

# キイロシヨウジョウバエにおける雄の交尾能力 に及ぼす染色体相互作用

小須田 和 彦

次代に残す子供の数で定義されるダーウィン適応度 (Darwinian fitness) に関する理解を深めるため、これまでに種々の適応度構成成分について、数多くの実験研究が進められてきた (Dobzhansky *et al.* 1963; Malogolowkin-Cohen *et al.* 1964; Spassky *et al.* 1965; Crow 1968; Mukai 1969; Temin *et al.* 1969; KosUDA 1971, 1972, 1980, 1985; Clark and Feldman 1981; Sharp 1984; Seager and Ayala 1982; Seager *et al.* 1982)。

シヨウジョウバエ (*Drosophila*) における真の適応度における差異を推定するにあたっては、成虫に至る前の発生段階における成分や雌の生殖能力よりも、雄の生殖能力がより重要な役割を果たしている事が、近年明らかにされてきた (Anderson 1969; Sved and Ayala 1970; Bundgaard and Christiansen 1972; Marinkovic and Ayala 1975 a, b; Pettit *et al.* 1980; Brittnacher 1981; Sharp 1984; Kosuda 1983)。しかしながら、染色体レベルでホモザイガス (homozygous) な状態の下での交尾能力についての染色体間相互作用 (interchromosomal epistatic interaction) についての研究は、従来、行なわれてこなかった。この研究ではキイロシヨウジョウバエ (*Drosophila melanogaster*) の雄同志間で雌をめぐる競争がない条件下での、雄の交尾能力に 2本の常染色体 (autosome) 間で相互作用 (epistatic interaction) が働くかどうか調べられた。

## 材料並びに方法

実験材料としては、山梨県甲府勝沼町における自然集団から採集されたキイロシヨウジョウバエが用いられた。採集された雄から各々一對の第2及び第3染色体が同時に抽出された。Cy/*Pm*; *Ubx*/*Sb* 系統を用いて、両染色体は完全標色逆位法により同時にホモザイガスにされた (図1)。それぞれ、第2並びに第3染色体に位置する Cy (Curly), *Ubx* (Ultra-bithorax) は共に優位標色遺伝子で、ホモ (homo) で致死効果をもたらし、各染色体において組換 (recombination) を完全に抑制する染色体逆位 (inversion) と連鎖 (link) している。P*m* (Prum) と *Sb* (Stubble) も各々、第2、第3染色体上の優性標色遺伝子 (dominant marker gene) である。次の世代、

