

# 生物指導のポイント

[23]

## スイートピーの連鎖

竹 中 要

スイートピーの連鎖について、わたくしは本誌第12巻第2号(1958)に述べた。この目的は BATESON と PUNNETT のスイートピーの古典的業績の引用が、高校等の教科書になされているが、(1) 本によつて引用されている資料の数値が異なること、および(2) 交叉率のちがいとその説明に関する疑義とを明らかにすることであった。

(1) について、高校等の教科書や一般書には BATESON と PUNNETT がスイートピーのエミリー・ヘンダーソンという品種内の2小品種、紫花で長楕円の花粉粒をもつものと、赤花で丸い花粉粒をもつものとの交配の  $F_2$  において生ずる分離の割合が、紫花で長楕円花粉粒:紫花で丸花粉粒:赤花で長楕円花粉粒:赤花で丸花粉粒で

(A) は 1528 : 106 : 117 : 381

(B) は 495 : 22 : 23 : 137

と記載されている。ところで本誌第12巻第2号に詳しく述べたように、後者は BATESON 一派の論文中(書物もあわせて)には見られない。ただ E. BAUR の *Einführung in die experimentelle Vererbungslehre* (1919) にこつ然と現われているのである。彼のこの書物のこの章の引用文献中の BATESON と PUNNETT の論文も見たが、このような数値は見当らない。また BATESON や PUNNETT からの手紙およびその他の人からの通信によって引用したとも書いてない。つまり E. BAUR がこのような実験を行なって論文として発表しないで、それを書き込んだか、または研究資料なしに書物の上で創作したものとしか考えられない。

上のようなわけであるから、今後は (B) の紫花

長楕円花粉粒 495 : 紫花丸花粉粒 22 : 赤花長楕円花粉粒 23 : 赤花丸花粉粒 137 の資料は「E. BAUR の書物による」と記載しない限りにおいては使用してはならない。

さて (A) の資料であるが、これは BATESON, SAUNDERS and PUNNETT が Reports to the Evolution Committee of Royal Society の Report III に Experimental studies in the physiology of heredity という表題で発表したものである。

彼ら3人はエミリー・ヘンダーソンという品種内の白花で花粉粒の長いものと、同じく白花で花粉粒の丸いものとの2小品種を交配したが、その  $F_1$  は、紫花で長花粉粒であった。その自家授粉による  $F_2$  は、

花粉形 花色	長	丸	比
青	1.528	106	14.41 : 1
赤	117	381	1 : 3.25
白	1.199	394	3.04 : 1
計	2.844	881	3.23 : 1

この表を見ると、花粉粒の長いと丸いとの比は花色全部を合わせると、ほぼ 3 : 1 になって、観察数と理論数は一致する。また白花だけについても、同じく 3 : 1 となっている。しかし青花と赤花とでは、花粉粒の長いものと丸いものとが、その分離比をいちぢるしく異ったものにしている。

そこでいま  $F_1$  の 16 配偶子のうち 7 は青花 (B) で長花粉粒 (L), 1 は B で丸花粉粒 (1), 1 は非青 (b) で L, 7 は bl とすると、理論数は、

青長：青丸	は	11.8 : 1
赤長：赤丸	は	1 : 3.26
白長：白丸	は	3 : 1
合計		3 : 1

となる。すなわち前表の比とほぼ一致する。なお参考にこの理論数を前表の観察数に按分して見ると、

	青	赤	白			
観察数	長 丸	長 丸	長 丸			
理論数	1528	106	117	381	1199	399

すなわち観察数と理論数とは、かなりよく一致する。ここで注意することは、紫と青とが混用されていて、おかしく見えるが、それは次のような理由である。色素源に関する遺伝子を(C), その存在において赤色を表わす遺伝子を(R), それら2つの存在において青色遺伝子(B)は紫色となると考えるのである。

さてこれを教科書その他に引用する場合には、簡単に分りやすくするため、白色を除いてしまうのである。するとBがあれば紫、それがなければ赤と考えることができる。したがって花色Bとb, および花粉粒形Lとlの関係を考えればよいのである。すなわち紫花で長花粉粒のものと、赤花で丸花粉粒

のものとを交配すれば、F<sub>1</sub>は紫花で長花粉粒となり、F<sub>2</sub>は紫長1528:紫丸106:赤長117:赤丸381であったから、これが引用されているわけである。

(2) 次に(2)についてであるが、(B)のデータが無意味のものとなれば、(A)のデータだけについて考えればよい。

BATESONは1909年にMendel's principle of heredityという本を著したが、その中に(筆者引用は第3版1913年)上に引用した例を詳しく述べている。そしてF<sub>1</sub>の配偶子の割合が7:1:1:7ではなくとも8:1:1:8であってもよいが、この実験は少なすぎるから、その何れであるかを決定することはできぬと述べている(筆者註:この比の数は何も整数である必要はない。小数であっても差支えない)。

