

# キイロショウジョウバエの雄の交尾能力における 染色体間相互作用

小須田 和彦

## 序 文

2 個以上の遺伝子間で適応度に関して相互作用 (epistatic interaction) が働いているなら、平衡選択 (balancing selection) により自然集団において多くの遺伝的多型 (genetic polymorphism) が維持されることが期待される。従って、適応度に関してどの程度相互作用があるかは集団遺伝学の重要な問題となっている。従来、適応度を代表する成分として卵から成虫に至る生存力 (egg to adult viability) が実験の対象としてされることが多かったが (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), 近年、交尾回数などの雄の生殖能力が生存力や産卵量などの雌の生殖能力より、適応度を左右する重要な構成成分であることが明らかにされてきた (Anderson, 1969; Sved and Ayala, 1970; Bundgaard and Christiansen, 1972; Marinovic and Ayala, 1975a, b; Petit *et al.*, 1980; Brittnacher, 1981; Sharp, 1982, 1984; Kosuda, 1983, 1985)。また、真の適応度はいくつかの適応度構成成分に分けることにより、正確に推定されるゆえ (Prout, 1971), 雄の生殖能力について相互作用が働いているかどうかを調査することは大変興味深い。

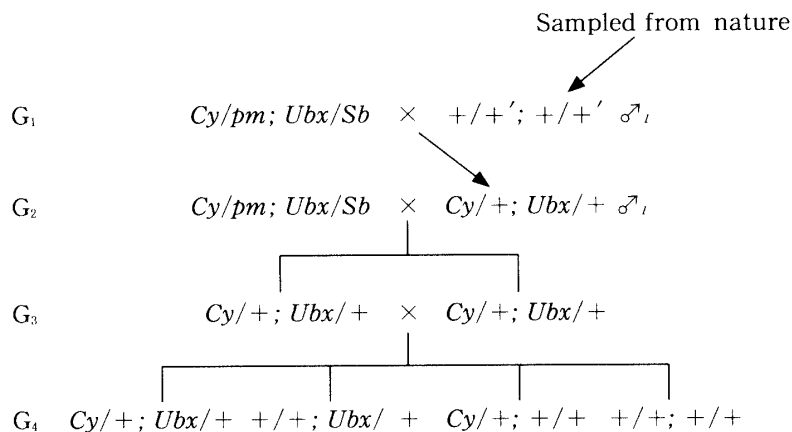
前報 (Kosuda, 1993) では、雄の交尾能力に関してキイロショウジョウバエの第2及び第3染色体間で殆ど染色体間相互作用がみられないことが報告されている。しかしながら、調査された染色体の系統数が限られていること及び雄の交尾能力が生存力と比較して相対的に少数の観察値により推定されることから、この結論は若干疑問視されている。そこで、今回の研究では前報同様、キイロショウジョウバエ (*Drosophila melanogaster*) の第2及び第3染色体を用いて染色体間にどの程度の相互作用が存在するかが雄の交尾能力について研究された。極端なプラスの相互作用が働いた場合には、いわゆる雄の合成不妊 (synthetic sterility) あるいは合成交尾不能 (synthetic mating inability) と呼べる現象となって現れる。すなわち、両染色体とも、単独で働くときは十分な生殖能力あるいは交尾能力をもちながら、協同して働くと生殖力あるいは交尾能力を失うケースである。逆に極端なマイナスの相互作用が働けば、単独では不妊となるに

もかわらず、両染色体が協同で働けば生殖能力が回復することになる。生存力に関してはこうした有害遺伝子の正の協同相互作用 (synergistic interaction) による合成致死が過去に報告されている (Kosuda and Moriwaki, 1968, 1971; Kosuda, 1971)。

## 材料並びに方法

実験材料と方法は前報と同じものが用いられた。用いられた染色体は山梨県勝沼における自然集団から由来したキイロショウジョウバエ (*Drosophila melanogaster*) から抽出された。第2及び第3染色体が、無作為に選ばれた雄から各1対同時に、Fig. 1に示された方法で多数取り出された。また、*Cy/Pm; Ubx/Sb* 系統を用いて完全標識逆位法により、両染色体のそれぞれの単独ホモザイゴートとダブルホモザイゴート及びヘテロザイゴートが作られた。このようにして抽出された染色体中、ホモザイゴートで致死及び半致死となる染色体や、雌又は雄の生殖能力を著しく低下させる不妊遺伝子などを含む染色体は実験材料からは除かれた。最終的には23の染色体系統が確立された。

