



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	染色體の“はめこみ”型に就て（エンレイサウ屬染色研究，第17報）
Author(s)	松浦，一； MATSUBARA, H
Citation	Journal of the Faculty of Science, Hokkaido Imperial University. Ser. 5, Botany, 6(1), 11-17
Issue Date	1946
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/26280
Type	departmental bulletin paper
File Information	6(1)_P11-17.pdf



染色體の“はめこみ”型に就て

(エンレイサウ屬染色體研究, 第17報)

松 浦 一

Matsuura, H. Chromosome Studies on *Trillium kamtschaticum* Pall. and Its Allies.
XVII. A study of chromosome interlocking in *T. Tschonoskii* Maxim.

Résumé

The present paper deals with the analysis of interlocking of bivalents in PMCs of *Trillium Tschonoskii* ($n=10$). A total of 50 cases of single interlocking at MI were analyzed as to chromosome type. The result indicated that the frequency of interlocking is proportional to the length of the chromosome arm. This finding can be interpreted by reasoning that in the present material the bivalent constitution is of the K-type (see No. 10 of this series) and hence the arm, not directly the whole chromosome, is involved in the occurrence and retention of interlocking.

As to double interlocking, four cases were analyzable. In all of them, the central connection of the two successive loops of the bivalent at question was the paired kinetochores and not a real chiasma. Therefore one of the “evidences” favoring the chiasmotype theory of crossing-over has entirely lost its force.

二價染色體の“はめこみ”(interlocking)は減數分裂時に於ける次の2條件によつて決定せられる, 即ち一つはザイゴテン期に於ける染色體の對合様式であつて, この時期に該現象の生起が決定され, その二にはディプロテン期に於ける染色體の開裂様式であつて, これによつて“はめこみ”の解消と持續とが決定せられる。従つて此の現象の分析によつて, 直接の觀察には非常な困難を伴ふところの減數分裂前期に於ける之等基礎的作用の解明に一つの手懸りが得られる筈である。

材 料 と 方 法

シロバナエンレイサウ (*Trillium Tschonoskii*) の球莖數箇が1943年12月初旬に温室に移植され, 約3週間後に減數分裂を開始せるものを材料とす。普通野外に於ては2月中旬に分裂時に入るのであるから, 本材料では分裂が非常に促進された譯であり, これがはめこみ型二價染色體の生起に大に關係ありと思惟せらる。第1分裂中期(MI)の花粉母細胞はKCl溶液(0.28モル)にて前處理され醋酸カーミンを以て染色された。

