

キイロショウジョウバエの成虫体重に関する 人為選抜及びその生存力に及ぼす影響

小須田 和 彦

序 文

これまでにいくつかのショウジョウバエ (*Drosophila*) で体のサイズに関して大きな変異があることが報告されてきた (Robertson, 1955; 1959; 1962; 1987; Frahm and Kojima, 1966, Coyne and Beecham 1987)。これらの変異には発育途上の温度, 栄養, 幼虫密度などの環境変異も少なからず含まれているが, 人為選抜が有効である事からわかる様に, 多量の遺伝的変異も含まれている。最近の研究によれば実験集団のみならず野外集団における体のサイズについても有意な遺伝的変異がある事が示されている (Coyne and Beecham, 1987; Prout and Barker, 1989, Risca *et al.*, 1989; Ruiz *et al.*, 1991; Weigensberg and Roff 1996)。

表現型分散 (phenotypic variance), 遺伝分散 (genetic variance) 及び環境分散 (environmental variance) をそれぞれ V_p , V_G , V_E とおけば, 遺伝子型と環境との間に特殊な関係がなければ一般に, $V_p = V_G + V_E$ が成立する。広義の遺伝力 (又は遺伝率: heritability; h^2) はある形質における遺伝分散の表現型分散に占める割合を示す。すなわち, 広義の遺伝力は V_G/V_p で示される。遺伝力が大きければ大きい程, 親と子が似る事になり, 環境変異が大きい程, 親子間の相関は小さくなる事になる。

遺伝分散は更に相加的分散 (V_a : additive variance) と優性分散 (V_d : dominance variance) 及びエピスタシス分散 (V_i : epistatic variance) に別けられる。遺伝子間に相互作用がない時は, $V_i = 0$ となり, $V_G = V_d + V_a$ となり, 狭義の遺伝力は V_a/V_p で表わされる。人為選抜が可能な実験動植物では選抜差 (selection differential) に対する選抜反応 (selection response) の比率よりこの狭義の遺伝力を推定する事ができる。こうして求められる遺伝率を實現遺伝率 (realized heritability) という。一般に行なわれる複数世代における選抜実験では, 選抜反応の選抜差に対する回帰係数を求める事により, より正確な實現遺伝力が得られるので, 普通, この方法がとられることが多い。一般に形態に関する遺伝力は比較的高く, 次世代に残す子供の数で定義される。ダーウィン適応度 (Darwinian fitness) に関係する形質, 例えば産卵量, 生存力などでは遺伝力が低い事が知られている (Falconer, 1989)。

この実験研究の目的は、体のサイズの一つの指標ともいえる成虫体重について人為選抜を実施し遺伝的変異の大きさを知り、体重に関する遺伝的変異がいかに適応度に影響するかを調べる事にある。また選抜により、体重の重い系統及び軽い系統を得て、各々の交配行動を調べ、性的隔離が生じるかどうかを調べる事もこの研究の目的であり、これについては別の機会に発表する事にしたい。なお、この研究の一部は KOSUDA (1997) に発表してある。

材料及び方法

実験の材料になったキイロショウジョウバエ (*Drosophila melanogaster*) は山梨県勝沼町における自然集団から採集されたものである。自然集団から作られたケージ集団より雌雄各々 30 匹の成虫を飼育瓶に入れ産卵させた。幼虫密度が高すぎたり低すぎたりしないように、羽化するハエが瓶当たり 80 匹以下になるように産卵数が調整された。羽化した成虫数が瓶当たり 80 匹以上になった場合は体重測定から外した。

毎世代、交尾する前に羽化した成虫が集められ、雌雄別々の飼育瓶に入れられ、1~3 日間維持された。この作業は 3 日間または十分な個体数を得るために必要な時はもっと継続された。

A, B 2 個の反復系統 (replicate line) が作られ、それぞれ体重の重い H 系統 (HA, HB) と体重の軽い L 系統 (LA, LB) にわけて選抜された。人為選抜開始から 8 世代までは雌雄各々 50 匹の体重が測定され、HA, HB 系統ではもっとも体重の重い雌雄 5 対が、LA, LB 系統ではもっとも軽い雌雄 5 対が次世代の親として選抜された。9 世代以降は雌雄各々 30 匹の体重が測定され、雌雄 5 対が次世代の親として選ばれた。これは選抜に伴って子供の数が減少したためにとられた処置である。各親バエは飼育瓶に入れられ頻繁に新しい飼育瓶に移し変える事により、幼虫密度が瓶当たり 80 匹以下に調整された。また、選抜を伴わない、すなわち、毎代任意にとられた雌雄 5 対を親とする対照系統 (control line) も同様に作られた。