これら23系統の第2及び第3染色体について、種々の組合せをもつ雄の交尾能力が雄同志の競争が無いという条件下で調べられた。すなわち、対象となる雄バエが直径3 cm、高さ8 cmの餌瓶に1匹ずつ10匹の処女雌と共に入れられた。用いられた雌は“2SG”系統と名付けられた標準系統で、羽化後3日から4日目のものである。雌雄一緒にされた餌瓶は25°C、明光下で維持された。24時間後に雄は取り除かれ、雌バエは1匹ずつ解剖され、雌の生殖器である貯精嚢 (spermathecae) 又は受精嚢 (ventral receptacle) 中の精子の有無が顕微鏡下で調べられた。雄の交尾能力は精子をもつ雌の割合で示された。各染色体系統につき約20~25の反復テストが



**Fig. 1** Mating scheme to obtain the double chromosome homozygotes and each of single chromosome homozygotes for second and third chromosomes, and the double heterozygotes.

行われた。

染色体間の相互作用の大きさを表すために、 $i$  と  $k$  の 2 つの指数が求められた。

もし一つの染色体をホモザイガスにした時の適応度に及ぼす効果が他の染色体のホモザイゴシティに無関係であれば、 $k$  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ザイゴシティの効果に関係があるなら、相関がみられることになり、その大きさは適応度の強さの一つの尺度となる。

$k$  の範囲は  $-1 \leq k \leq +1$  で、0 を中心に左右対象である。 $k$  の符号は  $i$  と同じで次式で与えられる。

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

但し、 $a, b, c, d$  はそれぞれ  $Cy; Ubx, Ubx, Cy$  及び野生型の相対的交尾能力を表し、合計で 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 and Ayala 1982 参照)。

### 結果および論議

実験結果は Table 2 と Table 3 にまとめられている。Table 2 から第 2 及び第 3 染色体共にホモザイゴートの交尾回数がヘテロザイゴートより減少している事がわかる。このことは交尾能力を低下させる遺伝的変異がヘテロザイゴートの状態で集団中に保有されていることを示している。Table 1 に示された方法によって、ダブルホモザイゴート及び第 2 と第 3 染色体単独ホモザイゴ-

**Table 1** The method of estimation of the relative male mating activity of the double chromosome homozygotes and each of single homozygotes for second and third chromosomes to the double heterozygotes.

Genotype	$Cy/+; Ubx/+$	$+/+; Ubx/+$	$Cy/+; +/+$	$+/+; +/+$
Male Mating Activity				
F=0	W	X	Y	Z
F=1	w	x	y	z
Estimators				
The relative mating activity of the second chromosome homozygotes to double heterozygotes;				$Wx/wX$
The relative mating activity of the third chromosome homozygotes to double heterozygotes;				$Wy/wY$
The relative mating activity of the double chromosome homozygotes to double heterozygotes;				$Wz/wZ$
$i$ statistic;				$1-wXYz/WxyZ$

**Table 2** Male mating activity of the four different genotypes at F=0 and F=1

	Genotype	Cy/+; Ubx/+	+/+; Ubx/+	Cy/+; +/+	+/+; +/+	Total
F=0	Total No. of Females Mated	959	1019	796	868	3642
	Total No. of Females Tested	1276	1293	1086	1148	4803
	Male Mating Activity	0.7516	0.7881	0.7331	0.7561	
F=1	Total No. of Females Mated	986	757	647	509	2899
	Total No. of Females Tested	1561	1576	1524	1583	6244
	Male Mating Activity	0.6316	0.4803	0.4245	0.3215	
	Relative Mating Activity*	1	0.726 ±0.042	0.695 ±0.050	0.517 ±0.064	

\* Calculated as shown in Table 1.

**Table 3** Observed and expected male mating activities of the double chromosome homozygotes and two indices of epistasis, *i* and *k*.

