



Title	キアズマに於ける染色分體の切斷と融合 (エンレイサウ屬染色體研究, 第19報)
Author(s)	松浦, 一; MATSUBARA, H
Citation	Journal of the Faculty of Science, Hokkaido Imperial University. Ser. 5, Botany, 6(1), 27-35
Issue Date	1946
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/26282
Type	departmental bulletin paper
File Information	6(1)_P27-35.pdf



キアズマに於ける染色分體の切斷と融合 (エンレイサウ屬染色體研究, 第19報)

松 浦 一

Matsuura, H. Chromosome Studies on *Trillium kamshaticum* Pall. and Its Allies. XIX. Chromatid breakage and reunion at chiasmata.

Résumé

Against the current "inversion" theory on the origin of chromatid bridges and fragments at meiotic anaphases, the present study introduce an alternative interpretation for it. It implies that (i) as the consequence of normal crossing-over (breakage and reunion of chromatids within an arm, *v.* Report 12 of this series), there will occur, though rarely, simultaneous breakage of the four chromatids within the chiasma region (Figs. E 1 and 2), (ii) the mode of reunion of the eight broken points of chromatids will be subjected to certain limitation by the division of chromosome matrix which initiates from the distal ends and develops inwards, and (iii) consequently there may be three most probable cases of reunion, giving rise to (a) X-type (Fig. E 3, Fig. C 1), (b) Y-type (Fig. E 4, Fig. C 2) and (c) O-type (Fig. E 5, Fig. C 3). The former two types relate to the formation of bridge and fragment at anaphases; the last implies the dissolution of the chiasma.

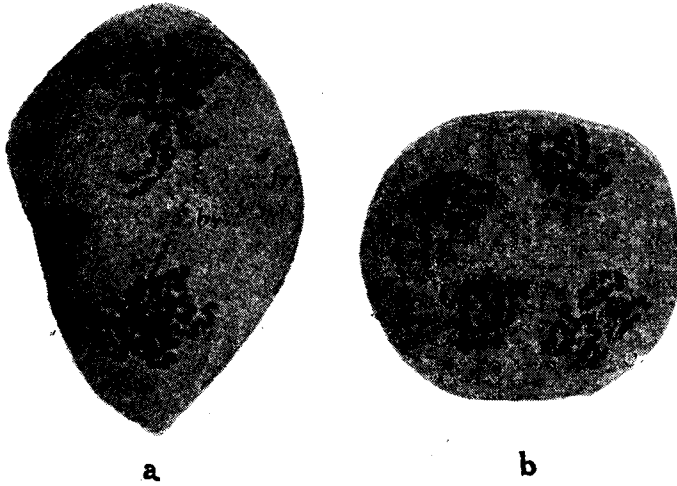
These three types of "chiasma breakage" were demonstrated in PMCs of *Trillium Hageae* (Figs. 1-7). Actually of the 22 cases the X-type was recorded 18 times, the Y-type 3 times and the O-type once (Table 1). It was further shown that they do not bear any specificity as to chromosome type within a complement and the location of their occurrence in chromosomes.

These findings are not only at variance with the inversion theory of the chiasmatype school, but also strongly support the writer's theory of crossing-over.

減數分裂第1或は第2の後期に屢々出現する染色體橋 (A 圖) は現在多くの細胞學者により構造雜種性の觀念と結びつけられ, 逆位ヘテロ接合體に於ける逆位部の乗り換への結果であると説明せられてゐる。此の説は McClintock ('31) に發し, その後非常に多くの仕事が種々の動植物の自然種に於て又品種間や種間雜種に於て此の線に沿ふて爲されてゐる (最近の傾向に就ては Richardson '36, Darlington '36, Upcott '37 等を見よ)。今や染色體橋は逆位像と呼ばれ, それに関する種々は形態が逆位部並びに

非逆位部に於ける乗り換への數並びにその相互關係の假定のもとに巧妙に説明せられてゐる。かくて染色體橋の由來に對する逆位部乗り換へ説は乗り換へのキアズマ型説の一つの有力なる證左と見做されるに至つた。