観 察

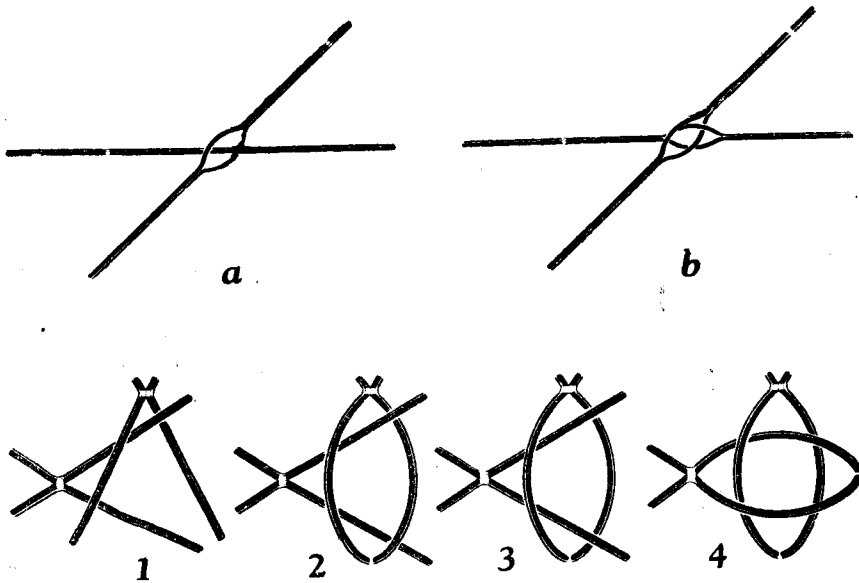
はめこみ型の記述に入る前に本材料の二價染色體構成について述べる必要がある。

本植物は $n=10$ で、エンレイサウ科に共通なる基礎的要員たる A, B, C, D, E 型の二價染色體が各々 2 組宛形成される (Haga '34)。その二價染色構成は全くオホバナノエンレイサウ (*T. kamtschaticum*) と同様である (圖版 3, 第 1 圖)。即ち動原體の對合は完全であり (K 型二價染色體), 二次キアズマの形成も全く同じ。之等の點ははめこみ型の考察に重大な關係をもつものである。第一に二次キアズマの鮮明ならざる如き固定像に於ては、從來論議されてゐるやうな、はめこみの節間が動原體からの最初のものか、その次のものかといふ問題に對する觀察はその根據を失て了ふであらう。第二に從來のはめこみ型の分類 (Gairdner & Darlington '31) は本材料には當て筈まらぬ。即ち彼等は はめこみ型に 2 種類を區別し、その一つは動原體を含む節間に於ける“基部のはめこみ” (proximal interlocking) と、それから離れてゐる節間に於ける“末端のはめこみ” (distal interlocking) としたのであるが、之等は勿論動原體が MI に於て不對合の状態にあるところの即ち k 型二價染色體に於てのみ適用せられる區別である。從來はめこみ型の多くはかゝる材料に於て觀察せられた; 即ち *Oenothera* (Catchside '31), *Campanula* (Gairdner & Darlington '31), *Tradescantia* (Sax & Anderson '33, '34)。之等の材料は構造雜種性を示唆するところのものであり、その故に Sax & Anderson ('34) は“はめこみは通常部分交換が見出される屬に於てのみ見出されてゐるから、恐らくそれは部分交換と關係づけられる事柄であらう”と述べた。併し乍ら此の陳述に何等根據なきことは本材料が明かにそれを示すものである。

(1) 單一のはめこみ はめこみ型は染色體の對合時に於ける染色體配列の纏れに起因する。此の纏れに 2 種類が區別される: 一つは對合せる染色體が他の染色體の間を突き抜けるもの (A 圖 a), も一つは各對の染色體がお互ひに突き抜け合つてゐるもの (同圖 b) である。此の兩者の纏れの生起にはその孰れに何等特殊性を賦與し得ざるを以て、兩者は同じ頻度で起ると思惟せられる。扱かゝる纏れが中期迄殘存するや否やは別の要因に關係する事柄である、即ちそれは纏れに對して末端部に於けるキアズマ形成である。若し前者の型に於て外側の二價染色體の此の部分にキアズマが形成せられない時は、結果せる 2 二價染色體には何等纏れの根跡をとゞめないことになるし (同圖 1), 若しこの部にキアズマが作られると一方の二價染色の兩腕が一つの環の中に差し込まれた形、即ちさしこみ型 (false interlocking) となる (同圖 3)。ところが纏れの後者の型になると事情が違ふ。こゝでは該 2 二價染色體の兩方の末端部にキアズマが形成されない時にも纏れが解消せられるのであつて、若し一方の染色體にだけキアズマが作られると一つの腕だけが環の中に捕はれてゐるところの別種のさしこみ型が結果されることになる (同圖 2), 又兩方の部分でキアズマが形成される時に始めて眞のはめこみ型となる (同圖 4)。此の最後の型を除いて他のものでは中期迄にお互ひから離れ得るものであり、従つて中期の像に於て之等の諸型を區別することは出来るが (圖版 3 第 2-7 圖), その頻度は生起の時とは異なるものと考へられる。

はめこみの生起は變化し得る 2 條件に懸ると推察される。第一は Upcott ('36) が指摘せる如く初期の前期に於ける分裂速度の變化がその生起に或る影響をもつ。分裂が早められ、染色體の對合が“急いで”なされる時は、染色體はその相手に近づく充分

の時を持たず、従て上述の如き配列の纏れが結果せられるであらう。第二にキアズマ特に末端キアズマの頻度が、はめこみの保続に重要な関係をもつ。之等の2條件は共に條件の異なるに従つて變化し得る。恐らく兩者は或る程度相互関係をもつ、即ち前期の速度が早い程多くのキアズマが形成せられるであらう(第10報参照)。之等の考察により嘗て Sax & Anderson ('33) が *Tradescantia* に於て、又 Upcott ('36) が *Eremurus* に於て見たる如きはめこみの頻度の著しき局所的變異が理解されよう。又種々の *Tradescantia* に於て Sax & Anderson ('34) は、キアズマ形成とはめこみの頻度が正の相関を示すことを見出した。本材料では此の點に關しては、屢々分析出來ぬ程