Line	Observed male mating activity	Expected male mating activity	<i>k</i>	<i>i</i>
001	0.086	0.201	0.141	0.571
002	0.790	0.600	-0.068	-0.317
003	0.700	0.925	0.069	0.243
004	0.091	0.257	0.184	0.644
005	0.474	0.549	0.036	0.137
006	0.886	0.714	-0.054	-0.241
007	0.255	0.497	0.147	0.487
008	0.261	0.392	0.090	0.334
009	0.696	0.347	-0.168	-1.006*
010	0.179	0.218	0.040	0.179
011	0.520	1.140	0.189	0.544
012	1.293	0.959	-0.074	-0.348
013	0.488	0.186	-0.212	-1.624*
014	0.221	0.461	0.159	0.521
015	0.947	0.671	-0.086	-0.411
016	0.349	0.353	0.003	0.011
017	0	0.121	0.245	1.000
018	0.232	0.619	0.213	0.625
019	0.385	0.536	0.077	0.282
020	0.612	0.551	-0.026	-0.111
021	0.534	0.394	-0.074	-0.355
022	0.870	0.435	-0.167	-1.000
023	0.565	0.581	0.007	0.028
Mean	0.517±0.064	0.509±0.054	0.029±0.027	0.008±0.129

\* When these two values of *i* < -1.0 are moderately fixed at *i* = -1.0, mean *i* = 0.036 ± 0.116 (本文参照)

トの相対的な交尾能力がそれぞれ、 $0.517 \pm 0.064$ ,  $0.726 \pm 0.042$ ,  $0.695 \pm 0.050$  と推定された。なお、雄の交尾能力の算定にあたっては、標識染色体をヘテロザイガスにもつ影響も考慮された。この結果は、交尾能力に関する有害遺伝子が第2染色体より第3染色体により多くヘテロザイガスな状態で保有されていることを示している。この事は前報 (Kosuda, 1993) がすでに指摘してい

る。 $k$  および  $i$  の平均値はそれぞれ  $-0.003$  と  $-0.013$  で共に  $0$  から有意には離れていなかった。この事は雄の交尾能力について第2染色体と第3染色体間にエピスタティック (epistatic) な相互作用が働いていない事を強く示している。

Table 3 には 23 系統のダブルホモザイゴートの実測値と期待値が、相互作用の大きさを表す二つの指標,  $i$ ,  $k$  と共に示されている。交尾能力の期待値は第2及び第3染色体単独ホモザイゴートの交尾能力の積で表される。ダブルホモザイゴートの交尾能力が期待値と良く一致していることがわかる。観測された雄の交尾能力の平均値は  $0.517 \pm 0.064$  で、期待値は  $0.509 \pm 0.054$  と推定された。これらの値は統計的に有意には違わなかった。 $k$  と  $i$  の平均値はそれぞれ  $0.029 \pm 0.027$ ,  $0.008 \pm 0.129$  で共に統計的に  $0$  から有意には離れていなかった。この事も前報 (Kosuda, 1993) と一致している。 $i$  の範囲は  $-\infty < i \leq +1.0$  で  $0$  を中心に左右対称にはなっていないから、ごく少数の  $-1.0$  を下回る非常に大きな負の値によって  $i$  の平均値が負の方向に不当にずれてしまう傾向をもつ。従って、 $i$  の平均値はそれほど大きな意味をもつわけではない。もし  $-1.0$  より小さい値をもつ時に、 $i = -1.0$  として計算しなおすと、 $i$  の平均値は  $0.036 \pm 0.116$  と大きくなる。この値も  $0$  から有意には外れていない。ちなみに  $i$  の中央値 (median) は  $0.137$  であった。これらの事実は雄の交尾能力について染色体間の相互作用が無いか殆どみられないことを意味している。

ただし、系統番号 017 では合成交尾不能と呼べるケースが見出された。この系統についてはさらに実験を繰り返したが合成交尾不能は完全ではなかった。すなわち、第2および第3染色を共にホモザイガスにした雄でも非常にわずかではあるが交尾にあずかることが判明した。ただし、その交尾能力は第2と第3染色体が個々独立に働くと仮定した場合よりはるかに減少している。

染色体内の合成致死あるいは合成不妊はその存在を否定することは非常に難しい。いま、合成致死あるいは合成不妊を引き起こす2個の劣性遺伝子を  $a$ ,  $b$  とする。すなわち、 $ab/ab$  ダブルホモザイゴートだけが致死または不妊となり、 $aB/ab$ ,  $Ab/ab$  のシングルホモザイゴートは生存力あるいは生殖能力が正常であると仮定する。もし、遺伝子  $a$  が集団中で固定していたなら、致死あるいは不妊は遺伝子  $b$  単独で決まることになる。逆に、遺伝子  $b$  が固定している時は、遺伝子  $a$  単独で致死あるいは不妊が決定され、遺伝子  $a$  は  $b$  とは無関係な単一遺伝子とみなされることになる。