人為選抜に伴う相関反応 (correlated response) として、卵から成虫に至る生存力 (egg to adult viability) が同時に調べられた。

卵から成虫までの生存力調査

選抜 4 系統 (HA, LA, HB, LA) より雌雄約 20 匹ずつが大型の産卵用瓶に入れられた。その中に餌を含むガラスリングを乗せたスライドガラスが挿入された。数時間後、スライドガラスが取り出され、卵 50 個ずつが新しい飼育瓶に入れられた。10~14 日経過後、羽化してくる成虫数を数え、その割合をもって卵より成虫に至る生存力とした。生存力の測定にはおよそ 20 反復が実行された。人為選抜を行わない対照系統における生存力も同様に調査された。

結果と論議

A, B 両系統における世代毎の体重の平均値と標準偏差が Table 1 及び Table 2 に雌雄別にまとめられている。選抜開始前の実験集団における成虫体重が世代 0 における体重として表示されているが, A, B 両系統における雌の体重がそれぞれ 1.344 mg と 1.336 mg で, 雄のそれは 0.873 mg および 0.868 mg であった。体のサイズで比較すると雌は雄より 1 割ほど大きい故 (Pertridge and Fowler, 1993), 体重では 33%ほど重くなる事が期待されるが, 実際には雌の方が 54%程重くなっていた。この雌雄間の非常に大きな差異は雌がもっている卵巣の重さによると思われる。変異の程度を表す指標の一つである変異係数 (coefficient of variation), すなわち平均値 (mean) に対する標準偏差 (standard deviation) の割合は, A 系統の雌では 0.078, 雄では 0.088 とよく一致している。また, B 系統の雌では 0.0848, 雄では 0.0854 と非常に良く一致している。一方, 選抜が終了する世代 13 及び世代 14 における HA, HB 両選抜系統における変異係数は, 雌では 0.103, 0.064 となっており, 雄はそれぞれ 0.043, 0.052 となった。また, L A, LB 両系統の雌では 0.048, 0.147, 雄ではそれぞれ 0.051, 0.098 となっている。

A 及び B 両系統における選抜反応は大きく異なっており, 雌雄ともに B 系統における反応の方が大きい。このことは体重の重い方向及び軽い方向の両選抜について言える。13 世代選抜した後の H 系統と L 系統の差は, A 系統の雌では 0.59 mg となり選抜前の元の集団における雌体重の 29%であるのに対して, B 系統の雌では 1.00 mg, 47%となっている。一方, A 系統の雄では, H 系統と L 系統の差は, 0.30 mg (0.23%), B 系統では, 0.73 mg (44%) となっている。雌の選抜に対する反応と雄のそれを比較してみると, A, B 両系統とも雌における反応の方が大きいことがわかる。

Table 1, 2 に示された A, B 両選抜系統における選抜結果はそれぞれ Fig. 1, 2 に図示されている。Fig. 1, 2 からわかるように成虫体重は, A, B 両系統ともに体重の重い方にも軽い方にも人為選抜は有効であった。選抜に対する反応は A 系統の雌では体重の軽い方への反応が重い方へのそれより大きい, B 系統では逆になっている。一方, 雄では両系統とも体重の重い方向と軽い方向に選抜反応はほぼ対象的となっている。体のサイズに関する人為選抜では対象性がみられることもあるが, サイズが小さい方向への反応の方がサイズが大きい方へのそれより大きいのが一般的である (Tantawy *et al.*, 1964; Partridge and Fowler, 1993)。

Fig. 1, 2 より HA 系統の雌雄の反応が似ていること, 世代 3 において LA 系統の雌雄が同じように体重が増加していること, また世代 4 において LB 系統の雌雄が似たような体重増加を示していることは, 体重が翅長などよりはるかに環境要因によって左右されること, 羽化後体重測定までの間, 同一環境下で成虫を維持することが技術的にかなり困難であることを示している。

