

X 線による染色體變換
(エンレイサウ屬染色體研究, 第9報)[1]

松浦 一・芳賀 忞

Matsuura, H. and T. Haga. Chromosome Studies on *Trillium kamtschaticum* Pall. and Its Allies. IX. Chromosome aberrations induced by X-ray treatment.

Résumé

Pollen mother-cells of *T. kamtschaticum* were irradiated at their resting stage, and an analysis was made on configurations at MI and in the first mitosis of pollen. The important findings are as follows:——

1) The irradiation led to the production of both "chromosome" and "chromatid" breaks. In the former, several configurations at MI were interpreted on the basis of the neo-two-plane theory.

2) The reunion of broken ends occurs between two broken ends as well as between a broken end and a normal end.

3) Broken ends do not often reunite. These free broken ends of chromatids reveal themselves in the next division (that is, in the first pollen mitosis) as paired chromatids which are bridged together at their broken ends.

4) The frequency of breaks per chromosome was found to be proportional to the length of whole chromosomes.

5) The frequency of bridges and loops which appear at anaphase I indicated the ratio of 2 bridges : 1 loop within intra-bivalent aberrations and the ratio of 1:1 in inter-bivalent aberrations. These ratios may be most readily understood on the basis of free two-by-two disjunction of the four sister kinetochores of a bivalent, as the neo-two-plane theory suggests.

X線照射による染色體變換の研究が細胞遺傳學に齎した成果は極めて大きい(Goodspeed & Uber '39 參照)。併し乍らX線によつて誘發される染色體の切斷及び合着に關する基本的問題は未だ完全な解決を得るに至つてゐない。こゝに報告する筆者等の

---

[1] 本研究は1935年に開始され，毎季節繰り返へされ，相當の資料が蒐積せられた。1940年頃一つの論文が纏められたが，事故のため原稿と圖版とが紛失された。かくて又研究が新たにされたが，當初新しい知見として重要視されたことも今ではその多くが陳腐のことに屬して了ひ，爲めに研究の方針にいく度かの變更が餘儀なくされた。本論文の發表が可成前から豫告せられてゐたにも拘らず，今日迄遲延したのは主として以上の理由に據るものである。

研究は，試驗的に行はれた小實驗に基くものに過ぎないが，切斷や合着やその他の問題に二三の新知見を加へるものと思はれる。即ち，合着は切斷端相互の間のみとは限らず，正常端と切斷端との間にも起ることが明かにされた。この事實は從來の單純轉座や末端逆位に對する懷疑を解消するであらう。また，減數分裂に現はれる染色體の橋と環の頻度から動原體の新二面說的行動を證明づけたことは，新二面說の理解をより容易にする一つのよき例證となるであらう。

材料及び方法

オホバナノエンレイサウの花粉母細胞休止核に次の如くX線照射を施した。株式會社シブヤレントゲン製作所製SP2型裝置を60KVP, 25mAを以て操作し，20cmの距離から0.1mmのAl濾光板を透して照射された（1942年12月16日）。照射の絕對量は不明であるが，2分，3分，4分及び5分の照射區を設け，照射量を變化せしめた。此の研究ではX線と染色體變換の量的關係ではなく，染色體變換の本質を究めるのが目的である。從つて觀察には，染色體異常の分析が容易であつた2分及び3分照射のものが主として用ひられた。

材料の一部は減數第1分裂即ち，照射後第1回目の分裂に現れる異常の觀察（1943年2月9—13日）に，その余のものは花粉粒核の第1分裂に現れる異常の觀察（同年3月20—26日）に用ひられた。減數分裂第1中期の觀察にはLa Cour 2BE固定リンドウ紫染色による永久なすりつけ法を用ひ，その他の場合は醋酸カーミン法によつた。