今後この実験例を引用される方は必ずサンダースの名を入れなければならぬ。なお日本には今井富孝博士のアサガオの黄葉と柿色花との連鎖、渦葉と獨輪抑圧との連鎖その他のありふれた、日常われわれの目前に展開されている連鎖が知られている。教科書や書物を書く方々がなるべくこのような例を引用されることを望んでやまない。本誌第14卷第5号には筆者のこれらに関しての実験例も載げてある。

——国立遺伝学研究所 理博——

## 遺伝図書室

小野知夫



### 「日本の野生ホップ」

この本は最初に研究の歴史があげられて、すぐに結論が総括的に述べられている。各論として、小野・和田修一の「生態学と形態学」、小野・鈴木博「細胞学的研究」がある。前者では生長習性、群叢、栄養器官の変異、生殖器官の変異について、詳細な研究が写真と表を多くそえて報告され、半分以上の頁をさしている。和田修一氏は和田文吾氏の長男である。後者では、野生ホップ(日本のものはカラハナソウといわれている)の核型と性染色体について報告されている。

性染色体の型は単純型(a~c)と複合型(d~f)の6種が区別され、a, X-Y<sup>h</sup>型(同形型)、b, X-Y<sup>hw</sup>型(新ウイング型)、c, X-Y<sup>w</sup>(ウイング型)の単純型とd, X-A<sup>v</sup>-A-Y<sup>a</sup>型(篠遠型)、e, X-A<sup>v</sup>-A-C<sup>a</sup>+C-Y<sup>a</sup>(新篠遠型)、f, X-A<sup>v</sup>-A<sup>b</sup>-B-B<sup>a</sup>-Y<sup>a</sup>型(六連染色体型)の複合型がある。Y染色体には異質染色質があり、異常凝縮することがわかった。この性染色

体の進化は、XとYの形態が同じある同形型から、新ウイング型、それからウイング型と退化する。

複合型は普通染色体対をXY型にまきこんだ、いわば四角関係の状態にある形で、四連染色体をつくる。これが篠遠型である。これにもう1対の普通染色体対をひき入れた六角関係が六連染色体型である。この六連染色体のYが浮気をしてCとYが別居した形で、新篠遠型ができたと想定されている。夫婦円満で琴ひつ相和す篠遠夫妻に対して、四角関係や浮気型の性染色体に対してその発見者に因んで篠遠型や新篠遠型(これはむしろ発見者に因んで小野和夫型とよばれるべきであった)と名付けたのは皮肉である。六連染色体型には名がついていないが、これぞ誠の小野知夫型というべきか。

赤というよりエンジ色の表紙で小野氏自筆のホップの球果のカットがある。総アート紙、図版10枚、本文110頁である。昨年出版されるはずのが出版事情で遅れて本年になった。仙台の征氣で印刷されたが、市販品ではない。和田熟幸会やビール会社の援助による出版で、無料か千円かとの話である。直接申込んで貰はれてはいかが。遺伝15卷(昭36年)11号にホップの関連記事がある。

(佐藤重平)

# 生物指導のポイント

[36]

## 連鎖と交さ

(藤) 井 祐 (一)

メンデルの法則の再発見後まもない 1906 年に、独立の法則にあてはまらない遺伝現象が、BATESON, SAUNDERS 及び PUNNETT によって、スイートピーの花色と花粉の形の遺伝で見出された。これについては、竹中要先生が本誌第 12 卷第 2 号 (1958) と第 16 卷第 11 号 (1962) に詳しい解説をされているので、読者の記憶にもなお新しいものがあると思われる。そこで、筆者もまずスイートピーの連鎖の例を以下に借用する。

### A 交さ価

次の表の B は紫花, b は赤花, L は長い形の花粉, l は円い形の花粉を表わすものとする。

第 1 表 スイートピーの連鎖

$$\begin{aligned} P_1 & \quad \frac{BL}{BL} \text{ (紫長)} \times \frac{bl}{bl} \text{ (赤円)} \\ F_1 & \quad \frac{BL}{bl} \text{ (紫長)} \times \frac{BL}{bl} \text{ (紫長)} \\ F_2 & \end{aligned}$$

雄性配偶子	無 交 さ		交 さ	
	r BL	r bl	1-r Bl	1-r bL
無交さ	r BL	$r^2$ BL/BL	$r^2$ BL/bl	$r(1-r)$ BL/bl
交さ	r bl	$r^2$ BL/bl	$r^2$ bl/bl	$r(1-r)$ Bl/bl
表現型	BL(紫長)	bl(赤円)	Bl(紫円)	bL(赤長)

(1)	2+r <sup>2</sup>	$r^2$	$1-r^2$	$1-r^2$
(2)	2.765625	0.765625	0.234375	0.234375
(3) 総計	2131	1528	381	106
(4) 総計	2131	1474.1	408.1	124.9

スイートピーでは雌雄ともに交さがおこるので、

無交さの率を r, 交さの率を  $1-r$  で表わすと,  $F_2$  から生ずる配偶子は雌雄とともに, BL 及び bL が r の, 交さによる新しい遺伝子の組合せの Bl 及び bL が  $1-r$  の割合に生ずる。これらの雌雄配偶子の自由な結合によって得られた  $F_2$  を表現型で整理すると (1) のようになる。

