受賞講演

Hajime MATSUURA 1943. The chromosomal basis of crossing over. (Prize Lecture).
Jap. Jour. Genet. 19: 139-153.

乗り換への染色體的基礎

松 浦 一

北海道帝國大學理學部

—— 此の一編を恩師藤井健次郎先生に捧ぐ ——

I. まへおき	IV. 乗り換への螺旋説
II. キアズマ型説批判	V. その遺傳學的意義
III. 新二面説提唱	VI. 結 び

まへおき

今回不肖私が「オホバナノエンレイサウの染色體研究」により名譽ある本學會賞を授けられ、誠に光榮に存じます。私の此の研究は以上の題名のもとに現在迄に第16報迄(うち第IX報は近刊)發表されて居り、取り扱はれた問題は可成り廣汎に互るものでありますが、本講演では私の研究目的の重要な一つである乗り換へ現象の染色體的機構を主題としてお話し致します。此の問題は主として第XII報に取り扱はれたものであり、今回の受賞も此の論文が選ばれたものと存ずるのでありますが、私の主張する乗り換への螺旋説なるものゝ理論體系にはその他の論文の殆んど總てが多かれ少かれ關係を持つものであり、その故にこゝにその仕事の總ての文獻を掲げて置いた次第であります(文獻表)。二時間といふ長時間を誠に寸陰を惜む大會に割いて頂けましたことを大會準備委員長山口博士に厚く御禮申上ます。

近代遺傳學の中心問題の一つは乗り換へ機構に關するものであることは今更申上げる必要はありません。遺傳學者の精緻なる實驗が *Drosophila*, *Zea*, *Neurospora* 等に於てなされ、それによつて染色體の遺傳學的分析が相當のところ迄闡明せられるに至りました。當然細胞遺傳學者に要望せられるところのものは逆に遺傳の染色體學的分析であります。これに關しては從來多くの學説の發生を見たのでありますが、その主流をなすものは Janssens (1909) の流れを汲んで結局キアズマが乗り換へに關係すると説く所謂キアズマ學派であります。嘗つてはこれに二つの流れが見られました。一つは、キアズマは染色分體の開く面を異にすることによつて形成され、乗り換へは此のキアズマの切斷による染色分體の新結合に由ると主張する古典説乃至二面説と、他の一つはキアズマは乗り換への結果形成せられたものであり、染色分體の開きは従つて常に同一の面(還元的)であると説く所謂キアズマ型説乃至一面説です。後者は Darlington ('30, 以下D氏と略稱)により強く主張され、其後同氏一統の學者の實に廣汎な研究によつて今日見る

が如き世界の學界を風靡しつつあるものです。その主張の當初に於ては古典説との對立に於て幾多の反對説もあつたのであり、例へば 1932 年 Ithaca に於ける第 6 回國際遺傳學會の細胞遺傳學部は恰も D 説批判會の如き感を呈したのでありますが、その理論の外見的完璧さによつて漸次反對説は終息し、古典説の有力な闘士であつた Sax 氏も遂にその軍門に降つたやうな次第であります。

拙私の研究の材料たるオホバナノエンレイサウ *Trillium kamschaticum* Pall. は、その染色體の数の小なること ($n=5$)、形の大きいこと、各染色體個體の同定が容易なること、更に私の

第 1 圖 オホバナノエンレイサウの花粉粒内の染色體。
染色體の長さの順に a, b, c, d 及び e と名づける。醋酸カーミン。

第 2 圖 オホバナノエンレイサウの染色體型 (上段)。比較のためにクルマバツクパネサウのそれを共に示す (下段)。染色體内の圓は動原體の位置を示す。大きな圓は仁を表す。即ち此の二つの種に於て 染色體構成は大變よく似てゐるが仁形成部が違ふ。即ちこれに關し前者に於ては末端型であり、後者に於ては介在型である (第 VI 報)。

工夫による水前處理固定法 (第 XI 報) により容易に微細な螺旋構造を顯示し得る點に於て、此の種の研究に最も優れたものであります (第 1, 2 圖)。此の研究から現在迄に結論せられたものは、全く D 氏のキアズマ型説と相容れぬものでありました。従つてこゝに乗り換へ機構に關

する私の新しき理論を述べる前に、先づキアズマ型説の批判から始められねばなりません。よつて次の順序に従つて此の講演を進めることに致します:—(1) キアズマ型説批判, (2) 新二面説提唱, (3) 乗り換への螺旋説, (4) その遺傳學的意義。

文 獻 表

H. Matsuura: Chromosome Studies on *Trillium kamschaticum* Pall.

I. The number of coils in the chromonema of the normal and abnormal meiotic chromosomes and its relation to the volume of chromosomes.	C. 6: 270-280. '35
II. The direction of coiling of the chromonema within the first meiotic chromosomes in the PMC.	H. 3: 233-250. '35

- III. The mode of chromatid disjunction at the first meiotic meta-phase of the PMC. C. 8: 142-177. '37
 - IV. Further studies on the direction of coiling of the chromonema within the first meiotic chromosomes. C. 8: 178-194. '37
 - V. Abnormal meiotic divisions due to high temperature. CF. : 20-34. '37
 - VI. On the nucleolus-chromosome relationship. C. 9: 55-77. '38
 - VII. Additional evidence for the Neo-two-plane theory of bivalent constitution. C. 9: 78-87. '38
 - VIII. On the mitosis-meiosis relationship. (With T. Haga). C. 10: 382-389. '40
 - IX. Chromosome aberrations induced by X-ray treatment. (With T. Haga). 近刊
 - X. On the origin of the chiasma. (With T. Haga). C. 12: 397-417. '42
 - XI. A simple new method for the demonstration of spiral structure in chromosomes. C. 9: 243-248. '38
 - XII. The mechanism of crossing-over. C. 10: 390-405. '40
 - XIII. The structure and behavior of the kinetochore. C. 11: 369-379. '41
 - XIV. Primary and secondary chiasmata. C. 11: 380-387. '41
 - XV. A contribution to the present status of knowledge on the mechanism of chromonema coiling. C. 11: 407-428. '41
 - XVI. Alterations of the nucleolus-chromosome system due to irradiation. C. 12: 271-288. '42
- C, キトロギア. CF 同, 藤井記念號. H, 北大紀要 V.

