湯 淺 明：葉綠體の構造および分裂について

コンテリクラマゴケ (*Selaginella uncinata*) の葉綠體のラセン構造については、すでに報告したが、この構造はコンテリクラマゴケ以外のものでも見えることがある。生きている状態でも、固定染色しても見うる。葉綠體内にあるラセンの糸狀體に對しては、綠ラセン (green spiral) の名が與えられた。

葉綠體の分裂については三つの型、即ち普通型、縦割型、二割型の三つが區別されるが、この際、綠ラセンは特殊な方法によつて、二つの娘葉綠體に分けられる。その結果として、二つの娘葉綠體は、ほとんど等しい綠ラセンをもち、したがつて、ほとんど等しい量の葉綠素をもつこととなる。

葉綠體のこのような規則正しい分裂の方式、易變色素體の考え、雜種において葉綠體が細胞質との反應で變質する場合があること (Dahlgren 1923 など)、ふ入り植物における色素體の分布についての考察などは、色素體のなかに、その分布やはたらきを規定する何かの因子が存在しているのではないかということを考えさせる。

コンテリクラマゴケにおいて、分裂した二つの娘細胞に色素體がどのように分けられるかということについては目下研究中であるが、つねに等しい數だけ 2 娘細胞に分けられるか異なる數に分けられても、數の少い方はすぐに分裂して、他の數の多い方の細胞と葉綠體のふくみ方が等しくなると考えるか、あるいは異なる數に分けられて、そのままの状態がつづけられて、二つの娘細胞が異なる炭素同化作用、したがつて異なるはたらきの上のちがいをもちつづけるかもしれない。このことは細胞質遺傳の問題とかなりの関係があると思われる。

受 賞 演 講

Takeshige Maeda 1948. Studies in Chiasmata. *Jap. Jour. Genet.* 13 : 64~79

キ ア ズ マ の 研 究

廣島高等學校 前 田 威 成

今回計らずも「キアズマ型に關する研究」に對し本年度遺傳學會賞を授與せられましたことは、私に取りましては誠に身に餘る光榮と存じます。願れば、大正13年京都帝國大學理學部植物學教室の細胞學研究室にて席を與へられ、この方面の研究に従事することを許されましたが、生來愚鈍の質、自ら省みてその處を得なかつたことを痛感した次第で御座いました。漸くにして之等の業績を挙げ得るに至りましたのは、偏へに恩師桑田義備先生の永い年月に涉つての御指導と御鞭撻によるものでありまして、今日この光榮に浴し更に感謝と感激を新たにするものであります。

本日は特に受賞者講演の時間を設けられ榮ある講演を行ふの機会を與へられましたことはこれ又身に餘る光榮と存じます。私は昭和十七年の末、廣島の地に参つたのでありましたが其後大戰も漸く酣と相成り身邊の事情は全く研究の續行を許さざる様になり、且又内外の學界からも全く隔離の狀態にて今日に至りました。それで今日は「キアズマの研究」なる題の下に、京都在學中私の知ることの出來ましたこの方面の研究進展の狀況、或はこの方面に於ける學界の展望とも申すべきことを主として之れに織り交ぜて僅かばかりの私自身の研究、結果又は知見の一端を簡単に申し述べ不充分乍ら今日與へられました、この光榮ある役目を果し度いと存じます

1909 年 Janssens 氏はキアズマ型説を發表致しました。この説はキアズマの起源は染色分體の「切斷」と「つなぎ換へ」によるとするものであります。この減數分裂中に染色體が「切斷」かつ「つなぎ換はる」と云う考へは T. H. Morgan 教授の *Drosophila* の交叉遺傳研究の作業假説の一つとして採用せられ同氏一派のその後の大なる業績の基をなしたことは已に御承知の通りであります。然るに細胞學の方面におきましては 1910 年キアズマ起源に關して Granata の二面説が發表せられ多數の學者がこの説を支持し Janssens 説は全く顧みられなかつたと云う有様でありました。1924 年 Janssens 氏は「昆虫に於けるキアズマ型」と云う大きな論文を發表して自説を再び主張しましたが何等の反響も起らなかつたのであります。1930 年私はスキートビーに於ける減數分裂の觀察結果を發表させて戴き二價染色體の形成と分れ方が、キアズマ型説以外では説明出來ないことを指摘致しました。Darlington 氏はその年二面説から轉向して同氏の所謂新キアズマ型説を發表致しました。引續き同氏並びにその一派のキアズマ型又はキアズマに關する研究が矢つぎ早やに多數發表せられると共に、更に多くのキアズマ型説支持者が現われそれ等の研究報告も續々と現われる様になり、こゝにキアズマ研究の黄金時代と申し得べきものが出現致しました。吾國に於きましては、北海道大學の松浦教授がオホバナエンレイサウの觀察から新二面説を提唱せられ更にこの説より交叉機構の説明に努力せられ居ることは、御承知の通りであります。