いま配偶子の無交さと交さの割合が 7:1, すなわち  $r=0.875$ ,  $1-r=0.125$  であったとする, (2) の数字となる。実験で得られた数 (3) の総計 2131 を (2) の理論数の比に配分すると (4) の数字となる。 (3) と (4) の数字はかなりよく一致するので, 7:1 の割合で交さがおこったとの推定が, 実験結果とよく符合することとなる。そこで, この交さの値は  $\frac{1}{7+1} \times 100 = 12.5\% = 100(1-r)$  と計算される。

この例では, 無交さと交さの配偶子の比が 8:1 または 7:1 または 6:1 と, それぞれの理論値を求めて実験値と比較し, 最もよく一致するものとして 7:1 の比を得たものであるが,  $F_2$  の分離の数字によって直接に交さ価を求める方法もある。いま表現型 BL, bl, Bl, bL の各実験値を  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ,  $\delta$  で表わすと, これらに相応する理論値は (1) によって  $2+r^2$ ,  $r^2$ ,  $1-r^2$ ,  $1-r^2$  であるから, 交さのものどうしの積と無交さのものどうしの積の比は次のようになる。

$$\frac{\gamma\delta}{\alpha\beta} = \frac{(1-r^2)^2}{r^2(2+r^2)}$$

この式から r を算出すれば, それによって交さ価が計算できる。上式は BL/bl × BL/bl の相引の場合であるが, Bl/Bl × bL/bL のような相反の場合には, この式の左辺の分母と分子が逆になる。なお, 上式

第2表 ヘテロの  $F_1$  にホモのものを交配した例

		(1)				(2)					
P <sub>1</sub>		A	B	$\times$	a	b	A	b	$\times$	a	B
F <sub>1</sub>		A	B	$\times$	a	b	A	b	$\times$	a	b
交さを 20% とする											
F <sub>2</sub>		片方の性の配偶子		1	ab	片方の性の配偶子		1	ab	片方の性の配偶子	
		他方の性の配偶子				他方の性の配偶子				他方の性の配偶子	
	無交さ	4	AB	4	AB/ab		7	Ab	7	Ab/ab	
		4	ab	4	ab/ab		7	aB	7	aB/ab	
	交さ	1	Ab	1	Ab/ab		3	AB	3	AB/ab	
		1	aB	1	aB/ab		3	ab	3	ab/ab	

交さを 30% とする

		片方の性の配偶子			
		1	ab		
	無交さ	7	Ab	7	Ab/ab
		7	aB	7	aB/ab
	交さ	3	AB	3	AB/ab
		3	ab	3	ab/ab

第3表 三点法

(1)  $x$  が  $a$  の左にある場合

$$\frac{+ \ a \ b}{+ \ a \ b} \times \frac{x \ + \ +}{x \ + \ +}$$

$$\frac{+ \ a \ b}{x \ + \ +} \times \frac{x \ a \ b}{x \ a \ b}$$

$$\begin{matrix} \text{無交さ} \\ \{ + \ a \ b \\ x \ + \ + \end{matrix}$$

$$\begin{matrix} x \text{と } a \text{ の間} \\ \text{の单交さ} \\ \{ + \ + \ + \end{matrix}$$

$$\begin{matrix} a \text{と } b \text{ の間} \\ \text{の单交さ} \\ \{ + \ + \ + \end{matrix}$$

$$\begin{matrix} x \text{と } a \text{ 及び } a \text{ と } b \\ \text{の間の二重交さ} \\ \{ + \ + \ a \\ x \ a \ + \end{matrix}$$

(2)  $x$  が  $a$  と  $b$  の間にある場合

$$\frac{a \ + \ b}{a \ + \ b} \times \frac{+ \ x \ +}{+ \ x \ +}$$

$$\frac{a \ + \ b}{+ \ x \ +} \times \frac{a \ x \ b}{a \ x \ b}$$

$$\begin{matrix} \text{無交さ} \\ \{ a \ + \ b \\ + \ x \ + \end{matrix}$$

$$\begin{matrix} a \text{と } x \text{ の間の} \\ \text{单交さ} \\ \{ a \ x \ + \\ + \ + \ b \end{matrix}$$

$$\begin{matrix} x \text{と } b \text{ の間の} \\ \text{单交さ} \\ \{ a \ + \ + \\ + \ x \ b \end{matrix}$$

$$\begin{matrix} a \text{と } x \text{ 及び } x \text{ と } b \\ \text{の間の二重交さ} \\ \{ a \ x \ b \\ + \ + \ + \end{matrix}$$