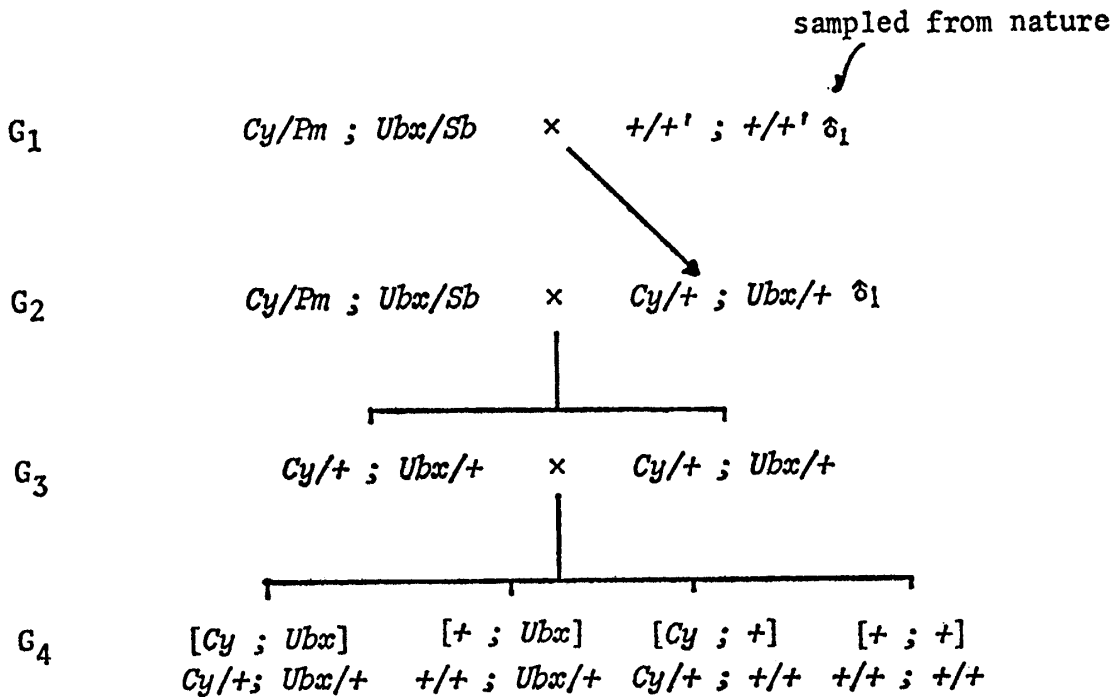


図1 第2と第3染色体の二重ホモ個体及び第2, 第3染色体の単独ホモ個体並びに二重ヘテロ個体を得るための交配様式

即ち, 図1のG<sub>2</sub>世代において, *Cy*と*Ubx*を共に表現する雄個体一匹が数匹の*Cy/Pm; Ubx/Sb*雌と交配された。G<sub>3</sub>世代では*Cy/+; Ubx/+*なる遺伝子型(genotype)をもつ雌雄が数対, 兄妹交配(sib-mating)された。

世代G<sub>4</sub>で*Cy*と*Ubx*を示めずハエは自然集団からの2つの常染色体, 第2, 第3染色体に関して共にヘテロの状態にある(図1)。

*Ubx*あるいは*Cy*を示めず個体は第2染色体又は第3染色体だけがホモになっており, 一方, 野生型のハエは両染色体に関して二重にホモとなっていることになる。野外集団からこの様にして抽出された染色体で, ホモで致死(lethal)並びに半致死(semi-lethal)となるものは, この研究の実験材料から除外された。また, 不妊遺伝子(sterile gene)をもつ染色体や, 低い生殖力を示めず遺伝子を含む染色体も材料としては使われなかった。最終的には, 生存力及び生殖力に関して有害な遺伝子を含まない染色体26系統が確立された。

この様にして得られた26系統の第2, 第3染色体に関して種々の組合せをもつ雄の交尾能力が, 雄同志の競争のない条件下で次の様に調べられた。雄バエは一匹ずつ高さ8 cm, 直径3 cmのエサ瓶に10匹の処女雌と共に入れられた。用いられた雌は"2SG"系統と名づけられた標準実験系統で, 成虫になってから3~4日目のハエである。雄雌一緒にされたエサ瓶は連続光の下24時間, 25°Cに維持された。24時間後, 雄はとり除かれ, 雌バエは解剖され, 雌の生殖器である貯精のう(spermatheca)又は受精のう(ventral receptacle)中に精子があるかどうかを顕微鏡下で調べられた。各染色体系統につき, 雄の交尾能力は精子をもつ雌の割合で表わされた。約25~20の

反覆テストが行なわれた。

ヘテロ個体の交尾能力も同様に測定された。ヘテロ個体の雄は19系統を用いて、*Cy*, *Ubx* を示めす雌雄間で21の異なる交雑によって作られた。従って、これらの対照実験 (control) における野生型の雄は第2染色体及び第3染色体について共にヘテロの状態にある。

雄の交尾能力に関する染色体間相互作用の性質及びその大きさを推定するために Spassky *et al.* (1965), Temin *et al.* (1969), Kosuda (1971) によって使用された *i* 統計量と Seager & Ayala (1982) によって考案使用された *k* 統計量の二つの指数が採用された。雄の交尾能力に関する *i* 統計量は、 $i = 1 - \text{観察値} / \text{期待値}$  で定義される。ホモの状態 ( $F = 1$ ) における、*Cy*; *Ubx*, *Ubx*, *Cy*, 野生型の雄の交尾能力を *W*, *X*, *Y*, *Z* とし、ヘテロの状態 ( $F = 0$ ) におけるそれらを、それぞれ *w*, *x*, *y*, *z* とするならば *i* は  $i = 1 - wXYz / Wxyz$  と表示される (表1)。Kosuda (1972) に用いられた *I*-統計量は  $I = 1 - i$  によって *i* と置換することができる。エピスタティック (epistatic) な相互作用がない時、即ち、適応度に及ぼす効果が、第2及び第3染色体で個々独立ならば  $i = 0$  となる。もし正のエピスタシス (synergistic 又は, reinforcing interaction, Crow and Kimura 1970) が存在するなら、即ち、もし第2, 第3染色体に関して共にホモである雄の交尾能力が、個々独立に働くとの仮定より期待される期待値より小さければ、0より大きい *i* の値が得られる。第2, 第3染色体が二重にホモである個体の交尾能力が期待値より大きい時は *i* は負となる (negative 又は diminishing epistasis, Crow & Kimura 1970)。 *i* の範囲は  $-\infty < i \leq 1$  である。 *i* は0をはさんで左右対象でない事、また交尾能力を推定する際のランダムなふれにかなり大きく反応する事など好ましからざる性質をもっている。生存力の推定と比較して、交尾能力は比較的限られた観察数によって測定され、測定される染色体系統が少ない。従って、 *i*-統計量は雄の交尾能力の様な変動しやすい形質においては適当な基準とは言えない。この難点を克服するため Seager *et al.* (1981) は (2つ染色体に関するヘテロの程度とホモの程度の相関 (correlation) を示めす) もう一つの統計量, *k* を開発した。もし一つの染色体のホモ化の適応度に及ぼす効果が他の染色体におけるホモの程度に依存しなければ