Table 1 Body Weight (microgram) in Line A

Generation	Line HA				Line LA			
	Female		Male		Female		Male	
	Mean	S. E.	Mean	S. E.	Mean	S. E.	Mean	S. E.
0	1344.3	14.8	873.3	10.9	1344.3	14.8	873.3	10.9
1	1483.8	13.4	904.2	7.2	1160.2	14.9	701.4	11.5
2	1438.5	16.2	823.6	11.6	1133.5	15.8	716.8	10.9
3	1484.3	18.9	903.2	11.3	1324.0	13.0	837.2	9.1
4	1443.8	20.2	851.5	9.4	1139.9	18.0	653.6	9.3
5	1399.5	18.0	787.9	11.8	1031.9	17.1	652.6	8.7
6	1323.5	19.2	760.6	13.0	1112.4	17.7	635.1	10.5
7	1547.4	13.8	907.7	8.3	1127.5	17.2	657.6	10.7
8	1512.0	18.7	971.2	9.8	1128.2	19.2	772.7	10.0
9	1503.3	23.0	900.4	9.6	1098.1	16.5	665.5	8.8
10	1409.6	16.6	917.2	9.0	1153.4	10.4	699.4	10.5
11	1436.0	23.5	903.2	11.5	1060.7	17.1	709.4	8.4
12	1508.5	18.6	937.3	12.1	1022.3	8.9	677.9	7.3
13	1390.5	21.6	955.2	11.5	993.1	12.6	612.0	8.1
14	1610.1	30.4	1081.0	8.4	1019.4	8.9	715.6	6.6

Table 2 Body Weight (microgram) in Line B

Generation	Line HB				Line LB			
	Female		Male		Female		Male	
	Mean	S. E.	Mean	S. E.	Mean	S. E.	Mean	S. E.
0	1336.7	16.4	868.4	10.5	1336.7	16.4	868.4	10.5
1	1411.2	14.6	814.5	9.8	1207.0	16.2	733.8	12.5
2	1475.8	15.5	927.0	9.4	1225.1	17.9	768.0	9.9
3	1466.7	15.2	917.3	10.2	1100.3	19.9	666.7	10.5
4	1464.5	12.9	904.3	12.1	1324.1	19.3	802.4	9.2
5	1497.6	22.8	937.9	10.7	1077.3	12.0	680.2	10.4
6	1502.6	22.0	922.8	12.7	985.1	13.5	690.6	7.6
7	1692.0	16.4	1012.2	10.7	1172.3	12.5	659.8	8.2
8	1706.9	19.5	1051.9	12.3	1076.8	19.3	667.2	13.1
9	1713.2	20.8	1095.2	11.5	1058.5	20.8	658.2	11.2
10	1708.4	32.4	1029.1	13.7	1031.4	25.1	645.5	14.3
11	1629.6	23.6	1183.4	20.9	960.4	16.6	609.3	11.6
12	1671.1	20.9	1134.3	10.6	892.9	21.1	586.0	13.4
13	1742.5	24.6	1226.6	17.2	791.0	21.2	511.0	9.1
14	1795.9	21.1	1249.8	11.9				