A 圖 いかにして又いかなる種類のはめこみ型二價染色體が起るかを示す模型圖。aとb, パキテン期の2種類の纏れ。1-4, それより結果する二價染色體; 1, 自由な二價染色體; 2と3, さしこみ型; 4, 眞のはめこみ型。

の複雑な像の出現のために、統計的の取り扱いは不可能ではあつたが、矢張りかかる局所的變異は肯定せらるべきものゝやうであつた。一般的に云ふと、*Trillium* 屬ではキアズマの普通多く作られる種類即ち *T. Tschonoskii*, *T. Smallii*, *T. Hagae* 等では、その頻度の小なる *T. kamschaticum* よりもはめこみは多く出現する。更に本材料でははめこみの複合型(第7圖の如き)の出現がそう稀でないこと、又同一の細胞内にはめこみ二價染色體の2對又はそれ以上のものが屢々同時に出現する事實(第2, 9, 10, 11圖)が見られるが、之等は上述の可能性を示唆するものと考へられる。

上述の考察から、はめこみの頻度には染色體の長さが關係を持つであらうと推論される。詰り染色體が長い程對合時に於ける纏れが多いであらうし、又キアズマ形成も多いであらう; 従つてはめこみも多く結果せられる筈である。ところでこゝに問題となる點は、こゝに關係するものが染色體全長であるか、或は染色體の腕の長さである

かといふ事である。此の點を確めるため、本材料で單一のはめこみの 50 の場合が染色體型について分析せられた (第 1 表)。

第 1 表 はめこみ型の分析

二價染色體の 組 み 合 せ	頻 度	關係する腕 (長さの順に配列す)					
		D ₁	C ₁	A ₁ , A ₂	B ₁	E ₁	B _s
A — D	13	13		13			
A — C	9		9	9			
A — B	7			7	6		1
B — C	4		4		2		2
B — D	2	2			2		
C — C	1		2				
C — D	9	9	9				
C — E	1		1				
D — D	3	6				1	
E — E	1					2	
合 計	50	30	25	14.5*	10	3	3

* 總計 29 を 2 分す。

上の資料を染色體の全長の順に整理してみると次のやうになる : A 29, B 13, C 25, D 30, E 3。即ちはめこみと染色體全長との間に何等直接的の關係が示されない。ところが第 1 表に示す如く、各々別々の腕の長さの順に整理してみると兩者の間に或る比例的關係が示される。此の事は K 型二價染色體ではキアズマ頻度は染色體全長でなく腕の長さに比例する (第 10 報参照) 事實から當然豫期さるべきものである。キアズマの形成を許さぬ短い腕——E_s, C_s 及び D_s——では當然はめこみは見られなかつた。¹⁾²⁾

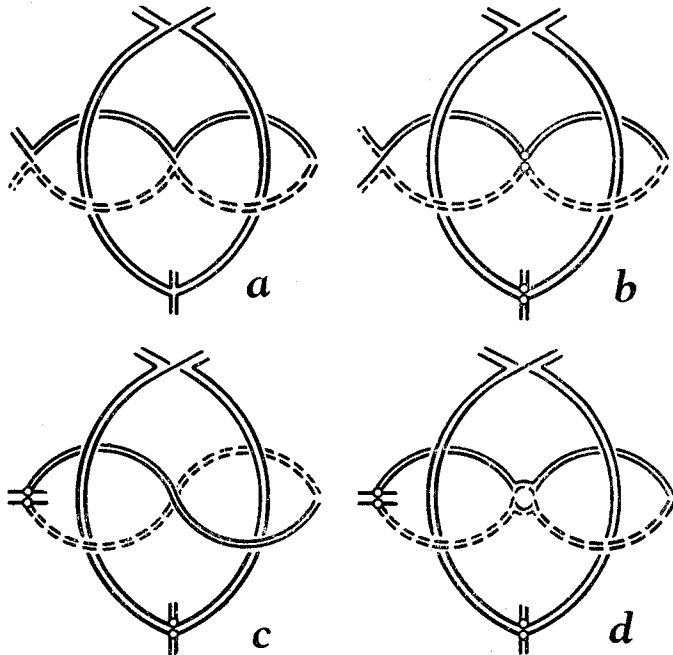
(2) 二重のはめこみ “二重のはめこみ” とは 1 二價染色體の相接する二つの環がそれぞれ他の染色體によつてはめこまれてゐる形を意味する。かゝる形像は勿論稀に出現する筈のもので、現在迄數例が知られてゐるのみである。即ち、*Lilium regale* (Mather '33), *L. elegans* (Beal '36), *Eremurus spectabilis* (Upcott '36), *Gasteria trigona* (Straub, ex Oehlkers '37), *Trillium erectum* (Boothroyd '40) に於て各々 1 例宛が報告されてゐる。Mather 及び之等の人達は此の現象を以て乗り換への一面説への證左