(3)  $x$  が  $b$  の右にある場合

$$\frac{a \ b \ +}{a \ b \ +} \times \frac{+ \ + \ x}{+ \ + \ x}$$

$$\frac{a \ b \ +}{+ \ + \ x} \times \frac{a \ b \ x}{a \ b \ x}$$

$$\begin{matrix} \text{無交さ} \\ \{ a \ b \ + \\ + \ + \ x \end{matrix}$$

$$\begin{matrix} a \text{と } b \text{ の間の} \\ \text{单交さ} \\ \{ a \ + \ x \\ + \ b \ + \end{matrix}$$

$$\begin{matrix} b \text{と } x \text{ の間の} \\ \text{单交さ} \\ \{ a \ b \ x \\ + \ + \ + \end{matrix}$$

$$\begin{matrix} a \text{と } b \text{ 及び } b \text{ と } x \\ \text{の間の二重交さ} \\ \{ a \ + \ + \\ + \ b \ x \end{matrix}$$

の積の比に対する交さ価の表があるので（技報堂・1956 遺伝学ハンドブック・1142 頁），これを用いると  $\gamma\delta/\alpha\beta$  または  $\alpha\beta/\gamma\delta$  から直ちに交さ価を求めることができる。

もどし交配の容易な生物、たとえばトウモロコシやショウジョウバエのようなものでは、第2表の(1)及び(2)の形式の交配をおこなうと、交さによって生ずる新しい組合せの配偶子の数は、そのまま接合子の数に等しくなる。すなわち、実験から得た  $F_2$  の数字から直ちに交さ価が計算できる。たとえば、(1)の場合の  $F_2$  の分離は無交さの表現型 AB と ab のものが合わせて 8, 交さの表現型 Ab と aB のものが合わせて 2 であるから  $\frac{2}{8+2} \times 100 = 20\%$  となる。

### B 三点法

高校の教科書には、一つの連鎖群すなわち一つの染色体上にある三つ以上の遺伝子の配列順序を定め

るのに、a と b の交さ価が 5%, b と c の交さ価が 10%, a と c の交さ価が 15% であるから a-b-c の順序となるというような記述がしばしば見られる。遺伝子間の距離の小さいときはこれでよいが、遺伝子の座が遠く離れている場合には適用できない。たとえば、a と b の交さが 3%, b と c の交さが 40% もあるときは、a と c の間の交さは、次に述べる二重交さが計算には入らないため 40% 前後の値となるので、c が b の右側か左側か決定できなくなる。多数の遺伝子突然変異を利用してできる生物では、第3表のような三点法によって交さ価の多少に關係なく遺伝子の配列順序を決定することができる。

第3表の a と b は、同一染色体上にあって、それらの染色体上の位置もすでに明らかになっている遺伝子を表わし、x は、位置の未知の新しい遺伝子を表わす。なお、簡単にするために、これら三つの劣性遺伝子に対する優性遺伝子はすべて+で表わされている。ただし P<sub>1</sub> 及び F<sub>1</sub> の a, b, c, x 及び+は

遺伝子を表わしているが、 $F_2$  のそれらは表現型を現わしている。

表で明らかなように、 $x$  の位置によって二重交さの個体の表現型が異なってくる。二重交さの率は二つの単交さの積に等しいから、 $F_2$  に現われる二重交さ個体の数は最小となるはずである。たとえば、表の(2)の場合に  $a-x$  の単交さが 10%， $x-b$  の単交さが 40% とすれば、二重交さは  $\frac{10}{100} \times \frac{40}{100} \times 100 = 4\%$  となる。よって、 $F_2$  のうちで最も少ない個体数を示す表現型の対を二重交さとし、これから逆に  $F_1$  の遺伝子型すなわち遺伝子の順序を決定できるわけである。

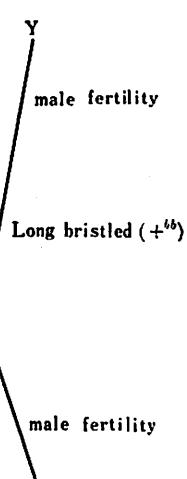
### C 連鎖地図（染色体地図）

交さ価に基づいて、遺伝子の配列順序とその間の距離を一直線上に示したものを、いっぽんに染色体地図とよんでいるが、木原均先生（本誌第14巻第2号）は、中期染色体上に遺伝子を載せた図や、唾腺染色体上の遺伝子の配列図なども、これらはすべて染色体地図であるから、交さ価を基としたものは連鎖地図とよぶことをすすめられている。種々の生物の連鎖地図は、少し古いけれども、遺伝学ハンドブック（235～255頁）によくまとめられている。

新たに得られた突然変異個体に、野生型または標準型（カイコのような生物には野生型は存在しない）のものを交配してその子孫を調べると、性染色体に属する遺伝子による突然変異ならば、伴性遺伝を示すことによって常染色体の遺伝子によるものから容易に区別できる。常染色体の遺伝子については、既知の突然変異系統と交配して得た  $F_1$  どうしを交配し  $F_2$  を作ると、9:3:3:1 に分離する場合と、そうでない場合とが現われる。前者は、これら二つの遺伝子が異なる連鎖群にあることを示し、後者はこれらが同一の連鎖群に属することを示す。後者について、すでに述べた方法で各遺伝子の配列順序を定めるとともにその間の交さ価を求め、これを遺伝子間の距離とする。連鎖群の番号は、性染色体のそれを第1とし、第2以下は発見の順序による。ただし、特に小さい染色体のあるときは、これに属するものに最後の番号をつけるのが習慣となっている。

