

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

II. 加 齢 効 果

小須田 和 彦

自然集団における適応度に関する遺伝的変異の量的基礎を理解することは非常に重要である。ショウジョウバエ等における真の適応度推定のためには、成虫前における種々の適応度成分や雌親の妊性よりも、雄親の生殖能力を知る方がより重要であろうことが次第に明らかになりつつある (Sved and Ayala, 1970; Sved, 1971; Prout, 1971 a, b; Bundgaard and Christiansen, 1972; Marinković and Ayala, 1975 a, b; Anderson, 1979; Petit *et al.*, 1980; Brittnacher, 1981; Sharp, 1982, 1984; Kosuda, 1983).

ショウジョウバエの雄親は人間と同様、一定期間中に数多くの雌と交尾することが出来る。例えば、キイロショウジョウバエの雄は一日に10匹以上の雌と交尾できる (Mossige, 1955; Kosuda, 1983), Duncan (1930) は一匹のキイロショウジョウバエの雄が、72日の一生の間に実に121回も交尾するのを観察している。一方、雌の重複交尾は、雄のそれに対してはるかに少ない。重複交尾を考慮に入れると、かなりの雄個体は生殖集団から除外され、次世代に貢献する親になってはいない。従って、重複交尾は性的淘汰の働きを強め、生殖集団における性比を著しく1:1からずらしている。また、同時に重複交尾は集団の有効な大きさを著しく減少させることになる。

非常に老化した雄等の生殖能力が弱い個体は性的淘汰により生殖集団から除去されることになる。生殖期間を過ぎた老化した雄個体の交尾能力は自然淘汰を受けない故、生殖能力における遺伝的変異は、若い雄に比べて老化個体において著しく大きいと考えられる。また、老化個体における生殖能力の減退はヘテロザイゴートよりもホモザイゴートでより大きいことが予想される。

材 料 と 方 法

実験Iではキイロショウジョウバエ第2染色体ホモザイゴートの雄の交尾能力が、実験IIでは

ヘテロザイゴートの交尾能力が、それぞれ測定された。実験Ⅰでは、ホモで致死でもなく不妊でもない29の第2染色体ホモ系統が用いられた。染色体は全て1980年、山梨県甲府における自然集団から、現在では一般的になった SM 5 という標識複合逆位を用いて抽出された。実験Ⅱでヘテロザイゴートとして用いられた雄は、同じ自然集団からの野生型子孫である。実験に使われた雄は2つの異なった年齢群に分けられ、各々“old”と“young”と名づけられた。“old”とされた老化個体は羽化後28日目の雄で、一方“young”と呼ばれた若い雄は羽化後3日目のものである。

雄は一匹ずつ真径3 cm 長さ8 cm の飼育瓶に実験室系統である“2 SG”標準系統の12匹の処女雌と共に、麻酔することなく入れられた。“2 SG”雌は常に羽化後3～4日目のものが用いら

表 1 ホモ系統における老化個体並びに若年個体の雄の交尾能力

系統番号	“old”	“young”
KN 001	2.92 ± .45	5.67 ± .85
KN 002	1.92 ± .58	3.25 ± .78
KN 005	0	2.75 ± .68
KN 006	2.58 ± .50	5.17 ± .72
KN 017	0.58 ± .23	7.08 ± .51
KN 020	0	4.92 ± .45
KN 101	1.00 ± .43	7.83 ± .37
KN 102	1.08 ± .36	5.42 ± .40
KN 103	0.75 ± .28	3.42 ± .67
KN 105	1.75 ± .46	5.67 ± .48
KN 107	0	2.17 ± .73
KN 109	2.50 ± .56	7.75 ± .68
KN 110	4.33 ± .93	6.75 ± .37
KN 111	3.08 ± .45	6.83 ± .65
KN 112	3.08 ± .95	5.33 ± .67
KN 113	3.67 ± .84	7.42 ± .47
KN 114	1.42 ± .48	5.25 ± .79
KN 115	1.08 ± .31	6.83 ± .46
KN 117	1.50 ± .47	5.75 ± .55
KN 119	4.00 ± .81	4.17 ± .78
KN 120	1.92 ± .50	7.17 ± .27
KN 201	3.33 ± .83	4.83 ± .60
KN 202	1.17 ± .44	3.67 ± .43
KN 203	0.50 ± .23	2.25 ± .68
KN 206	0.58 ± .40	5.67 ± .88
KN 208	5.08 ± .48	5.67 ± .54
KN 209	1.00 ± .37	4.17 ± .71
KN 210	2.17 ± .47	6.58 ± .38
KN 211	3.33 ± .86	3.67 ± .96
	1.85 ± .25	5.35 ± .31