以上この方面の輪廓を申述べました。以下適宜の項目を設けて個々の問題につき少しく立ち入つて御話を進めることと致します。

減 數 分 裂 觀 察

Janssens 氏のキアズマ型説は同氏のサンショウオの精子形成觀察の結果から導かれたこと、更に同説は「昆虫に於けるキアズマ型」にて *Mecostethus*, *Chorthippus* の減數分裂の精密を極めた觀察結果により補強せられて居ることは注目を要します。Granata 氏の二面説は中期二價染色體の形像から推論せられたもので同氏は前期からの形成經過を全然追跡して居りません。スキートビーに於ける觀察結果は二價染色體のキアズマ形成には二面説による説明を許さなかつたのであります(前田 1930)。

Sax 氏の折衷説は觀察結果に基礎を置かなかつた爲めに、敢なくも撤回の餘儀なきに至つたものであると考へられます。即ち「キアズマ型」又はキアズマの研究は減數分裂特にその前期の精確緻密な觀察を出發點として行はる可きであることを痛感致すのであります。

尙この爲めには新しい進歩した方法と良好な材料を採用しなければならないことは勿論であります。他方遺傳學上交叉の起ることの知られたもの例へば *Drosophila*, *Neurospora* の如きについて觀察を行ふことも緊急に必要であることが感ぜられるのであります。

キアズマ頻度と末端化

スキートピーの減数分裂中期の二價染色體には形像に變化あること、云ひ換へると同一の二價染色體にて時により形像に差の起ること、並びにこれは同一の二價染色體にても、キアズマ數に變化ある爲めであることが知られました(前田 1930 a)。

更にこの事實はソラマメに於て確認せられ、このキアズマ數の變化は統計的に取扱ふことが出来ることが明かとなりました(前田 1930 b)。次いでこの統計的の取扱ひ方は Darlington 氏により盛んに用ひられる様になり各種材料により中期染色體のみならず、前期の各期の染色體に於けるキアズマ數を觀察計算しその平均値——後にこれをキアズマ頻度と呼ぶに至りましたが——を比較致しました。これより多くの場合キアズマ頻度は時期の進むと共に減少することを見、キアズマ末端化の假説を發表致しました。同氏並びにその一派の各種材料によるこの問題に關する研究結果が續々と發表せられまして上に申し述べた様な細胞學の黄金時代が展開されたのであります。かくしまして、この方面には議論の餘地が無い様に思はれるので御座いますが實際の處尙重要な問題が未解決のまゝで殘されて居ります。その一つはキアズマ頻度の變異、即ち同一材料にても觀察者によりて差があり又同一材料にて同一觀察者の結果が時と場合により差があることです。この變異の原因については溫度が主要なものであると説明せられて居りますが單に推論に過ぎず、此點更に闡明する必要があるのです。更に他の一つは末端接着或は Darlington 氏の所謂末端キアズマの問題であります。同氏は染色體の對合はすべてキアズマによること、キアズマは漸次末端に移動すること即ち末端化すること従つて末端キアズマはその產物でキアズマであると主張して居ります。この問題も亦検討を要するもので多少の反對意見が發見せられて居ります。カヒコの卵母細胞の二價染色體では對合は正常に起るがキアズマ形成が見られず、すべて末端接着であることが明かに見られます(前田 1939)。私はアサガホ、イネ、トウモロコシ、キンギョサウ、アヅキ等につき染色體對合二價染色體の形成、キアズマの頻度と分布の點につき觀察を行ひ Darlington 説とは異つた結論を得て居ります。此等は機會を得て發表したいと存じて居ります。尙此等の交叉遺傳のよく研究せられた材料につき減数分裂の経過を可なり早い前期から追跡し、他方スキートピーをも再檢して此等各材料の觀察結果のよく一致することを知り、さきにスキートピーにて得られたキアズマ型に關する結論は此等植物の場合にも適用せらる可きことを確かめ得たこと更に此等の植物のすべてに於て、松浦氏がオホバナエンレイサウの二價染色體で見られると云ふ動原體對合又はその存在を證する様な事實は全く觀察せられ無かつたと云ふことを特にここに附加して申し上げるものであります。