かやうに廣く支持せられつゝある説ではあるが、私は之等の仕事を通じて一つの不滿を持つ。なるほど逆位部の乗り換へが、染色體橋(2動原體的染色分體)と破片(無動原體的染色分體)とを與へることは a priori に否定せらるべくもないが、併し逆に之等橋や破片の出現のみを以て逆位部の存在を推定し、問題の材料(個體乃至種)が構造雜種性のもつと結論することは妥當でない。既に私はキアズマと染色體對合との關係に對してキアズマ學派の敢てした論理的誤謬を指摘した(第18報)が、こゝでも同様の誤謬を指摘することが出来る。即ち逆は常に眞とは限らないのである。此の仕事では私は之等所謂逆位像に對し別の説明の可能なることを示さうとする。



A 圖 T. Hagee の花粉母細胞に於ける染色體の橋、a 第1分裂後期、b 第2分裂後期。br=橋、fr=破片。×1010× 2/3。

本研究の材料となつたものはシラオイエンレイサウ(*T. Hagee*)であつて前報(第18報)の資材の蒐められたと同一の標本である。此の材料が選ばれた理由はその花粉母細胞に於て染色體橋を與へる可き第1中期の形像が比較的多く觀察出来るからであり、他の材料特にオホバナノ

エンレイサウ(*T. kamtschaticum*)では橋の形成は非常に稀であり(芳賀'37, 圖版13, 第12圖を見よ)、従つて研究に困難である。

こゝで問題とされる形像を私は後で述べる論議からの結論で簡単に“キアズマ切斷”なる言葉で表現することにする。此の形像は圖版7に示される如きもので、その特性として次の點を擧げることが出来る。

- 1) キアズマ切斷は常にキアズマに於ける染色分體の切斷と再結合より結果する形像を示す。
- 2) 染色體組の他の構成要員は全く正常である(第1圖)。
- 3) キアズマ切斷は同一染色體に於て染色體により一定性を示すことなし。即ち結

1) 併し動原體を含む逆位部の場合には逆位部の乗り換へは橋も破片も與へない!

果する染色體破片の長さは非常に變化する (B圖)。

4) 此の現象は中期の初期即ち染色體がまだ所謂相關螺旋を構成してゐる時には見られない。そのあと染色分體が平行化せる時に初めて見出される。

5) 切斷點の不融合乃至末融合の状態が可成り屢々見出される (第4, 5, 6圖)。

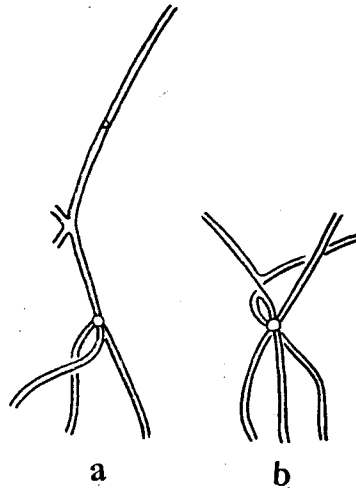
6) キアズマ切斷は總ての染色體に見出される (第1表)。

7) 又それは三價及び二價染色體共に見出される (第1表)。

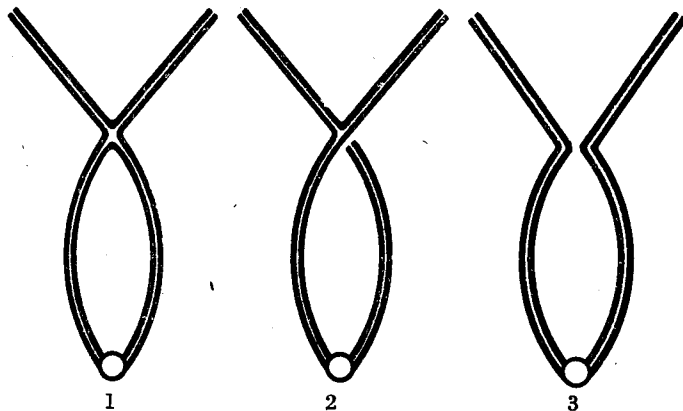
8) キアズマ切斷には3型が區別せられる。即ちC圖に示す如きX型, Y型, O型である。