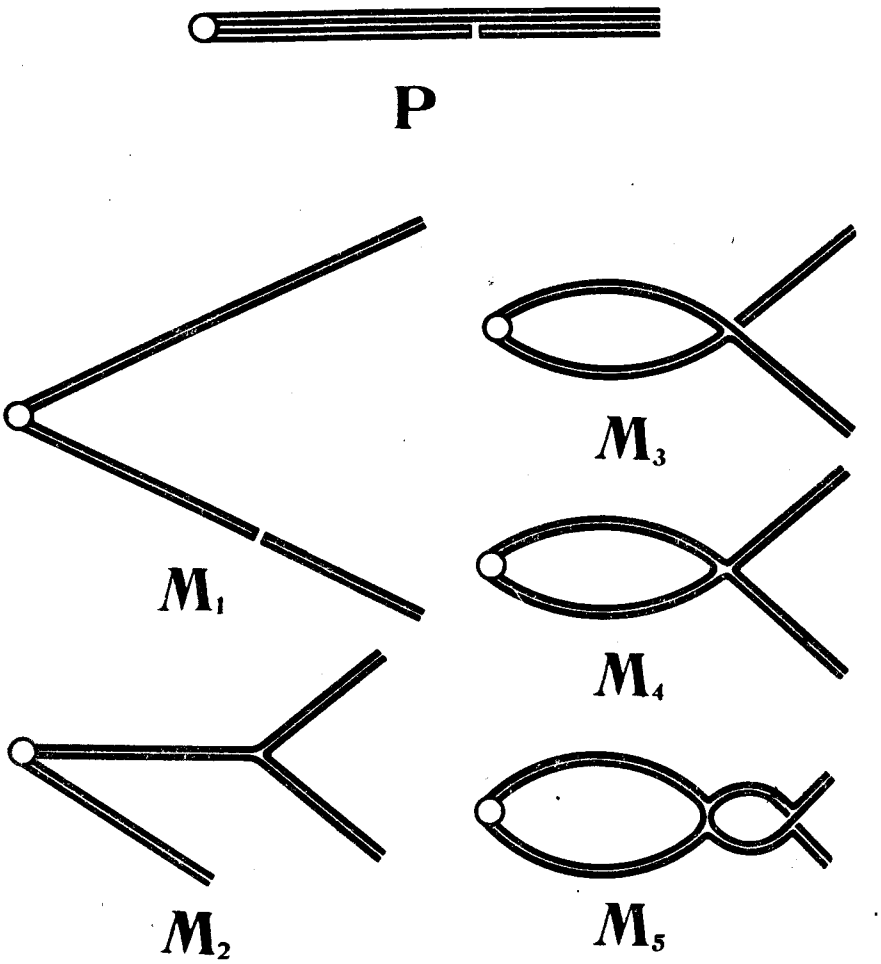
切斷の時期と切斷の單位

減數分裂第1中期に觀察される切斷と合着に，一分染色體を變換の單位とする場合と，二分染色體をその單位とする場合とがある（第2—15圖及び圖版1—9）。此の事實に對する說明には，先づ切斷の起つた時期を明確にしてをく必要がある。

X線による切斷は直接的であつて時間的遲延のないことは次の事實によつて明かであらう。即ち，(1) 照射の總量を同じくする連續照射と斷續照射とに於て，所謂2衝擊變換は照射の斷續によつてその頻度を減少するが，1衝擊變換の頻度は照射の斷續によつて影響されない（Sax '39）。また，(2) ムラサキツユクサの花粉粒核を中期より96時間前（休止期）に照射すると切斷は總て染色體（二分染色體）を單位として起るが，前期の進行と共に染色體切斷は次第に減少し，中期より5時間前に照射した場合には切斷は全部染色分體を單位とするやうになる（Sax '38）。第一の事實は，X線照射と染色體切斷との間の時間的遲延を殆んど無視し得ることを示してゐる。第二の事實は，染色體の縱裂（effective splitting）の進行と共に切斷に對する反應の單位を變へること，逆に云へば照射による切斷が時間的に直接的であることを示唆するものである。

從つて本研究に於ける筆者等の場合には照射を受けた休止期から第1回目の分裂迄に約60日の長時間を經過してゐるのであるが，切斷合着の變換は照射された休止核に誘發されたと考へる可きであらう。扨て休止期に起つた1個の染色體切斷を想定して考察を進めてみやう。先づ切斷された染色體の2部分は正常な相同染色體と全長に

亘つて對合する（第1圖P）。いま，動原體を左端に切斷點（－）を中央にとつて示せば，切斷を含む染色體の腕は次の4通りの開裂をする。即ち，r-r, r-e, e-r, 及び e-e である。こゝにe及びrはそれぞれ均等及び還元的開裂を意味する。切斷端は新しく