キアズマ型説批判

D 氏のキアズマ型説の理論體系は次の如く要約し得ませう。

1) 第 1 の假説は染色體對合の理論に關するものである。D 氏は減數分裂前期に於ける染色體は單一構造のものと考へた。これが體細胞分裂と異なる點であり、後者では分裂前期に於て既に各染色體は二重構造をとり、從つて染色體間の affinity は満足されてゐる。然るに前者に於ては此の affinity が満足されて居らぬが故に、それを満足すべき相手を相同染色體に求める。かくて染色體の對合が起り、後始めてその分裂が起り二重構造のものとなる。即ち體細胞分裂では細胞が分裂時に入る以前に染色體の分裂が起てゐるに反し、減數分裂では分裂開始後に染色體の分裂が起る。これが何故減數分裂前期に於て相同染色體間に對合が起るかの理由である。—Precocity theory of meiosis (D, '31).

2) 第 2 の假定はこの對合時に於ける染色體は内部的に撚れの状態にあるとする(“分子間乃至分子内螺旋”)。此の撚れは染色體の腕に於て同一方向であり、動原體を境として逆方向をとる。且つ相同染色體の相同の腕に於て同一方向である。分裂中期の染色體に見られる螺旋構造(大及び小螺旋)は此の内部的撚れによつて條件づけられるもので、染色體の螺旋化はこの撚れを解消すべき逆方向に起る。—Theory of molecular spirals (D, '35).

3) 何故かゝる煩雜な假定を必要とするかは第 3 の乗り換へ機構に關係をもつからである。上述の如き内部的撚れを有する 2 本の相同染色體が對合する時には丁度繩や紐をよる場合の如く両者は相互にもつれ合ふ。この“もつれ”(relational coiling)は内部的撚れと逆方向に起り、かくて平衡状態に入る。これが細絲期から太絲期に於ける對合状態であつて、後複絲期に於て各染色體の縦裂が起る。かくて力の平衡が破れ歪みによつて 4 本の染色體のうちの 1 本が切斷

される。此の切斷により更に總ての歪みが相手の染色體のうへに懸ることになり、かくてその染色體の 1 本を切斷するに至る。此の二重切斷は糸の廻轉により歪みの解消を伴ひ、かくて切斷が新結合を來し、乗り換へが完了する。即ち乗り換へとは細絲期に於ける“もつれ”が複絲期に於てキアズマに置き換へられる細胞學的現象である。—Theory of relational coiling (D, '35).

4) 以上の假定の當然の歸結としてキアズマは乗り換への結果であり、従つて染色體對合の證左である。いかなる二價染色體も少くとも一つのキアズマを以て接合されてゐる。—Chiasma theory of pairing (D, '29).

尤もこの第 4 の説は後年大分變更を受けたのです。それは *Drosophila* ♂ に於て何故乗り換へが起らぬかの解釋に就てゝあつて、D 氏は最初後に述ぶる偏在キアズマを假定して説明たのであるが、後意見を變へてこのものではキアズマ形成を伴はざる二價染色體接合を示す、即ちその接合は somatic pairing の強調された特殊のものであると説明したのです。

以上の理論體系によりキアズマ研究が非常に重大視されてきました。誠に 1930 年代の細胞遺傳學はキアズマ研究時代と云つても過言ではない位多くの仕事を生んだのであります。そのキアズマ統計學からキアズマと乗り換へ現象との種々な相同性が求められました。その關係の一般的陳述として次の事柄が擧げられませう。

1) キアズマ頻度と乗り換へ頻度との類似性。キアズマの分布には 2 型がある。一つは染色體全長にはゞ平等に分布されてゐるもので(均一的キアズマ random chiasmata), 他の一つは染色體の或部分にのみ限定されて分布するところのもの(偏在キアズマ localized xta)である。此の分布の相違は對合の相違により招來されたもので、前者では對合は完全であり、後者に於ては此の限定された部分にのみ對合の起れる不全完型である。前者に於てはキアズマ頻度は染色體の長さ按比例する。然るに後者に於てはその比例が破れてゐる。前者の關係は乗り換へと染色體の長さとの一般的關係と類似するとしてその理論が建てられた (Beadle '32, D '34, Mather '37)。

2) キアズマ形成と乗り換へ頻度に對する外界の影響の類似性。キアズマも乗り換へも外的條件例へば温度により容易にその頻度を變へる (White '34, Reek '36)。

3) 細胞學的干涉と遺傳學的干涉。1 キアズマはそれに隣接するキアズマ形成に干涉する。これは遺傳學的干涉と相同のものである (Haldane '31)。

4) キアズマ形成の競争説。屢々 1 二價染色體のキアズマ形成が同一核内の他の二價染色體のキアズマ形成に干涉する事實が統計學的に結論され、これが *Drosophila* に時として見られる遺傳學的事實と結びつけられた (Mather '36)。

扱以上簡単に概説せるキアズマ型説の理論に對して、私の研究結果は不幸にしてその殆んどあらゆる點に於て相容れぬところのものであります。先づキアズマの起原に關する D 氏の假説の各々に對する私の立場を述べませう。

1) 減數分裂の早熟性説に對し。私の研究(第 V 及び VIII 報)によりますと、花粉母細胞を高溫にて刺戟して分裂を促進せしめますと、容易に減數分裂の代りに體細胞分裂を惹起せしめ得ます。此の誘起せられた體細胞分裂型と正常の減數分裂型との間に中間型の存在することから、私は Sax 氏等('35)の主唱する減數分裂の遲滯説(Retardation theory)を採用しました。即ち染色體の對合は分裂の遲滯に由て起る現象であるとするので、此の結論は尙私の他の仕事である *Crepis* の體細胞分裂に於る染色體の配列に關する統計的研究結果と並行するところのものです('37)。最近牧野氏('42)は *Drosophila* に於て逆に低溫處理をもつて體細胞分裂を減數分裂型に誘導することに成功しました。詰り減數分裂の機構たる染色體の對合現象に對し D 氏は