キアズマ型の説明

キアズマ型説の勃興とキアズマ論者の増加に伴ひ自説支持と二面説反駁に多分の努力が拂はれこの方面にも多くの實驗觀察さては考察などの結果が報告せられて居ります。御承知の通り二面説では、對合を行つた 4 本の染色分體が 2 本づつ減數面と均等面にて交互に開き此等二種の面の接する所にキアズマが生ずるとするものでありますから、キアズマ乃至キアズマ形成と交叉とは何等相つながらる處が無いのに對し、キアズマ型説に於ては、キアズマ個所に於て染色分體の「切斷」と「つなぎ換へ」が起るとするので、キアズマ形成の機構は直ちに交叉の機構で有らねばならない。尙近時の二面論者或は折衷論者は遺傳の交叉の事實からその

原因としての染色體の「つなぎ換へ」を認め、この染色體「つなぎかへ」の機構をキアズマ形成以外に求めて居るのは注意を要します。この見地からこの方面の多數業績の結果を綜合して申しますと「染色體つなぎ換へ」は疑問の餘地無き迄證明せられて居りますが、キアズマ形成と交叉との間の直接關係の證明は尙不充分であると云はねばなりません。遺傳學上交叉の性差即ち *Drosophila* の雄では交叉が起らず、カヒコでは雌に交叉の無いと云う事實は嘗てキアズマ型説を否定する證據として挙げられたことがあります。しかしカヒコの精母細胞及び卵母細胞減數分裂の觀察(前田 1939)によると精母細胞ではキアズマ形成は普通一般の場合と少しも異なる處が無いが、卵母細胞では二價染色體の早期對合は精母細胞の場合と同様であるのにデイプロテーン末期以後は末端接合のみ見られ、デイアキネシス各期を通じて二價染色體は糸狀棒狀又は中央のくびれた形像のみを示すこと即ち卵母細胞では染色體對合は存在しても、キアズマ形成は見られないのである。更に精母細胞二價染色體のキアズマ頻度より末端組換値を計算すると 49.5% と云ふ値が得られた。これはカヒコの第 1 染色體の兩端の OS, od なる因子座間の地圖距離 49.6 と甚だよく符合することが知られた。*Drosophila* の場合 Darlington (1934) は *Drosophila pseudo-obscura* の精母細胞減數では二價染色體を組立て、居る相同一價染色體は互に並行の位置を取ること即ち異常對合を行うことを見て卵母細胞では二價染色體に 1 個又は 1 個以上のキアズマが形成せられると想像してこの雄に於ける異常對合が本種に於ける交叉の性差の原因であるとして居ります。

交叉の性差の原因究明は、キアズマ型の證明に重要性を有することが知られるのであります。この目的の爲めの *Drosophila* 各種に於ける精密な觀察を特に待望するものであります。

キアズマ型説の理論的進展

以上觀察を基礎とするキアズマ、キアズマ型の研究方面について御話したことになります。此等觀察的研究の盛んとなると共にキアズマ型特に部分キアズマ型の考へに基いてこの方面に關係のある、細胞學と遺傳學との接觸面とも申す可き問題について重要な純理論的考察が行はれて居ります。即ち Belling (1931, 1933) は相隣接する二つのキアズマ間の染色體關係の吟味から出發してキアズマ頻度と組換率との關係を數理的に吟味した。Haldane (1931) はソラマメ其他に於けるキアズマ頻度の數理的吟味からキアズマ干渉と呼ぶ可きものの存在を指摘し更に染色體干渉と呼ぶ可きものの存在について論及した。Sansome (1933) は染色體干渉の存在を明確に指摘した。Mather (1933) は此等キアズマ干渉、染色體干渉の各々に消極的干渉と積極的干渉とが存在す可きことを論じて居る。Mather (1935) は染色體分れ方を考察しその結果を基として前減數後減數の問題に明快な解決を與へて居る。