第1圖 一つの染色體切斷が複絲期に於ける開裂の型によつて異なる中期像となることを示す。白圓は對合した動原體を示し，二價染色體の一方の腕のみを示してゐる。P：切斷された染色體と正常なる染色體との對合。M_1-M_5：複絲期に於ける開裂後の形像。開裂が均等的の場合をe，還元的の場合をrとし，切斷の位置を－とし，動原體の位置を左端にとれば，各圖に於ける開裂は次の如くである。M_1：r-r。M_2：r－e。M_3：e－r。M_4：e－e。M_4の型にキアズマ形成が加はればM_5の像が生ずる。

合着してゐるとすると，上述の4通りの開裂はそれぞれ異つた4通りの中期像を構成することゝなる（第1圖M_1-M_4）。若し上に述べた單純な開裂に更にキアズマ形成が加はれば第1圖M_5に示すが如き像となるであらう。これ等の形像は，切斷が對合以

前即ち照射された休止期に起つたとして最も自然に理解されるものである。[1] 第1中期に記錄された57例の變換中32は上に述べた4通りの型に屬するものであつた（第6—10圖）。[2] そして殘りの25例は一分染色體の變換を示すものであつた（第2, 4, 5, 及び11—15圖）。染色體即ち，二分染色體としての變換と同時に一分染色體を單位とする變換の起ることは，休止核の染色體が少くとも部分的にはX線に對し2本の構成單位からなることを示してゐる。[3] 休止核の染色體が單一の構造でないことは既に Nebel ('36, '37) その他によつて指摘されてゐる事柄である。切斷の單位が二分染色體となるか一分染色體となるかの問題は從來多く染色體の縱裂に關係づけられて說明されてきた (Mather & Stone '33, Riley '36, Mather '37, その他)。しかし，反應する單位のX線量子に對する空間的關係によつて切斷が一分染色體となり，或は二分染色體ともなる可能性も考慮さるべきであらう。

切斷及び合着の型

互ひに近接する切斷端は合着してゐる場合が多い（第3, 7—8, 11, 12及び14圖）。併し切斷端が極めて近い空間的關係にあるにも拘らず，互ひに合着せずに遊離端として殘る場合も屢々認められた（第6, 9及び13—15圖）。いかにして此の差異が來せられるかは未だ判明しない。恐らく後者は一分染色體間の合着の代りに，一分染色體內の半一分染色體間で合着が起つたとして理解出來るかも知れない。

合着に關して，こゝに新しい知見として强調されることは合着が切斷端と正常端との間でも行はれる事實である（第2及び4—5圖）。此の可能性は筆者の1人（第16報）により附隨體染色體の新生と結びつけられて論ぜられた。此の知見は從來疑問にされてゐた單純轉座や末端逆位の可能性を示唆する點に於て重要な意義を持つ。

切斷及び合着の結果は，多く第1或は第2後期に於ける橋と斷片の形成を原因づける型のものであるが，一部分は相互轉座，單純轉座，缺失，重複等の構造變異となる（第2—15圖）。なほ，後に出てくる問題との關係から，切斷端が一分染色體として遊離の狀態でも存在すること，同時に斷片に2種類あることを明かにしてをく必要がある。即ち，一つは兩端が正常末端によつて構成される斷片であり（第3, 6, 8, 9, 12, 14及び15圖），他の一つはその一端が切斷端からなるものである（第13及び15圖）。兩端が共に切斷端からなる斷片もあり得るが，觀察の範圍には現れて來なかつた。之等末端の性質の同定は該斷片のその後の分裂に於ける行動からも可能とされる。