染色體の構造的條件にその起原を求めたのでありますが、吾々はそれを細胞の生理的條件に求めてゐるのであります。

2) 染色體の螺旋機構に關する分子螺旋説に對し。私の研究は D 氏の假説と甚だ遠い結果を與へました。螺旋の方向に關しては (第 II, 第 IV 報), D 氏の説く如き規則性は全面的に否定されます。大螺旋の方向は染色體の腕を單位とし全く機會に左右されます。即ち右旋と左旋とが全く 1:1 に出現し (觀察數 1206 腕に對し 右:左=604:602), 且つ二價染色體の 4 腕に對し全く機會的の組み合わせを與へます。且つ同一腕のうちに回旋の逆轉が屢々見られ、その頻度は腕の長さに比例します。D 氏の假説の根據となつた *Fritillaria* の仕事では本文の陳述に係らずその檢微鏡寫眞に於て 1 腕中の方向の逆轉が明かに示されてゐます。従つて吾々は螺旋機構に對しかゝる内部的撚れの狀態を假想する必要は全くありません、尙對合時に於ける染色絲が内部的撚れをもつものであるや否やに關しては私はそれを否定する根據を得ました (第 XV 報)。その知見は次の通りです。末端の自由なる染色體腕に於ては、その 2 本の染色分體は所謂相關螺旋を形成する (第 3 圖)。之は立體的に觀れば全くもつれの存在せざる螺旋型であります、末端の回轉を許さずして引き伸し、平面的のものとな變換させますと相互にもつれてゐるものです。然るに兩端の固定されてゐる染色體の部分、例へばキアズマ環に於てはそれを引き伸した時には平行の状態になる可き螺旋を形成します。即ち平行螺旋型であるか、相關螺旋型であれば逆轉があつて右旋と左旋とが同回旋數起つてゐるか、乃至兩者の型の混在型であります。

此のことは明かに染色體の對合時に於ては全長に互つて 4 本の染色分體が平行狀態であり、末端の自由な部分に於ける相關のもつれは染色絲の螺旋化に伴ふ末端の自由なる回轉に由るものと思惟されたのです。このことは多くの細胞學者の對合時の知見と一致します。

3) 乗り換へ機構としての相關のもつれ説に對し。以上の論據から乗り換への機構に對する D 氏説はその根據を失つたものです。同氏は此の機構を ultramechanics と名づけ invisible のものとして直接觀察の何ものをも提示しませんでした。併し純理論的に觀てその假説には幾多の難點を含むものです。D 氏の説くところによると氏の所謂相關の もつれは絲の内部的よじれに依る。ところがかゝる もつれを許す狀態は絲の末端が自由に廻轉しうるからであつて若しそれを許さなければかゝる もつれは起らぬ。然らば絲の末端が自由であるとする對合前の内部的よじれは當然末端の自由なる廻轉によつて解消して居らねばならぬ。即ち D 氏の假定のうちには對合前の絲は末端が固定して居り對合時には末端が自由であるといふ想像し難き事柄を含んでゐるのであります。更にまた吾々は力の不平衡が 4 本の染色分體の 1 本を切斷するといふことを許容しても、そのことは力の平衡狀態への方に結果する筈で、決してそのことにより更に不平衡の狀態が誘起せられて他の 1 本を切斷するに至るといふ力學的根據を疑ふことが出來ます。なほ、更によしかゝることを許容しても何故然らば 2 つの切斷された絲が乗り換へに果結

第 3 圖 種々なる螺旋型の模式圖。左端のものは一端の自由なる絲による螺旋。他の 3 つは兩端の固定せるもの。S, 相關螺旋; H, 平行螺旋; K, 混在型。左より 2 番目の相關螺旋では左回旋と右回旋とが同數である。平行螺旋では絲自身が撚れてゐる。即ち螺旋の方向と逆の方向に半回旋に一回づきの半撚がある。混在型ではその相關螺旋の部に於て左右の回旋數が同數であり、他の部は平行螺旋よりなる。

するが如き状態に再結合するかの理由を理解することは困難です。D 氏は此の根據を單に X 線による染色體の切斷とそれに伴ふ再結合の現象と同じ機構に求めてゐます。なるほど X 線の實驗では私の仕事 (第 IX 報, 第 XVI 報) も他の人達と同様に, X 線によつて作られた染色體の切斷面は容易に再融合する何かの力が存在することを示しました。併し此の場合の再融合は全く at random であり, 若し同じ機構が D 氏の假定する場合に起るならば, 或る場合には再融合が染色體の橋 (二つの動原體を有する染色分體) と斷片とに結果する方向に起らねばなりません。かゝることは乗り換への概念と違反するところのものです。

4) 染色體對合のキアズマ説に對し。私のこれに關する知見は次の如く要約し得る。染色體の對合にはその動原體が重要な役割をもつ。その動原體は染色絲の他の部分に比して對合に於ても開き (opening out) に於ても常に一步遅れて行動する (動原體の遲滯行動説, 第 XIII 報)。従つて中期の二價染色體に於て動原體に於てのみ接合し, 他にキアズマを形成しない型が存在する (第 4 圖)。此の動原體接合型は本材料では基本型であるといふことは, これが正常時の二價染色體の一般型であり, 高温刺激により分裂を促進せしむる時にそれに加へてキアズマ形成の頻度が増大し, 更に動原體

第 4 圖 二價染色體の種々なる型 (1-4), 動原體の接合を K, 不接合を k, キアズマ形成を C, 不形成を c で表すと, 1 は Kc, 2 と 3 は KC, 4 は kC となる。kc は 5 の状態で二價染色體の代りに 2 本の一價染色體となる。分裂速度の増大に従つて 1 より 5 の方向に移行する。即ち Kc が基本型 (動原體接合型) で, KC はその誘導型, kC (キアズマ接合型) は更に進んだ誘導型である。