Fig. 1 Selection in Line A

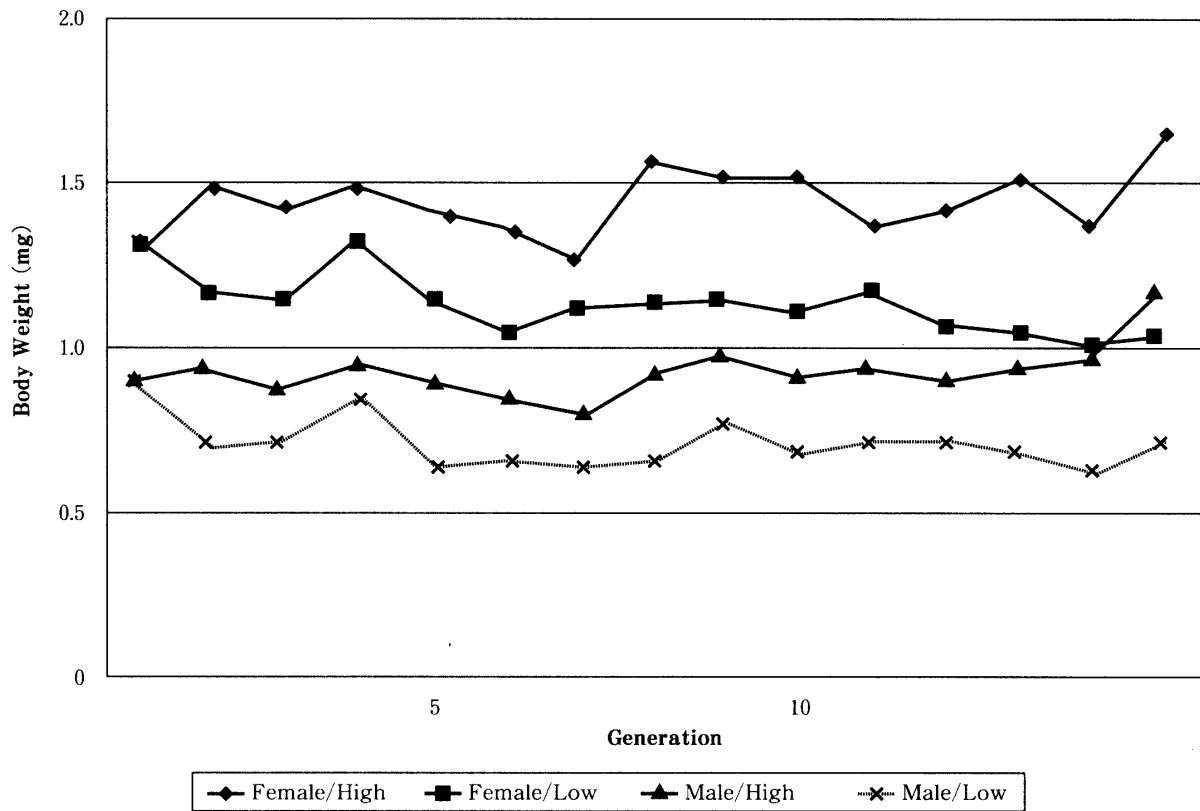


Fig. 2 Selection in Line B

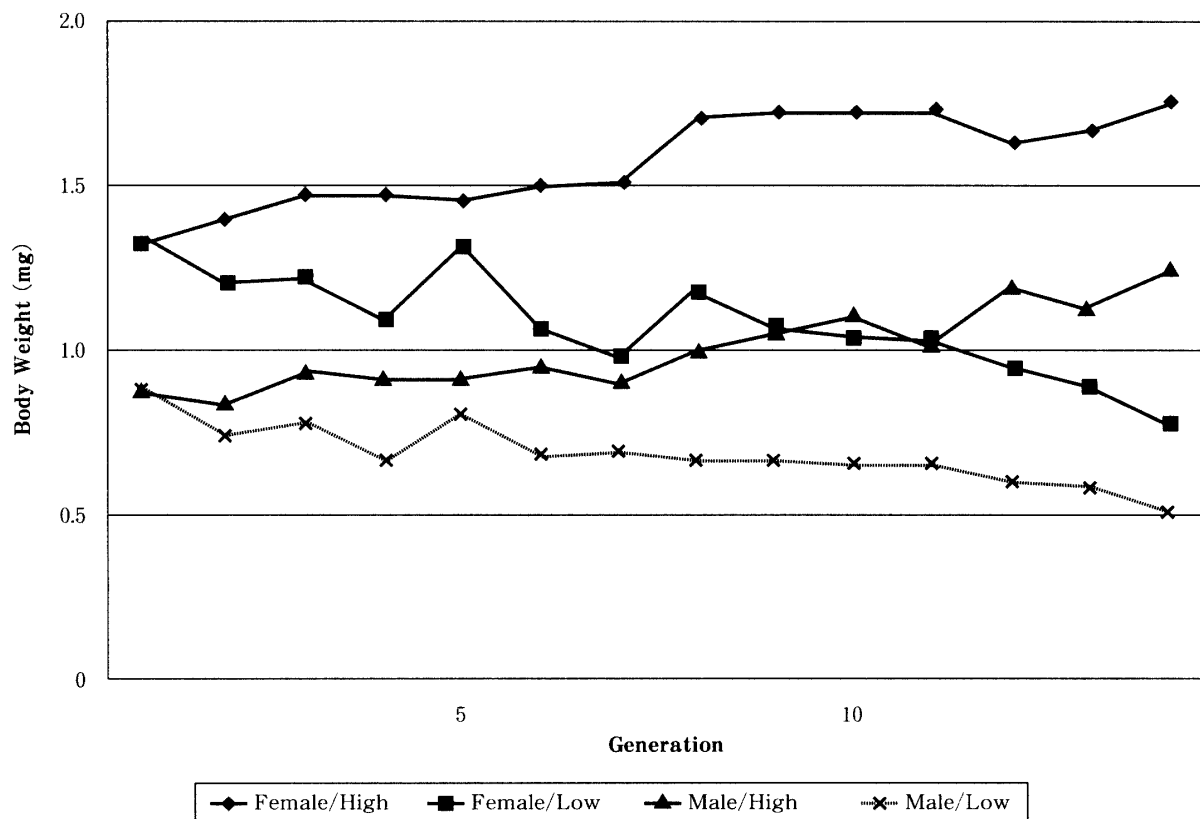


Table 3 Egg to adult viability in the control line for body weight

Generation	Control line		
	Egg	Adult	Viability
0	9676	8697	.899
1			
2	1619	1500	.923
3	842	555	.659
4			
5			
6			
7	1141	986	.864
8	1511	1225	.811
9	1133	877	.774
10	1175	698	.594
11			
12	2503	2019	.807
13			
14	1002	787	.785
15	1351	1111	.822

