

Head abnormal character in *Drosophila melanogaster* produced by selection.

YOSHIKO USHIODA

In *Drosophila melanogaster* slight deficiency of the compound eye was found only rarely in the wild type flies of Shioya, Kirishima and Bochu stocks. By the selection carried out by means of pair mating, number of these abnormal flies and degree of the abnormality gradually became increased and in the F₇ generation of selection more than 70% of the flies were abnormal in the compound eye.

The highest grade of abnormal eyes produced by selection was the complete disappearance of the compound eyes on both sides in these strains. More extreme cases of head abnormality involve a duplication of all or part of the antennae. These abnormalities appear as unilateral or as bilateral expression.

Backward selection of the head abnormal flies was tested by means of either pair mating or mass mating. In about 5 to 8 generation of selection of the abnormal heads and numbers of the abnormal flies gradually became decreased until finally no abnormal fly was found among offsprings.

It is concluded that from these experiments, the anomalous flies produced by the action of autosomal recessive genes and manifestation of these recessive genes are enhanced by selection.

選抜により生じたショウジョウバエの 頭部異常形質

潮 田 嘉 子

キイロショウジョウバエ、*Drosophila melanogaster* の正常形質である野生型集団のなかに、稀に複眼にごくわずかの異常を伴う個体が現われることがある。この個体を対交配 pair mating によって毎代選抜を行なうと、複眼異常が著しくなることが Oregon 系統を用いた実験で見出されている (Takaya, Kaji and Inouye, 1960a, 1960b, 1963)。

本研究は、野生型の Oregon 系統以外の系統でも選抜により同様の効果が現れるかどうかを確かめるため、Shioya (塩谷)、Kirishima (霧島)、Bochu (坊中) の 3 系統についてしらべた。その結果、何れの系統でもその野生型集団内に稀に複眼異常の個体が見出され、対交配によって毎代選抜を続けると、代を重ねるにしたがってその程度が強くなり、それとともに触角の重複した個体が見出された。これらの実験結果とそのメカニズムについて考察した。

材料および方法

実験に用いたキイロショウジョウバエ、*Drosophila melanogaster* の野生型の Shioya, Kirishima, Bochu の 3 系統は、1958年に京都大学から甲南大学に移管し維持している系統である。ハエの飼料としては、寒天 2%、糖蜜 17%、イースト 1.5% 混合の培地で筆者らが長年用いている所謂標準培地である。飼育温度は、全実験期間を通じて 25℃ とした。

実 験 結 果

1. 複眼異常形質の選抜

Shioya 系統の集団培養、mass culture の集団内で稀に複眼の腹側外縁部に丸味を欠いた構造をもったハエが現われることがある (Fig. 1)。その出現頻度は 0.1~0.3% 程度である。本実験では集団内から生じたこれらの複眼異常をもったハエを用いて、対交配により毎代選抜を続けた。

その結果、交配を重ねるにしたがって、複眼異常をもつ個体が増加し、それとともに複眼異常の程度も著しくなった。対交配を始めて 9 代目 (F_9) では羽化個体 1602 はすべ