表1 二重ヘテロ個体に対する第2及び第3染色体の二重ホモ個体並びに単一ホモ個体の雄の交尾能力の推定方法

遺伝子型	<i>Cy</i> /+; <i>Ubx</i> /+	+/+; <i>Ubx</i> /+	<i>Cy</i> /+; +/+	+/+; +/+
雄の交尾能力				
F = 0	W	X	Y	Z
F = 1	w	x	y	z

推 定 値

二重ヘテロ個体に対する第2染色体ホモ個体の相対的交尾能力	$Wx/wX$
二重ヘテロ個体に対する第3染色体ホモ個体の相対的交尾能力	$Wy/wY$
二重ヘテロ個体に対する第2, 第3染色体の二重ホモ個体の相対的交尾能力	$Wz/wZ$
<i>i</i> -統計量	$1 - wXYz / Wxyz$

ば、相関はないことになり、 $k$ は0となる。もし、二つの染色体が相互に関係するなら、すなわち、二つの染色体のホモ化の効果に関係があるなら、相関があることになり、その大きさは適応度の相互作用の強さの一つの目安となる。 $k$ は0を中心に左右対象でその範囲は  $-1 \leq k \leq +1$ である。 $k$ の符号は  $i$ と同じである。 $k$ は次の式で与えられる。

$$k = -r = - \frac{d - (b+d)(c+d)}{\{[b+d - (b+d)^2][c+d - (c+d)^2]\}^{1/2}},$$

但し、 $a, b, c, d$  はそれぞれは  $Cy: Ubx, Ubx, Cy$  と野生型の相対的な交尾能力を表わし、合計して1.00になるように標準化されたものである ( $a+b+c+d=1.0$ )。(詳細は Seager & Ayala 1982 参照)

## 結 果

ホモ及びヘテロの状態における雄の交尾能力が、表2に要約されている。表1に示してある方法により、第2、第3染色体共にホモの個体、第2あるいは第3染色体の一方だけがホモの個体の、共にヘテロの個体に対する相対的交尾能力はそれぞれ  $0.566 \pm 0.042, 0.764 \pm 0.035, 0.685 \pm 0.047$  と計算された。ホモ個体の交尾能力の算定にあたっては、ヘテロ個体における標色染色体の効果が考慮されている(表2)。この結果は、より多くの有害遺伝子が第2染色体より第3染色体にヘテロの状態で保有されている事を示めしている。しかしながら、致死及び不妊染色体が実験対象から除外されているので、これらの染色体は自然集団から無作為に抽出された標本ではない。 $k$ 及び  $i$  統計量はそれぞれ  $-0.0192, -0.0973$  となっている。これらの数値は、雄の交尾能力に関して染色体間に殆んど相互作用がない事を示唆している。

表3には、二重染色体ホモ個体の交尾能力の実測値及び期待値が、26染色体系統について個々別々に、エピスタシスの指標となる2つの異なる値 ( $i$  と  $k$ ) と共に示されている。期待値は、積算モデル (multiplicative model) の下での第2及び第3染色体単独ホモザイゴートの交尾能力の積として求められている。26の二重染色体ホモザイゴートのうち14は0.5より大きな交尾