選抜実験においては近交 (inbreeding) の問題は避けて通ることができないが、近交は適応度を減少させる故 (Reeve and Robertson, 1952; Tantawy and El-Helew, 1966), サイズが小さい方向への選抜反応がより大きくなる原因の一つと考えられる。また、羽化してくる成虫を集める期間が3日間という制約のために、成長速度が早い個体を抽出しがちとなる事にも原因があると考えられる。遺伝的に体重の重いハエは遺伝的に体重の軽い個体より発生するのにより長い時間を必要とする (Robertson, 1957; 1960; 1963)。言い換えれば、体重の重い個体の成長速度がより遅いので、上述のような実験条件下では体重が軽い個体がより選ばれやすくなり、世代が経過するにつれ体重がより軽くなると考えられる。

人為選抜に伴う相関反応として卵から成虫に至る生存力を調べた結果が Table 3 にあげられている。選抜開始前の実験集団における生存力は 89.9% と非常に高い値となっている。この種の実験で 90% 程度の生存力が得られていれば、実験方法及び結果について高い信頼性をおいて良いと考えられる (Kosuda, 1972)。対照系統における生存力は世代の経過とともに、0.899 からそれほど低下していない。世代に対する生存力の回帰直線 (regression line) は生存力を Y 、世代を X とすると、 $Y = -0.0053X + 0.8364$ となった。回帰係数 (regression coefficient) は 0 から統計的に有意には離れてはいない ($t_1 = 0.754$, $0.3 < p < 0.5$)。一方、各選抜系統における生存力

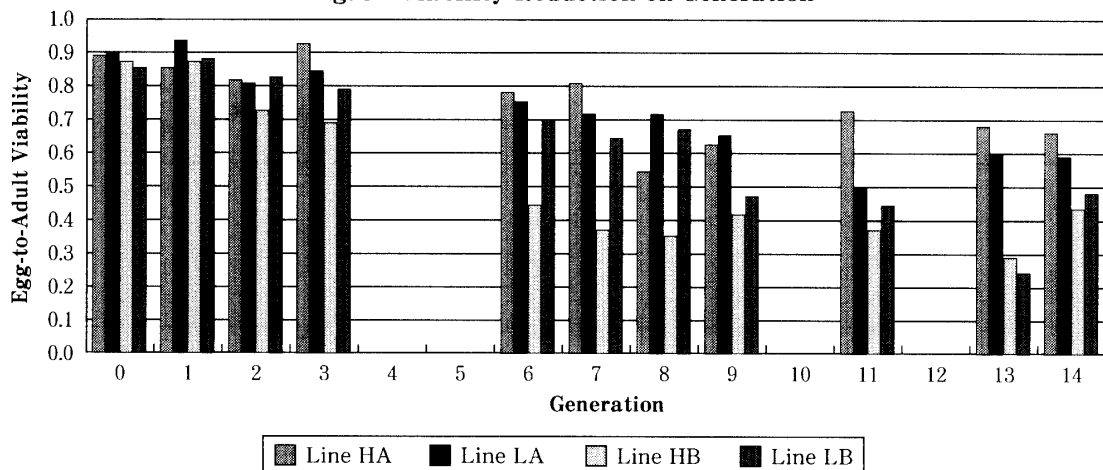
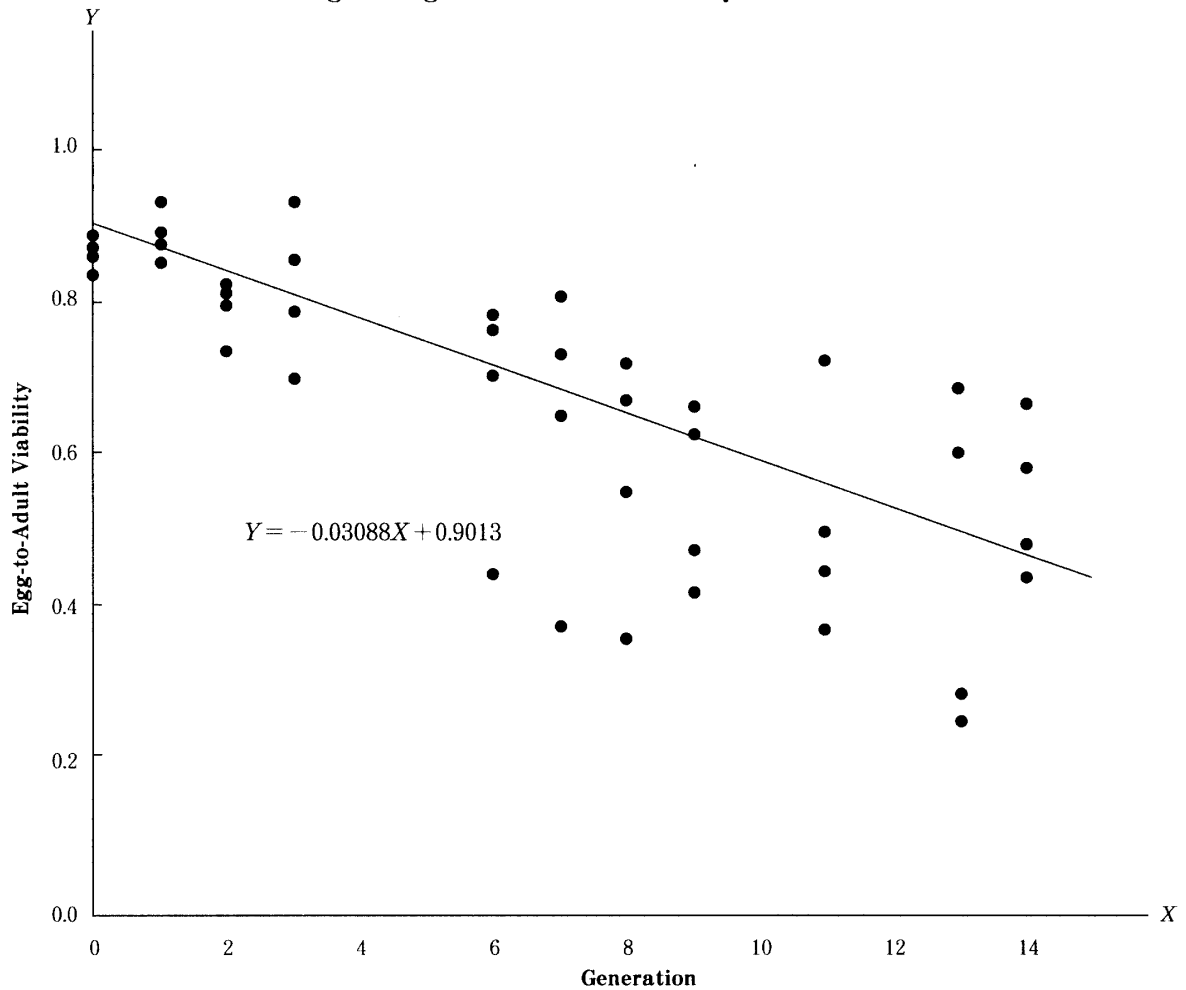
Fig. 3 Viability Reduction on Generation