第 5 圖 吾々は 1 の型の二價染色體に對しキアズマ 1 として統計をとる。從來のキアズマ學派の人達はこれを 2 圖の如く考へ, キアズマを 3 と算へる。第 4 圖 1 の二價染色體に對しては吾々はキアズマ 0 とする。このことはあらゆる二價染色體は少くとも 1 キアズマを有するといふ D 氏の觀念の破棄であり, キアズマ統計學上一つの重要な改革である。

の不對合の型即ちキアズマ接合型が出現する, 且つ此の順序に従つて一價染色體の頻度が増大することによつて明かである (尙動原體接合型に關しては本學會で添田, 瀧澤兩君の講演がある)。即ちキアズマ形成は分裂が“急いで”なされる時に起るのであつてキアズマの不形成が染色體の不對合の證左では決してない。詰りキアズマは二價染色體の接合に對し單に第二義的の意義しか持たないものである。

以上の反駁によつてキアズマの起原に關する D 氏説が單なる形式的理論のものであつたことが御了解願へたことと思ふ。特にこゝに強調したいことは從來のキアズマ統計の仕事の殆んど總てが一つの重大な誤謬を敢てしてゐた點であります。それは上の (4) に述べた如き動原體接

合型とキアズマ接合型との區別を全然無視し、前者を後者の特殊型と考へ、かゝる型は動原體に接する偏在キアズマによる型と見做し、これを1乃至2のキアズマと數へて統計をとつたのであります(第5圖)。この結果として偏在キアズマ型ではキアズマ頻度が染色體の長さとの *disproportionality* を示すと結論されるに至つたのでありますが、若し吾々の觀點を採るならば、即ち動原體接合をキアズマと嚴格に區別して取り扱ふならば、此の結論は全く無意味なることが判明します。即ちこゝでもキアズマ頻度は染色體の長さとの一定の關係を有する。此の正しき觀點に立つての吾々のキアズマ統計研究は次の事實を示しました(第X報)(第6,7圖)。(1) 動原體接合

第6圖

第7圖

第6-7圖 オホバノエンレイサウのキアズマ頻度と染色體長との關係を示すグラフ。横坐標は第6圖に於ては染色體の全長、第7圖に於ては染色體の腕の長さの百分率(*s*は短腕, *l*は長腕, *A* 染色體の兩腕は殆んど等長である故 *A*1/2で示す); 縦坐標はキアズマ頻度の百分率。 t_0 はコントロール材料、 t_1-t_4 は溫度處理により分裂を促進せしめた材料、それぞれの数字は各材料に於ける1核に對する平均キアズマ頻度; 即ち最高6.53はコントロールの0.45に對し14倍強の増大である。 t_0-t_3 に於てはキアズマ頻度は各染色體の全長よりも各腕の長さの函数たるが見られる。然るに t_4 に於てはその關係は逆である。これは t_0-t_3 に於ける二價染色體が動原體接合型であるに反し、 t_4 の大部分はキアズマ接合型であるからである。之等の結果は總計3280對の染色體の分析に基くものである。

型ではキアズマ頻度は染色體腕の長さに比例する、(2) キアズマ接合型ではその頻度は染色體全長に比例する、(3) 此等の關係は從來信ぜられた如き直線的のものでなく寧ろ長さの二乗の函数である、(4) キアズマ頻度は分裂促進により非常に増大する(本實驗ではコントロールに對し14倍強の増加が示された)。之等の知見はキアズマと乗り換への相似性と考へられてゐたものとは遙かに遠いものです。特に第4の點はキアズマと乗り換へに對する外的影響の相似性に對する反證となりませう。吾々は乗り換へ率のかゝる高度の増加の例を知らないのですから。

キアズマ説から云へば所謂偏在キアズマ型は對合の不完全から結果されたものです。併し吾

吾の結論は全く逆になりました。この型のもの 即ち動原体接合型こそ最も對合と開きに於て完全なるものです。近時キアズマ學派の一人たる Levan ('33, '40) も *Allium* に於て氏の所謂偏在キアズマ型もその前期に於ては對合が完全であり、全長に互つてゐるといふ知見を發表しました。

扱てキアズマの起原に關する吾々の見解は恧ふです。正常なる場合では對合せる染色體の 4 染色分體間の開きは末端より起り、漸次同じ面を以て動原体の方向に進行する。然るに異常なる場合には此の開く力が介在的にいくつかの點に於て發生する。從つて開く面が異なる時にそこに一つのキアズマが形成せられるのであると(二面説)。此の開く面が at random なることは次章に於てその根據が與へられるものです。

此の見解と聯關してキアズマ形成に關し興味ある事實が尙ほ知られました。從來のキアズマ研究は染色分體の構造の明かならざる preparation によつての觀察に基くものであるが、その構造の明かなるもので仔細に觀察すれば 1 キアズマが屢々それに非常に接近して第二のキアズマを伴つてゐることが見られる(第 XIV 報)(第 8 圖)。此の事實は以上のキアズマ形成の二面説的起原の假定に基いて次の如く説明せられました(第 9 圖)。開く點が介在的に發生した場合、染

第 8 圖 第 1 中期に於ける二價染色體の構造の 1 例。オホバナノエンレイサウの花粉母細胞に於ける A 染色體(松浦・水前 處理法によるもの)。K は動原体、動原体に接する兩側及び右腕の中段に於て第二次キアズマが形成されてゐる。右腕の所謂末端キアズマ(t)の部分では第二次キアズマは形成されてゐない。なほ短いキアズマ環 C₁ の部分はクロモネマの螺旋化が不完全であり、長いキアズマ環 C₂ では殆んど完全な螺旋構造をとつてゐる(たゞ矢印の部分の染色分體のみだれを除いて)。後者(C₂)に於ては環の上半は右廻きであり、下半は左廻きである。このことは二つの固定點間の絲の螺旋化の一つの様式である(第 3 圖参照)。