之等考察の内容は甚だ興味あるもので御座いますが本日の演題よりは稍横路に入り過ぎる様に存ぜられますから割愛することとし詳細は拙著「キアズマ型の説」について御覽を願ひます。

キアズマの偏在

キアズマは大抵の場合染色體の全長にわたり平等に分布即ち汎在するのでありますが、ある特殊の場合では紡錘糸附着點の近くにのみ現われることがありましてこれをキアズマの偏在と申すのであります。例へばネギには 8 對のサブメディアン附着點を有する染色體が存在しますが、キアズマは附着點の兩側に近く 1 個づつ出来るため減數分裂中期には水平十字形

の二價染色體が現われるのであります。キアズマ偏在は甚だ稀な現象で動植物界を通じて唯九つの屬に於てのみ見られると云うことでありますが、その起源につきましては Darlington (1932) は「染色體行動の “Genotype control”」といふ言葉を作りこのキアズマ偏在の場合を何等證明によることなく “genotype control” によつて起る現象であるとし他の類似の場合と共に總括して論じて居ります。

Emsweller and Jones (1934, 1935) はこのキアズマ偏在のネギ、とキアズマ汎在のタマネギとの雜種 F_1 ではキアズマ汎在でこの F_1 のネギへの戻し雜種の 10 個體ではキアズマ偏在、7 個體ではキアズマ汎在であつたと報告し、ネギ、タマネギに於けるキアズマの偏在、汎在は多分遺傳因子の支配によるものであらうと申したのであります。

Levan (1935, 1935) はこの Emsweller and Jones の結果並に氏自身の二三の結果はキアズマ偏在を決定する因子の單因子性雜種分離の決定的の證據であるとししました。同氏は偏在型は劣性形質として行動するとしたのであります。

私は昭和 6 年ネギとタマネギの交配に成功しまして F_1 9 個體を得ました。これ等は稔性の甚だ低いものでありましたが自殖により漸次相當個體數の F_2 , F_3 , F_4 を得ることが出来ました。又 F_1 , F_2 のネギ及タマネギへの戻し交配にも成功し更に F_1 のネギへの戻し雜種及び F_1 へのタマネギへの戻し雜種を自殖して夫々の二代目雜種を得ることが出来ましたのでこれ等雜種植物の一つ一つにつきキアズマの分布即ち汎在か偏在かにつき觀察を行ひました (前田 1937, 1942)。その結果を要約致しますと次の通りとなります。

(1) F_1 , F_1 のタマネギへの戻し雜種, F_2 のタマネギへの戻し雜種ではすべてキアズマ汎在でありました。

(2) 以上以外の雜種 即ち F_2 , F_3 , F_4 , F_1 のネギへの戻し雜種, その二代目, F_2 のネギへ戻し雜種及び F_1 のタマネギへの戻し雜種二代目では特定の個體にて特定の二價染色體が偏在キアズマを有しその爲め特有な水平十字形を示すことが明かに觀察せられました。

この(2)の結果を少しく具體的に實例について説明致しますと F_2 では 25 個體をしらべ得たのでありますが、その内 2 個體では 2 對, 3 個體では 3 對, 1 個體では 4 對の二價染色體が常にキアズマ偏在で十字形を示しました。且つ此等キアズマ偏在の二價染色體は個體により特定でありまして、1—1 番なる F_2 の一個體では第 3 番及第 7 番の二價染色體がキアズマ偏在の爲め十字形を示し、2—2 番なる F_2 の一個體では第 1 番及第 4 番の二價染色體がキアズマ偏在の爲め常に水平十字形を示すのであります。又この 2—2 番のネギへの戻し雜種 13 個體の内 6 個體では 3 對, 4 個體では 4 對, 1 個體では 5 對, 2 個體では 6 對の特定の二價染色體にてキアズマ偏在であることが見られ且つ此等すべての個體に於て特定二價染色體の内の二つは常に親の 2—2 番と同じく、第 1 番及第 4 番染色體であることが明かに觀察せられました。