第1表にはキアズマ切斷の2型, X型とY型との觀察數が擧げられてある。O型は全觀察中第7圖のB三價染色體にのみ記録せられたが、併しこの型はキアズマ解消型であり、恐らく容易に原結合から離れることにより、吾々の觀察から除外せられるものと思はれる。第1表の資料はキアズマ切斷の頻度と染色體腕の長さの關係を確めるには不充分であるが、併し大體それは比例的關係にあると見てよいであらう。キアズマの形成されぬ或はその困難な長さの腕即ちD, E, C各染色體の短腕には一度も出現しなかつた。

之等の型と染色體橋との關係は次の如く云ひ得る。若し切斷面が常に融合するものとすれば、X型は同伴分離に於て常に第1分裂で橋を與へる。併し異伴分離ではその $\frac{1}{2}$ の場合のみ橋を與へ、他の $\frac{1}{2}$ の場合は第2分裂で橋を與へる。Y型ではそれに反して異伴分離はすべて第1分裂で橋を與へ、同伴分離は第2後期で橋を與へる。勿論X型Y型共に第1後期で破片を放棄する。O型では正常の染色體と何等異なる點を示さない。即ち橋もなく破片もない。本研究ではこの材料の橋の出現頻度に就て統計的研究を行はなかつ



B圖 二つのA三價染色體に於けるキアズマ切斷。著しく破片の長さの異なる場合の例。aはIIIK'型であり、bはIIIK型。フリー・ハンド・スケッチによる。



C圖 キアズマ切斷の3型を示す模式圖。1: X型, 2: Y型, 3: O型。

たが將來これが爲される時には上の考察が役立つであらう。

本研究の資料は以上述べた通りであるが、次にかやうな特殊な形態が如何にして起つたかに就いて考察を試みやう。これに對し次の三つの可能なる説明があり得る：(1) 逆位部に於ける乗り換への結果、(2) 自然放射の結果、(3) キアズマ部に於ける乗り換への結果。

第1表 キアズマ切斷型 (X及びY) の各染色體並びにその結合型 (三價及び二價) に對する頻度

染色體及び結合型	X 型	Y 型
A { III	5	1
{ II	—	1
B { III	1 (短 腕)	—
{ II	1 (長 腕)	—
C { III	1 (長 腕)	—
{ II	3 (長 腕)	—
D { III	—	—
{ II	1 (長 腕)	1 (長 腕)
E { III	—	—
{ II	6 (長 腕)	—
計	18	3