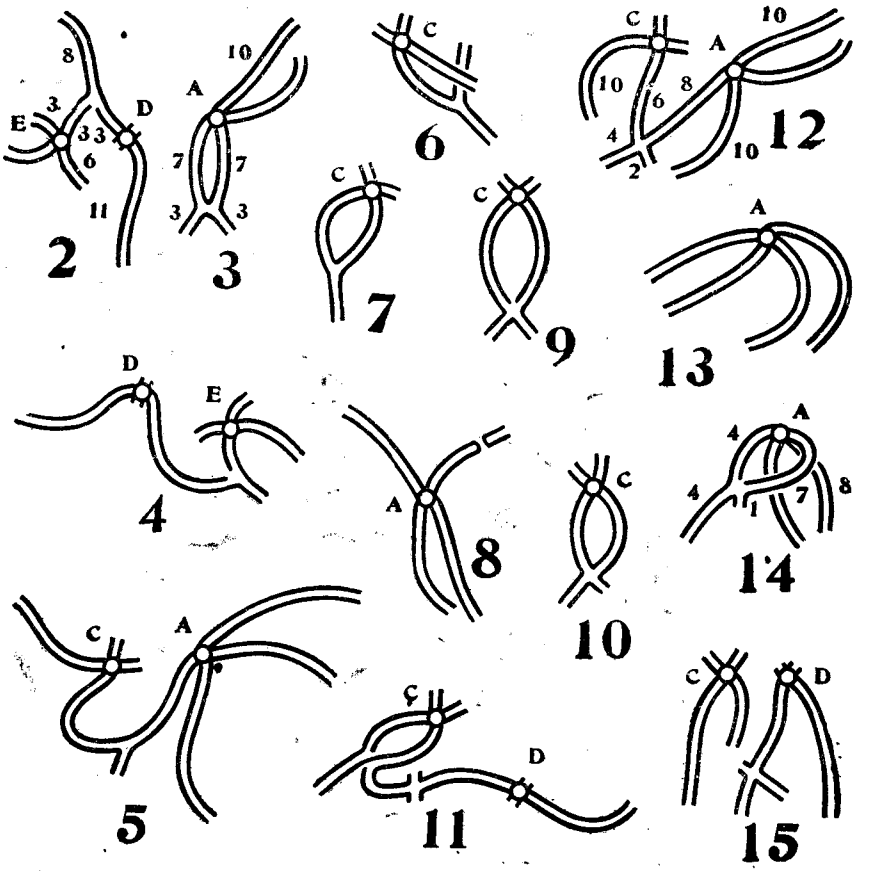
第1後期に得られた結果

一つの細胞內の第1中期に於て總ての變換を完全に分析することは甚だむづかし

---

1) この事は對合後に起るキアズマ切斷型とよき對照を示す（第19報）。
2) これ等4型は次の如く記錄された；M_1 10回，M_2 8回，M_3 5回．M_4 M_5 を含めて9回。この記錄は併し最も見易き像が勝手に選ばれたのであつて，これ等の頻度が新二面說的解釋に合致するかどうかは今後の再調査を必要とする。
3) それ以上の小單位（半一分染色體）としての變換の可能性も同じ材料で示された（第16報）。

い。と云ふのは切斷端の同定が屢々染色糸の螺旋構造にかくされてゐるため困難であるからである。それに反し，第1後期の分析は容易に行はれた。こゝに先づ第1に注目された事柄は兩極に向ふ動原體の數が常に5であることであつた（第16—21圖）。この事實は動原體がX線に對して極めて安定であることを示してゐる。第2に橋の形成



第2—15圖　減數分裂第1中期に觀察された切斷及び合着の型。文字は染色體記號，二三の場合添えてある數字は，その部分に算へられた螺旋數，白圓は動原體を示す。2及び4–5：一方の染色體に一分染色體の切斷が起り，その切斷端に他の染色體の正常端が合着してゐる。3及び6—10：二分染色體を單位とする切斷の種々な中期像（第1圖參照）。11—15：一分染色體を單位とする變換。11：相互轉座。12：11と同じ型の變換であるが，この場合には橋と斷片の形成となる。13：單純な切斷。14：二つの腕が異なる位置で切斷合着を起してゐる。15：12と同じ變換であるが，この場合には二分染色體の切斷が加はつてゐる。同樣に單位を異にする2種の切斷が同一の二價染色體内に起つてゐる例は第7圖にも認められる。第2—4, 6–8, 10, 11—12及び14圖の顯微鏡下に見られた像の寫眞は，それぞれ圖版1, 2の1ab—2, 3ab—5, 8, 6abc—7及び9に示されてある。

が相當頻繁に見られる。この橋は既に述べた中期像から同一の二價染色體内でも異なる二價染色體間でも起り得ると推定される。また第1分裂後期で橋となるか環（第2後期で橋となる）となるかは動原體の分離の型が決定する筈である。そこで染色體組