第 9 圖 第二次キアズマ形成の模式圖。平行に對合せる 4 染色分體(上段、2 本の絲によつて示さる)の一腕(圓は動原体)に於て矢の點に於て“開き”が起るとする、染色體基物質の粘性とその表面張力がその開きの強さに抗する時には第 2 段の圖の如くなるであらう。之等開き得ぬ部分の第二次的の開き方によつて、第 3 段、第 4 段の圖の如き形態が結果する。即ち動原体に接する部分では第二次キアズマが形成される頻度はその不形成に對して 2:1 である可きであるし、介在部に於ては 1 キアズマ形成と、かゝる二次的キアズマ環形成との頻度の比は 1:1 である可きである、又末端部に於ては眞の末端接合と、二次的キアズマによる非常に短い腕をもつ型とは 1:2 の割合で起る可きである。圖の數字は之等の觀察數を示す。

色分體の開きの相接するところでは染色體の基物質の粘性とその表面張力により完全に開ききれぬ部分が生ずる。此の部分に於ける染色分體の開きは第一次のそれと獨立に起り得る。従つて此の部分の面の開きが第一次のそれと異なる時にそこに相接するキアズマが形成せられるのである。此のことは動原體に接する部分及び末端に於ても同様であつて、そこに屢々非常に小さなキアズマ環乃至キアズマ腕が形成せられる。その起る頻度は以上の理論から計算されるものと近いことが見られた。かゝる第二次キアズマ形成の事實は遺傳學的干涉との關係に於て細胞學的干涉説に重大なる訂正を要求すべきでありませう。

尙キアズマの競争説に對しては本學會で芳賀君が最も確實な data の上に立つてその統計的結果は全く機械的の所産であることを明かにする筈ですから詳細は省略致します。

以上私は D 氏の基礎的假定の總てを否定し、更にキアズマ統計學に對しては從來の研究手段の不信、偏在キアズマの否定、更にキアズマと乗り換への種々な想像的相似性を否定しました。かくてこゝにキアズマ型説の全面的否定のもとに、獨自の立場から乗り換への新しき機構説を開陳すべき順序となりました。

新二面説提唱

二價染色體の 4 本の染色分體が如何なる接合型を形づくるかに關し私は新二面説を提唱しました(第 III 報)。先づ對合せる 4 本の染色分體が複絲期で 2-2 に開く方法には a priori に二つの手段が考へられる、(1) 還元的、(2) 均等的。後者に組み合わせが 2 通りある故開く面は合計 3 です。私の説は (1) 之等 3 つの開きが平等の機會をもつて起る、(2) この開き方は又動原體に於ても同様である、(3) 動原體の開きは時間的に遅れ中期に起る、且つ既に開いた染色分體の部分とは無關係である(動原體遲滯行動説)といふ三つの假定の上に立つものです。之等の假定が二價染色體の型(接合型)と分離の型とを決定する筈です。

此の説は動原體の行動を考慮に入れた點に於て古典説(二面説)と異り、且つ古典説が直接キアズマと乗り換への關係を求めたに反し、私の此の説では乗り換へに關しては尙この説の上に立つ別の機構に求めた點に於て異なる。即ち新二面説と名づくる所以です。

此の新二面説は二價染色體の構成並びに行動に關する從來企圖せられなかつた方法による大きな統計的研究から歸結されたもので、それ等實驗的證左を次に簡単に紹介します。

第 10 圖 染色分體の組み合わせと動原體の組み合わせを示す模式圖。上段は早熟型二價染色體に見られる 2 型；A は平行型、B は交叉型。下段は 4 動原體の可能なる 3 つの組み合わせ。正常二價染色體では A, B のそれぞれに對する a, b, c の自由なる組み合わせによつて、染色分體の次の如き分離の型が決定せらる可きである：—

	a	b	c
A	同—同	異—異	異—異
B	異—同	同—異	異—異

(同=同伴分離、異=異伴分離、“—”の前は短腕、後は長腕の分離型)

A:B は 1:2 の頻度で起り、a, b, c はそれぞれ等しき頻度で起る可きである故に、(同—同):(同—異):(異—同):(異—異) は 1:2:2:4；若し長腕と短腕との區別を考慮せざる時は、同・同・同・異:異・異・異・異 は 1:4:4 の比に起る可きである。

(註) 上の分離の 2 型は一面説では還元、均等分離である。併し新二面説では、同伴、異伴は還元、均等と同意義ではない。原論文第 III 報ではかゝる分離型に對し還元、均等の言葉を使用したか、これは混亂の恐れがある故、こゝに同伴、異伴なる新語を以てそれと置き代へる。

1) 染色體の組み合わせが自由なる可きことは私が早熟型二價染色體と名づけるもので容易に統計的研究の手がかりが與へられます(第 VII 報)。此の型は温度處理により誘起せられるもので、正常二價染色體とは既に染色分體及び動原體が早期に分裂して居ることによつて異なるものです。即ちこゝでは動原體は既に 4 つの娘分體に分れてゐるのでありますが故に、その二價染色體の形を決定するものは全く染色分體の組み合わせに據るものです(第 10 圖)。即ち短腕長腕に於けるそれぞれ三つの開き方の組み合わせ 9 のうち、兩者に於て同じ面で開くものは圖の平行型に結果し、他の總ての組み合わせは交叉型と與へるでせう。即ち兩者の比は 1:2 なる可きです。觀察數 2610 二價染色體に於て 平行型:交叉型=1754:856。

2) 正常の二價染色體では上の型に更に動原體の開きが加はります故組み合わせはもつと複雑になります(第 10 圖)。即ち上の平行型、交叉型のそれぞれに動原體の三つの開き方が等しき頻度で起りますと、一つの腕の 2 本の染色分體が同一極に移る場合(“同伴分離”)とそれぞれ對極の方に分離する場合(“異伴分離”)とが 1:2 で起るでせう。二價染色體の短腕長腕を同時に考へますと、兩者に於て共に同伴的、一方に於て同伴、他方に於て異伴的、兩者に於て共に異伴的の 3 つの分離型が 1:4:4 の理論比で出現す可き筈です。之等の統計的證左は次の 2 つの手がかりによつて與へられました。

第一は直接動原體の行動の觀察です(第 11 圖)。觀察數 150 二價染色體(30 の完全なセット)に於て 同・同・同・異:異・異・異=16:65:69。(第 III 報)。

