



Title	三價染色體形成に對する動原體の役割 (エンレイサウ屬染色體研究, 第18報)
Author(s)	松浦, 一; MATSUBARA, H
Citation	Journal of the Faculty of Science, Hokkaido Imperial University. Ser. 5, Botany, 6(1), 19-26
Issue Date	1946
Doc URL	<a href="https://hdl.handle.net/2115/26281">https://hdl.handle.net/2115/26281</a>
Type	departmental bulletin paper
File Information	6(1)_P19-26.pdf



# 三價染色體形成に對する動原體の役割

## (エンレイサウ屬染色體研究, 第18報)

松 浦 一

**Matsuura, H.** Chromosome Studies on *Trillium kamschaticum* Pall. and Its Allies. XVIII. The rôle of the kinetochore on the trivalent formation.

### Résumé

The present work deals with the mode of trivalent formation and the analysis of its configurations. The important findings are as follows. (1) As for the chromosome pairing, pairing of three homologous chromosomes is possible, though it occurs rather rarely. (2) At MI, three kinds of trivalents are distinguishable (Fig. A): (i) a type in which the three kinetochores are associated together (III K-type), (ii) a type in which two of the three kinetochores are associated, the third chromosome being conjugated by means of chiasmata (III K'-type), and (iii) a type in which the kinetochores are all separated and the trivalent formation is achieved only by chiasmata (III k-type). This new conception of trivalent constitution goes along with that of bivalents previously advocated, that is, the II K and II k types. The frequency of occurrence of these types in the present material (in the total 100 complete cells) is presented in Table 1. (3) Some configurations which are critical in connection with the chiasmatype vs. neo-two-plane theory, as diagrammatically represented in Fig. Bb, c and d were often met with. Such a configuration as shown by Fig. Ba which has served as an evidence for the chiasmatype theory was not found, in spite of a fact that the configuration as in Fig. Bb is rather abundantly met with. These facts seem to indicate the validity of the neo-two-plane theory connected with the above new conception of trivalent formation. Especially the occurrence of triple interstitial chiasmata (Fig. Bd) will stand against the chiasmatype theory, provided that such a configuration results from the terminalisation of pre-existing chiasmata. Such terminalisation of chiasmata however is not considered probable, because there was no case of triple terminal chiasmata, as would be expected from the terminalisation hypothesis.

既に私は *Trillium* の二價染色體形成に關し動原體が重要な役割を持つ點を明かにした (特に第3報及び第13報)。即ち正常の條件に於ては二價染色體は動原體に於て接合する型を探るを普通とする (所謂 K 二價染色體), 時として併しキアズマのみの

接合による二價染色體が出現する（所謂k二價染色體）。K型は二價染色體の正常であり、k型はその誘導型と考へられる。云ひ換へれば、前者に於て染色體對合は完全であり、後者に於て不完全である。此の二價染色體構成の新しい概念は、只に動原體自體の詳しい形態觀察から支持される許りでなく、かく考へることによりキアズマ頻度と染色體の長さとの関係のより合理的解釋が可能とされ、かくてキアズマの無用なる二つの範疇（偏在と汎在）の區別が撤廢されるに至つた（第10報）。此の關係は只に *Trillium* のみならず廣く普遍性を持つものと推察される（例、Paris 芳賀'44）。

本研究に於ては上述の關係が更に三價染色體にも當て欲まるか否かゞ問題とされた。これによつて染色體の對合なる現象の本質に觸れることが出来るであらうし、又キアズマ學派の自説への證左として擧げられてゐる多價染色體の特殊形態に對して別の説明も可能であらうといふ希望が持たれた。

### 材料及び方法

材料はシラオイエンレイサウ *Trillium Hagae* ( $2n=15$ ) であつて、之はシロバナエンレイサウ *T. Tschonoskii* ( $2n=20$ ) とオホバナノエンレイサウ *T. kamtschaticum* ( $2n=10$ ) との自然雜種たる異質三倍性の起原を持つと考へられるものである（芳賀'37）。觀察の對象とされたものは水前處理（第11報）及び0.2モル食鹽水の前處理を施した醋酸カーミンによる花粉母細胞の第1分裂中期の標本と、前處理なき醋酸カーミンの前期の標本とである。前者のあるものは永久標本にされた。第4—12圖はかゝる標本から撮られた寫眞である。

