

# キイロショウジョウバエ自然集団から見出された 第2染色体の Pm-balancer を殺す 劣性致死遺伝子, *l-Pm*

小須田 和彦

## はじめに

ヒトをはじめとする有性生殖をおこなう生物集団において、どれほど多くの遺伝的変異がみられるかを調査研究しその遺伝的変異の保有機構を解明することは、生物を理解するうえで非常に重要であり集団遺伝学の大きな目的となっている。生物にはさまざまな形質が見られるが、理論上、適応度、正確にはダーウィン適応度 (Darwinian fitness) といわれるものに影響を与えるものとそうでないものに大きく2分され、前者は自然淘汰の対象になり、後者は自然選択に中立な遺伝的変異である。適応度に大きく影響する形質としては、受精後、性成熟に至るまでの成長速度 (developmental rate)、卵から親に達するまでの生存率 (viability)、産卵数・産子数 (productivity)、産卵量・産子数に影響する寿命 (longevity)、交尾能力に代表される生殖力 (reproductive ability) などが挙げられる。異性を獲得するために必要な、健康で立派な体や運動能力なども無視できない。こうした遺伝的変異には致死遺伝子や不妊遺伝子などの数多くの有害な遺伝子も含まれる。

自然集団では、これらの有害遺伝子の多くはヘテロサイガスの状態で保有されている。Cy/Pm 法 (図1)、Cy 法 (図2) はキイロショウジョウバエ (*Drosophila melanogaster*) の第2染色体を、組み換えを起こすことなくホモサイガスにする方法で、それぞれ、Ives (1945)、Wallace (1956) により開発され、自然集団における遺伝的変異とりわけ劣性致死遺伝子や生存力 (egg-to-adult viability) に関する研究に応用され、これまでに多くの知見が得られてきた (Wallace 1956, Hiraizumi and Crow 1960; Greenberg and Crow 1960, Crow and Temin 1960, Band and Ives 1963, Mukai, 1964, Kosuda *et al.* 1969)。

こうした手法において Cy 染色体と対になって使われる染色体が、眼色を茶色にする優性遺伝子 *bw<sup>DI</sup>* をもつ Pm (Plum) 染色体で、ホモサイゴートは致死となる。Pm 染色体は In(2LR) 21C8-D1; 60D1-2 と In(2LR) 40F; 59D4; E1 の複合逆位を持ち、もともとは X 線照射によって得られたものである。ちなみに、Pm は *bw<sup>DI</sup>* Variegated の別名である (Lindsley and Grell 1968,