第二は後期に於ける半二價染色體(half-bivalents)の一對の染色體構造より逆にもとの二價染色體を再構成する 間接法です(第 12 圖)。正常二價染色體に於ては中期の始めには 2 本の染色分體が緊密に接合して相關螺旋を形成してゐる。それが中期の終りには平行螺旋に變化して極の方に移動するのでありますが、後期の各腕の回旋方向は結局一對の腕の状態に還元せられるべきものです。此の手段から動原體の

第 11 圖 動原體の分離の型を示す例。左は 同・同、中は 異・同、右は 異・異 の分離。これ等のスケッチではクロモソムの螺旋構造は省略されてゐる。同・同の型は一面説ではその存在が理解し難きものである。D 氏自身この型を觀察してゐるが“異常”の對合型と呼んでゐる。

第 12 圖 1 對の半二價染色體の螺旋構造より、もとの二價染色體を再構成する 1 例。この圖の a_1, a_2 は動原體、l は左巻き、r は右巻き、矢印は廻旋の逆轉の位置を示す。上腕では異伴分離、下腕では同伴分離であることが判る。

行動が推察されるのでありまして、觀察數 108 對の半二價染色體に於て 同・同・同・異:異・異=8:48:52。(第 III 報)。

即ち第一、第二の結果の合計は此の比が 24:113:121 で理論の 1:4:4 に近いことが判ります。各腕を獨立に取り扱ひますと總計 689 腕に於て 同伴分離 225, 異伴分離 464 で殆んど理論の 1:2 に一致します。

かやうな平行接合型の存在、並びに 同・同分離型はキアズマ學説では許容し得ざるものです。

のみならず以上の如き型や行動の比例はキアズマ説では全く説明の不可能のものでせう。

動原體の以上の如き行動から、異伴分離の場合には一見そこにキアズマと見做される形態のものが一時的に出現します(第 11 圖参照)。從來キアズマ學徒によつて動原體に接する偏在キアズマ型と呼ばれたのはかゝる構造の觀察の結果でありませう。これを裏づける事實は最近 Newcombe ('41) が *Trillium erectum* に於てキアズマ頻度の統計を發表しましたが、著しくこの動原體に接するキアズマの頻度の高度なることを報告してゐます。その觀察結果を纏めてみますと總計 380 の腕に對し 256 のかゝるキアズマが存在します。詰りかゝるキアズマを有するものと有せざるものととの比は 3 に對し 2.02:0.98 であつて理論比 2:1 に近く此の推論を完全に裏づけます。

3) 第三の手がかりは異對合染色體 heteromorphic pair に於ける接合型とその分離型の統計から得られました(第 VII 報)。この材料はオホバナノエンレイサウと近縁のクルマバツクバネサウ *Paris verticillata* (*P. hexaphylla*) であつて、その一對の異對合染色體に於て還元的開きと均等的開きとは形態的に容易に區別出来るものです(第 13 圖)。此の統計は私の教室の芳賀君が擔當して 3 ケ年に互り大きな data に纏めあげましたが、前者と後者の開きの比は 1000 對の染色體に於て 333:667 で全く正確に 1:2 の比です。なほこゝに興味あることは該二價染色體の分離に就てであつて、還元・均等の分離が總計 1000 の觀察に於て 176:824 に起つてゐます。此のことは均等的の開きに於ては必然的キアズマ環に於ける反撥力の故に動原體の自由なる分離が干渉され、その殆んど全部が還元的分離に結果するとして説明せられました。

扱以上述べた如き統計結果は新二面説以外の孰れの説とも相容れぬものです。特に第 3 の證左は從來異對合染色體の行動がキアズマ型説の一つの有力な證左であつた(第 13 圖 上段 右端の如き均等的開きの存在せざることを以て) だけに大変興味があります。

以上の新二面説の根本となるものは結局染色體と動原體との各々に於ける自由な組み合わせの可能なることにあるのであります。この開きの相違が同一腕内で起れば當然キアズマが形成せられるのに不思議はありません。かやうな自由な組み合わせを許す状態はその 4 染色體の平行的對合でなければなりません。このことは前述の如く二價染色體の螺旋構造から推論されたことと一致します。

乗り換への螺旋説

扱て如上述べました新二面説の上に立つて、乗り換へ機構が如何にして可能とされるかが次に起る可き當然の問題です。こゝに注意すべき重要なことは、新二面説の基礎的前提には乗り換へ

第 13 圖 クルマバツクバネサウに於ける異對合染色體の接合型と分離型。總て問題の腕の 1 對を示し(圓は動原體)他の腕は省略されてある。上段左端は對合の状態、黒き部分は相同染色體に於て共通の部分、白き部分は相手の有せざるところの部分。均等的開きは圖の如き環の形成となり、還元的開きのかゝる環を作らない。上段の右端は環を作らざる均等的開きであるが、かゝることは起らない。下段は分離の 2 型、左は均等的分離、右は還元的分離。この比が理論の 2:1 に起らぬのは、均等的開きに於ける環の部分の反撥(矢の方向)により、この型の殆んど總てが均等的分離に結果してゐる。然るに還元的開きの型では動原體の分離は自由であり、2 分離型を 2:1 に與へるとして説明される。

現象の挿入さるべき間隙が全然存在せぬことです。即ち對合せる 4 染色分體は平行狀態にあり、その 2-2 の開きは全く機會的であり、キアズマはかゝる二面說的起原のものであり、そして舊二面說の説く如きキアズマの 乗り換へ 的解消は否定せられるのでありますから。詰り 乗り換へ 機構は新二面說の關係する減數分裂の時期並びに 染色分體の行動以外のところでそれが求められねばならぬのです。この解決の手懸りは減數分裂第一中期の染色體の螺旋構造の研究から得られました (第 XII 報)。