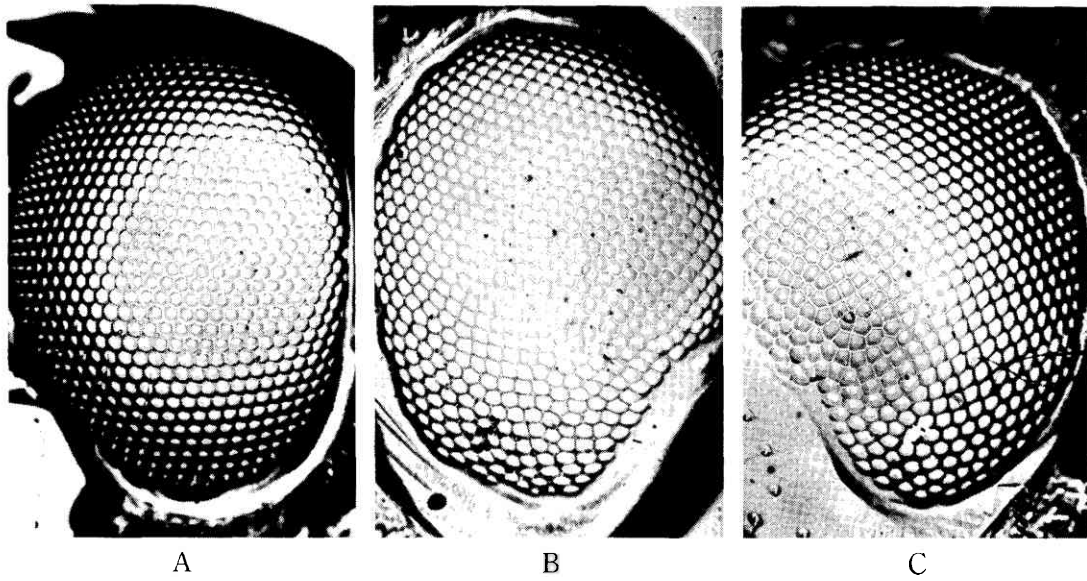


Fig. 1. Compound eye of Shioya wild type.

A. normal wild type eye.

B. and C. deficient eyes produced from mass culture stocks.

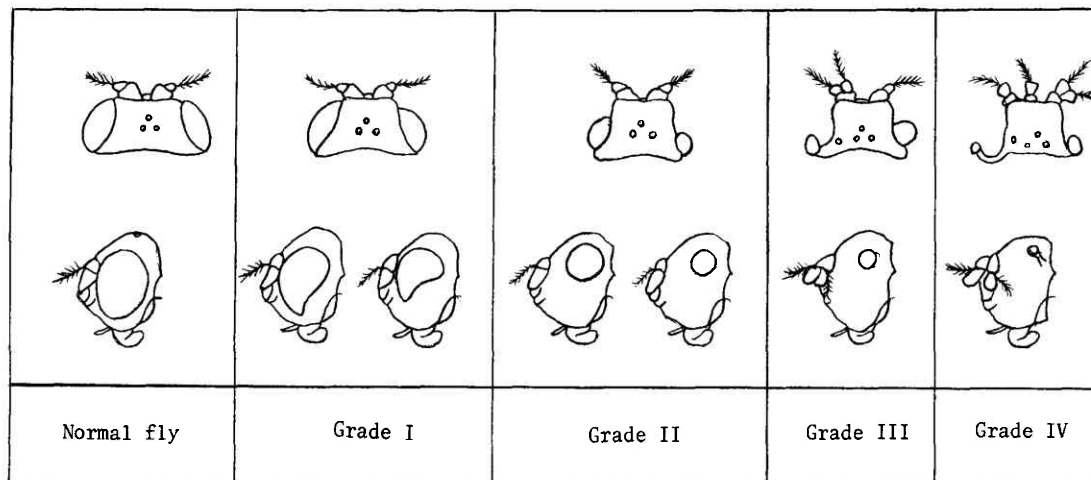


Fig. 2. Diagrams to show the different grades of head of fly by pair mating selections from Shioya stock.

Normal fly, about 700 facets.,

Grade I, deficient eye, about 600 to 500 facets.,

Grade II, deficient eye, about 300 to 100 facets.,

Grade III, deficient eye, about 50 facets., duplication of part of antenna, duplication of ocelli.,

Grade IV, complete disappearance or about 10 of facets., duplication in both side of antennae.