れた。24時間後、12匹の雌のうち任意に選んだ10匹が交尾したかどうか調べられた。交尾の有無は雌の受精のうもしくは貯精のうち精子の有無で判定した。雄の交尾能力は24時間中に一匹の雄によって受精された雌の数で表わされた。実験Ⅰでは、29系統の全てにつき12反覆の調査が行なわれた。実験は全て25°Cで行なわれた。

結果並びに考察

表1と図1に、ホモ系統における“old”並びに“young”雄個体の交尾能力が示されている。29系統について、系統別の“old”雄の交尾能力は平均 1.85 ± 0.25 であり、一方、“young”雄の平均交尾能力は 5.35 ± 0.31 であった。ホモザイゴートの若い雄と老化雄個体の差は0.1%レベルで有意であった。老化雄の交尾能力は常に、若い雄のそれよりも低かった。Long *et al.* (1980) は同一系統から由来する年若い雄が若い雄よりも交尾能力が高い

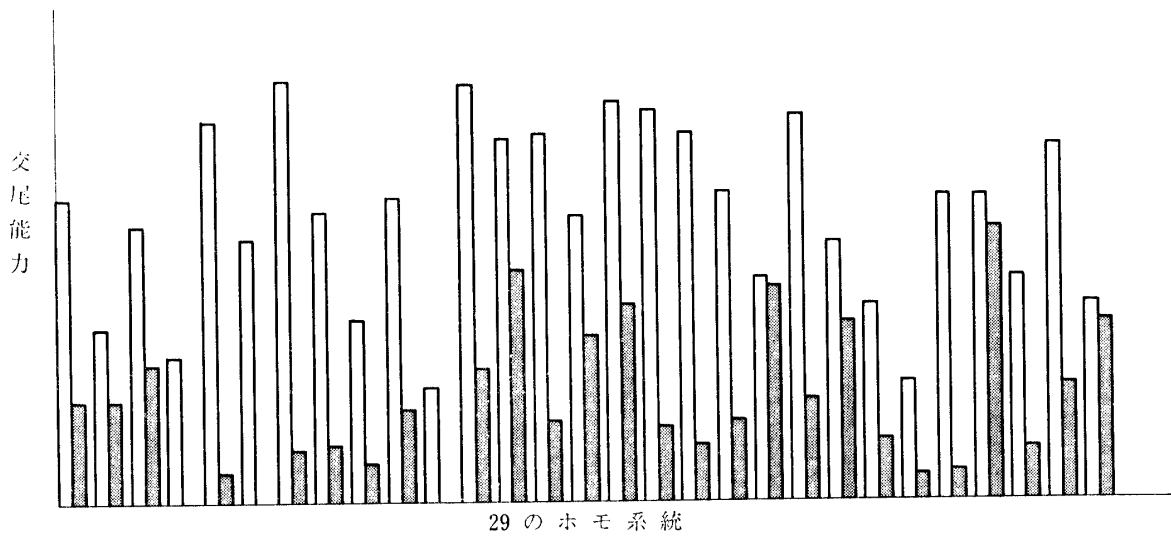


図 1 ホモ系統における若い雄と年老いた雄の交尾能力
(白と黒の棒はそれぞれ若い雄と年老いた雄の交尾力を示めす)