Table 4 Egg to adult viability in selected lines for body weight

Generation	HA			LA			HB			LB		
	Egg	Adult	Viability	Egg	Adult	Viability	Egg	Adult	Viability	Egg	Adult	Viability
0	1237	1101	.890	2885	2582	.895	1742	1529	.878	2866	2471	.862
1	1671	1423	.852	1267	1186	.936	1204	1047	.870	2067	1814	.878
2	1147	927	.808	1442	1162	.806	1115	809	.726	936	774	.827
3	1121	1039	.927	1555	1321	.850	1255	871	.694	1184	933	.788
4												
5												
6	1202	941	.783	1167	882	.756	1385	614	.443	1564	1090	.697
7	1416	1137	.803	1252	905	.723	1198	442	.369	1873	1208	.645
8	1127	615	.546	1066	761	.714	1292	459	.355	1698	1141	.672
9	3182	1984	.624	1397	916	.656	1787	741	.415	3424	1615	.472
10												
11	1837	1335	.727	410	203	.495	849	316	.372	2022	901	.446
12												
13	2249	1536	.683	1826	1097	.601	423	120	.284	886	214	.242
14	2184	1443	.661	1720	1002	.583	1567	676	.431	777	374	.481

Fig. 4 Regression Line of Viability on Generation



は世代の経過とともに減少しているが、その程度は一様ではなく、Table 4, Fig. 3 に明示されているように HA 系統では比較的軽微であり、HB, LB 系統で特に著しく減少している。HB, LB 系統の世代 13 における生存力はわずか 0.284, 0.242 にすぎない。生存力の選抜世代に対する回帰係数を計算してみると、4 系統全てにおいて回帰係数はマイナスとなった。特に HB 系統で世代の経過と共に生存力が大きく低下している。4 系統全体では、 $Y = -0.03088X + 0.9013$ が得られた (Fig. 4)。これより体重の人為選抜に伴って、毎世代、3.1%ほど生存力が低下していることが判明した。また、この回帰係数が統計的に有意に 0 より離れている ($t_{48} = 8.67$, $p < 0.001$)。以上の結果は人為選抜にともなって体重が軽い方はもとより重い方にも元の集団より偏るに仕掛けて、適応度の重要な成分である生存力が低下することを意味している。