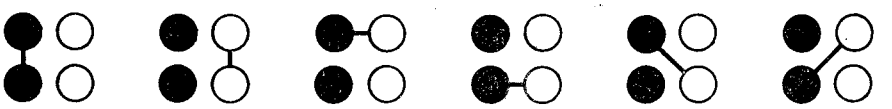
第1表　二價染色體內の橋と環の頻度

腕*	頻度 橋	頻度 環	計
A	7	9	16
B_l	4	1	8
B_s	1	2	
C_l	6	3	11
C_s	1	1	
D_l	9	1	10
D_s	—	—	
E_l	5	2	8
E_s	1	1	
計	34	19	53
比	1.9	1.1	3.0

* 添字l及びsはそれぞれ長い腕及び短い腕を意味する。

第2表　二價染色體間の橋と環の頻度

合着した腕	頻度 橋	頻度 環	計
$\widehat{A\ B_l}$	3	—	3
$\widehat{A\ C_l}$	1	—	1
$\widehat{A\ D_l}$	1	2	3
$\widehat{A\ E_s}$	—	1	1
$\widehat{B_l\ C_l}$	1	2	3
$\widehat{B_l\ C_s}$	1	—	1
$\widehat{B_l\ E_l}$	—	1	1
$\widehat{B_l\ C_l}$	1	1	2
$\widehat{B_s\ D_l}$	1	—	1
$\widehat{C_l\ E_l}$	—	1	1
$\widehat{C_s\ E_l}$	1	—	1
計	10	8	18
比	1.1	0.9	2.0



第1表附圖　4姉妹動原體の分離と橋との關係を示す。4姉妹染色分體間の切斷合着には，この6組み合せが可能である。左二つの組み合せでは動原體の還元分離は環を與へ，均等分離は橋を與へる。他の場合では還元分離は橋を與へ，均等分離は橋或は環を與へる。いづれの場合でも結局2橋：1環の比に結果する。

第3表　染色體の長さと切斷頻度との關係

染色體		A	B	C	D	E	計
切斷	二價染色體內	32	16	22	20	16	106
	二價染色體間	8	11	9	4	4	36
計		40	27	31	24	20	142
比較頻度 (%)		28.2	19.0	21.8	16.9	14.1	100.0
長さの比較値 (%)		29.5	20.3	19.4	16.5	14.3	100.0

の總ての構成員とそれ等の間に起つた總ての變換が分析された母細胞に於て，この兩者の統計が採られた（第1及び2表）。これ等の表から見らるゝ如く，同一二價染色體內の變換に於ては橋と環とが34:19の比で起り，異なる二價染色體間ではこの比は10:8である。統計量は甚だ小さいけれども，これ等の比は新二面說に含まれる動原體の行動から期待されるものと合致すると考へられる。卽ち新二面說によれば，動原體は第1中期まで對合を保ち，第1後期に四つの姉妹動原體は二つづつ自由に組み合せられた對となつて兩極へ移行する（第3及び第7報）。從つて，一つの二價染色體內に起つた1個の切斷合着變換が第1後期に橋或は環となる頻度の比は2橋：1環と期待される（第1表附圖）。また，異なる二價染色體の間に起つた切斷合着が第1後期に橋となるか環となるかは，動原體を2個もつ染色分體の2動原體が互ひに異なる極に向ふか或は同一の極に行くかによつて決定される。從つて，橋と環の頻度の比は1:1と期待される。これ等の觀察比はその確からしさを肯定せしめる。

第1—2表の資料を各染色體の切斷頻度に關して整理すれば第3表となる。明らかに切斷の頻度は染色體の長さに比例するといふ從來の報告と一致する結果が示される。但し，この場合一分染色體の切斷を1，二分染色體の切斷を2として計算してある。

花粉粒核第1分裂に於ける異常な形像

花粉粒內の第1回目の分裂は，照射後第3回目の分裂に當る。この分裂の後期に斷片及び染色體の橋が觀察された（第22—27圖）。染色體の橋は，減數第1分裂に見られた一分染色體の遊離してゐる切斷端に於ける合着に由來すると共にまた第1及び第2後期に於ける橋が細胞の分裂に際し新たに切斷された切斷端に於ける合着に由來すると思はれる。斷片には2種類ある，卽ち，一つは後期に單一の斷片として現はれるもので，他の一つは縱裂を起して對をなしてゐる斷片である（第24—27圖）。單一に出現する斷片は，一端が切斷端からなる減數第1分裂の斷片に由來するもので，縱裂を起し對をなす斷片は兩端が正常端からなる合着斷片に由來するものと考へられる。これ等2種類の斷片は，既に減數第1分裂中期に於て確認されたものである。