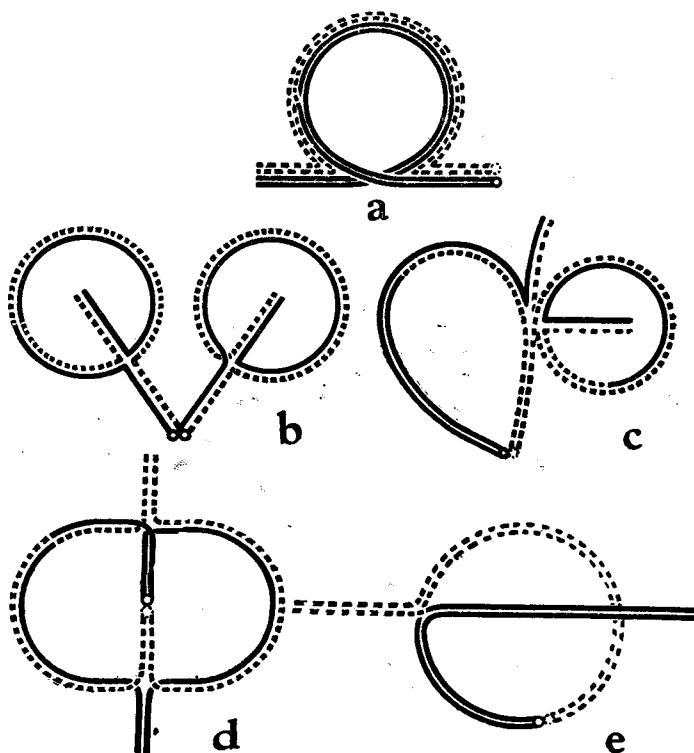
第1の説明は現在廣く流行しつゝある説である。此の説の創始者 McClintock ('31) は X 線照射の *Zea* を材料としてそのパキテン期に逆位的對合状態を觀察し、又第1後期に橋の形成を見て、この兩者を因果的に結びつけた。その後橋の形成に關する仕事は非常に多數發表されたが、實際には僅かの仕事に於てのみ前期の逆位的對合が確められてゐるにすぎない (*Chorthippus* に於ける Darlington '36, *Tulipa* に於ける Upcott '37, *Fritillaria* に於ける Frankel '37等)。併し之等の仕事を通じて次の諸條件の吟味がまだ不充分である。第1に逆位的對合像に於て該逆位部が動原體を含まざることが確實でなければならぬ。何故なら動原體を含む逆位であればその部分の乗り換へは橋の形成に結果しない。従つて第1後期乃至第2後期に見られた橋は逆位とは無關係のものたる可きである。從來の仕事には全然この吟味がなされて居らぬ。第2に之等總ての仕事に於て逆位部の對合より橋形成に至る迄の細胞學的實證が甚しく不備である。若し D 圖 a の如く逆位部の完全對合があり、そしてその部に1回の乗り換へが行はれたと假定すると、それがディプテン期に於ていかなる形像に開裂するかに就ては、キアズマ學派の主唱する如く各部分が還元的にのみ開裂した形 (同圖 e) のみが與へられる。然らざればそこには種々複雑なる形像 (同圖 b, c, d の如き) 出現す可きであり、かゝる形像は未だ觀察せられてゐない。然るに當然豫期せられる事は全長に亘る還元的開裂像に於てもとの乗り換へが逆位部の中央にあつた時に於てのみ對稱的形像 (破片を含む末端自由腕の等長、即ちキアズマ切斷型) に結果し、他はすべて

不對稱形像を與ふ可きである。従來の仕事に於て僅かの人達が開裂の像を観察してゐるが (Smith '35, Darlington '36, 等), すべて本論文の觀察と同様對稱的形像であり、もつと普通に出現す可き不對稱形像が得られてゐない。第3に本研究に示されたキアズマ切斷型のうちのY型とO型との起原を逆位説にとり入れることは不可能である。若し之等の型を別の起原のものと思ふならば、Y型より由來する橋はX型のそれと區別せらる可きであり、かくては問題を一層混亂せしむるだけであらう。

以上の批判から私は逆位説の再検討の必要を主張する。勿論該説は a priori に否定せらるべくもない。いつかの將來に於て私は逆位ヘテロ接合体たるの明かな材料に於て、その新二面説的開裂像並びにそれに基く眞の乗り換へによる橋と破片の形成を展示する機會に恵れることを期待してゐる。併し橋の形成を以てすべて逆位の存在の證左とするところの Müntzung ('34) に始まる a posteriori の論證は全面的に否定せられなくてはならない。¹⁾

第2の可能性は

こゝに述べられた染色體變換が人工照射による變換と比較されて決定せられるであらう。既に (第9報) 私及び芳賀は、オホバナノエンレイサウに於てその花粉母細胞休止期にレントゲン照射を行ひ、結果せる種々の染色體變換を詳しく研べた。此の結果と上述の變換とを比較するとその間に著しき相違あることが見出された。第1に照射



D圖 逆位的對合と開裂像を示す模式圖。染色體のうち一對の腕のみを示す (圓は動原體)。aは逆位的對合の逆位部に1回の乗り換へを示す。b-e, 開裂像。bはすべての部分が均等的に開裂せるもの。cは動原體より逆位部に至るまでの部分が還元的に、他の部分は均等的に開裂せるもの。dは逆位部のみが均等的に他は還元的に開裂せるもの。eはすべての部分が還元的に開裂せるもの。