と報告している。しかしながら、彼等は羽化後7日目の雄を老化個体としており、羽化後2日目の若い雄と比較している。キイロショウジョウバエの雄の生殖期間並びに寿命はかなり長い。いずれにせよ、自然界における競争的交尾を考えた時、雄の年齢は重要な要因となると思われる。

老化雄個体における変異係数(標準偏差/平均値)は120%であり、若い雄におけるそれ(46%)よりも約2.4倍大きかった。この結果は、老化個体における交尾能力における遺伝的変異が、若年個体におけるそれよりはるかに大きいことを示めし、老化個体の交尾能力に、若い雄個体における交尾能力程には、自然淘汰が働いていないことを暗示している。KN 005, KN 020, KN 107の3系統は加齢による雄不妊を示した。これら3系統の若年個体は性的に能動的であったにもかかわらず、老化個体は完全に不妊であった。加齢による雄不妊は遺伝すると結論される。若い時に交尾能力が低い系統の雄が老化してくると不妊になる傾向がみられる。しかしながら、老化個体の交尾能力と若い雄個体のそれの間に統計的有意な相関がみられなかったことは興味深い($r=0.265$)。

もし、加齢による雄不妊を示した3つの系統を除外するなら、相関係数 r は0.082となり全く

表 2 分散分析の結果

Source	df	S.S.	M.S.	F
Age	1	2124.507	2124.507	520.62**
Strain	28	980.127	35.005	8.58**
Interaction	38	576.827	20.601	5.05**
Error	638	2603.500	4.081	
Total	695	6284.960		