1) *T. Smallii* で當教室の天野氏ははめこみの 8 例を見た、その染色體の組み合わせ及び頻度は、A—D 2 回、A—A_s, A—B_s, A—C_s, B—B_s, D—D 及び D—E 各々 1 回宛であつた。この結果は大體本材料のものと同様と考へられる。

2) Boothroyd ('40) は *Trillium erectum* ではめこみと染色體腕との同様の關係を見てゐる。但し詳細不明。

の一つとしてゐる。即ち問題の相接する2環は還元面で開裂せるものなること明かであるが故に中央のキアズマは乗り換への結果でなければならぬと主張する (B圖 a)。舊二面説ではかゝる形像は中央に2キアズマが存在しその一つが解消せるもの(乗り換へにより)と假定して説明せられる (Sax '34)。この考へ方には併し大きな無理があり、現在では一面説的解釋が廣く採用されてゐる。

一面説に基く上述の議論は若し問題の相接する環の中央の連絡が一つの眞のキアズマであるならば論議の餘地はない。併し乍ら二價染色體構成に關する吾々の概念の最近の進歩は此の假定の再吟味を要求する。事實いくつかの他の可能性が考へられるのである (B圖 b, c, d)。第一に中央の連絡が對合せる動原體であり得る。蓋し動原體の兩側では染色分體の開裂は共に還元的にも起り得るのであるから (第3報参照)。此の示唆は既に筆者が1937年5月27日開催の札幌遺傳談話會例會の席上で與へたものである。第二にそれは又二價染色體の相同腕に於ける單なる綫れであつて、不良な固定が單一のキアズマの如く考へられたとも考へられる。第三にそれは又相接せる2キアズマ (二次キアズマ) であつて矢張り染色分體の分明ならざる不良の固定の結果1



B圖 二重のはめこみの二價染色體に於ける染色分體の關係を示す模式圖。aはMatherの主張する一面説的解釋。b-dは筆者の示唆する新二面説的解釋。本材料では總ての二重はめこみがb型のものであつた。

キアズマの如く看做されたとも考へられる。

扱上述の可能性の孰れが眞であるかを確めるべく本材料で相當の努力が拂はれ、そして二重はめこみの4例を記録する事ができた (圖版4第8—11圖)。その結果總ての場合が上の第一の可能性を示した; 即ち中央の連絡部は對合せる動原體であつてキアズマではない。第8, 9, 11圖ではA二價染色體の動原體を境とする2キアズマ環がD二價染色體の環によつてはめこまれてゐる。第10圖では、尙他の染色體がA染色體にはめこんでゐて一層複雑化してゐる。第11圖ではA染色體の2環が別々の染色體によつてはめこまれてゐる。

總て之等の場合を通じて、二つの重要な特質が擱める；第一にはめこまれてゐる染色體は常に A 二價染色體であること、第二に二重のはめこみをしてゐる染色體は常に D 二價染色體であることである。二重のはめこみの生起に關するかゝる制限は、若し吾



々が該染色體組のうちで A 染色體のみが原動體の兩側で大きなキアズマ環を作り得るものであ

C 圖 先人の觀察圖複寫。a, Mather ('38) から；b, Beal ('36) から；c, Upcott ('36) から；d, Straub (ex Oehlkers '37) から。