尙以上キアズマ偏在の觀察と並行して此等雜種植物のすべてに於いてキアズマ汎在の染色體につき、キアズマ頻度を檢しましたが F_1 はタマネギと差なきこと、同一 pedigree の植物間に於ても時に甚しい差が見られること、大體に於てタマネギより少しく大きなキアズマ頻度を有する個體が最も多數であつたこと等が知られました。

此等の結果には、キアズマ偏在の遺傳因子支配の説明が全然適用出来ないことは明かであります。私は此等の結果から次の様な考察を行つてネギに於ける、キアズマ偏在の原因を明かにし更に進んで、一般キアズマ形成の機構について推論を行うことが出来ました。

F_1 では二価染色体はすべて、ネギ及びタマネギ相同一価染色体から出来て居る、即ちネギとタマネギと云ふ組立である。 F_1 の減数分裂に於てはネギ一価染色体とタマネギ一価染色体は分離並びに自由配合を行うので F_2 に於ては (1) ネギとネギ, (2) ネギとタマネギ及 (3) タマネギとタマネギの組立を有する三種の二価染色体が chance によつて作られることが可能である。

F_2 の自殖により F_3 を生ずる場合, (1) のネギとネギ, (3) のタマネギとタマネギの二価染色体よりは夫々ネギとネギ, タマネギとタマネギの二価染色体のみが作られるのであるが (2) のネギとタマネギからは三種の組立てのものが 1:2:1 の頻度で作られるので結局 F_3 では三種の組立ての二価染色体が存在可能となる。 F_3 より F_4 を生ずる場合も同様であります。

同様の推理から F_1 及 F_2 のタマネギへの戻し雑種では (2) のネギとタマネギと (3) のタマネギとタマネギ組立の二種の二価染色体が存在可能で又 F_1 及 F_2 のネギへの戻し雑種では (1) のネギとネギ (2) のネギとタマネギ組立の二種の二価染色体が存在可能であり更に F_1 のネギ及びタマネギへの戻し雑種の二代目では 3 種の組立全部が存在可能であることが知られる。

雑種植物に於て豫期せられる此等 3 種組立て二価染色体の内 (1) のネギとネギは親のネギの二価染色体と同様であるからキアズマ偏在す可きであり, (2) のネギとタマネギ (3) のタマネギとタマネギは夫々 F_1 及びタマネギに於ける二価染色体と同様であるからキアズマ偏在でなければならぬ。これより逆に此等雑種植物の特定のものにて, キアズマ偏在で十字形像を示した特定の二価染色体はネギとネギの組立て, 即ちネギ起源の相同染色体より成り立つもので無ければならぬことが考へられるのであります。

今 F_1 以下此等の雑種に於てキアズマ形成が見られるのであるから F_1 以後のネギ染色体タマネギ染色体なるものは部分交換の結果, その腕の部分がかかなり複雑な構成を有するものでなければならぬがしかし附着點の部分は影響を受けることなく元のままのネギ又はタマネギの附着點部分であつて上の通りの離合集散を行うものであります。従つて雑種子孫でネギ染色体同志又はその附着點部分同志が組合つた時には, キアズマ偏在で十字形像が出来ると申す可きであつて, 此れよりキアズマ偏在で二価染色体が十字形像を示す必須條件はこれを組立つる兩染色体又はその附着點の部分がネギ起源のものでなければならぬ。即ちネギ染色体はその附着點部分に於て, キアズマ偏在型である必須條件——これは多分染色体の構造的性質であると考へられるものであるが——を有すると結論せられるのであります。

以上の考察結果並びにキアズマ頻度の變化をしらべた結果を吟味して一般キアズマ形成の機構について次の通り推論致したのであります。

キアズマ形成は一次的には染色体の内部構造的條件により決定せられ且つ二次的には特殊の構造的條件を有する染色体部分の外的條件に對する感應性によりて決定せられる。外的條件中には, 雑種的の染色体組合せ又は構造的變化に基づく細胞内の生理的變化なるものが考へ得られる。

以上「キアズマの研究」なる題の下に甚だ不完全乍らこの方面の研究進展の状況、或は展望とでも申す可きことについて申し述べました。この方面にも尙多くの研究の餘地が残されて居るのでありますから、吾が國學界よりも此の方面へ更に多數の方々御進出御参加下さる様御願ひ致してこの講演を終ります。