

キイロショウジョウバエの雄の交尾能力に 関する遺伝的変異

小須田 和 彦

緒 言

一般に自然集団における雌の交配回数には限度がある故、雄が2匹以上の雌と重複交配 (multiple mating) を行なう事は、一部の個体、特に雄が生殖集団から除去される事になり性的淘汰 (sexual selection) の重要な成分を形成する。同時に、重複交配は集団の有効な大きさ (effective population size) を見かけのものより大きく減少させるという点で、集団遺伝学的な見地からも見逃すことの出来ない現象である。

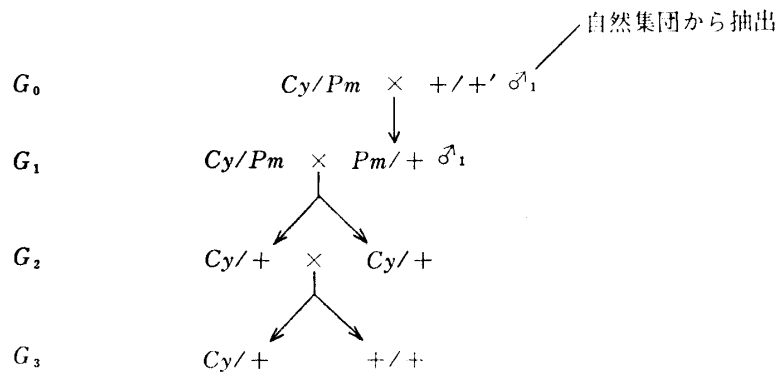
ショウジョウバエの雌が重複交配 (尾) する事は、実験集団では古くからよく知られている事実である (Boesiger 1957, 1962; Dobzhansky and Pavlovsky 1967; Fukatami and Moriwaki 1970; Fuerst *et al.* 1973; Milkman and Zeitler 1974; Richmond and Ehrman 1974; Bouletreau-Merle 1975)。また、自然集団においてもショウジョウバエ属の雌が重複交尾を行なう事が、近年電気泳動法を応用する事により明らかにされてきた (Richmond and Powell 1970; Zouros and Krimbas 1970; Fountatou-Vergini 1973; Fuelst and Krimbas 1973; Anderson 1974; Milkman and Zeitler 1974; Craddock and Johnson 1978)。一方、野外における雄の重複交尾に関するデータは無いが、実験室における多くの観察から充分予期される。(Duncan 1930; Mossige 1955; Strömnaeus and Kvelland 1962; Kvelland 1966; Petit *et al.* 1980)。Mossige (1955) はキイロショウジョウバエの雄が24時間中に最高10匹の雌と交尾するのを観察しているし、Duncan (1930) はキイロショウジョウバエの雄が一生 (羽化後56日間) の間に最高121回交尾した事を報告している。

この様にショウジョウバエにおける交配能力に多大の個体変異が存在する事は、従来から報告されている。特に雄の交尾能力に関する研究は、雌の交尾能力より変異が大きい事もあり数多く報告されている。しかしながら、自然集団における交尾能力についての遺伝的変異の研究は殆んど皆無と云ってよい。雄の交尾能力は適応度の重要な成分の一つであると同時に、行動形質の一つとしてもとらえる事もでき行動遺伝学的にも、性的淘汰の適応的意義を考える上でも、この問題を追求する事は非常に興味深い。