以上の結果は体重が対照系統の平均値に近い個体の生存力が最も高く、人為選抜により体重が平均より軽い方にずれるにつれ生存力が低くなるのはもちろん、平均より重くなるにつれても個体の生存力が低下することを示している。これは人類における出生時体重に関する Karn and Penrose (1956) の研究結果と一致している。Wilkinson (1987) もサイズの大きい雄の子供の死亡率が高いことを報告している。

一方、体のサイズの大きな個体の寿命、雌の産卵量、雄の交尾能力等の適応度が高いことがいくつかの研究で明らかにされている (Robertson, 1957; Partridge and Farquhar, 1981; Fowler and Partridge, 1986)。雄のサイズと雄の交尾能力間に正の表現型相関がみられる事が Wilkinson (1987) と Sontos *et al.* (1988; 1994) により見出されている。さらに、雌のサイズと寿命及び産卵量間に表現型相関があることが報告されている (Tantawy and El-Helew, 1966)。体のサイズのような形質と適応度成分との間にみられる表現型相関は分散成分に自然淘汰が係わっていることを暗示している。これらの研究結果は体のサイズを大きくする遺伝的変異がショウジョウバエの成虫にとって有利であることを示唆している。もし大きいサイズが成虫にとり有利で、また、この形質が親から子供に伝わる遺伝的形質であり、なおかつ、生活史のある段階でその有利さに見合う不利さがなければ、成虫のサイズを大きくする方向の生物進化が常に起きることが期待される。このような進化が実際には進行していない。このことはその有利さを相殺する不利さが存在することを意味している。雌の産卵量、雄の交尾能力、寿命などで報告されている体のサイズの増大による適応度の上昇が、この研究が明らかにしたように、生存力の低下等によって相殺されていることが強く示唆される。しかしながら、人為選抜による体重の増加と自然淘汰による増加とが質的にも量的にも異なる可能性があることは否定できない。一般的にサイズの大きな個体の成長速度が低いことが知られているが (Robertson, 1957; 1960; 1963, Partridge *et al.*, 1999)、サイズを大きくするために必要な長い発育期間は、乾燥、栄養分の減少、微生物を含む有害物質の増大等の成育環境の悪化により幼虫が死ぬ確率を上昇させる可能性がある (Dawood and Strickberger, 1969)。このように体のサイズまたは体重について成虫と幼虫の間で適応度

の逆転現象が起きている事が示唆される。

要 約

体重に関する人為選抜がキイロショウジョウバエ *Drosophila melanogaster* において、2つの反復系統において、それぞれ13および14世代行なわれた。選抜前の雌雄の平均体重はそれぞれ1.34 mg, 0.87 mgだったが、体重の重い方向に選抜したHA系統では雌の体重が1.61 mg, 雄の体重が1.08 mgとなり、HB系統ではそれぞれ、1.80 mg, 1.25 mgとなった。一方、体重の軽い方向に選抜した結果は、HA系統の雌雄の体重は1.01 mg, 0.72 mgとなり、HB系統ではそれぞれ0.79 mg, 0.51 mgとなった。選抜結果は2つの反復系統でかなり異なり、両方向ともにB系統における反応の方がA系統におけるそれよりかなり大きかった。また、選抜に伴う相関反応として卵期から成虫に至る生存力が同時に調べられた。その結果、A, B両系統における生存力の世代に対する回帰直線は、 $Y = -0.03088X + 0.9013$ となり統計的に有意であった。すなわち、毎世代、約3.1%程生存力が低下した。一方、対照系統では $Y = -0.0053X + 0.8364$ となり回帰係数は0から有意には離れてはいなかった。以上の結果は、体重を減少させる遺伝的変異はもちろんのこと、体重を増大させる遺伝的変異も適応度を低下させる事を意味している。この事は自然集団では体重に関して安定化選択 (stabilizing selection) が働いている事を強く示している。