### 觀 察

(1) 染色體の對合 減數分裂前期に於ける染色體對合を染色體全長に亘つて確めることは困難であつた。それはバキテン期の染色體が非常に長く狭い空間に蟠つてゐるからである。従つてこゝでは非常に早いディプロテン期の染色體が觀察の對象とされた。詰り染色體の開裂が染色體全長に亘る前の時期に未だ殘存してゐる對合の狀態が索められた。第1及び第2圖では二價染色體の1腕が既に開裂を完了し、他の腕が全長に亘つて未だ完全對合の狀態にあることが示される。之等の圖は偏在キアズマは偏在對合より結果するといふキアズマ學派の説と相容れぬものたること明かであらう（尙論議の項を見よ）。第3圖は三價染色體の3相同腕が同時に對合し得ることを示してゐる。多くの場合3相同染色體の相同部分はその二つの間に對合し他の相同する部分を不對合の狀態に残すのであるが、時としてかゝる3染色體的對合もあり得る。此の事實は次の三價染色體の形態の問題に重要な繋りを持つ事柄である。

(2) 三價染色體の形態 本材料に於ても他の多くの三倍體に見られるやうに三價、二價、一價の染色體が色々の數に於て出現することは既に芳賀('37)によつて明かにされてゐる。本研究では100の完全な細胞が二價並びに三價染色體の形態について分析された。その知見の主なる點を次に列挙する。

a) 二價染色體は既にオホバナノエンレイサウで記載された如きK型とk型とが存在

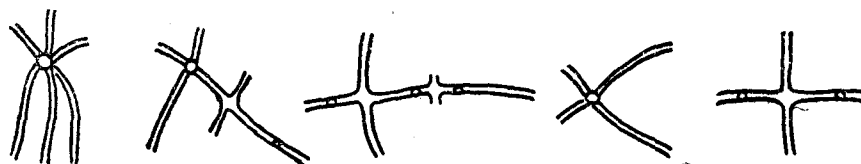
する。前者が圧倒的多数を占める。

b) 三価染色体に於ても此の點同様であつて、従つて動原体接合に關し三価染色体は次の3型に分類され得る：(i) 3染色体は總て動原体に於て接合してゐて、キアズマ形成は任意である(第4, 5圖), (ii) 2染色体は動原体接合をなし、他の1本がキアズマ結合をなす(第8圖), (iii) 動原体は總て離れてゐて、たゞキアズマのみによつて三価染色体が作られてゐる(第12圖D染色体)。以上の3型はそれぞれ IIIK, IIIK' 及び IIIk なる符號で表はされ、二価染色体の IIK 及び IIk と區別せられる(A圖, 模式圖)。

c) 以上の分類による染色体結合の各型は100の完全な細胞内の染色体組に於て次の頻度で出現した(第1表)。即ち全體の16.2%, 三価染色体の53.3%が IIIK 型である。

第1表 T. Hagee に於ける種々なる型の三價及び二價染色体並びに一價染色体の各染色体型(A, B, C, D 及び E) に對する出現頻度

	A	B	C	D	E	計	%
IIIK	49	8	10	3	11	81	16.2
IIIK'	13	3	15	19	11	61	12.2
IIIk	—	1	2	6	1	10	2.0
IIK+I	36	88	72	61	74	331	66.2
IIk+I	2	—	1	10	2	15	3.0
I+I+I	—	—	—	1	1	2	0.4
計	100	100	100	100	100	500	100.0

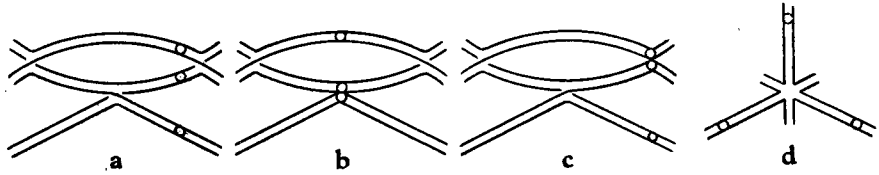


A圖 種々なる型の三價並びに二價染色体の模式圖。

d) IIIK' 型のうち遊離せる動原体の染色体がその兩腕に於てそれぞれキアズマを構成してゐる像(B圖b, 第6, 9, 11圖)が屢々觀察された。かやうな形像は以上の100細胞中7回見られたが、なほ統計外の資料を蒐めると計11回であり、染色体別にするとA三価染色体7回, B2回, E2回であつた。いづれも染色体の兩腕に於てキアズマ形成が充分可能なる長さの染色体である——當然の事實。此の型は私には別に特異とするものではないが、後章述ぶる對キアズマ學說に一つの有力な資料となる點に意義を持つ。