表2 F = 0 及び F = 1 における4つの異なる表現型の雄の交尾能力

		$Cy; Ubx$	$+$ ; $Ubx$	$Cy; +$	$+$ ; $+$	Total
F = 1	交尾した雌の全数	1,738	1,386	937	808	4,869
	調査された雌の全数	2,286	2,359	2,251	2,327	9,223
	雄の交尾能力	0.7603	0.5875	0.4163	0.3472	
	相対的交尾能力		$0.764 \pm 0.035$	$0.685 \pm 0.047$	$0.566 \pm 0.042$	
F = 0	交尾した雌の全数	959	1,019	796	868	3,642
	調査された雌の全数	1,276	1,293	1,086	1,148	4,803
	雄の交尾能力	0.7516	0.7881	0.7331	0.7561	

表 3 第 2 及び第 3 染色体二重ホモ個体の雄の交尾能力の実測値と期待値並びに  $i$  値と  $k$  値

Line No.	実 測 値	期 待 値	$k$	$i$
101	0.731	0.883	0.047	0.172
102	0.887	0.829	-0.017	-0.070
103	0.772	0.733	-0.013	-0.053
105	0.596	0.159	-0.299	-2.748
106	0.625	0.370	-0.127	-0.689
107	0.538	0.503	-0.016	-0.070
108	0.760	0.553	-0.079	-0.374
109	0.600	0.572	-0.011	-0.049
110	0.386	0.394	0.009	0.020
111	0.095	0.389	0.250	0.755
112	0.678	0.204	0.028	0.127
113	0	0.217	0.311	1.000
114	0.710	0.186	-0.309	-2.817
116	0.104	0.405	0.248	0.743
118	1.008	1.038	0.007	0.029
124	0.397	0.575	0.088	0.310
131	0.512	0.590	0.034	0.132
132	1.193	1.060	-0.029	-0.125
133	0.544	0.656	0.046	0.171
134	0.372	0.232	-0.106	-0.603
135	0.349	0.377	0.018	0.074
136	0.696	0.618	-0.030	-0.126
137	0.086	0.093	0.012	0.073
138	0.503	0.564	0.028	0.108
139	0.250	0.167	-0.084	-0.497
140	0.963	0.952	-0.003	-0.012
Mean	0.512±0.055	0.533±0.055	0.0001±0.0267	-0.1738±0.1678

能力をもっていた。実測値の平均は $0.512 \pm 0.055$ で期待値は $0.533 \pm 0.055$ と算定された。これら 2つの値は統計的に異なっておらず、染色体間で相互作用が殆んどない事を示している。

表 3 に示されている様に、 $k$  値の平均は、 $0.0001 \pm 0.0267$ である。この値はほぼ 0 で、もちろん統計的に 5% レベルで 0 から有意には離れていない。負の  $k$  値は 26 のうち丁度半分の 13 ケースで得られた。 $i$  統計量の平均は  $-0.1738 \pm 0.1678$  でこれも又、統計的に 0 から異なっていない。 $i$  の範囲が  $-\infty$  から  $+1.0$  なので、 $i$  の平均値はさほど意味のあるものではない。この中央値は  $-0.012$ ,  $+0.020$  であった。 $i$  は 0 をはさんで非対象的である故、数少ないより大きい負の  $i$  値の不相応な貢献のために染色体相互作用が負のエピスタシスの方向に過少評価されている可能性が残っている。もし  $-1.0$  より小さい負の統計量をひかえ目に  $i = -1.0$  と固定して計算すると、 $i$  の平均値は  $-0.0367 \pm 0.0925$  と増大するが、この値も統計的に 0 から有意に離れてはいない。以上まとめると、キイロショウジョウバエの雄の交尾能力は、非競争下（雄同志の競争がな

い) という条件下では, 染色体間に有意のエピスタティックな相互作用 (epistatic interaction) がないと結論される。

## 論 議

異なった遺伝子座が個々独立した適応度効果をもつかどうか調べるために, ショウジョウバエの2本の異なる染色体を同時にホモに持つ個体の卵期から成虫に至る生存力 (egg-to-adult viability) が, それぞれの染色体を単独にホモにもつ個体の生存力と比較されてきた (Spassky *et al.* 1965, Temin *et al.* 1969, Kosuda 1971)。これらの研究から導かれた結論は, 一般に, 非常に弱い正の相互作用, すなわち, シナジスティック (synergistic) な相互作用があるという事, すなわち, 二重ホモザイゴートの生存力が, 2本の染色体のいずれかに関して単独にホモである個体の生存力から期待される値よりわずかに低下するという事である。これらの研究は適応度として, その成分の一つである卵から成虫に至る生存力だけを取り上げている。この種の問題を解決するために, これまで生存力以外の他の適応度成分は無視されてきた。しかしながら, 実際には, 生存力より雄の交尾能力の方が全適応度により大きな影響を与えるという証拠が蓄積しつつある (Anderson 1969, Sved and Ayala 1970, Prout 1971, Bundgaard and Christiansen 1972, Marinkovic and Ayala 1975a, b, Petit *et al.* 1980, Brittnacher 1981, Sharp 1982, Kosuda 1983)。