第1図はキイロショウジョウバエのY染色体であるが、この上に載せられている三つの遺伝子について質問を受けたことがあるので、ここに附記してお

こう。両端にある male fertility というのは、染色体不分離によってYを失った XO の雄が雄性不妊となること、また XY の雄でも Y の末端部を欠くものは同じく不妊となることから、Y の両腕の末端部に姪性に関係する遺伝子が存在するとされたものである。Long bristled は、X 染色体の最も動原体に近い位置にある bobbed (bb. 短毛)



第1図

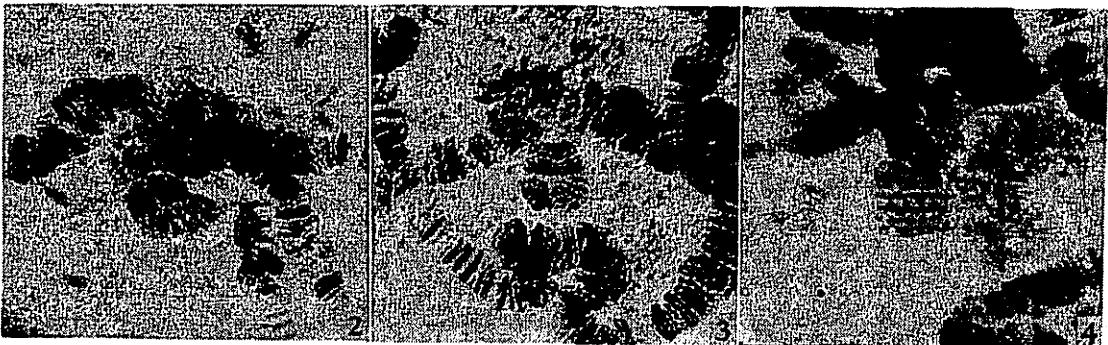
遺伝子を持つ XY の雄は野生型となること、しかし長腕のこの部分を欠失した Y を持つときは bb の表現型を現わすことから、この部分に bb に対する優性の正常（長毛）遺伝子が存在するとされたものである。

### D 交さ価と組換え価

今まで述べてきた交さ価とは、 $F_2$  に見られる遺伝子の組換えの価、すなわち recombination value であって、染色体の乗換えによる価、すなわち crossing-overvalue とは異なる。染色体のある箇所で乗換えがおこなわれると、その箇所に続く部分では乗換えがおこり難くなる。この現象を干渉とよぶが、干渉の及ぶ範囲は同一染色体上でも部分によって異なるし、染色体が違えばまた変ってくる。キイロショウジョウバエでは、組換え価 6% で示される範囲とされているが、これは上の理由から大体の値である。この干渉の及ぶ範囲内では、二重交さはおこらないから、この範囲内での組換え価はそのまま交さ価とみなしてよいわけである。

交さ価は、温度・放射線・年齢（日齢）などによって変動することが知られている。特に動原体の附近や染色体の末端部に変化の見られることが多い。ショウジョウバエでは、転座・欠失・重複・逆位などにおける染色体の切断点附近で著しく交さの妨げられることが知られている。

なお、一般に雌雄ともに交さのおこるものが多いが、ショウジョウバエでは雌においてのみ、カイコでは反対に雄においてのみ交さが見られる。



- 第2図 図の中央の短小染色体が京都産の系統と、アメリカの New Orleans 産の系統を交配した雑種の第6唾腺染色体である。上方の黒く染まっているのは京都系統の染色体、下方の淡く染まり全体がふくらんでいるのは New Orleans 系統の染色体である。唾腺染色体では、父方の染色体と母方の染色体とが1本に融合してしまうものではなく、互に相同的の部位で密に接合しながら並列していることが明らかに認められる。
- 第3図 対合している左側の染色体は京都系統の正常のもの、右側のものは交さの結果として生じた染色体で、上半は京都系統、下半は New Orleans 系統のものからなっている。
- 第4図 対合している左側の染色体は New Orleans 系統の正常のもので、右側のは上半が京都系統、下半が New Orleans 系統からなる交換によって生じた染色体である。

### E 頸微鏡下に見られる染色体の交さ

染色体数  $n$  と連鎖群の数の一一致、さらに遺伝子の組換え現象によって、染色体そのものに交換がおこなわれることは間違いないと考えられるが、細胞学的な裏付があるのかどうか。トウモロコシ、キイロショウジョウバエ及びクロショウジョウバエにおいて、染色体異常を巧みに利用して、顎微鏡下に染色体の交換が示されている。ここには端的に相同染色体間の交換の見られたクロショウジョウバエの第6唾腺染色体の例を第2～4図に示しておく。

### F 交さの機構について

相同染色体が互に交換する機構については、本誌第7卷第8号(1953)に竹中先生が、また第12卷第3号(1958)に湯浅先生が記述されているように、1909年のヤンセンスのキアズマ説以来さまざまの考え方がある。竹中先生は、新二面説が松浦氏の長年の減数分裂の実験と観察から帰結されたもので、仮説を主とする他の説と異なるものがあるとして、諸説のうちで新二面説を最も有力視すべきであると述べられている。