¹⁾ 尙この點に關し芳賀 ('46, 印刷中) の染色體橋に關する綜合抄録を見よ。

より結果する變換は多くの場合所謂“two hits”による變換である。即ち結果する形像は不對稱型となる(第9報, 第8—9圖)。第2に所謂“one hit”型と見做されるものは, 少くとも染色體對合時に於て一つの切斷と融合とがあり, それが at random に開裂せる結果として説明せられるものである。従つてこゝに述べたX型變換と同じ型のもが照射により由來されても(同第1圖), その起原は全く異なる。又Y型變換に相當する型(同第3圖)が出現し得るが, それは併し自由なる切斷腕が既に切斷點より遠く離れてゐることにより特徴づけられてゐる。O型は照射による變換には出現せず, 又照射によるその他の型は本論文のとり扱ふ型の範疇外にある。

此の兩者の形像の相違は, 次に述べる如くキアズマ切斷に於ては切斷と融合が第1中期に起り, 照射による變換はそれが休止期乃至前期に起つた, 即ち前者では變換が染色體開裂後に起り, 後者では開裂前に起つたものとして説明せられ得る。即ち此の二つの事象は全く由來を異にする。

第3の可能性は全く新しい説である。こゝでとり扱はれた現象がキアズマ部に於ける染色分體の切斷と融合による形像に合致する故を以て“キアズマ切斷”と名づけられたのであるが, いかにして然らばかゝる變換が可能とされるか。こゝに注意すべきことは此の現象が常に染色體の並行螺旋完了後に始めて見られることから, 染色體の螺旋系の變換と關係づけられことである。既に私は本報第12報に於て1腕を構成する2染色分體の相關螺旋が乗り換への連續的過程を経て並行螺旋に變換することを述べた。此の際に於ける染色分體の切斷と融合とは常に乗り換への方向にのみ起ることに對し染色體基質の重要な役割を指摘した。此の理論をキアズマ部に當て試みてみる(E圖)。乗り換へは自由末端より出發し内部に進行する。各腕内に於ける乗り換へ(切斷と融合)は獨立に起り, それぞれ速に完了し, 従つて多くの場合キアズマはキアズマとして残るであらう。然るに稀に兩腕に於ける切斷がキアズマ部に於て同時的に起ることもあり得る。かゝる場合8切斷面(E2圖のaa' bb' cc' dd')は同一基質内に存在するが故にその融合は自由なる可きである。併し既に基質の分裂は内部に向つて進行しつゝあるが故に自らそこに一定の制限を生ずる。かくて最もあり得る型は次の4通りである。

1) もと通りの融合即ちaはa', bはb', cはc', dはd'に融合する場合。もとのキアズマの回復に結果する。

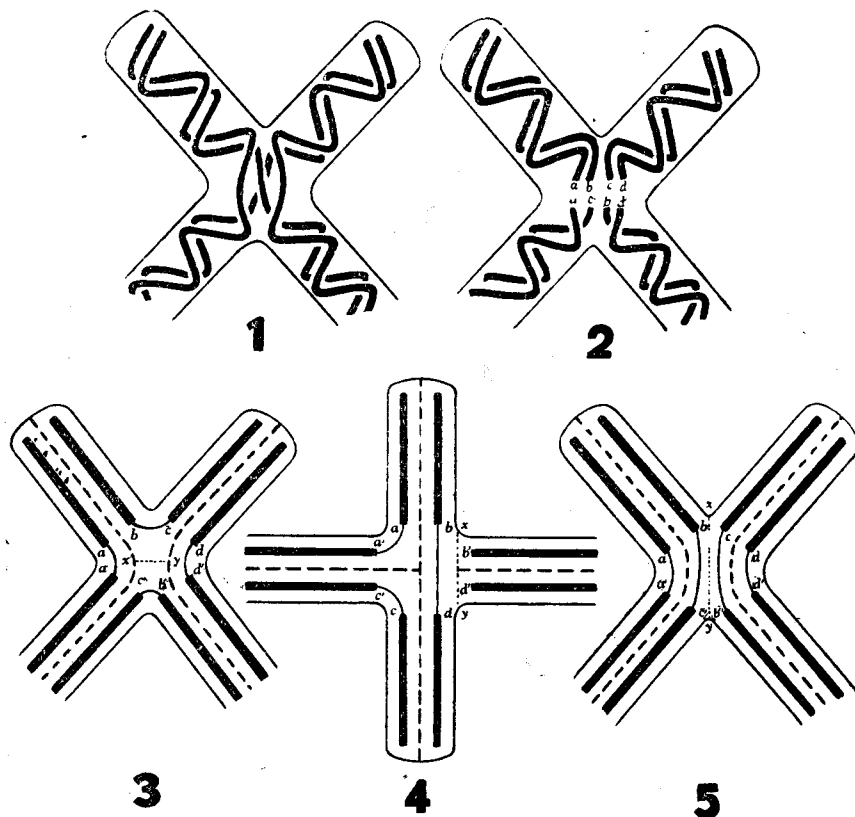
2) 染色分體の配列がE3圖の如き場合には當然a-a', d-d', の融合が起る。従てb, b', c, c'の組み合わせの一つはb-c, c'-b'の融合であり, 之は問題のX型キアズマ切斷を與へる。基質のxy分離は二次的に起り破片を與へる。