Kosuda (1971) はキイロショウジョウバエの第2及び第3染色体がそれぞれ単独では生存力を充分もちながら、ダブルホモザイゴートでは生存力が不完全ながら失われる合成致死 (synthetic lethal) のケースを、267 染色体対のうちで2つ報告している。今回の研究では23染色体対の中で1つ、不完全ながら合成交尾不能といえるケースが見出されたが、前報 (Kosuda, 1993) でも26染色体対中で1つ報告されている。従って、調査した染色体対数が少ないながら、染色体間の合成不妊は染色体間の合成致死に比較してかなり高い頻度で見られるように考えられる。

この研究は一部、学長所管研究費に助成されたことを付記し、ここに謝意を表します。

## 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の程度が雄の交尾能力について調査された。雄の交尾能力は雄間の競争が無い条件下で測定された。両染色体共にホモザイゴートの交尾回数の期待値は  $0.509 \pm 0.054$  で、実測値  $0.517 \pm 0.064$  と良く一致している。相互作用の程度を表す  $i$  の値は  $0.008 \pm 0.129$  と算定された。Seager and Ayala (1982) によって開発された新たな相互作用の指標、 $k$  は  $0.029 \pm 0.027$  と推定された。 $k$  と  $i$  の値は共に統計的に0から有意には離れていないことが明らかにされた。以上の結果は、雄の交尾能力に関してキイロショウジョウバエの2つの常染色体間には相互作用が一般には働いていない事を強く示唆している。

## 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 melanogaster*. *Genetics* 97:719-730.
- Bundgaard, J. and F. B. Christiansen 1972. Dynamics of polymorphisms: I. Selection components in an experimental population of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 71:439-460.
- 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.
- Dobzhansky, Th., B. Spassky and T. Tidwell 1963. Genetics of natural populations. XXXII. Inbreeding and the mutational and balanced loads in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*.
- Kosuda, K. 1971. Synergistic interaction between second and third chromosomes on viability of *Drosophila melanogaster*. *Jap. J. Genetics* 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*. *Jap. J. Genetics* 55:307-310.
- Kosuda, K. 1985. The aging effect on male mating activity in *Drosophila melanogaster*. *Behavior Genetics* 15:297-303.
- Kosuda, K. and D. Moriwaki 1968. "Synthetic lethals" in the second chromosome of *Drosophila melanogaster*. *Proc. Jap. Acad.* 44:833-836.
- Kosuda, K. and D. Moriwaki 1971. Increase of genetic variability through recombination in *Drosophila melanogaster*. *Jap. J. Genetics* 68:287-304.
- Kosuda, K. 1983. Genetic variability in mating activity of *Drosophila melanogaster*. *Experientia* 39:100-101.
- Malogolowkin-Cohen, Ch., H. Levene, N. P. Dobzhansky and A. S. Simmons 1964. Inbreeding and the mutational and balanced loads in natural populations of *Drosophila willistoni*. *Genetics* 50:1299-1311.
- Marinkovic, D. and F. Ayala 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 F. Ayala 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.

- 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., P. Bourgeon and H. Mercot 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 F. Ayala 1982. Chromosome interactions in *Drosophila melanogaster*. I. Viability studies. *Genetics* 102:485-502.
- Sharp, P. M. 1982. Competitive mating in *Drosophila melanogaster*. *Genet. Res. Camb.* 40:201-215.
- Sharp, P. M. 1984. The effect of inbreeding on competitive male-mating ability in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 106:601-612.
- Spassky, B., Th. Dobzhansky and W. W. Anderson 1965. *Genetics of natural populations*. XXXVI. Epistatic interactions of the components of the genetic load in *Drosophila pseudoobscura*.
- Sved, J. A. and F. Ayala 1970. A population cage test for heterosis in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 66:97-113.
- Temin, R. G., H. U. Mayer, P. S. Dowson and J. F. Crow 1969. The influence of epistasis on homozygous viability depression in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 61:497-519.

(5月29日受理)