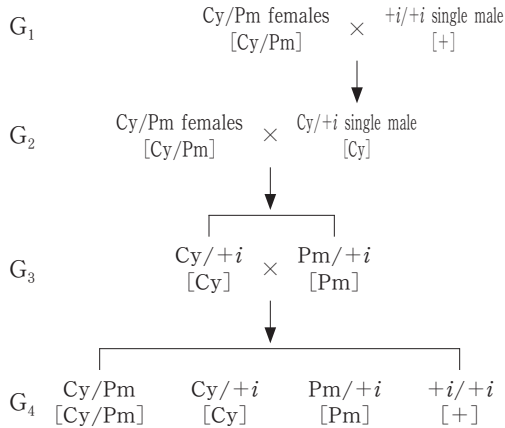


図1 Cy/Pm-method

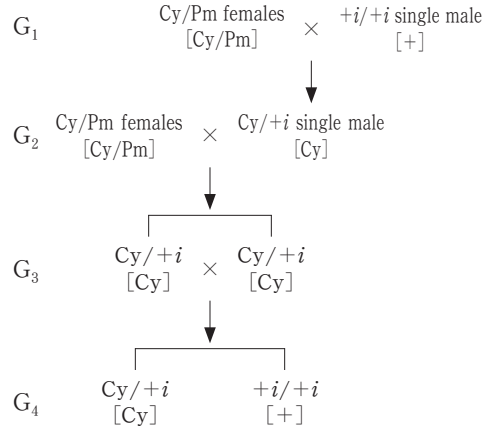


図2 Cy-method

Lindsley and Zimm 1990)。

著者は前報でハンガリー、ブダペスト近郊の Szentendre におけるキイロショウジョウバエ自然集団から初めて Cy バランサーを殺す劣性致死遺伝子 *l-Cy* を見出し、Cy 染色体が劣性致死遺伝子を持っていることを示した (小須田 2011, Kosuda 2011)。今回、同じ自然集団から *l-Pm* を見出し、Pm 染色体が Cy 染色体同様、劣性致死遺伝子を含んでいるために致死となることを示すことが出来たのでここに報告する。

## 実験材料と方法

今回、劣性致死遺伝子 *l-Pm* が見出された集団は、1986 年以来、実験室において集団飼育箱で維持されてきたキイロショウジョウバエ (*Drosophila melanogaster*) 実験集団である。この集団は、著者が 1986 年ハンガリー・ブダペストで開かれた国際双翅目学会の際ブダペスト近郊のセンテンドレ Szentendre において採集した自然集団由来のものである。研究は Cy 法を用いて多くの致死遺伝子系統を分離することから始められた。具体的には、図 3 に示されているように、ケージに維持された Szentendre における自然集団由来のキイロショウジョウバエの多数のオスを 1 匹ずつ Cy/Pm 処女メスに交配させる。次世代に生じた Cy オスを再び Cy/Pm 処女メスと交配させる。つぎに、Cy 法により、世代 3 で生まれた Cy 処女メスとオスを兄弟同士交配させる (Mating II, 図 3)。もし、その染色体に生存力を低下させる有害な遺伝的変異を持たず生存力が正常であれば、世代 4 における Cy と野生型 (+/+) の分離比 2 : 1 となることが期待される。また、生存力を低下させる劣性有害遺伝子を持つなら、野生型の割合は 1/3 以下になるはずである。そして、もしその染色体に劣性致死遺伝子が含まれていたなら、野生型は生まれ

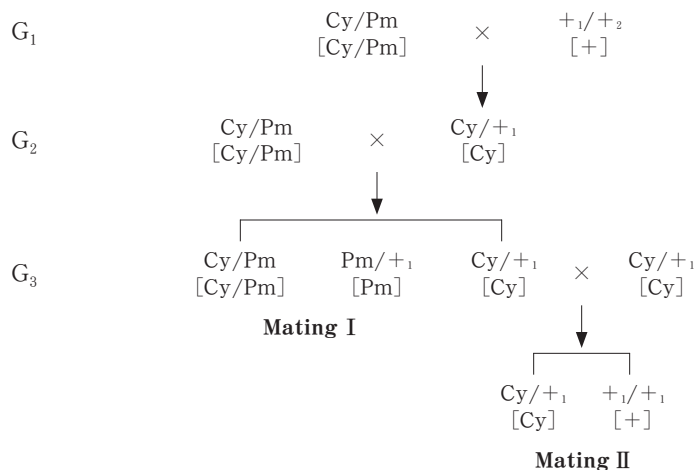


図3 Mating scheme

ないはずである。こうした交配を多数の野生型オス個体について行うことにより集団における致死遺伝子の頻度や生存力分布を求めることも出来る。これらの結果については、別の機会に発表することにする。

世代3で生まれた *Cy* 処女メスとオスを兄弟同士交配させ、Mating II の世代4で、野生型が全く生じない系統は劣性致死遺伝子を持つことがわかる。*l-Pm* を持たないときは、*Cy/Pm*, *Cy*, *Pm* が1:1:1に生じることが期待されるのに、もしこれらの致死遺伝子系統の中に、*l-Pm* を持つものがあれば、その系統のオスを *Cy/Pm* 処女メスに交配させたときには、次世代で *Pm* を示す個体が生まれなくなる（Mating I, 図3）。