3) 同じ染色分體の配列に於て他の一つの組み合わせb-c', c-b'の融合はキアズマ解消に結果する(E5圖)。即ちO型キアズマ切斷であり, 染色分體のblockとしての乗り換へに結果する。基質の二次的分離xyは兩腕を自由にするであらう。

4) 染色分體の配列をE4圖の如く表現すれば(之は前の3—4圖と全く關係は同じ, たい表し方が違ふ。本質的の相違は基質の分裂面の相違だけである!), 基質の分裂がキアズマの點を越して内部に進行する前にその一方に於てb-dの如き融合が起り得

る。基質の二次的分裂 xy は1腕を切り離す。之は Y 型アキズマ切斷となる。

かくて問題の3型 (X, Y 及び O 型) の由來が一つの關係の上に容易に理解し得られる。¹⁾ 興味あることは O 型即ちキアズマの解消型が舊く Janssens ('24) により記載せられてゐることである。Sax ('30) は此のキアズマ解消を普遍的な事象と見做し、乗り換への二面説を嘗て提唱した。併しこゝに述べる如く此の現象は稀なことに屬し正常の乗り換へ機構とは直接的の關係を持たない。



E 圖 乗り換へとキアズマ切斷との關係を示す模式圖。1, 乗り換へ前の染色分體の状態 (相關螺旋系)。2, 乗り換へに伴ふ螺旋の並行化の完了せる状態にして、キアズマ部に同時的切斷が起つた場合。3, X 型の再結合。4, Y 型の再結合。5, O 型の再結合。

尙以上の説明の様式に於て、もつと稀ではあるが可能なる他の一つの型があり得る。即ち E 4 圖に於ける $b-d$ 融合に加くて同時に $a-c$ の融合が起る場合である。他の切斷面がそれぞれ $a'-c'$ 及び $b'-b'$ の融合を完了すれば、そして異伴分離が行はれば、

¹⁾ 之等3型の出現度數については統計數が少ない故何とも云へない。O 型は併し全く解消されて吾々の觀察から逸するものが多くあると考へられる。この資料では X 型が壓倒的に多數であつたが、松浦・瀧澤 (第 20 報) の資料では X, Y, O 型の頻度は 7:5:1 (計 13) であつた。

後期に於て2本の染色體橋と2本の等長の破片が示されるであらう。かやうな同一の二價染色體内の2本の橋は逆位説では逆位部に於ける二つの補足的キアヅマを假定して説明せられる。此の稀な形像は Smith ('85) が *Trillium erectum* に於て, Richardson ('36) が *Lilium umbellatum* に於て, Frankel ('37) が *Fritillaria dasyphylla* に於て, Geitler ('38) が *Paris quadrifolia* に於て, 又恐らく Müntzing ('34) が *Crepis divaricata* × *C. dioscoridis* に於てそれぞれ稀有の場合として記載してゐる。