り、更に之等

を通してはめこみ得る程長い環を作りうるものは此の組のうち最長の腕をもつ D 染色體のみであらうといふことを想起すれば、何等異とするに足りぬ。

こゝに先人の觀察にかゝる二重はめこみの像の原圖を複寫して掲げるが (C 圖)、之等の貧弱な圖から問題の中央部の連絡が動原體でないか誰れか云ひ得やうか、否少くとも以上の三つの可能性の一つであることは間違ひなく云ひ得やう。

謝意表明 本研究は日本學術振興會第 4 特別委員會の援助によりてなされた。同會に深甚の謝意を表する。又本觀察に使用せる標本は當教室の天野・倉林兩氏の製作にかゝるものでこゝに厚くお禮を申上げる。

摘 要

本論文は *Trillium Tschonoskii* の花粉母細胞に於ける二價染色體のはめこみの分析を取り扱つたものである。單一はめこみの 50 例がその染色體型によつて分析せられた。その結果はめこみの頻度は染色體全長でなく、腕の長さ按比例することが明かとなつた。此の知見は、本材料の二價染色體構成は既報の K 型であり、従つてはめこみの生起並びに保續には染色體全長でなくその腕の長さが關係するとして解釋せられる。

二重のはめこみは 4 例記録せられた。いづれの場合も問題の二價染色體の相接する環の中部の連絡はキアズマではなく對合せる動原體であつた。かくて乗り換への一面説の有力な“證左”の一つはその根據を全く失つて了つた。

引 用 文 献

- Beal, J. M. 1936. Bot. Gaz. 97: 678—680—Boothroyd, E. R. 1940. Genetics (Abstract)—Catcheside, D. G. 1931. Proc. Roy. Soc. London 109: 165—184—Gairdner, A. E. & C. D. Darlington 1931. Genetica 13: 113—150—Haga, T. 1934. J. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ. S. V, 3: 1—32—Mather, K. 1933. Am. Nat. 67: 476—479; 1935. Cytologia 6: 354—380; 1938. Biol. Rev. 13: 252—292—Matsuura, H. 1941a. 第 13 報, Cytologia 11: 369—379; 1941b. 第 14 報, Cytologia 11: 380—387; 1941c. 第 15 報, Cytologia 11: 407—428—Matsuura, H. & T.

Haga 1942. 第10報, Cytologia 12: 397—417—Oehlkers, F. 1937. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 55: 97—118—Upcott, M. 1936. Cytologia 7: 118—130—Sax, K. 1934. Am. Nat. 68: 95—96—Sax, K. & E. Anderson, 1933. Genetics 18: 53—67; 1934. Genetics 19: 157—166.

圖版3及び4説明

倍率: 第1圖は×2020, 他は總て×1010。圖版4は縮少 $4/5$ 。第3圖及び第6圖は *Trillium Hageae* から, 他は總て *T. Tschonoskii* から。

第1圖 A 二價染色體の形像を示す。動原體 (K を以て示す) の接合型であつて, その左方の腕には二次キアズマが存在し, 右方の腕にはない。尙この二價染色體で注意すべきことは, キアズマ環の上方の腕ではその丁度中央のところ螺旋の方向が逆になつてゐることで, 此の状態はオホバナノエンレイサウで見られたのと全く同じである。(第15報, 第6圖を見よ)。

第2圖 同一の細胞に於けるさしこみ型の2例。2箇のA 二價染色體の各腕の1本がそれぞれ他の二價染色體のキアズマ環にさしこまれてゐる。

第3圖 A 三價染色體の3本の腕が他の染色體のキアズマ環にさしこまれてゐる。

第4圖 A 二價染色體の2本の腕が他の染色體のキアズマ環にさしこまれてゐる。

第5圖 A 二價染色體の2番目のキアズマ環が他の染色體にはめこまれてゐる。

第6圖 このはめこみ型では一方の二價染色體の動原體は離れてゐるが, 恐らくこれははめこみによる對合の無理から起つたことで屢々出逢ふ現象である (第8及び11圖の二重はめこみに關係するD染色體も同様である)。

第7圖 はめこみの複合型。大變複雑な形像であるが, このはめこみに關係するキアズマ環はすべて還元面に開裂せるものと解釋して矛盾なき形像である。

第8—11圖 完全な4細胞に於ける二重はめこみの例。第9圖ではA 二價染色體の兩腕の環が疊み込まれてゐる。