て複眼異常をもち、正常の複眼をもった個体は現われなかった。さらに交配をつづけると F_{14} では完全に複眼が消失した個体が生じた。また、複眼異常が著しい個体(複眼が小さくなる)では触角異常を伴ったものが現われ、代を重ねるにしたがって異常の程度は著しくなった。

Fig. 2 は複眼および触角異常の程度を 4 段階 (Grade I ~ Grade IV) に分けた図で、選抜により生じた異常個体の程度を示したものである。すなわち、Grade I では複眼の腹側外縁部が約 $\frac{1}{4}$ ~ $\frac{1}{3}$ 程度欠除した程度の個体。Grade II では複眼異常がさらに強まり、複眼が約 $\frac{1}{2}$ ~ $\frac{2}{3}$ 程度欠除したものである。しかも、左右不相称の個体が多く見出された。Grade III では複眼が著しく小さくなり、複眼を構成している小眼数は約 50 以下(正常のハエの複眼の小眼数は約 700)になり、著しい左右不相称を示し、複眼が突出している個体が見られた。一方、この Grade では触角に異常をもつ個体が現われ、正常の左右一対に対し、重複して 3 本もつ個体が生じた。また、単眼異常の個体も見られ、正常では 3 個あるのに対し、4 個となった個体、あるいは融合して 2 個になった個体を生じた。

Table. 1
Results of selection carried out by pair mating.

Generation	Total	Normal flies		Abnormal flies							
				Grade I		Grade II		Grade III		Grade IV	
		n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
F ₁	1747	1710	97.9	37	2.1	0	0	0	0	0	0
F ₂	3024	2911	96.3	109	3.6	4	0.1	0	0	0	0
F ₃	2003	1535	76.6	453	22.6	15	0.8	0	0	0	0
F ₄	6654	4318	64.9	2279	34.3	57	0.9	0	0	0	0
F ₅	4545	2499	55.0	1949	42.9	61	1.3	36	0.8	0	0
F ₆	2084	906	43.5	1098	52.7	51	2.5	29	1.4	0	0
F ₇	1137	250	22.0	681	59.9	110	9.7	96	8.4	0	0
F ₈	1014	114	11.2	617	60.9	148	14.6	135	13.3	0	0
F ₉	1602	0	0	691	43.1	686	42.8	225	14.0	0	0
F ₁₀	2361	0	0	955	40.5	1039	44.0	367	15.5	0	0
F ₁₁	3151	0	0	1387	44.0	1413	44.8	351	11.1	0	0
F ₁₂	2139	0	0	651	30.4	1083	50.6	405	18.9	0	0
F ₁₃	1329	0	0	213	14.6	819	61.6	297	22.4	0	0
F ₁₄	1461	0	0	193	13.2	939	64.3	328	22.5	1	0.1
F ₁₅	1241	0	0	204	16.4	831	67.0	206	16.6	0	0
F ₁₆	1467	0	0	96	6.5	1085	74.0	280	19.1	6	0.4
F ₁₇	1291	0	0	151	11.7	785	60.8	348	27.0	7	0.5
F ₁₈	1810	0	0	98	5.4	973	53.8	724	40.0	15	0.8
F ₁₉	1692	0	0	71	4.2	837	49.4	763	45.1	21	1.3

Grade IVでは、複眼は欠除するか、あるいは非常に小さくなり、小眼数10個以下の個体が現われた。小眼数が著しく減少した個体の複眼の大部分は、突起状になり、あたかもエビの眼柄様の構造を示した。この突起状の複眼をもつ個体を *telescoped eye (tel)* と命名することにする。Grade IVではさらに触角の重複個体、単眼の異常個体も含まれている。

Table 1 は、対交配により毎代複眼異常個体の選抜を行い F_{19} まで続けた結果を示したものである。表で示されるように各代とも約1000~6000個体のハエの頭部の異常の程度をしらべたもので、その異常の程度は Grade I-IV で表し、各 Grade に属する個体数と