e) 非常に稀ではあるが1腕が相同なる他の2腕と別々の箇所にてキアズマを形成してゐる IIIK' 型が見られた(B圖c, 第10圖)。以上の100細胞中此の型はAに

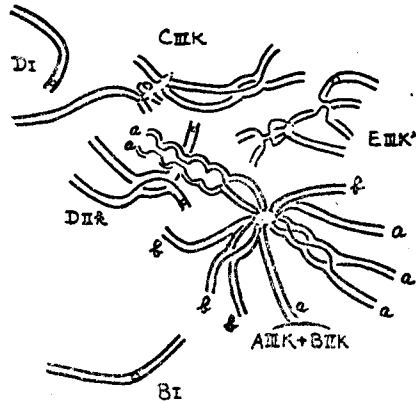
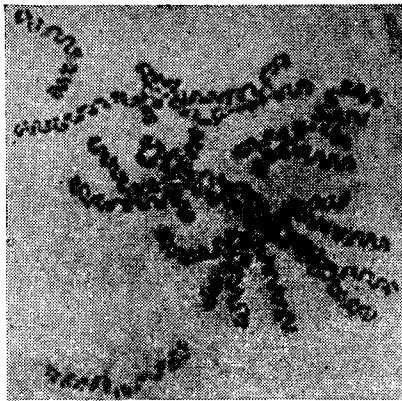
2回, Dに1回観察された。又全観察中只1回B染色体の短腕の1點に於て3相同腕が同時的に關係する眞正の三重キアズマ (triple chiasmata) が記録せられた (B圖 d, 第7圖)。併し所謂三重末端キアズマは一度も見られなかつた。



B圖 三價染色体の所謂三角形像 (a, b 及び c) と三重介在キアズマ (d) を示す模型圖。圓は動原體を示す。本研究で a の如き形像は一度も見られなかつた。

尙此の研究中観察された100細胞中次の事象が記録されたことを附記する。

- a) 眞正のはめこみ型 (第17報参照) 二價染色体が2回見られた。染色体の組み合わせはA—BとA—Dであり, B, D共に長腕が關係する。
- b) キアズマの切斷型 (第19報参照) は4回記録せられた。即ちAに3回 (すべてX型), Cに1回 (Y型) であつた。
- c) C染色体の短腕は3相同染色体中1本は長く他の2本は等しく短い。この二價染色体或はIIIK'型をみると不對等の結合が壓倒的に多く出現する (第19報, 第1圖をみよ)。未だ統計は充分でないが, これは將來の興味ある研究課題である。



C圖 特殊の形像を示す1細胞。5價染色体AIIIK+BIIKは動原體接合型であつて, AIIIに屬する6本のa腕と, BIIに屬するの4本のb腕とが接合した動原體を中心に放射狀に配列されてゐる。

d) 非常に特異な形像を示す場合が1回見られた (C圖)。このものではAのIIIKとBのIIKとが動原體接合をして五價染色体を構成してゐる。これは最初AとBとの轉座に由る場合と考へられたが, そうでなく別の染色体に屬する動原體も時としてかゝる接合をなし得ることが後に判明した (第24報)。尙第20報ではかゝる特殊な

場合をいくつか記載してある。

e) たゞ1回 A III K に於て非相同腕でキアズマを形成してゐる場合が記録された。この例外は第20報で尙いくつか見出されたが、すべて A 染色体に限られてゐる點が面白い。