Seager *et al.* (1982) は, 集団飼育箱内というかなり競争がはげしい条件の下, 非常に強い負の相互作用を見出した ( $k=0.352 \pm 0.210$ )。もし適応度に関して負のシナジスティック (synergistic) な相互作用が, 自然集団で一般的にみられるなら, 数多くの遺伝的多型が選択的維持機構によって説明可能となる。もし, こうした強い負のエピスタシス (diminishing epistasis) が全適応度に関して存在するならば, そして, もし卵期から親に至る生存力に関して非常に弱い正のエピスタシスがあるなり, あるいは殆んど相互作用がないならば, もう一つの主要な適応度成分である雄の交尾能力に関してより大きな負のエピスタティック (epistatic) な相互作用があることが期待される。

しかしながら, 今回の研究では雄の交尾能力に関して負のエピスタシスが存在する証拠はどこにも見出されなかった。この違いは実験条件又は, 実験材料の相違に由来するものかもしれない。集団飼育箱では, 幼虫及び成虫段階で非常に激しい競争が起こっている事が推測される。競争が強くなればなるほどエピスタティック (epistatic) な相互作用は強まるのかもしれない。

Clark & Feldman (1981) は種々の適応度成分に関してヘテロの状態で, キイロショウジョウバエの第2染色体の *Cy* と *Pm* で標色された特定逆位上の遺伝子間の相互作用を研究した。雄の交尾率に関して, この研究と同じく彼等は一定のエピスタシスを得ることは出来なかった。相互作用はあるケースでは有意に+であり, 他のケースでは有意に-であり, 他の4つの場合は

有意でなかった。

染色体間相互作用を調べるために、いくつかの生物種でもう一つの研究方法が採られている。もし、異なった遺伝子座が個々独立の適応度効果をもつならば、近交 (inbreeding) の程度と対数で表わされる適応度の低下の関係は直線的になる筈である (Morton *et al.* 1956)。適応度の基準として、競争下における雄の交尾能力を調べて、Latter & Robertson (1962) は近交係数とキイロショウジョウバエの交尾能力における低下の関係が直線関係から有意に外れない事を見出している。幅広い近交係数について Sharp (1984) は近年、相加モデル (additive model) の下での直線関係を示している。しかしながら、この種の実験では、連続的交配はさげられない。従って、近交係数 (inbreeding coefficient) は過大に推定される。特に連続的交配の後半においては、従って、正のエピスタティックな相互作用が過少評価される事になる (Kosuda 1972)。今回の実験結果はこれらの研究とも矛盾しない。

この研究は城西大学学長所管の研究費助成に依存しておりここに深く感謝の意を表します。

## 要 約

キイロショウジョウバエの第2及び第3染色体間の相互作用が、雄同志の競争がない条件の下で雄の交尾能力に関して調べられた。両染色体共にホモ個体の平均交尾能力は $0.512 \pm 0.055$ であった。multiplicative モデルの下での期待値は $0.533 \pm 0.055$ であった。相互作用の大きさの指標である  $i$ -統計量は $0.0001 \pm 0.0267$ であった。Seager & Ayala (1982) によって新しく開発された  $k$ -統計量は $-0.1738 \pm 0.1678$ と算定された。この2つの値は共に0から統計的に有意に離れてはいなかった。雄の交尾能力に関して2つの主要な常染色体 (第2及び第3染色体) 間に相互作用がないと結論された。