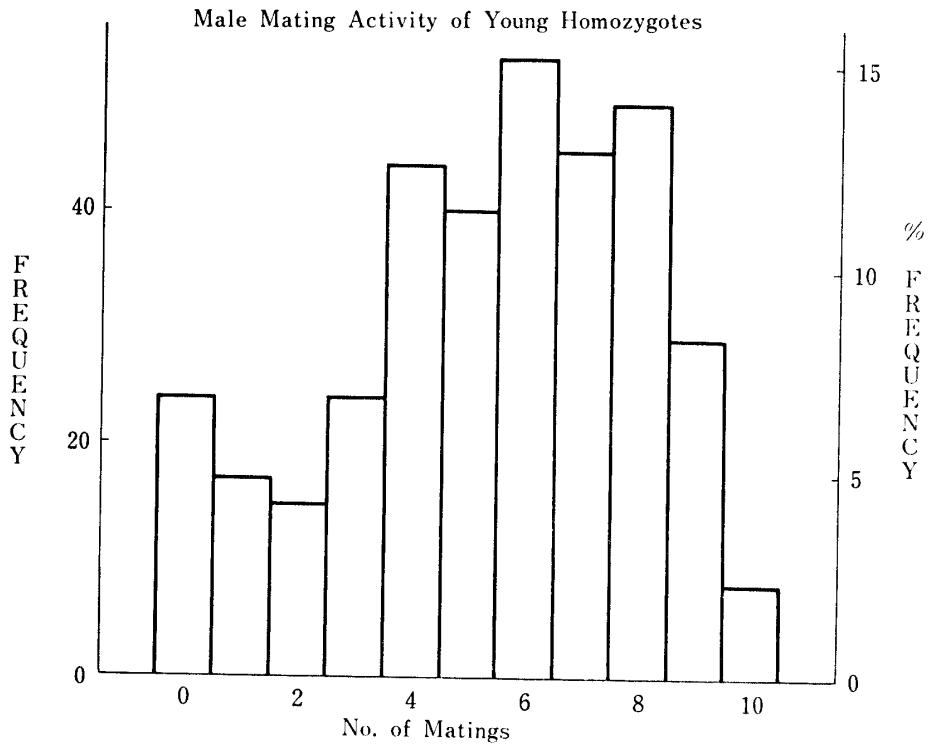


图 2

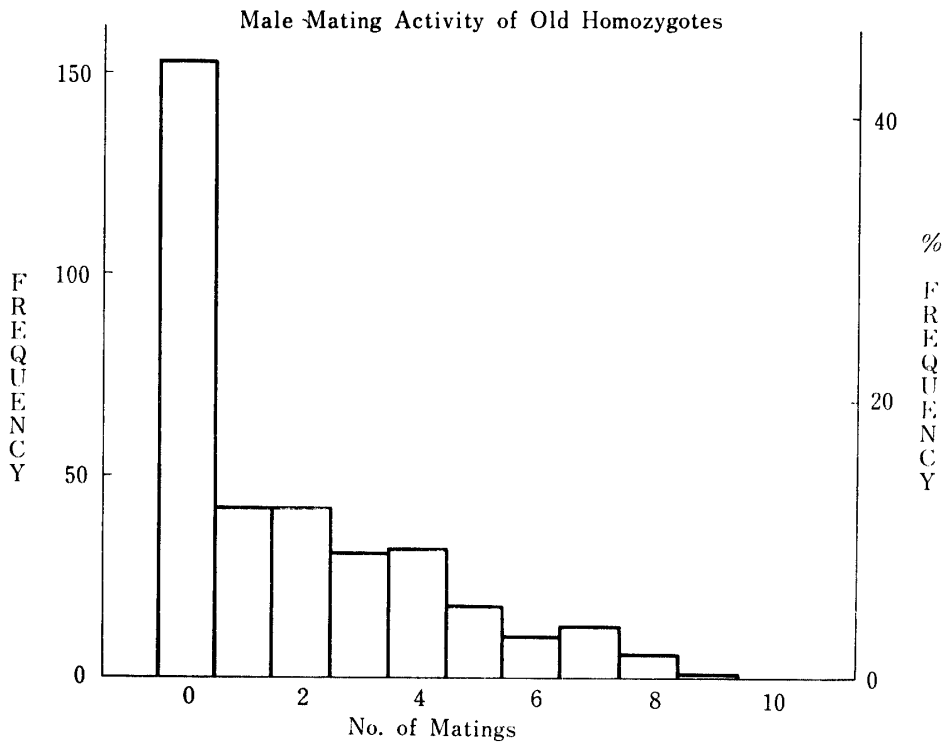


图 3

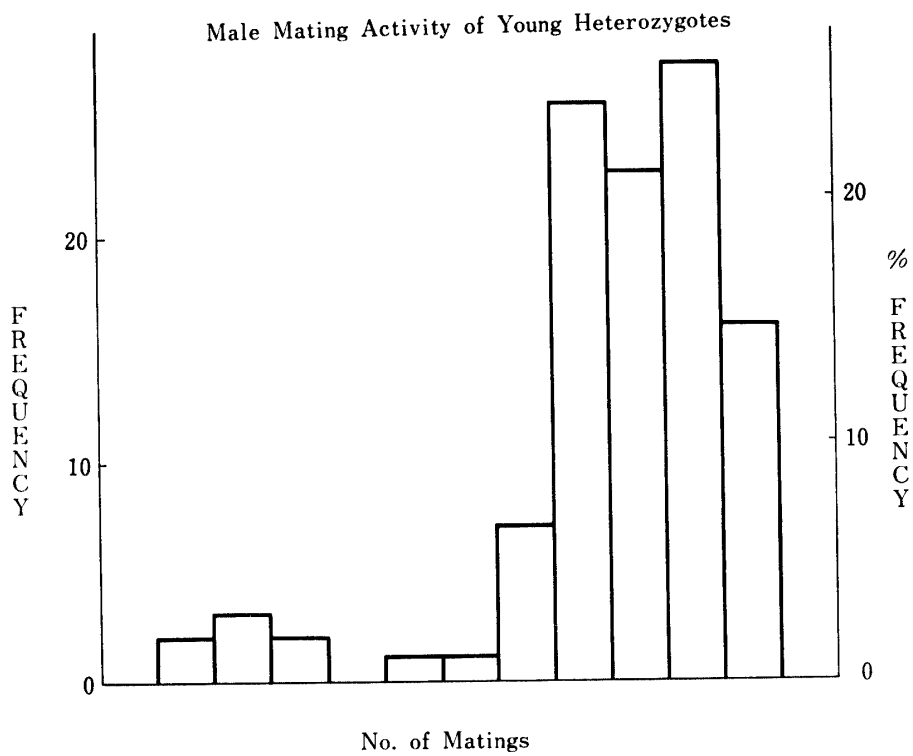


図 4

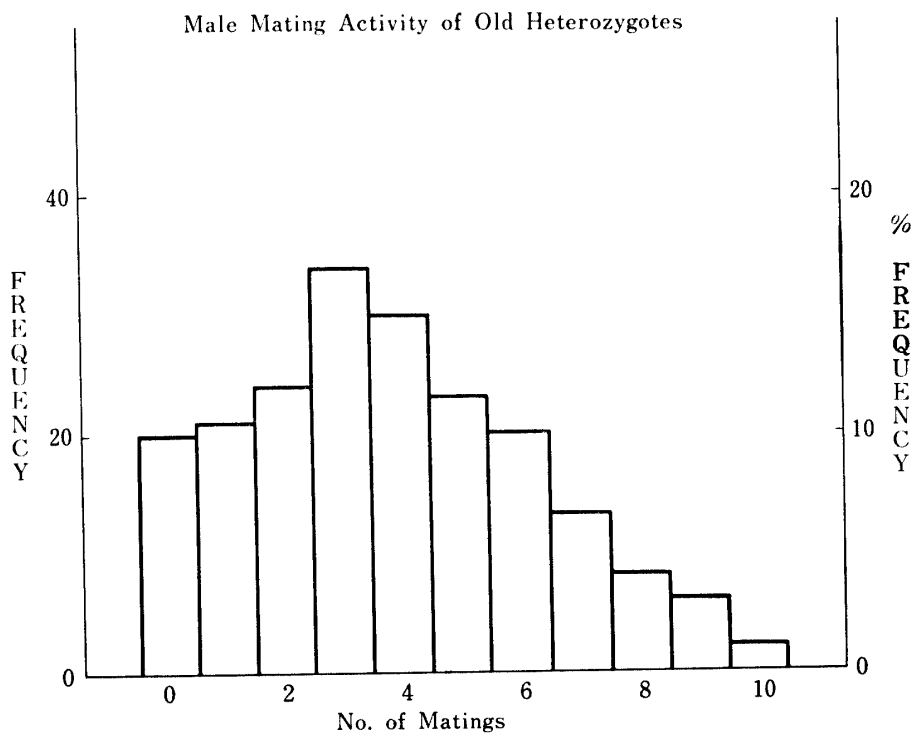


図 5

相関がみられなくなった。Spearman の順位相関係数もまた $r_s=0.263$ となり統計的には有意レベルに達しなかった。また、3つの不妊系統を除いて計算すると $r_s=0.050$ とほぼ0に等しくなった。これらの結果は高い交尾能力を示めず若年雄個体が年老いてから必ずしも性的に高い活動を維持するとは限らないことを意味する。

実験Iにおける第2染色体ホモザイゴート雄の交尾能力に関する分散分析の結果(表2)は系統差、年齢差いずれも有意であることを示している。系統間にみられるこの有意差はまた、この形質の遺伝性を示している。老化個体と若年雄個体間の相関が統計的に有意でなかった故、系統と年齢との有意な相互作用はある程度、予期される場所である。

図2, 3に各々、第2染色体ホモザイゴートの老化雄と若い雄348匹の交尾能力の頻度分布が示されている。老化個体の交尾回数は有意にポアソン分布から異なっている。高い交尾能力を示めず雄はポアソン分布から期待されるよりもはるかに多くなっており、老化個体の交尾回数が遺伝的支配におかれていることを示している。