近時微生物の遺伝学的研究が急速に進歩してきたことは、本誌の総合遺伝学講座(第14卷第10～12号)および遺伝学講座(第15卷第1～9号および第17卷第2号～)を参照していただければ明らかであろう。遺伝子の本体がDNAであることは、もはや定

説となっている。核分裂における染色体の複製、すなわち遺伝子の複製も、いまではこれをDNAの複製の問題として考えられるようになった(第17卷第10号66頁参照)。微生物を利用しての遺伝生物学的分析によって、研究対象がミクロ化され、従来の遺伝子の概念も細分化され、機能の単位シストロン(cistron)、そのなかの遺伝単位としてのミュトン(muton)、それらの間の組換えの単位レコン(recon)という概念が導きだされ、最小組換率は0.02%と推定されている(第14卷第5号61頁参照)。さらに遺伝子内の組換えの説明として、DNAの複製が途中から誤って他のモデルを複製するというコピーチョイス(copy choice)の考えも提出されている(第14卷第6号60頁参照)。これらの研究は日進月歩の状態にあるので、交さの機構が分子レベルにおいてさらに解明されるのも近い将来のことと思われる。

——神戸大学理学部 教授——

### ◇うちの学習材料◇ 募集 原稿 ◇うちの生物クラブ◇

貴校での生物学習材料につき、400字詰原稿用紙に横書きで7枚、他に付図、写真などを4枚前後にまとめて多数ご紹介下さるようお願いいたします。

また、生物クラブの活動の現状を、原稿800字以内、写真1～2枚にまとめてご紹介下さい。

ともに〆切期日はございません。掲載の分には稿料を呈します。



## 生物指導のポイント

[47]

## 再びスイートピーの連鎖について

(竹 中)

(要)

本誌12巻2号(49~50頁)に“スイートピーの連鎖について”述べた。これは BATESON, SAUNDERS and PUNNET の有名な古典的実験であって、常に教科書に引用されているものである。このときは読者からの質問に答えたものであるが、その質問の要旨は次の通りであった。

彼等のデータには、1528 : 106 : 117 : 381 と 495 : 22 : 23 : 137 の2通りが引用されているが、同一実験に2通りあるのは不思議である。何が正しいものか。次に配偶子が 7 : 1 : 1 : 7 にできると説明しているが、8 : 1 : 1 : 8 でも説明できるではないか、ということであった。それに対し筆者は 1528 : 106 : 117 : 381 がよいのであって、495 : 22 : 23 : 137 は BATESON 等の発表には見当らない。これは E. BAUR (1919) の *Einführung in die experimentelle Vererbungslehre* の中にでてくる数字で、その出所は明らかでないと述べた。近来もなお教科書に両方の数字がでてくるらしく、高校の諸先生をまどわしめるものがあるとのことで、再びこの事柄を取り上げることになった。

BATESON, SAUNDERS and PUNNET が Reports to the Evolution Committee of Royal Society の Report II (1905) に、Experimental studies in the physiology of heredity という論文を載せているが、その中にスイートピー (*Lathyrus odoratus*) のことがある。しかしこれは連鎖現象(相引と相反)については述べていない。彼等が同報告 III (1906) に同一表題で発表した論文の 8~11, および 31~37 頁にスイートピーの論文が再び載っている。

その論文の中に彼等は次のことを述べている。エミリー・ヘンダーソン (Emily Henderson) という品種で、白花で花粉の長いものと、白花で花粉の丸いものを交配した。その  $F_1$  は不思議にも紫色花で花粉は長かった。その自家授粉による  $F_2$  は第1表の通りであった。

この表を見ると、花粉の長いのと丸いのとの比は、花色に関係なく全部を数えると、ほぼ 3 : 1 になって、観察数と理論数は大体一致する。白色花だけについていえば、やっぱり 3 : 1 となっている。しかし紫花と赤花とでは、花

第1表

花粉形 花色	長	丸	比
紫	1,528	106	14.41 : 1
赤	117	381	1 : 3.25
白	1,199	394	3.40 : 1
計	2,844	881	3.23 : 1

粉の長いと丸いが、いちじるしく異った分離を示している。そこでいま  $F_1$  の 16 の配偶子のうち 7 は青 ( $B$ ) で長花粉 ( $L$ ), 1 は青 ( $B$ ) で丸花粉 ( $l$ ), 1 は非青 ( $b$ ) で長花粉 ( $L$ ), 7 は非青 ( $b$ ) で丸花粉 ( $l$ ) とする、 $F_2$  のでき方は第2表のようになって、またその理論数は第3表のようになる。すなわち、第1表の比とやや一致する。

第2表

♂ ♀	7BL	1Bl	1bL	7bl
7BL	49	7	7	49
	BL	Bl	bL	bl
	BL	BL	BL	BL
1Bl	7	1	1	7
	BL	Bl	bL	bl
	Bl	Bl	Bl	Bl
1bL	7	1	1	7
	BL	Bl	bL	bl
	bL	bL	bL	bL
7bl	49	7	7	49
	BL	Bl	bL	bl
	bl	bl	bl	bl