材料並びに方法

本研究に於て用いられたキイロショウジョウバエ (*Drosophila melanogaster*) は 1980 年秋、山梨県一宮町において採集された自然集団からのものである。第 2 染色体に関するホモ系統が図 1 に示されている交配様式によって作られた。即ち、自然集団から得られた雄一匹をそれぞれ一匹ずつ、第 2 染色体に複合逆位と優性マーカー *Cy* 及び *Pm* をもつ *Cy/Pm* 処女雌に交配させ、次代得られる *Cy/+* 雄一匹を再び *Cy/Pm* 雌に戻し交配する。交配第 2 代 (G_2) で得られる *Cy/+* の遺伝子型をもつ雌雄を交配させ、劣性致死遺伝子を含まない時には第 3 代 (G_3) で第 2 染色体が完全にホモになって得られる。なお *Cy* 染色体は染色体交叉を完全に抑える複合逆位と羽を上方に曲げる優性遺伝子をもち、*Pm* 染色体上には眼色をアンズ色にする優性遺伝子が含まれている。もし、この第 2 染色体に劣性不妊遺伝子が含まれていなければ G_3 で得られた $+/+$ の遺伝子型をもつ雌雄だけを集めて交配させれば、系統として確立する事になる。実際には、劣性致死遺伝子をもたず $+/+$ 個体が出てきたにもかかわらず、雌又は雄の不妊あるいは低い妊性のために多くの系統が維持されずに失われた。本研究のテーマから外れるので詳細なデータはここで報告しないが、ホモで生存力の低い染色体は同時に低い妊性 (不妊を含めて) を示す事が多い事が判明した。この問題については別に報告することにする。以上の様にして 29 系統が確立され、これらの系統の雄の交尾能力が調べられた。

雄の交配能力を測定する方法としては、交尾回数を直接一定時間観察する方法、一定時間経過した後雌を雄から放し一匹ずつ別にして子供を残すかどうか見る間接的な方法、更には、交尾に至るまでの時間 (mating speed) を測定したり、交尾開始から終了までのいわゆる交尾時間 (copulation time) を調査する方法等が考えられるが、種々の物理的制約条件を考慮した結果、本研究では一定時間後、一匹の雄によって雌の体内に残された精子の存在有無によって交尾回数を



Cy/Cy はホモで致死

図 1 交配様式

推定する方法により雄の交尾能力が調べられた。

即ち、通常のエサの入った飼育瓶（直径2.3 cm, 高さ9 cm）に雄1匹を標準系統（2SG）の処女雌12匹と共に入れ、25°C、明光下に24時間おき、その後12匹のうち at random にとられた10匹を実体顕微鏡下で解剖して、雌の受精のう（ventral receptacle）中に精子がいるかどうかを光学顕微鏡を用いて調べ、一匹でも精子が観察されたなら雄は交尾を1回行なったと仮定された。従って、もし同一の雌が24時間中に2回以上交尾を繰り返したとしても、1回交尾したと推定される事になる。しかしながら、ショウジョウバエの雌は1度交尾すると2日以上経過しないと次の交尾を行なわないのが普通なので（Manning 1962）、この仮定は妥当なものと云えよう。用いられた2SG系統の雌の年齢は羽化後3～4日後にそろえられ、その処女雌集めの際にエーテルを用いた他は全ての操作においてエーテルを用いる事はなく、交配能力に及ぼすエーテル麻酔の影響は最少限にとどめられた。尚2SGの処女雌に非処女が混入しない様最大の注意が払われた。又、用いられた雄は全て羽化後3日目のハエであった。