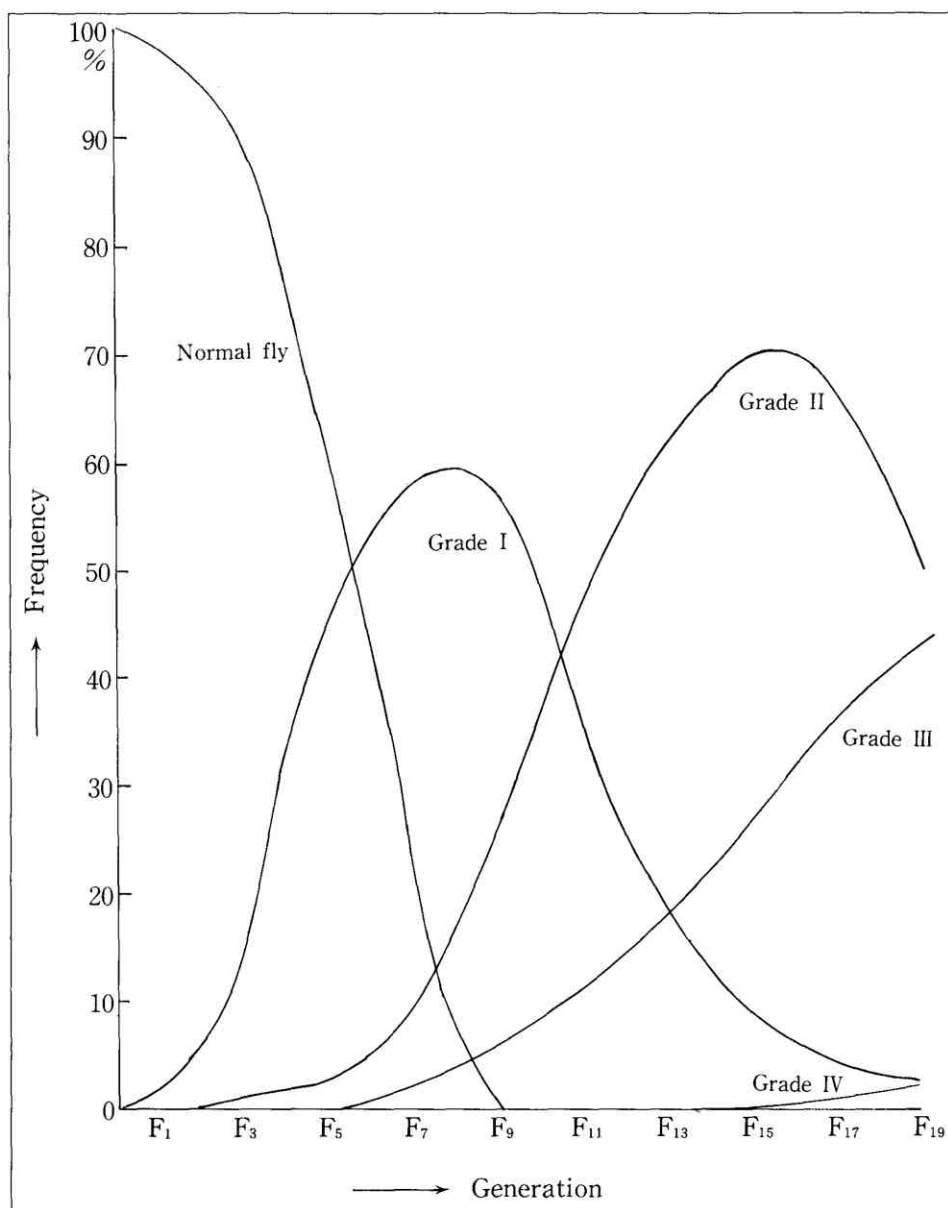


Fig. 3. Graphic representations of frequency of abnormal eyes produced by selection.

それぞれの出現率を%で示した。F₉まで交配を続けると、F₉の個体数1602のうち、正常な複眼をもったハエは全く現われず、殆んど Grade I と Grade II の異常を示した。さらに代を重ねるに従い複眼異常の程度の著しい Grade III は、すでに F₈ で現われ、これらの中でも複眼が突出した telescoped eye は F₁₀ で見出された。無眼のハエのグループである Grade IV は F₁₄ 以降において見られた (Plate 1. A.)。Table 1 でのそれぞれの Grade の消長を Fig. 3 のグラフで示した。

2. Shioya の系統の触角異常形質の選抜

実験 I では複眼異常について選抜を行なったが、集団培養の個体から対交配をはじめて F₅ になったとき Grade III の個体から触角異常を伴ったハエが見出された。この実験では、F₅ で生じた触角異常個体を用いて、さらに触角異常のハエ同志を対交配によって触角に限って選抜をつづけた。Table 2 では、実験 1 の F₅ で生じた Grade III の触角異常の個体を用い、これを親として対交配で選抜を F₈ までつづけ、選抜により触角異常がどのように強められるかを示したものである。

Table. 2
Selection of abnormal antenna from Shioya stock.