## 結果と論議

多数分離された第2染色体の劣性致死遺伝子系統からただひとつ、*l-Pm* を含む染色体を持つと考えられる *l-201* 系統が得られた。*Cy* 法によって、*l-201* をホモザイゴートにしたオリジナルデータを表1に挙げておく（Mating I, 図3）。*l-201* が *l-Pm* を持つことを明白に示す交配実験は、*Cy/Pm* × *Cy/l-201* と *Cy/l-201* × *Cy/Pm* の正逆両交配により行われた。表2には *Cy/Pm* × *Cy/l-201* の結果が挙げられ、表3にはその逆交配の結果が示されている。表2と3に明らかに示されているように、正逆両交配から *Pm/l-201* は全く得られなかった。この事実は、*l-201* と同じ (allelic な) 致死遺伝子が *Pm* 染色体に含まれることを証明している。また、この結果は、前報（小須田 2011）で報告した *l-Cy* が完全には劣性致死にならなかったのに反し、*l-Pm* が完全に劣性致死になることを示している。こうした結果になったのは、*l-Pm* を維持するために用いられた *Cy* バランサーが第2染色体における組み換えをほぼ完全に阻止するのに対して、*l-*

表1  $Cy/l-Pm(201) \times Cy/l-Pm(201)$ 

Cy	+	Total
136	0	136
128	0	128
167	0	167
133	0	133
118	0	118
682	0	682

表2  $Cy/Pm \times 201 Cy/l-Pm(201)$ 

Cy/Pm	Cy	Total
38	40	78
38	60	98
64	70	134
38	49	87
35	42	77
46	51	97
65	58	123
35	42	77
40	42	82
75	64	139
77	63	140
103	109	212
38	47	85
65	74	139
67	68	135
56	80	136
61	62	123
70	88	158
35	38	73
101	102	203
97	97	194
50	63	113
91	85	176
1385	1494	2879
0.927	1 Relative Viability	

表3  $Cy/l-Pm(201) \times Cy/Pm$ 

Cy/Pm	Cy	Total
22	25	47
36	36	72
37	33	70
32	24	56
30	27	57
33	45	78
28	34	62
29	30	59
24	28	52
42	51	93
46	74	120
25	35	60
26	32	58
32	38	70
30	34	64
43	41	84
40	37	77
33	38	71
38	36	74
44	41	85
25	31	56
45	50	95
54	33	87
794	853	1647
0.931	1 Relative Viability	

Cyを維持するためのPmバランサーが組み換えを完全には阻害しないことにその原因があるのかもしれない。

$Cy/l-Pm$ の生存力は、 $Cy/Pm \times Cy/l-201$ の交配では $Cy/Pm$ の1.0に対して0.927となっている。また、逆交配においては、0.931となっていることが表2と表3に示されている。

正逆両交配における実験結果に統計的に有意な差が無いことが、均一性カイ二乗検定により確かめられた(表4)。自由度1におけるカイ二乗の値は0.004とほぼ0に近い値となった。

今までに多くの研究者がCy-法あるいは $Cy/Pm$ 法を用いて多数の第2染色体を抽出し、その

表4 正逆交配の結果

	Cy/Pm	Cy	Total
Cy/Pm × 201 Cy/l-Pm	1385	1494	2879
201 Cy/l-Pm × Cy/Pm	794	853	1647
Total	2179	2347	4526
relative viability	1	1.077	

生存力を測定し、致死遺伝子の頻度を調査してきた。にもかかわらず、*l-Pm* の存在が報告されなかった理由は、第2世代で Cy/Pm メスと交配されるオスとして Cy/+ でなく Pm/+ が用いられることが少なくなかったことがその理由のひとつとして考えられる。すなわち、第2世代で Pm/+ オス1匹が選ばれる限り、*l-Pm* が発見されることは決して無いということである。