現在では染色體の螺旋構造は一般的に承認せられてゐますが、二價染色體の各腕を構成する 2 本の染色分體が如何なる相互關係に於て螺旋を形成してゐるかの詳細な報告はオホバナノエンレイサウを除いてはまだないと言つて宜しいでせう。扱 2 本の絲が一つの螺旋を形成する方法には a priori に次の 2 通りが考へられます (第 3 圖参照)。一つは末端の廻轉を許す方法、これから結果するものは所謂相關螺旋です。即ち此の螺旋系に於ける 2 絲は三次元的には全く平行狀態にありますが、末端の廻轉を許さずして引き伸す時には、即ち二次元的の相に變換された場合には半回旋毎に一つの半燃を有するものです。他の一つは絲の末端を固定して廻轉を許さぬ方法、これから結果するものは所謂平行螺旋です。このものでは各半回旋毎に螺旋とは逆の方向の半燃を有するものですが、併し二次元的にみると全く並行の絲となります。

扱二價染色體の各腕の 2 本の染色分體が上述の螺旋系の孰れに屬するかに就ては、從來屢々次の如き意見がありました (例へば D 氏 '35): 一相關螺旋にあつては染色分體の分離は不可能である。従つて 2 染色分體は平行螺旋系であるべきであると。此の“あるべき”といふ形式理論から前述の D 氏の分子螺旋説が生れたのでありますが、併し私の觀察の結果は、2 染色分體が分離する前には、此の“あるべき”に反し、あり得べからざらと思惟された相關螺旋であつたのであります。此の事實はクロモソムの螺旋化の機構に關し新しい解釋を要求すべき性質のもの

第 14 圖 一腕内に於ける相關螺旋系より平行螺旋系への移行狀態。圓は動原體、矢の方向は平行化の進行を示す。D に於て平行化完了。E はその平行螺旋を上から見たもの。

第 15 圖 相關螺旋の平行化に伴ひ必然的に乗り換へ (染色分體間の部分交換) の起るを示す。各圖に於て半回旋の螺旋を示す。黒き 2 本の絲は染色分體 (小螺旋は省略) で、基物質 (うす黒で示す) の中に埋つてゐる、これ等は更にその上の基物質 (斜線で示す) に包れてゐる。A に於て矢の方向から平行化が起り、B に於て必然的に絲の燃れが起るのが示される。かくて C に於て切斷が起り、切斷面の融合が D に結果する。D は平行螺旋系のもので、もとの a-a, b-b の絲がこゝで a-b, b-a となる。即ち乗り換への完了。

です(第 XV 報)。かやうな相關螺旋系は第一中期の當初に於て末端の自由なる腕の全長に互つて見られるものでありますが、中期の末期に於ては即ち分裂の直前には染色體の全長に互つてそれが平行螺旋系に置き換へられることが觀察されました。この螺旋系の變換は一方には分裂機構に關する純細胞學的な知見でありますが、他方に於ては乗り換へ機構の遺傳學的意義を結果するところのものです。此の相の變換即ち平行化は此の材料では動原體と腕の末端との兩側から進行するのが觀察せられました(第 14 圖)。此の知見は平行化現象が腕の末端の廻轉を許さずして起るとしなければならぬ。即ちこゝに 2 本の染色分體間の部分交換が起らねばならぬ。此の平行化の據て起る力は染色體基物質の分裂と思惟され、これが 2 本の絲の切斷を起し、乗り換へに結果する方向へのみの新結合を許すものと考へられたのです(第 15 圖)。

既に前項に於て述べました如く、二價染色體の一腕を構成する 2 染色分體は、その 2/3 の機會に於て非姉妹であるが故に、かゝる場合の部分交換は“遺傳學的乗り換へ”に結果すると考へられるのであります。

此の乗への螺旋説では相關螺旋が平行化される時に乗り換への機會が與へられるといふことになります。ところが相關螺旋の形成は末端の自由なる腕に一般であり、末端の固定せる部分、例へばキアズマ環の部分に於てはその形成に制限を受ける筈です(第 3 圖參照)。即ちキアズマ形成は常に proximal の部分の乗り換へを減少せしむる傾向に結果するであらうことが推論されるのであつて、かくてキアズマと乗り換への關係に就て私の結論とするところ、即ちキアズマはその起原に於て乗り換へと無關係であり、結果に於ては乗り換へを減少せしむる方向に働くといふ推論は、D 氏の主唱するところと丁度正反對の相貌を呈するに至つたのであります。

その遺傳學的意義

總ての乗り換へ機構に關する細胞學的解釋は乗り換へ現象の次の根本的條件の滿足を必要とする：—(1) 乗り換へは四條期に於る 2 本の相同染色分體間の部分交換である。(2) 交換される部分は正確に等しくなければならぬ。(3) 乗り換へは干涉の現象を伴ふ。

乗り換への螺旋説が之等の條件に對する關係は全く明かです。從來の諸學説は(1)の條件から乗り換への起る時期を複絲期に求めました。これは此の時期に於て染色體構造の重要な變換が起ると思惟された爲めでありましたが、その根據は既に述べた通り否定さるべきものです。更に今迄の遺傳學的證左の示すことは、乗り換へは減數第一分裂で起るといふ事であつて、必ずしもその前期である必要はないのであります。こゝに螺旋説の提唱する如く、乗り換へは第一分裂中期に於て二價染色體が一對の半二價染色體へ移行する際の必然的現象であるとする假定に對し理論的に矛盾する何もものもないのです。また乗り換へに關與する染色分體は任意の座に於て常に 4 本のうちの 2 本であるといふ上述の(1)の條件は螺旋説から云へば自明の事柄に屬します。即ちこゝでは常に 4 本のうちの 2 本が一腕を構成するからです。(2)の條件に對しては次の如く云へます。染色絲の最も美しい形態を示す時期は中期染色體に於てあります。私の表現を以てすれば(第 XV 報)、中期染色體の染色絲は外部的に最も壓縮され、内部的に最も伸張せる状態にあるのであつて、從つてかゝる状態の染色絲よりなる 2 本の染色分體の結合は高度に緊密の状態にあると考へられます。切斷がかくて全く正確に相對する位置に起ることが想像され得るでせう。(3)の條件に對しては干涉の平均の長さは螺旋の半回旋の長さとして説明せられませう。由來干涉現象は一定條件に於ては正確な機構を以て起るのであります。その正確な波