## 論 議

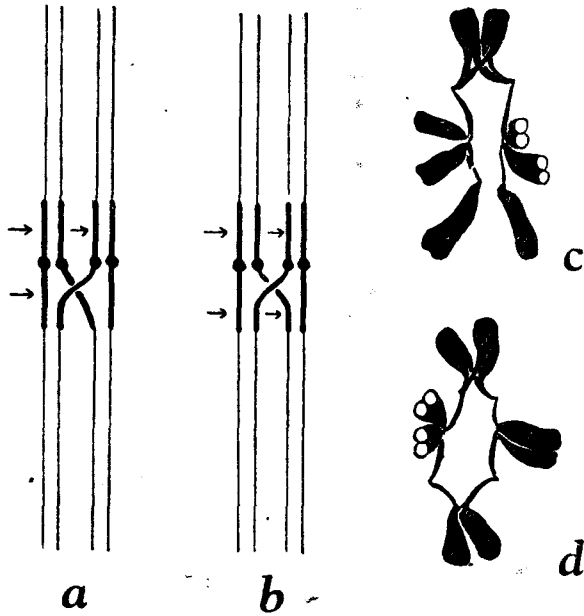
本研究で三倍體の3相同染色体は部分的にもせよその總てが同時的に對合し得ることが明かとされた。此の知見は從來のキアズマ學派が三倍體に於ては染色体對合は一定部分に對しては常にそのうちの2本に限定されるといふ主張と抵觸する。特に此の論文で始めて記載された真正の三重介在キアズマ (B 圖 d) の存在は本知見を決定的のものとする。此の形像は二面說的には實に容易に理解せられる型であるが、キアズマ學派の人達には困つた存在であるに違ひない。即ち彼等の說によれば、此の型は3相同腕のそれぞれの1染色分體が同一點に於て同時的に乗り換へる、即ち言葉を變へれば第1の染色分體は第2と一方的に乗り換へ乍ら同時に第3から乗り換へられるといふ複雑な機構を許さねばならぬ。或は又彼等はキアズマの末端化の假定のもとに之を説明するかも知れぬ。即ち2キアズマが末端化の途路に於て合流したのであると。併し本研究ではこれから豫想される可き三重の末端キアズマは一回も見出し得なかつた。

三價染色体形成に對する動原體の役割については、私が既に(第13報)二價染色体に於て歸納したところのものが同様に云ひ得られると思はれる。即ちこゝでも染色体對合はゲンの糸に始まり、そして動原體の對合は“その結果として”最後に受動的に行はれる。染色体の開裂はディプロテン期に於てゲンの糸に始まり、動原體の開裂は MI 迄遅延される。かくて動原體接合型の三價染色体が結果するのである。動原體の對合が全く受動的であるといふことは、動原體はゲンをもたないといふ點に於て相同であるといふ假定に基く。そして此の假定はその後の研究(第24報)に於て正しく確證せられた。

此の論文で述べられた染色体の對合に關する知見は既に四五の前研究者によつて斷片的ではあるが記載されてゐる。即ち3染色体の同時的對合は Belling ('29) が三倍體の *Hyacinthus* に於て最初に記録され、その後 Skovsted ('33) が三倍體 *Gossypium* に於て、Olmo ('34) が三倍體 *Nicotiana* に於て見てゐる。又3染色体の動原體の接合は McClintock (Sharp から) が三倍體 *Zea* に於て、瀧澤 ('43) が三倍體 *Fritillaria* に於て觀察してゐる。松浦と瀧澤(第20報)は更に *Trillium Hagae* に於て多くの資料を蒐め、特に三重の介在キアズマの幾多の例を見ることができた。此等の事實をキアズマ學派が單なる例外の場合として無視することは最早許されない。

此等の新しい知見の上に立つて、も一度染色体對合とキアズマ形成との關係を見直す必要があらう。細胞學的知見としてキアズマは染色体對合の結果であることは確實である。併し此の知見は逆に染色体對合が常にキアズマに結果することを意味しない。キアズマ學派は此の單純な論理的誤謬を取てすることによつて最初の破綻を招い