なおこの理論数を第1表の観察数に按分して見ると第4表のようになる。

第3表

青長：青丸は	11.8 : 1
赤長：赤丸は	1 : 3.26
(白長：白丸は)	3 : 1
合計	3 : 1

第4表

観察数	紫		赤		白	
	長	丸	長	丸	長	丸
1528	106	117	381		1199	394
理論数	1448.5	122.7	122.7	401.5	1220.5	407.4

すなわち観察数と理論数は割合よく一致する。彼等はこの論文において、目下研究を続行中であるから、将来はもっと十分検討することができるであろうと述べている。

筆者は上に青と紫を混合して使った。これは次のような理由である。色素原に関する遺伝子（C）の存在において赤色をあらわす遺伝子（R）があり、それら2つの存在において青色遺伝子（B）は紫色をあらわすのである。つまり遺伝子としては青であるが、実際では紫である。

上の BATESON 等の研究を教科書に引用する場合には、簡単にかつ分りやすくするため白色を除いてしまうのである。すると B があれば紫、それがなければ赤と考えることができる。したがって花色 B と b, 花粉形しと l の関係を考えればよいのである（第2表）。そこで紫色で長花粉のものと、赤色で丸花粉のものを交配すれば、F<sub>1</sub> は紫で長花粉となり、F<sub>2</sub> は紫長 1528 : 紫丸 106 : 赤長 117 : 赤丸 381 という例が引用されているわけである。

さて BATESON は Mendel's principle of heredity (1909) という書を著したが、その中に、F<sub>1</sub> の配偶子は 7 : 1 : 1 : 7 でなくとも 8 : 1 : 1 : 8 でもよいが、この実験数は少なすぎるから、その何れであるかを決定することはできぬと述べている。

PUNNETT は Mendelism という書物をだしているが、その再版 (1927) の 129 頁に、紫色花で長花粉のものと赤色花で丸花粉のものを交配した記録をのせており、配偶子が 7 : 1 : 1 : 7 にできると仮定すれば、容易に説明されることを述べている。すなわち

第5表

P	紫長 × 赤丸			
	紫長			
F <sub>1</sub>	紫長			
F <sub>2</sub>	紫長	紫丸	赤長	赤丸
観察数	4831	390	393	1338
期待数	4814	408	408	1332

以上は BATESON, SAUNDERS および PUNNET の、スイートピーの紫色花で長花粉と赤色花で丸花粉との交配 F<sub>2</sub> の

分離の論文で連鎖に関するものの抄録である。筆者はついに 495 : 22 : 23 : 137 の分離比のものを彼等の著書の中に見いだすことはできなかった。

すなわち F<sub>1</sub> の配偶子が 15 : 1 : 1 : 15 に分離するという実験例はないようである。従って教科書を編集する人々はこのことを承知していてもらいたい。しかしスイートピーでも他の形質では 15 : 1 : 1 : 15 の分離例はあげられている。詳しいことは本誌第12巻 2 号を参照されたい。

追記：上の原稿を書いた後で、この記事は“生物指導のポイント”として載せられるものであるので、先生方のためのものではあるが、同時に学生や生徒もよく分るものでなければならぬと思い、いささか連鎖について追記する。

連鎖 (Linkage) というのは、雑種の子孫において 2 つまたはそれ以上の形質が常に一緒に現われる現象に名づけられたものである。つまりこの 2 つの形質についてはメンデルの独立形質の法則がなりたたない。そしてこのことは遺伝子の染色体脱からいえば当然のことである。すなわち如何なる生物も何千あるいは何万という形質からできているが、染色体の数はそれほど多くない。そこで 1 つの染色体の上には当然多数の形質の原である遺伝子がのっているわけである。すると 1 つの染色体の上の遺伝子は当然常に同一の行動をとり、形質は連鎖するはずである。実際そのような場合には 2 つの形質は常に手をたずさせて現われてくる。つまり 2 性雑種以上においては、それらの遺伝子が偶然に別々の染色体にのっている場合においてのみ、独立形質の法則はなりたつのである。

今、花が大きくて紅いという品種と、花が小さくて白いという品種を交配した場合に、大（優性とする）と小（といふ）対立形質と紅（優性とする）と白（といふ）対立形質が、別々の染色体にのっている遺伝子によるならば、独立形質の法則に従って、F<sub>2</sub> は大紅 9, 大白 3, 小紅 3, 小白 1 の割合になるわけである。ところがこれら 2 組の対立形質を現わす遺伝子が同一の染色体上にあるならば、大と紅、小と白とは離れないから、F<sub>1</sub> は大紅であり、F<sub>2</sub> は大紅 3, 小白 1 の割合に分離して、單性雑種と同じようになるのである。