染色体がヘテロの個体についての調査は、採集後、実験室で数代飼育されたものが用いられた。

結果並びに考察

系統にかかわらず調べられた全ての雄348匹の交尾能力に関する頻度分布が図2に示されてい

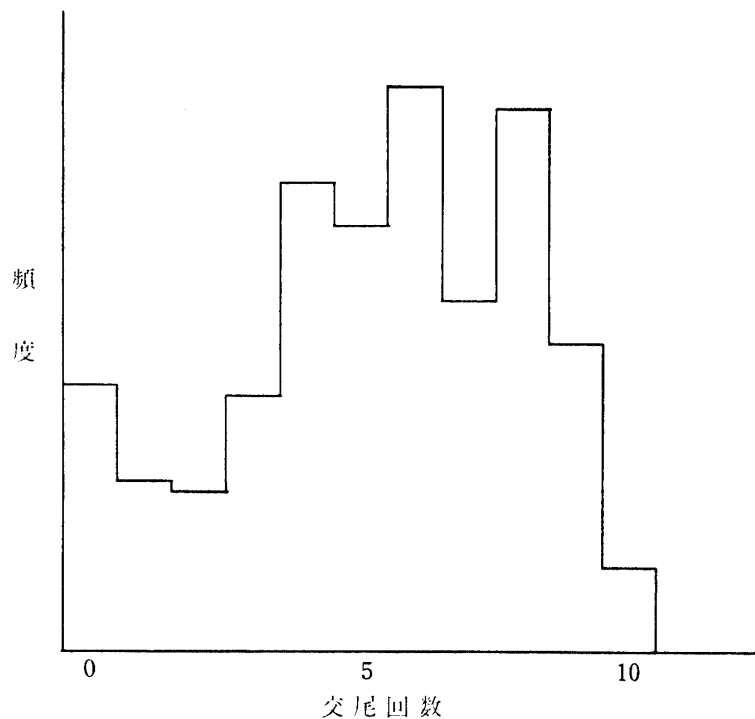


図2 ホモ個体における雄の交尾回数の頻度分布

る。雄の交尾能力(回数)は0~10回まで同じ様な頻度で連続的に分布している(12匹の雌のうち10匹だけが解剖されたので、最高交尾回数は10回に抑えられている)。又、この図より348個体中25個体の雄(約7.2%)が24時間中に一度も交尾していない事、また1~5回交尾する個体が全体の39.9%も多くを占める事、一方、8個体(約2.3%)の雄は少くとも10回以上交尾した事等がわかる。個体別の平均(mean; m)は5.348, 標準偏差(standard error; s) 2.653, 従って変動係数(coefficient of variation; s/m)は49.6%となった。以上の結果は第2染色体ホモ個体間に雄の交尾能力に関して多くの個体変異がある事を示している。

行動形質は環境要因によってその発現が大きく左右される点、他の形質、例えば体重、身長、体色等の形能的形質、生存力、発育速度等の生理的形質、生化学的形質に比べて、遺伝的研究が遂行しにくく研究面の遅れとなって表われている。しかしながら、本研究において得られた変動係数が49.6%という値は行動形質としては比較的小さい値である。この事は本研究で採用された調査方法が秀れていたか、あるいは雄の交尾能力という形質の遺伝的支配が強く比較的安定な形質である事を示している。

雄の交尾能力を系統別に表わした結果が表1と図3に与えられている。29系統中、最も交尾能力の高い系統は2F001でその交尾回数は $7.83 \pm .37$, 交尾能力の最も低かった系統は2F007でその交尾回数は $2.17 \pm .73$ で、交尾能力に3倍以上の差がみられる。29系統の系統別の平均値は5.261, 標準偏差は1.675となりかなりの遺伝的変異がみられる事が判る。事実、分散分析を行なったところ、系統間にみられる遺伝的差異は1%レベルで有意になっている事が明らかにされた(表2)。

表1 系統別の雄の交尾回数

系 統 番 号	交尾能力(回数)	系 統 番 号	交尾能力(回数)
23F001	$5.67 \pm .85$	2F013	$7.42 \pm .47$
23F002	$3.25 \pm .78$	2F014	$7.25 \pm .79$
23F005	$5.17 \pm .72$	2F015	$6.83 \pm .46$
23F006	$2.75 \pm .68$	2F017	$5.75 \pm .55$
23S007	$7.08 \pm .51$	2F019	$4.17 \pm .78$
23S010	$4.92 \pm .45$	2F020	$7.17 \pm .27$
2F001	$7.83 \pm .37$	2S001	$4.83 \pm .60$
2F002	$5.42 \pm .40$	2S002	$3.67 \pm .43$
2F003	$3.42 \pm .67$	2S003	$2.25 \pm .68$
2F005	$5.67 \pm .48$	2S006	$5.67 \pm .88$
2F007	$2.17 \pm .73$	2S008	$5.67 \pm .54$
2F009	$7.75 \pm .68$	2S009	$4.17 \pm .71$
2F010	$6.75 \pm .37$	2S010	$6.58 \pm .38$
2F011	$6.83 \pm .65$	2S011	$3.67 \pm .96$
2F012	$5.33 \pm .67$		