た。従つて Levan ('33, '40 a) が所謂偏在キアズマ型の *Allium fistulosum* に於て、又 *A. amplexans* の不對合 (asynaptic) 型に於てすら、それ等のパキテン對合は全く完全であることを見出しても、それは吾々にとつて何等異とするに足らぬ事柄である。併し Levan はキアズマ學派の一人であるが故に、此の事實を屋上屋を重ねる假定を設けることによつて説明せざるを得なかつたのである。即ちパキテン對合には將來キアズマ形成に導く“効果的”のものゝと“見掛けだけ”のものゝとに區別せられると。同氏 ('40 b) は更に此の假定を *A. Porrum* (同質四倍體) に於ける新しい四價染色體型の説明に適用した。即ちこゝに見られた鎖狀或は環狀型の四價染色體 (D 圖 c d) の起原を、パキテン期の完全な對合の事實から次の如く説明する。先づ4 相同染色體はその2 本宛が完全に對合する。併し効果的對合は動原體の附近だけである (D 圖 a b



D 圖 *Allium Porrum* に於ける鎖狀型 (c) 及び環狀型 (d) の四價染色體とキアズマ型によるそれ等の起原の説明。a は c を與へ、b は d を與へる。Levan ('40b) より複寫す。

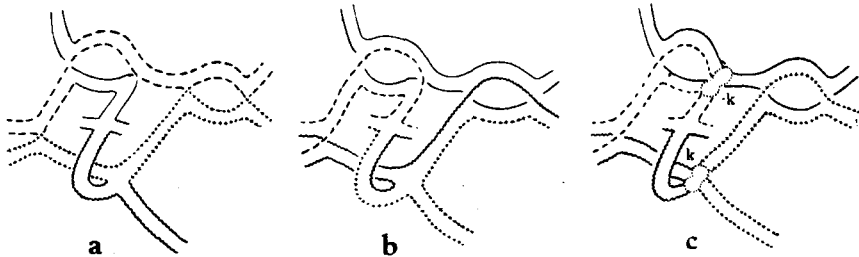
太線の部分)。此の部分に任意にキアズマが形成されることにより (圖の矢印)、此等の四價染色體が出現するのであると。併し彼が何故効果的の對合であり乍らキアズマが形成されない部分があり得るかといふ幼稚な矛盾にすら氣が付かないのは妙である。本研究の知見からすれば、之等の型は動原體接合型であるとして簡単に理解出来る。觀察された之等の形像の引き伸ばされた部分は動原體自體であつて、既に極への索引が働いてゐるためと見られる。この事はオホバナノエンレイサウの轉座による四價染色體に於て全く同じ型のもが見られたことに

よつて一層確實とされる (第 24 報)。

從來キアズマ學派は B 圖に示された如き形態の所謂三角形の三價染色體の存在を以てキアズマ型説への證左と見做した (Darlington '30)。即ち三倍體に於て染色體對合が常に一定部分に對しては 3 相同染色體のうちの 2 本に限られるとすれば、かゝる形像は二面説を否定するものである。これに對し私は嘗て (1937 年 5 月 27 日の札幌遺傳談話會席上) 次の如き可能性を提示した。即ち今迄の資料に於ては動原體が充分認識せられてゐない。従つて B 圖 a の如く考へられてゐるものも實は b の如き構

成を持つものであるとすれば、接合せる動原體の兩側に於て共に還元的開裂が起ても差支へない故に二面說的解釋が可能とされるであらうと。此の示唆は本研究で“部分的”に實證せられた。即ちa圖の如き形像は一度も觀察せられず、その代り豫期通り多くのb圖の如き形像が得られた。併し同時に私はc圖やd圖の如き形像に縫著した。従つてa圖の型もc圖の型よりの誘導型として出現しても差支へないことになる(事實然り、第20報を見よ)。この一見矛盾せる事實はそもそも一面說的假定たる對合が常に2相同染色體間に限られるといふ事に胚胎する。即ち前期の觀察並びにd圖の型の存在は稀ではあるが3相同染色體の同時的對合の可能性を示した。かくて之等の形像の二面說的解釋には何等矛盾を残さないのである。

同じ理論はキアズマ學派の屢々引用する四價染色體の形像(E圖)にも適用出来る。こゝでは4相同染色體の對合は一定位に對し常にそのうちの任意の2本であるといふ假定の上に立てば、勿論この形像は一面說的解釋(a圖)を支持し、二面說的解釋(b圖)を拒否するであらう。<sup>1)</sup>併しこの假定が眞實でない時には、b圖の如き染色體の排列も可能とされる。併しこの形像に對して最も可能なると思惟せられる構造は第c圖に示せる如き動原體の接合である。即ちこゝでは4動原體が2箇宛接合されてゐ