参考文献

- Coyne, J. A. and E. Beecham 1987 Heritability of two morphological characters within and among natural populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 117: 727-737.
- Cowley, D. E. and W. R. Atchley 1988 Quantitative genetics of *Drosophila melanogaster*. II. Heritabilities and genetic correlations between sexes for head and thorax traits. *Genetics* 19: 421-433.
- Dawood, M. M. and M. W. Strickberger 1969 The effect of larval interaction on viability in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 63: 213-220.
- Falconer, D. S. 1989 Introduction to quantitative genetics, ed. 3. Longman Scientific & Technical, Harlow.
- Fowler, K. and L. Partridge 1986 Variation in male fertility explains an apparent effect of genotypic diversity on success in larval competition in *Drosophila melanogaster*. *Heredity* 57: 31-36.
- Frahm, R. R. and K. Kojima 1966 Comparison of selection responses on body weight under divergent larval density conditions in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 54: 625-637.
- Karn, M. N. and L. S. Penrose 1951 Birth weight and gestation time in relation to maternal age, parity, and infant survival. *Ann. Eugenics* 16: 147-164.
- Kosuda, K. 1972 Synergistic effect of inbreeding on viability in *Drosophila virilis*. *Genetics* 72: 461-468.
- Kosuda, K. 1997 Artificial selection for body weight of adult flies and its correlated response in *Drosophila melanogaster* (in Japanese), *Bulletin (Liberal Arts), Josai Univ.* 21: 1-10.
- Partridge, L. and M. Farquhar 1981 Sexual activity reduces lifespan of male fruitflies. *Nature* 294:

580–582.

- Partridge, L. and K. Fowler 1993 Responses and correlated responses to artificial selection on thorax length in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 47: 213–226.
- Partridge, L., R. Langelan, K. Lowler, B. Zwaan and V. French 1999 Correlated responses to selection on body size in *Drosophila melanogaster*. *Genet. Res., Camb.* 74: 43–54.
- Prout, T. and J. S. F. Baker 1989 Ecological aspects on the heritability of body size in *Drosophila buzzatii*. *Genetics* 123: 803–813.
- Reeve, J. P. and D. J. Fairbairn 1996 Sexual dimorphism as a correlated response to selection on body size: An empirical test of the quantitative genetic model. *Evolution* 50: 1927–1938.
- Reeve, E. C. R. and F. W. Robertson 1953 Studies on quantitative inheritance. II. Analysis of a strain of *Drosophila melanogaster* selected for long wings. *J. Genet.* 51: 276–316.
- Risca, B., T. Prout and M. Turelli 1989 Laboratory estimates of heritabilities and genetic correlations in nature. *Genetics* 123: 865–871.
- Robertson, F. W. 1955 Selection responses and the properties of genetic variation. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20: 166–177.
- Robertson, F. W. 1957 Studies in quantitative inheritance. XI. Genetic and environmental correlation between body size and egg production in *Drosophila melanogaster*. *J. Genet.* 55: 428–443.
- Robertson, F. W. 1959 Studies in quantitative inheritance. XIII. Interrelations between genetic behaviour and development in the cellular constitution of the *Drosophila* wing. *Genetics* 44: 1113–1130.
- Robertson, F. W. 1960 The ecological genetics of growth in *Drosophila*. II. Selection for large body size on different diets. *Genet. Res. Camb.* 1: 305–318.
- Robertson, F. W. 1962 Changing the relative size of the body parts of *Drosophila* by selection. *Genet. Res. Camb.* 3: 169–180.
- Robertson, F. W. 1963 The ecological genetics of growth in *Drosophila*. VI. The genetic correlation between the duration of the larval period and body size in relation to larval diet. *Genet. Res. Camb.* 4: 74–92.
- Robertson, F. W. 1987 Variation of body size within and between wild populations of *Drosophila buzzatii*. *Genetica* 72: 111–125.
- Ruiz, A., M. Santos, A. Barbadilla, J. E. Quezada-Diaz, E. Hasson and A. Fontdevila 1991 Genetic variance for body size in a natural population of *Drosophila buzzatii*. *Genetics* 128: 739–750.
- Santos, M., A. Ruiz, A. Barbadilla, J. E. Quezada-Diaz, E. Hasson and A. Fontdevilla 1988 The evolutionary history of *Drosophila buzzatii*. XIV. Large flies mate more often in nature. *Heredity* 61: 255–262.
- Santos, M., K. Fowler and L. Partridge 1994 Gene-environment interaction for body size and larval density in *Drosophila melanogaster*: an investigation of effects of development time, thorax and adult sex ratio. *Heredity* 72: 515–521.
- Tantawy, A. O. and M. R. El-Helew 1966 Studies of natural populations of *Drosophila*. V. Correlated response to selection in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 53: 97–110.
- Tantawy, A. O., G. S. Mallah and H. R. Tewfik 1964 Studies of natural populations of *Drosophila*. II. Heritabilities and response to selection for wing length in *Drosophila melanogaster* and *D. simulans* at different temperature. *Genetics* 64: 935–948.
- Weigensberg, I. and D. A. Roff 1996 Natural heritabilities: Can they be reliably estimated in the laboratory? *Evolution* 50: 2149–2157.
- Wilkinson, G. S. 1987 Equilibrium analysis of sexual selection in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 41: 11–21.