謝意表明 本研究は長年に亘り文部省科學研究費並びに學術振興會第4特別委員會からの援助により完成された。これ等に對しこゝに深甚の謝意を表する。

摘　　要

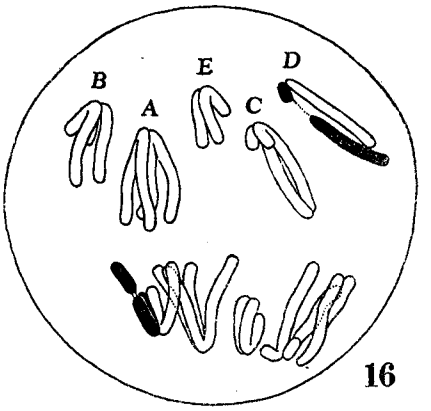
オホバナノエンレイサウの花粉母細胞休止核をX線照射して次の結果が得られた。

1) 染色體の切斷は，二分染色體としても同時に一分染色體としても起る。

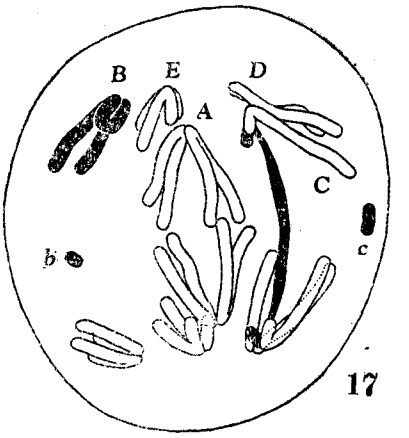
2) 合着は切斷端相互の間のみならず，正常端と切斷端との間にも起る。

3) 減數分裂に於ける遊離した一分染色體の切斷は，次の分裂卽ち花粉粒內の第1回目の分裂に切斷端に於ける染色分體の合着を示す。

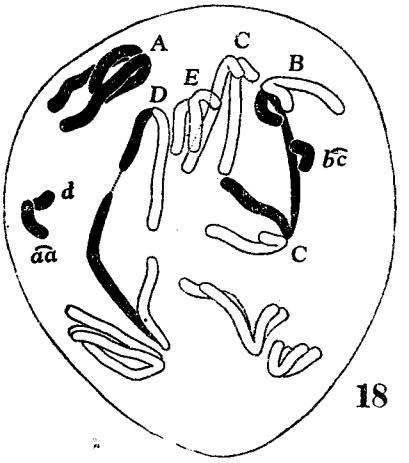
4) 切斷の頻度は染色體の長さに比例する。



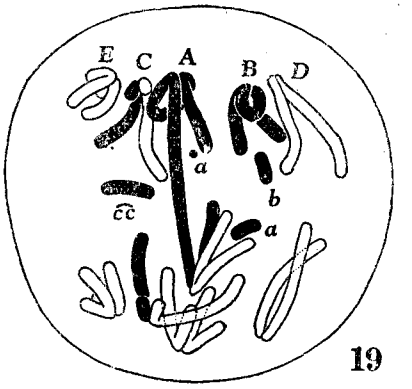
16



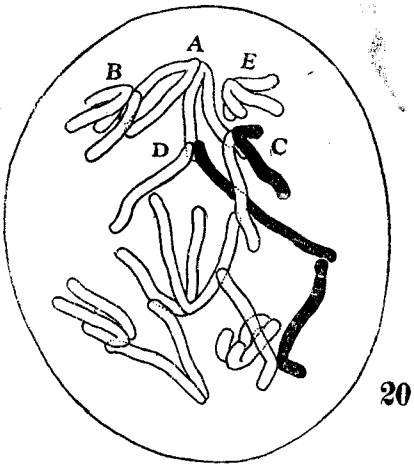
17



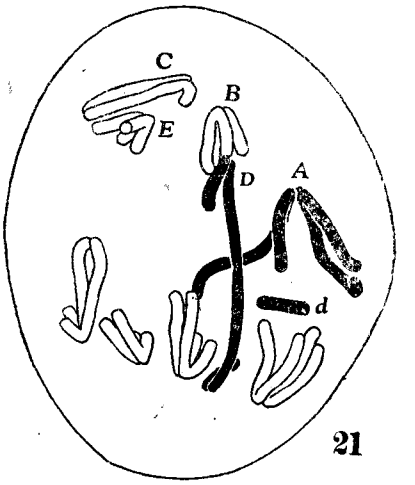
18



19



20



21

5) 減數第1分裂後期に現はれる染色體の橋との環頻度は，同一二價染色體內ではその比が2橋：1環であり，異なる二價染色體間では1橋：1環であることは，對合した動原體の分離が新二面說の原理に從ふことを證明づける。