以上説く如く之等の現象が乗り換への結果としてのキアヅマ切斷であるとすれば、之は私の乗り換へ説の一つの證左と見做し得やう。かゝる現象は併しキアヅマ形成にかゝつてゐることは明かである。何故オホバナノエンレイサウで橋の形成がより稀であるかは恐らくキアヅマ頻度の小なることに歸せられやう。本材料たるシラオイエンレイサウではその頻度が非常に高い(第20報)。Swanson ('40) に *Tradescantia* に於て橋の頻度がキアヅマ頻度と比例することを見てゐるが、之は上の説明を支持するものやうである。尙本説により、橋の形成が染色體組の總ての要員に起ること、更に結果する破片の長さが非常に變化することも容易に理解し得る。逆位説では之等に對し複雑な構造雜種性を假定しなければならぬ。更に此の仕事で示されたやうな切斷點の未融合(乃至不融合)の状態は恐らく切斷なる現象が起つて間もないことを示すものであり、この點も本説と合致するものと考へられる。特に第6圖のE二價染色體に見られる下方の明かな切斷點をもつ染色分體は逆位説では逆位部のキアヅマに關係せざるものであつた筈であり、従つてその切斷の意義は理解し得ざる事柄に屬する。本説ではかゝる切斷は當然起つたことゝ考へられ、そしてこの圖の示す如く切斷に伴ふ染色分體の位置のみだれが此の切斷點の再融合を妨げたものとして理解される。

謝 意 表 明 本研究は學術振興會第4特別委員會の援助により可能とされたものであり、こゝに同會に對し深謝の意を表する。

摘 要

本論文では減數分裂時に出現する染色體橋及び破片の形成に關し、從來の逆位説に對して全く新しい機構を提唱する。即ち正常なる乗り換への結果としてキアヅマ部に染色分體の新結合の起り得ることを示した(E圖)。此の際染色分體の at random の結合は染色體基質の分裂により制約を受ける。そして結果する特殊の形像はC圖に示すが如きX、Y及びO型の3型である。X及びY型はそれぞれ橋と破片とを與へるであらう。O型はキアヅマ解消型である。若し此の仕事でなしたやうに、之等3型が以上の如き一聯の關係下に置かれるものであれば、之は逆位説に對する反對の證左であり、私の乗り換へ説の有力な證左とならう。

引 用 文 獻

- Darlington, C. D. 1936. *J. Genet.* 33: 465—500—Frankel, O. H. 1937. *J. Genet.* 34: 447—462—Geitler, L. 1938. *Z. I. A. V.* 75: 161—190—Haga, T. 1937. *Cytologia* 8: 137—141

—Janssens, F. A. 1924. Cellule 34: 135—359—McClintock, B. 1931. Res. Bull. Mo. Agr. Exp. Sta. No. 163: 1—30—Matsuura, H. 1940. 第12報. Cytologia 10: 390—405; 第9, 18, 20報, 印刷中—Müntzing, A. 1934. Hereditas 19: 284—302—Richardson, M. M. 1936. J. Genet. 32: 411—450—Sax, K. 1930. J. Arnold Arb. 11: 193—220—Smith, S. G. 1935. J. Genet. 30: 227—232—Swanson, C. R. 1940. Genetics 25: 438—465—Upcott, M. 1937. J. Genet. 34: 339—398.

圖版 7 説明

材料はすべて *T. Hageae* の花粉母細胞, 倍率 $\times 1486$ 。

- 第1圖 完全な1細胞内の染色體組。B染色體にキアズマ切斷X型がある。
第2圖 C二價染色體に於けるX型切斷。
第3圖 E二價染色體(II k型)に於けるX型切斷。
第4圖 A二價染色體のY型切斷。寫眞は2フォーカスで撮られてゐる。
第5圖 D二價染色體(II k型)に於けるY型切斷。
第6圖 E二價染色體に於ける proximal のキアズマ切斷。染色分體の位置のみだれと末融合の切斷面とに注意。
第7圖 B三價染色體(III K'型)に於けるO型切斷。