図4, 5には、それぞれ、ヘテロザイゴートの老化雄個体と若年個体の頻度分布が図示されている。若いヘテロザイゴート雄のあるものは24時間中にすくなくとも12匹以上の雌と交尾することが、調査に用いられた雌の残り2匹の観察から判明した。老化雄個体の交尾能力は 2.76 ± 0.17 で、若年個体の 7.67 ± 0.21 より低くなっている。この差異は統計的に0.1%レベルで有意である。変異係数で測られた遺伝的変異性は若い雄で28.2%に対して老化雄個体で65.1%で、ホモザイゴート同様、老化雄ではるかに変異に富むことが示された。この結果はまた、老化個体における交尾能力があまり自然選択を受けていないことを示している。老化雄では、若い雄よりはるかに高い遺伝的変異性がみられる傾向は、クロショウジョウバエにおいても観察される(Ohba and Aigaki, 1984)。

老化雄個体及び若年雄、各れにおいても、ヘテロザイゴートはホモザイゴートよりも性的により強い(表3)。これ等の差はいずれも0.1%レベルで統計的に有意である。また、ヘテロザイゴートにおいても、羽化後28日目の老化雄個体の交尾能力は、羽化後3日目の若い雄よりはるかに低かった。

ヘテロザイゴートに対するホモザイゴートの相対的交尾能力比は“old”雄で $0.49(1.85/3.76)$ となり、“young”雄における0.70よりも著しく低い。ホモザイゴート雄における加齢による

表3 ホモザイゴート及びヘテロザイゴートにおける若年個体と老化個体の雄の交尾能力(平均値±標準誤差)

	“young”	“old”
ヘテロザイゴート	$7.670 \pm .207$ (109)	$3.756 \pm .173$ (201)
ホモザイゴート	$5.348 \pm .142$ (348)	$1.853 \pm .119$ (348)

()内の数字は調査個体数を示めす

交尾能力の減退はヘテロザイゴート雄におけるよりも大きいと思われる。老化個体のみで発現される多くの有害遺伝子が自然集団に保有されていることは非常に可能性が高い (Smith 1978)。これらの遺伝子は、たとえホモザイゴートでも、自然淘汰を殆んど受けない。何故なら、これらの遺伝子は雄が実質的な生殖期間を過ぎてから発現される。従って、老化個体の交尾能力に有害な効果を与えるにもかかわらず、これらの遺伝子は少しも遺伝的荷重とならない。老化雄個体と若年雄個体間に交尾能力に関して有意な相関がみられなかった事実はこの推論を支持すると言えよう。もし、ホモザイゴートの寿命がヘテロザイゴートよりも相対的に短かければ (Pearl *et al.*, 1923; Clarke and Maynard-Smith, 1955) 雄の交尾能力に与ぼす加齢効果はヘテロザイゴートにおけるよりもホモザイゴートにおいてより厳しいものであろう。Brittnacher (1981) は、羽化後2日目の若い雄を用いて、この雄の生殖力についてのホモザイゴート/ヘテロザイゴート比がキイロショウジョウバエでは0.50、また、ウスグロショウジョウバエでは0.73になったことを報告している。

ショウジョウバエ属における雄の性的活動はいくつかの点で人間のそれに似ている。キイロショウジョウバエの雄は、この実験で観察された様に、一日に12回以上も交尾する。一生の間に起る雄の重複交尾の相対的回数は人間におけるものと同程度と思われる。本実験から得られた結論が人間の交尾活動に拡張出来るかどうか非常に興味あるところである。また、雄の交尾能力以外の他の形質においてもあてはまる一般性があるかどうか興味深い。

要 約

キイロショウジョウバエ第II染色体ホモザイゴート並びにヘテロザイゴートの雄の交尾能力が羽化後3日目の若年個体と羽化後28日目の老化個体においてそれぞれ調べられた。