## 要 旨

ハンガリーのブダペスト近郊のセンテンドレ Szentendre の自然集団由来のケージ集団より抽出されたキイロシヨウジヨウバエ第2染色体の1本の劣性致死染色体 *l-201* が、Pm 染色体とヘテロザイゴートにするとこれらの個体を全く生じさせることが無いことが明らかにされた。このことは、Pm 染色体ホモザイゴートが致死となるのは、Pm 染色体に劣性致死遺伝子が含まれているためであることを示す。この遺伝子は *l-Pm* (lethal Plum) と命名された。SM5[In (2(LR)SM5)]Cy に *l-Cy* が含まれることが、前報 (小須田 2001; Kosuda 2011) で確認されているので、第2染色体のバランサー Cy 並びに Pm のいずれにおいても劣性致死遺伝子が含まれていることが実証された。これらの致死遺伝子 *l-Pm*, *l-Cy* が共に同じ Szentendre 自然集団から見出されたことは大変興味深い。

## 参考文献

- Band, H. T. and P. T. Ives 1963 Comparison of lethal + semilethal frequencies in second and third chromosomes from a natural population of *Drosophila melanogaster*. Can. J. Genet. Cytol. 14: 351-357.
- Crow, J. F. and R. G. Temin 1964 Evidence for the partial dominance of recessive lethal genes in natural populations of *Drosophila*. Am. Nat. 98: 21-23
- Greenberg, R. and J. F. Crow 1960 A comparison the effects of lethal and detrimental chromosomes of *Drosophila melanogaster*. Genetics 45: 1153-1168.
- Hiraizumi, Y. and J. F. Crow 1960 Heterozygous effects on viability, fertility, rate of development, and longevity of *Drosophila melanogaster*.
- Ives, P. T. 1945 The genetic structure of American populations of *Drosophila melanogaster*. Genetics 30: 167-196.

- Kosuda, K. 2011 A recessive lethal gene, *l-Cy*, found in a natural population of *Drosophila melanogaster*. D. I. S.. 94: 157-158.
- 小須田 2011 キイロショウジョウバエ第2染色体のバランスに隠されている劣性致死遺伝子, *l-Cy* 城西大学研究年報 (自然科学編) 34: 1-8.
- Kosuda, K, O. Kitagawa and D. Moriwaki 1969 A seasonal survey of the genetic structure in natural populations of *Drosophila melanogaster*. Jap. J. Genet. 44: 247-258.
- Lindsley D. L. and K. H. Grell 1968 Genetic Variations of *Drosophila melanogaster*. Carnegie Inst. Washington Pub.
- Lindsley D. L. and G. G. Zimm 1990 Genetic Variations of *Drosophila melanogaster*. Carnegie Inst. Washington Pub.
- Mukai, T. 1964 The genetic structure of natural populations of *Drosophila melanogaster*. I. Spontaneous mutation rate of polygenes controlling viability. Genetics 50: 1-19.
- Wallace, B. 1956 Studies of irradiated populations of *Drosophila melanogaster*. J. Genetics 54: 280-293.

## A recessive lethal gene, *l-Pm*, found in a natural population of *Drosophila melanogaster*

Kazuhiko KOSUDA

### Abstract

Together with the second chromosome balancer, SM5[In(2(LR)SM5)]Cy, *Pm*(Plum) has been used as the most useful chromosome to study the genetic variability in natural and artificial populations of *Drosophila melanogaster*. *Pm* is synonym for *bw<sup>V1</sup>* (brown-Variegated) and is known to be generally homozygous lethal (Lindsley and Grell). In the previous report, Kosuda (2011) found a recessive *lethal-Cy* in the natural population in Szentendre near Budapest, Hungary for the first time. From the same natural population the author has also detected a recessive *lethal-Pm* which is concealed in the Pm balancer chromosomes.

Biological Laboratory, Faculty of Science, Josai University, Sakado 350-0075, Japan