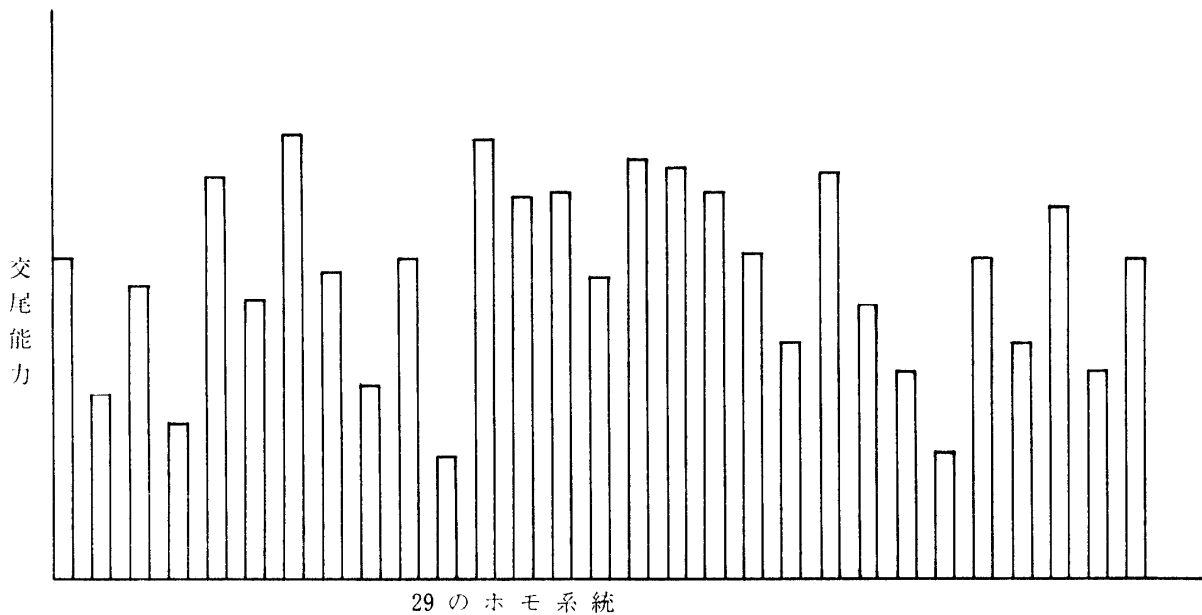


図 3 系統別に示した雄の交尾能力

表 2 分散分析

	自由度	平方和	平均平方和	F
系統	28	838.01	29.93	5.95**
誤差	319	1,604.92	5.03	5.03
全体	347			

** 1%レベルで有意

即ち、行動形質の一つでもあるショウジョウバエの雄の能力に関する遺伝的変異が自然集団に多量に含まれている事が判る。交尾を全くしない即ち交尾回数0を示めず系統は不妊故調査された系統には含まれていないが、当然こうした遺伝的変異も自然集団には数多く含まれていよう。

染色体ヘテロ個体における雄の交尾能力がグラフにして示されている(図4)。図4は染色体ホモ個体における雄の交尾能力を示した図2とはかなり様相が異なり、交尾回数が6回以上の部分はほぼ正規分布に近い分布をしており、ヘテロ個体の大部分が24時間中に少なくとも6回以上交尾するのが普通である事が示される。また、少なくとも10回以上交尾するものが109個体中16個体(14.7%)もある事、全く交尾しない個体や1~5回しか交尾しない個体もいる事はいるが、その頻度1.8%(9/109)、6.4%(7/109)はホモ個体に比べると極度に少ない事等が判る。これらの事実はヘテロ個体の大部分が24時間中に少なくとも6回以上交尾するのが一般的で、交尾回数が5回以下のものは何らかの欠陥のある個体であるといっただろう事を示している。生存力等の生理的形質における分布曲線では、図4における交尾回数6回以上の部分に相当する明らかな正規分布曲線が得られている事を考えても(Kosuda 1971; Kosuda *et al.* 1969), こうした欠陥個体には遺伝的要因に由るものも含まれていようが、多くは非遺伝的なもので接合体形成後発育途上