動性とも名づくべき性質は染色分體の正確な何かの構造的機構を必要とします。Belling ('33) 氏の乗り換え機構説が難點をもつとされたのは實に此の點でありました。私の説からは更に次の推論が可能とされます。染色絲はその物理的性質に於て彈性ゲルと考へられます。從つて動原體及び末端よりのそれぞれの第一の切斷の位置は螺旋半回旋の長さを超えて内部にずれる傾向

第16圖 上のA, B, CはLindegrenの乗り換え機構圖。Aに於て2本の相同染色體が先づ動原體(SFA)に於て對合すると考へられ、Bに於て相關的よじれをなして全長の對合が起るとする。これはD氏の案の採用である。各染色粒はかくて増殖する。それをつなぐ部分は後で出きる。從つて交叉の部分で乗り換へに結果する如き染色分粒の連結が起るであらう。これがC圖である。この染色分粒の新連結はBellingの案の採用である。下段の圖は螺旋説による乗り換え機構圖で、右上の腕は乗り換へ前、下の腕では乗り換へ後の状態を示す；左の腕は螺旋を平面に引き伸した時の状態で、上が乗り換へ前、下が乗り換へ後の状態である。

を示すであらう。かくて染色體腕の中央部に於て干涉の長さは最も短くなるであらう。このことは*Drosophila*に於て示された遺傳學的地圖と染色體地圖との相違を説明するものです。

Lindegren ('37) の *Neurospora* に於る四分子分析の業績は *Drosophila* の到達し得ざる批判的の結果を與へた點で高く評價されねばなりません。同氏は乗り換への機構を此の圖の如く考へました(第16圖)。此の説は全く遺傳學的分析に基く想像的機構でありまして、從て私の純細胞學的研究からのそれと對照的地位にあるものです。從て兩者の比較は、如何なる點に於て合致し、如何なる點に於て違反するかの興味ある問題を提出するでありませう。同氏の以上の説明は次の實驗的結論に基くものでありました：— (1) 乗り換へは重複性たることを原則とする、(2) 乗り換へは動原體を境として對稱の位置に起り易い、(3) 乗り換へは2條の重複性を原則とする。此の3條件のうち(1)と(2)は全く螺旋説と合致するものです。染色體の螺旋形の規則性(第I報)は、よく(2)の條件を満足させます。(3)の點に關しては私の説では四條重複が原則であらねばなりません。尤もこの點に關しての遺傳學的分析は未だ定説を産む程度に迄到達してはゐません。*Drosophila* の附着Xでの實驗では、乗り換へに關與する染色分體に關して機會的であると結論されましたが、この *Neurospora* では以上の如く非機會性を主張してゐるのですから。

乗り換への螺旋説の基くところは染色分體の構造及び行動であります。この兩者は外界の條件によつて容易に變化を受

けることが、溫度、X線、種々の藥品處理で知られました。その構造及び行動の變化の遺傳學的意義を求めることも可能であります。例へば高温處理により容易に一腕の2染色分體が獨立の螺旋を形成する場合が知られてゐます。かやうなものでは相關螺旋の形成はその機會を與へられず、從つて遺傳學的に非乗り換へに結果するでありませう。かゝる場合は *Drosophila* ♂ や *Bombyx* ♀ の正常な成熟分裂時に起るものと想像され得ることです。又螺旋の太さや回旋數も外的條件で左右されます。このことは生物の種類により(例へば *D. melanogaster* と *D. virilis* とに於ける干涉の平均の長さの相違)、又同一生物でも外界の條件の相違によつて、乗り換へ頻度の變化といふ事實と結びつけられるでありませう。

更に此の螺旋説から云へば、最大限の組み換へ率は66%であるといふ推論が成立します。勿

論常に 2 點間に於て乗り換へが起るといふことは稀な現象でありませうが。このことは Wellensiek ('29) の *Pisum* に於ける 2 點間の 60%, Fisher & Mather ('36) のハッカネヅミに於ける 55% の乗り換へ率を説明するものと考へられます。かやうな場合 キアズマ型説では染色分體干涉の假定を導入して説明します。かゝる自由な假説は單に結果に迎合する爲めの所産であつて原因を説明するものではありません。この假定よりすれば 100% の乗り換へ率すら“説明”は出きるでありませう。併しまだ吾々は 66% を超える乗り換へ率の確定の例を知らないのです。

結 び

乗り換への螺旋説の理論體系を D 氏の キアズマ型説と對照されるときには、次の表の如くなります。

Darlington's Chiasmotype Theory of crossing-over

- D₁. Precocity theory of meiosis (1931).
- D₂. Theory of molecular spirals (1935).
- D₃. Theory of relational coiling (1935).
- D₄. Chiasma theory of pairing (1929).

松浦・乗り換への螺旋説

- M₁. 減數分裂の遲滯説 (第 VIII 報).
- M₂. 平行對合説 (第 XV 報).
- M₃. 動原體遲滯行動説 (第 XIII 報).
- M₄. 新二面説 (第 III 報).
- M₅. 螺旋説 (第 XII 報).

この兩者のそれぞれの構成的假説に關して、D₁ に對しては M₁ が、D₂ 及び D₃ に對しては M₂ が、D₄ に對しては M₃ がそれぞれ對蹠的關係にあり、M₄ と M₅ とは全く新しき見地よりの新知見に基くものであります。M₁—M₅ の此等一聯の假説は勿論乗り換への必然性を旨とするものでありますが、假説自體に就てはそれぞれ緊密なリネージ關係にあるもので、容易に乗り換へを許さぬものであると信じます。

申す迄もなく近代遺傳學の重要な特徴の一つは遺傳學と細胞學との提携にあります。特に乗り換へ現象に於てしかくあらねばなりません。この現象に關し今迄は常に遺傳學的分析が先發して、細胞學的知見が追隨してきました。私の以上の學説が今後逆に細胞學的分析の先發ともなれば望外の喜びであります。

長々御靜聽有難うございました。