第22—27圖　花粉粒核の第1分裂後期。變換を受けた部分は黑く示してある。大文字は染色體記號，小文字のfは斷片を示す。22：1個の小さな斷片。23：單獨に存在する橋。24：二つの橋と單一の斷片。25；動原體を2個有する染色體の分裂と單一の斷片。26：對をなす3對の斷片。27：1對の對をなす斷片の外に，單純轉座による附隨體の形成が見られる（第16報參照）。×850。なほ，第25—26圖にあげた像は圖版の第10及び第11圖にも示されてゐる。

引　用　文　献

Goodspeed, T. H. and F. M. Uber. 1939. Bot. Rev. 5 : 1-48 —— Mather, K. 1937. Proc. Roy. Soc. London 129 : 97-106 —— Mather, K. and L. H. A. Stone. 1933. Jour. Genet. 28 : 1-24 —— Matsuura, H. 1937. 第3報. Cytologia 8 : 142-177 ; 1938. 第7報. Cytologia 9 : 78-87 ; 1942. 第16報. Cytologia 12 : 271-288. —— Nebel, B. R. 1930. Genetics 21 : 605-614 ; 1937. Amer. Jour. Bot. 24 : 365-372 —— Riley, H. P. 1936. Cytologia 7 : 131-142 —— Sax, K. 1938. Genetics 23 : 494-516 ; 1939. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A. 25 : 225-233.

第16—21圖　第1後期の異常な形像。變換に關係した部分は黑く描き，斷片は染色體記號の小文字をもつてその由來を示すやうにしてある。明かに合着斷片と考へられる場合は小文字を2字並べて連結して示してある。16：基質によつて連結されてゐる不完全な切斷，同じ構造は第18及び20圖にも見られる。17：橋及び環の形成。18：異なる染色體の間に橋が作られてゐる。19：C染色體の單純缺失。20：染色體CとDとの間の一分染色體としての轉座。21：染色體とAとDの間の二分染色體としての轉座。×980

圖版1及び2說明

倍率：第10—11圖は×950，その他はすべて×2000。第1—9圖は減數分裂第1中期に觀察された切斷と合着。第10—11圖は花粉粒核第1分裂第分裂に見られた染色體異常。