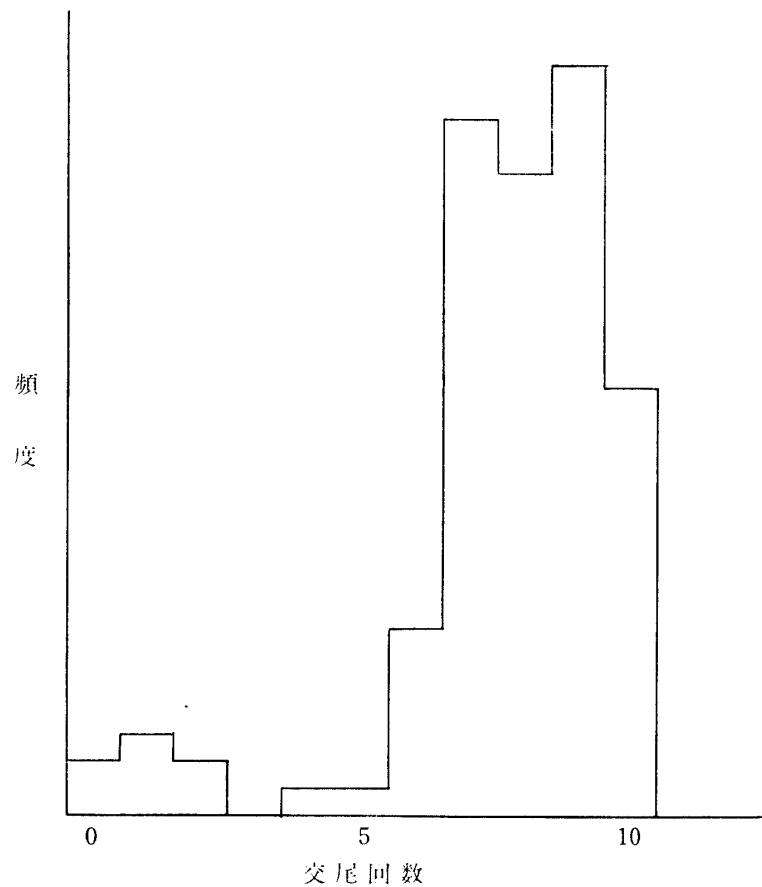


図 4 ヘテロ個体における雄の交尾回数の頻度分布

で欠陥をもつようになったものと思われる。

ヘテロ個体の雄の交尾回数が一定の実験条件下とはいえ非常に多い事は、自然集団でも雄の重複交配が高頻度で起っている可能性を推測させ、予想以上に *mate selection* (交配選択) が強く働いている事を示している。この事は従来、適応度を代表する成分としてしばしば生存力 (*egg to adult viability*) や発育速度 (*developmental time*) 等の前成体期における適応度構成要因が研究されてきたが、交配選択を含めた広い意味での生殖力 (*fertility*) 等の成体要因がより重要である事を意味している (Sved and Ayala 1970)。

ヘテロ個体における雄の交尾能力は $7.670 \pm .207$ ($n=109$)、変動係数28.2%となりホモ個体のそれと比して、平均値は1%レベルで有意に高くなっている。ホモザイゴシティー (*homozygosity*) が高まるにつれ量的適応形質が低下する事は *homozygous depression* あるいは *inbreeding depression* (近交弱勢) とよばれているが、雄の交尾能力についても近交弱勢がみられた。Boesiger (1957, 1962) も同様に、ヘテロ個体の雄の交尾能力がホモ個体より高い事を報告している。また Maynard Smith (1956) は近交の結果、運動能力 (*athletic activity*) が減少し雄の交尾能力が低下する事を報告している。