ところが、このような連鎖の研究をすすめて行くと、中途半端な不思議な現象に出会う。この現象に始めて出会ったのが上に述べた BATESON, SAUNDERS and PUNNET である。すなわち紫長 1528 : 紫丸 106 : 赤長 117 : 赤丸 381 で、完全に連鎖する場合の 3 : 1 でもなければ、独立の場合の 9 : 3 : 3 : 1 でもないのである。つまり F<sub>1</sub> が配偶子をつくるとき 8 回に 1 回の割合で乗換え (Crossing over) が起こったと考えられるのである。

遺伝学の書物にはたいてい染色体地図（連鎖地図）といって、ショウジョウバエ等の染色体模式図の上に、いろいろの遺伝子の位置を示したものが載っている。これらはど

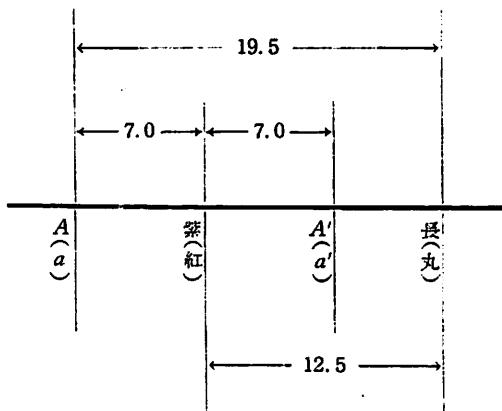
うして作られたかというに、上に述べた乘違えを用いるのである。この乗違えの百分率を交叉率（交叉価）とよぶ。これはある遺伝子を中心として他の遺伝子を考えるとき、その染色体上の距離が遠ければ高い価をとる。上に掲げたスイートピーの連鎖の実験では、その配偶子が、 $7BL : 1Bl : 1bL : 7bl$  であることを見た。すなわち乗違え2 ( $1Bl$  と  $1bL$ ) に対し、非乗違え 14 ( $7BL$  と  $7bl$ ) である。そこで交叉価は下記のように 12.5% である。

$$\text{交叉価} = \frac{2}{14+2} \times 100 = 12.5$$

これは紫（赤）を中心として長（丸）を考えた場合（このような2対の遺伝子のときは相対的だから、何れを中心として考えてもよい）であるが、紫（赤）を目やすとしてつぎつぎと他の遺伝子の交叉価を求める、いろいろの値がでてくる。この値は紫（赤）の遺伝子からの相対的距離を示すことになる。今この紫（赤）の遺伝子が染色体の一端にあれば工合がよいが、実際はそうでないことが多い。すなわち紫（赤）の遺伝子の左右にそれぞれの距離をもって他のいろいろの遺伝子が位置することになる。そこでつぎに他の遺伝子、例えば長（丸）を目やすにして、さきに使ったいろいろの遺伝子の交叉価を求める。今  $A(a)$  という遺伝子について考えて見る。 $A(a)$  は紫（赤）に対する交叉価が 12.5% よりも小さいから、紫（赤）と長（丸）の遺伝子の間に座をもっていると思われるが、不思議にも長（丸）に対して 12.5% より高い交叉価を示した。これはその  $A(A, a)$  遺伝子が紫（赤）に対して長（丸）とは反対の側に座することを意味する。このようにして遺伝子の位置（座という）をきめるのを3点実験法という。

ただここに別の難しい問題が起こる。それは交叉が1染色体に1回ではなくて2回以上起こることがある。そのため

### 3点実験法



紫（赤）と長（丸）との交叉価 (12.5%) より、紫（赤）と  $A(a)$  の交叉価 (7.0%) が小であれば、 $A(a)$  は長（丸）よりも紫（赤）に近い位置にある。そして  $A(a)$  と長（丸）との交叉価 (19.5%) が 12.5% より大であれば  $A'(a')$  の位置ではなく  $A(a)$  の位置である。

め交叉価が常に染色体上の距離に正比例するわけではない。そこで多数の遺伝子間の交叉率を計算して、それから正しい値をだすのである。

別の染色体に位置する遺伝子間には連鎖はないから、もちろん交叉はない。従って二性雑種の  $F_1$  の配偶子の比は、 $1:1:1:1$  であって、交叉価の計算法に従うと 50% になる。このことは逆にいうと交叉価 50% である場合は2組の対立遺伝子は別の染色体にあって別の行動をとるということである。

— 国立遺伝学研究所 部長 —

### ◇写真だより◇



ア  
レ  
チ  
マ  
ツ  
ヨ  
イ  
グ  
サ  
の  
帶  
化  
奇  
形

福島県会津若松市神指の蟹川橋下の大川の河原で、昭和 38 年 7 月 7 日にアレチマツヨイグサ (*Oenothera parviflora* L.) の強大な帶化奇形を見つけ、撮影したもので、草丈は 145cm. 帶化の最拡部分は 14cm で、根本の直径 3.5cm 程で、根本の近くより 10 本の側枝が生じ、これらは全部正常であった。

おそらく主茎が外傷か、細菌あるいはビールスの寄生による帶化と考えられるが、原因は明白でない。

あまりみごとなので撮影して見た。

(斎藤 慧・福島県)