	Total	No. of normal ant.	% of abnor- mal eye	Total abnor- mal ant.	% of abnor- mal ant.	No. of antenna							
						1-1.5	2.1	2.5	2D	3	3.5	4	
F ₁	418	333	41.86	85	20.33	3	18	24	19	20	1	0	
F ₂	571	413	60.94	158	27.67	8	30	25	78	11	5	1	
F ₃	579	419	62.52	160	27.63	5	42	7	80	19	7	0	
F ₄	798	576	63.53	212	26.57	8	39	11	113	23	6	12	
F ₅	615	417	70.41	198	30.57	13	26	7	101	30	4	14	
F ₆	249	170	73.09	79	31.72	0	8	5	37	20	3	6	
F ₇	396	261	77.00	125	31.59	3	6	10	61	28	5	12	
F ₈	134	86	83.58	48	35.82	1	3	4	27	7	3	3	

この実験では、F₁ ですでに触角異常を伴った個体が20.33%で以後徐々に増加し、F₈ では35.82%のハエに触角異常が現われた。触角異常個体は複眼異常個体と同様に毎代選抜によってその個体が増加するだけでなく、代を重ねるにしたがって異常の程度は著しくなった。複眼の異常は小眼数が減少し、やがて無眼になるという傾向が示されたが、触角の場合は逆で、異常の程度が著しくなることは、触角の数が増加した。正常のハエは一对の触角 ((註) 触角は第1～第6節からなっていて、そのうち第1～第3節は太く