要 約

山梨県一宮のキイロショウジョウバエ自然集団から致死、不妊遺伝子を含まない第2染色体ホモ系統が29作られ、羽化後3日の雄の交尾能力が調べられた。その結果、環境変異が割合多いにもかかわらず、この形質に関して自然集団に明らかな遺伝的変異がみられる事が判明した。染色体ヘテロ個体における交尾能力はホモ個体に比べて有意に高かった。また、ホモ個体における個体変異はヘテロ個体より著しく大きかった。以上の事から、自然集団でも雄の重複交尾が高頻度で行なわれ、mate selection (交配選択) が強く働いている事が示された。

引用文献

- Anderson, W. W., 1974 Frequent multiple insemination in a natural population of *Drosophila pseudoobscura*. Am. Nat. 108 : 709-711.
- Boesiger, E., 1957 Sur l'activité sexuelle de plusieurs souches de *Drosophila melanogaster*. C. R. Acad. Sci., Paris 244 : 1419-1422.
- Boesiger, E., 1962 Sur le degré d'hétérozygotie des populations naturelles de *Drosophila melanogaster* et son maintien par la sélection sexuelle. Bull. Biol. 96 : 1-121.
- Boulletreau-Merle, J., 1975 Influence de l'accouplement sur la physiologie reproductrice des femelles de *Drosophila melanogaster*. Thèse de l'Université Claude Bernard (Lyon)
- Craddock, E. M. and W. E. Johnson, 1978 Multiple insemination in natural populations of *Drosophila silvestris*. D. I. S. 53 : 138.
- Dobzhansky, Th. and O. Pavlovsky, 1967 Repeated mating and sperm mixing in *Drosophila pseudoobscura*. Am. Nat. 101 : 527-533.
- Duncan, F. N., 1930 Some observations on the biology of the male *Drosophila melanogaster*. Am. Nat. 64 : 545-551.
- Fountatou-Vergini, J., 1973 Is *Drosophila subobscura* monogenic?. D. I. S. 50 : 101.
- Fuerst, P. A., W. W. Pendlebury, and J. F. Kidwell, 1973 Propensity for multiple mating in *Drosophila melanogaster* female. Evolution 27 : 265-288.
- Fukatami, A. and D. Moriwaki, 1970 Selection for sexual isolation in *Drosophila melanogaster* by a modification of Koopman's method. Jap. J. Genet. 45 : 193-204.
- Kosuda, K., 1971 Synergistic interaction between second and third chromosomes on viability of *Drosophila melanogaster*. Jap. J. Genet. 41-52.
- 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.
- Kvelland, I., 1966 Some observations on the mating activity and fertility of *Drosophila melanogaster* males. Hereditas 53 : 281-306.
- Manning, A., 1962 A sperm factor affecting the receptivity of *Drosophila melanogaster* female. Nature 194 : 253-254.
- Maynard Smith, J., 1956 Fertility, mating behaviour and sexual selection in *Drosophila subobscura*. J. Genet. 54 : 261-279.

- Milkman, R. and R. R. Zeitler, 1974 Concurrent multiple paternity in nature and laboratory populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 78 : 1191-1193.
- Mossige, J. C., 1955 Sperm utilization and brood patterns in *Drosophila melanogaster*. *Am. Nat.* 89 : 123-127.
- Sved, J. A. and F. J. Ayala, 1970 A population cage test for heterosis in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 66 : 97-113.
- Petit, C., P. Bourgeron, and H. Mercot, 1980 Multiple matings, effective population size and sexual selection in *Drosophila melanogaster*. *Heredity* 45 : 281-292.
- Richmond, R. C. and L. Ehrman, 1974 The incidence of repeating mating in the super-species *Drosophila paulistorum*. *Experientia* 30 : 489-490.
- Richmond, R. C. and J. R. Powell, 1979 Evidence of heterosis associated with an enzyme locus in a natural population of *Drosophila*. *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A.* 67 : 1264-1267.
- Strømnes, Ø., and Kvelland, I. 1962 Sexual activity of *Drosophila melanogaster* males. *Hereditas* 48 : 442-470.
- Zouros, E. and C. B. Krimbas, 1970 Frequency of female digamy in a natural population of the olive fruitfly *Dacus oleae* as found by using enzyme polymorphism. *Entomologia experimentalis* 13 : 1-9.