## 引用文献

- ANDERSON, W. W. (1969) Selection in experimental populations. I. Lethal genes. *Genetics* **62**, 653-672.
- BRITTNACHER, J. C. (1981) Genetic variation and genetic load due to the male reproductive component of fitness in *Drosophila*. *Genetics* **97**, 719-730.
- BUNDGAARD, J. and CHRISTIANSEN, F. B. (1972) Dynamics of polymorphisms: I. Selection components in an experimental population of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* **71**, 439-460.
- CLARK, A. G. and FELDMAN, M. W. (1981) The estimation of epistasis in components of fitness in experimental populations of *Drosophila melanogaster* II. Assessment of meiotic drive, viability, fecundity and sexual selection. *Heredity* **46**, 347-377.
- CROW, J. F. (1968) Some analyses of hidden variability in *Drosophila* populations. In "Population Biology and Evolution" (ed. Lewontin), pp. 71-86. Syracuse Univ. Press.
- CROW, J. F. and KIMURA, M. (1970) An Introduction to Population Genetics Theory, Harper and Low, New York.

- DOBZHANSKY, TH., SPASSKY, B. and TIDWELL, T. (1963) Genetics of natural populations. XXXII. Inbreeding and the mutational and balanced genetic loads in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* **48**, 361-373.
- KOSUDA, K. (1971) Synergistic interaction between second and third chromosomes on viability of *Drosophila melanogaster*. *Jpn. J. Genet.* **46**, 41-52.
- KOSUDA, K. (1972) Synergistic effect of inbreeding on viability in *Drosophila virilis*. *Genetics* **72**, 461-468.
- KOSUDA, K. (1980) The effect of inbreeding on viability in *Drosophila simulans*. *Jpn. J. Genet.* **55**, 307-310.
- KOSUDA, K. (1983) Genetic variability in mating activity of *Drosophila melanogaster* males. *Experientia* **39**, 100-101.
- LATTER, B. D. H. and ROBERTSON, A. (1962) The effects of inbreeding and artificial selection on reproductive fitness. *Genet. Res. Camb.* **3**, 110-138.
- MALOGOLOWKIN-COHEN, Ch., LEVENE, H., DOBZHANSKY, N. P. and SIMMONS, A. S. (1964) Inbreeding and the mutational and balanced loads in natural populations of *Drosophila willistoni*. *Genetics* **50**, 1299-1311.
- MARINKOVIC, D. and AYALA, F. (1975a) Fitness of allozyme variants in *Drosophila pseudoobscura*. I. Selection at the Pgm-1 and Me-2 loci. *Genetics* **79**, 85-95.
- MARINKOVIC, D. and AYALA, F. (1975b) Fitness of allozyme variants in *Drosophila pseudoobscura*. II. Selection at the Est-5, Odh, and Mdh-2 loci. *Genet. Res. Camb.* **24**, 137-149.
- MORTON, N. E., CROW, J. F. and MULLER, H. J. (1956) An estimate of the mutational damage in man from data on consanguineous marriages. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S.* **42**, 855-863.
- MUKAI, T. (1969) The genetic structure of natural populations of *Drosophila melanogaster*. VII. Synergistic interaction of spontaneous mutant polygenes controlling viability. *Genetics* **61**, 749-761.
- PETIT, C. P., BOURGEERON, P. and MERCOT, H. (1980) Multiple mating, effective population size and sexual selection in *Drosophila melanogaster*. *Heredity* **45**, 281-292.
- PROUT, T. (1971) The relation between fitness components and population prediction in *Drosophila*. I. The estimation of fitness components. *Genetics* **68**, 127-149.
- SEAGER, R. D. and AYALA, F. (1982) Chromosome interactions in *Drosophila melanogaster*. I. Viability studies. *Genetics* **102**, 467-483.
- SEAGER, R. D., AYALA, F. and MARKS, R. W. (1982) Chromosome interactions in *Drosophila melanogaster*. II. Total fitness. *Genetics* **102**, 485-502.
- SHARP, P. M. (1982) Competitive mating in *Drosophila melanogaster*. *Genet. Res. Camb.* **40**, 201-205.
- SHARP, P. M. (1984) The effect of inbreeding on competitive male-mating ability in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* **106**, 601-612.
- SPASSKY, B., DOBZHANSKY, Th. and ANDERSON, W. W. (1965) Genetics of natural populations. XXXVI. Epistatic interactions of the components of the genetic load in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* **52**, 653-664.
- SVED, J. A. and AYALA, F. (1970) A population cage test for heterosis in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* **66**, 97-113.
- TEMIN, R. G., MEYER, H. U., DOWSON, P. S. and CROW, J. F. (1969) The influence of epistasis on homozygous viability depression in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* **61**, 497-519.