いずれにしても、年老いた雄の交尾能力は常に若い雄より低かった。29のホモ系統のうち3つの系統で、加齢による雄の不妊がみられた。老化雄個体と若年個体の間には有意な相関はみられなかった。ホモ系統における系統間の差異は、若年雄及び老化個体のいずれにおいても統計的に有意であり、この形質の遺伝的基礎が示された。年老いた雄の交尾能力に関する個体変異は、若い雄よりも著しく大きい事が示された。

引用文献

- Aigaki, T. and S. Ohba, 1984. Individual analysis of age-associated changes in reproductive activity and lifespan of *Drosophila virilis*. *Exp. Gerontol.* **19**: 13—23.
- Anderson, W. W., 1969. Selection in experimental populations. I. Lethal genes. *Genetics* **62**: 653—672.
- Brittnacher, J. G., 1981. Genetic variation and genetic load due to the male reproductive compo-

- ment of fitness in *Drosophila*. *Genetics* **97** : 719—730.
- Bundgaard, J. and F.B. Christiansen, 1972. Dynamics of polymorphism. I. Selection components in an experimental population of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* **71** : 439—460.
- Clarke, J.M. and J. Maynard-Smith, 1955. The genetics and cytology of *Drosophila subobscura*. XI. Hybrid vigor and longevity. *J. Genet.* **53** : 172—192.
- Duncan, F.N., 1930. Some observations on the biology of the male *Drosophila melanogaster*. *Am. Nat.* **64** : 545—551.
- Kosuda, K., 1983. Genetic variability in mating activity of *Drosophila melanogaster* males. *Experientia* **39** : 100—101.
- Long, C.E., T.A. Markow and P. Yaeger, 1980. Relative male age, fertility, and competitive mating success in *Drosophila melanogaster*. *Behav. Genet.* **10** : 167—170.
- Marinković, D. and F.J. Ayala, 1975 a. Fitness of allozyme variants in *Drosophila pseudoobscura*. I. Selection at the Pgm-1 and Me-2 loci. *Genetics* **79** : 85—95.
- Marinković, D. and F.J. Ayala, 1975 b. Fitness of allozyme variants in *Drosophila Pseudoobscura*. II. Selection at the Est-5, Odh, and Mdh-2 loci. *Genet. Res.* **24** : 137—149.
- Mossige, J.C., 1955. Sperm utilization and brood patterns in *Drosophila melanogaster*. *Am. Nat.* **89** : 123—127.
- Pearl, R., S.L. Parker and B.M. Gonzalez, 1923. Experimental studies on the duration of life in crosses of wild type and quintuple stocks of *Drosophila melanogaster*. *Am. Nat.* **57** : 153—192.
- Petit, C., P. Bourgeron and H. Mercot, 1980. Multiple matings, effective population size and sexual selection in *Drosophila melanogaster*. *Heredity.* **45** : 281—292.
- Prout, T., 1971 a. The relation between fitness components and population prediction in *Drosophila*. I. The estimation of fitness components. *Genetics* **68** : 127—149.
- Prout, T., 1971 b. The relation between fitness components and population prediction in *Drosophila*. II. Population prediction. *Genetics* **68** : 151—167.
- Sharp, P.M., 1982. Competitive mating in *Drosophila melanogaster*, *Genet. Res.* **40** : 201—205.
- Sharp, P.M., 1984. The effect of inbreeding on competitive male-mating ability in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* **106** : 601—612.
- Smith, J.R., 1978. The genetics of aging in lower organisms. In Schneider, E.L. (ed.), *The Genetics of Aging*. Plenum Press, New York.
- Sved, J.A., 1971. An estimation of heterosis in *Drosophila melanogaster*. *Genet. Res.* **18** : 97—105.
- Sved, J.A. and F.J. Ayala, 1970. A population cage test for heterosis in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* **66** : 87—113.