第1圖　a, bは同一細胞を異なる焦點より撮影したもの。この細胞に見られる二つの變換は本文第2—3圖に模式的に示してある。

第2圖　本文第4圖に示した變換。

第3圖　a, bは二つの焦點で撮つた一つの二價染色體。同一つの形像は本文第6圖に示してある。

第4圖　本文第7圖に示した變換。

第5圖　本文第8圖に示した變換。

第6圖　本文第11圖に示すものと同一の變換で，a, b及びcは三つの異なる焦點で撮影されたものである。

第7圖　本文第12圖に示した變換。

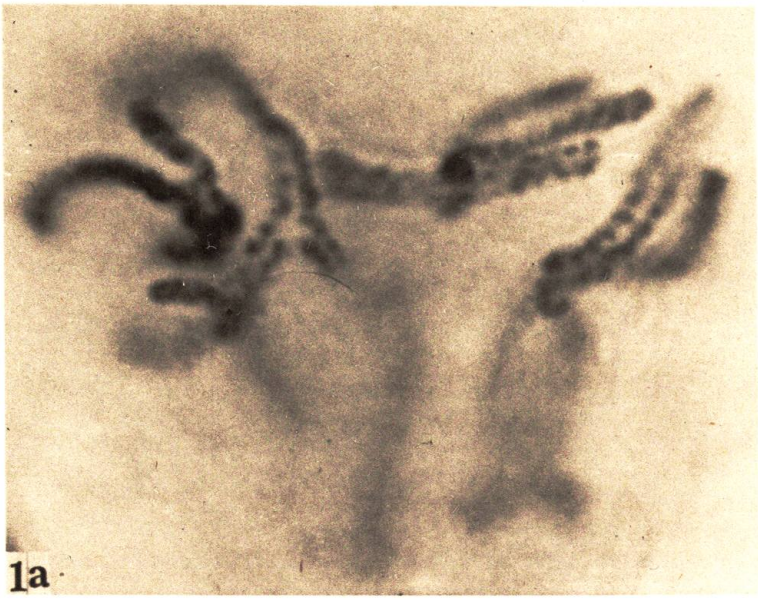
第8圖　同一の形像は本文第10圖に示してある。

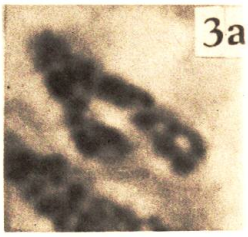
第9圖　模式的に本文第14圖に示した形像。

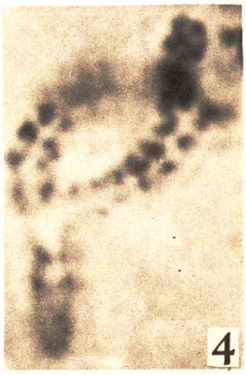
第10圖　本文第25圖に示した分裂像。

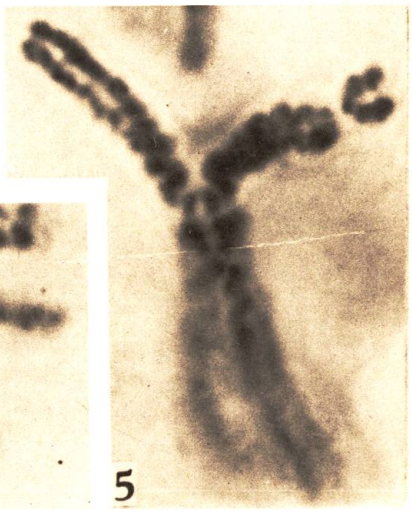
第11圖　本文第26圖に示した異常。

圖版 1

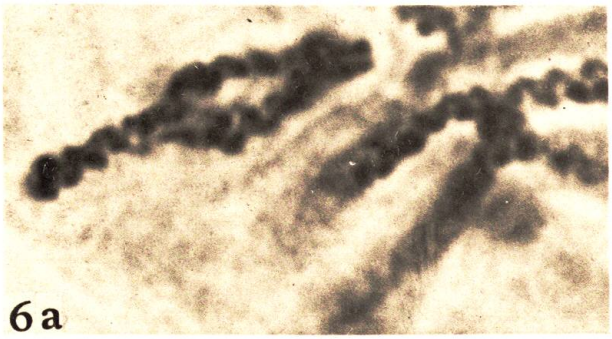




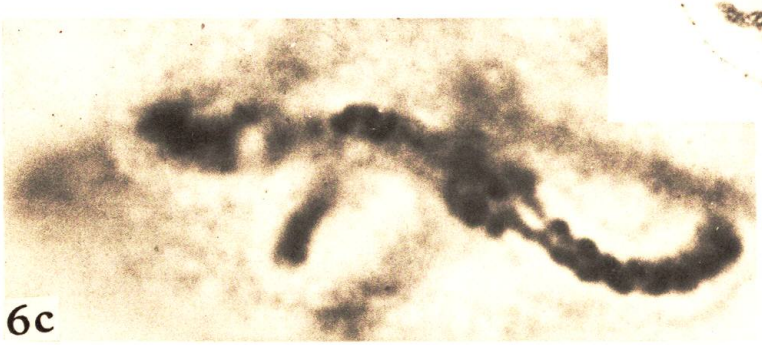




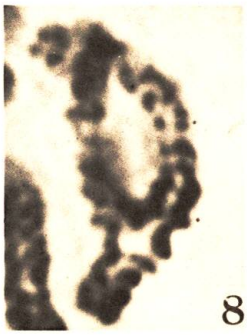
松 浦・芳 賀 : Trillium 第 9 報

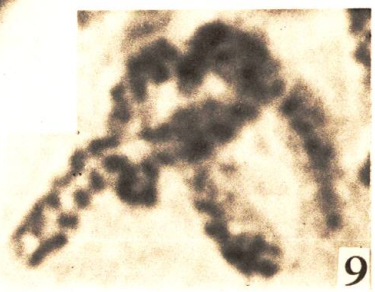

6a

6b


6c

7


8


9

10

11