E圖 四價染色體の三角像に於ける染色體の排列に関する一面說的(a圖)、二面說的(b圖)、新しい概念による二面說的(c圖)解釋。Kは動原體を示す。

る(2IK型)、一方(下方)の動原體の兩側では兩腕共に還元的に開裂してゐる、他方(上方)に於ては一方の腕(右側)は還元的に、他方の腕(左側)は均等的に開裂してゐるとすれば、吾々は3乃至4染色の同時的對合なる稀な場合をこゝに取入れることなしに完全に説明することが出来る。

**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可能とされた。同會に深甚の謝意を表す。尙表1の統計資料については天野氏に負ふところ大である。

### 摘 要

本論文では異質三倍體のシラオイエンレイサウ (*Trillium Hagae*,  $2n=15$ ) を材料

<sup>1)</sup> 併し Naville ('37) の指摘せるが如く、すべてのキアズマが乗換への結果であると假定する必要はない。

として、花粉母細胞に於ける三價染色體形成の起原並びにその形態に就ての研究が取り扱はれた。重要な知見は次の如くである。

- 1) 染色體の對合に關しては、3相同染色體の同時的對合が可能である。
- 2) 中期に於ける三價染色體は動原體接合に關し次の3範疇に區別せられ得る; (i) 3動原體の接合型 (III K 型), (ii) 2動原體の接合型 (III K'), (iii) キアズマのみの結合による型 (III k)。
- 3) 色々特殊な形態の三價染色體 (B 圖 b, c, d に模型的に示される) が見られたが之等の型はすべて以上の新しい概念の上に立つて二面說的解釋が可能とされる。

#### 引 用 文 献

Belling, J. 1929. Univ. Calif. Pub. Bot. 14: 379—388—Darlington, C. D. 1930. Proc. Roy. Soc. B. 107: 50—59—Haga, T. 1937. Jap. Jour. Genet. 13: 135—145; 1944. Jour. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ. S. V. 5: 121—198—Levan, A. 1933. Svensk Bot. Tidskr. 27: 211—232; 1940a. Hereditas 26: 353—394; 1940b. Hereditas 26: 454—462—Matsuura, H. 1937. 第3報. Cytologia 8: 142—177; 1938. 第11報. Cytologia 9: 243—248; 1941. 第13報. Cytologia 11: 369; 第17, 19, 20, 21報は印刷中, 第24報は準備中—Matsuura, H. and T. Haga. 1942. 第10報. Cytologia 12: 397—417—Naville, A. 1937. La Cellule 46: 77—109—Olmo, H. P. 1934. Cytologia 5: 417—431—Sharp, L. W. 1934. Introduction to Cytology. N. Y. —Skovsted, A. 1933. Ann. Bot. 47: 227—251—Takizawa, S. 1943. Jap. Jour. Genet. 19: 115—117.

#### 圖 版 5 及 び 6 說 明

倍率: 第1—3圖, 第12圖は  $\times 1010$ ; その他はすべて  $\times 1486$ .

- 第1—2圖 早期のディプロテン期に於ける二價染色體に於ける染色體の對合狀態。  
 第3圖 すこしあとのディプロテン期に於ける三相同染色體の對合狀態。  
 第4—5圖 III K 型。第4圖ではキアズマなく, 第5圖ではキアズマ多し。共に A 染色體。  
 第6圖 A 三價染色體 (III K' 型) に於ける所謂三角形像。  
 第7圖 B 三價染色體 (III K' 型) に於ける三重介在キアズマ。  
 第8圖 C 染色體の III K' 型。  
 第9圖 A 染色體 III K 型に於て1動原體が極へ引かれた形。恐らく第6圖もかゝる起原のものであらう。  
 第10圖 A 染色體の III K' 型に於て3相同染色體の關係するキアズマ。  
 第11圖 A 染色體の III K' 型で末端キアズマをもつ所謂三角形像。  
 第12圖 すべての染色體が三價である稀な細胞; 染色體 B, C 及び E は III K 型, A は III K' 型; D は III k 型である。