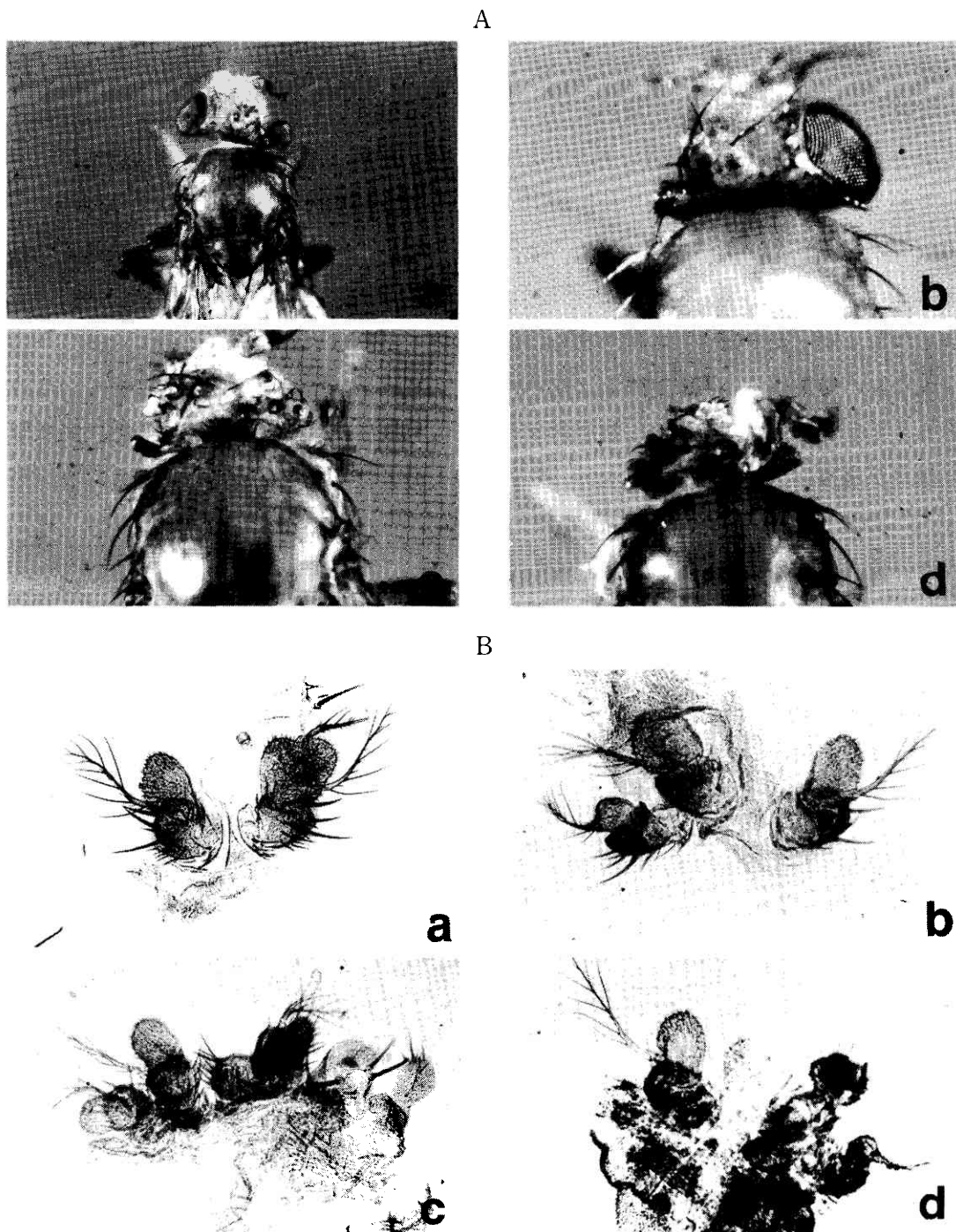


Plate 1. Varied type of abnormal head produced by pair mating selection.

- A. Different grade of abnormal eye
- a. about 150 facets in right side, b. about 50 facets in left side
 - c. telescoped eye in left and a few facets in left side
 - d. telescoped eye in left and duplicated antennae in both side
- B. Different grade of abnormal antennae
- a. incomplete duplication in right side
 - b. incomplete duplication in middle part
 - c. and d. duplication in both side

いわゆる基部をなしており、第5、第6節は枝状で触角剛毛 *arista* といわれている。触角剛毛の基部を第4節がとりまいている)をもっている。触角異常の個体の中にはこれを欠除したり重複した個体が現われた。欠除した個体はごく少数で、一本ないし片側が不完全な触角(表では1~1.5と示す)を持つもの、重複個体では1対の触角以外に不完全な触角が加わったもの(表では2.5と示した)、左右の触角が重複(2本ずつ融合し、それぞれ触角剛毛は1本ずつ、表では2D)した個体、完全な触角を3本もつ個体(表では3と示す)、さらにこの3本に不完全な触角が加わったもの(表では3.5)、両側に2本ずつ計4本(表では4)の触角をもつ個体などである(Plate 1. B)。

これらの触角異常の現われ方およびその異常の程度と複眼異常の表現と密接な関係があることがわかった。つまり、複眼形成が著しく抑制され小眼数が減少すると、同じ側の触角が重複し、複眼が完全に欠除すると重複を伴った触角異常がさらに顕著になった。

3. Kirishima 系統の触角異常形質の選抜

実験1、2で用いた Shioya の系統のハエは選抜により複眼異常のみならず触角異常をもつ個体が現われ、選抜をつづけることにより異常の程度は顕著になった。このようなことが他の野生型の系統でも生じるかどうかを確かめるため、この実験では Kirishima 系統を用いて、実験2と同様の方法で対交配によって選抜を行った。その結果、Kirishima 系統でも Shioya 系統と同じく複眼異常が生じ、F₅では触角異常をともなった個体を生じた。そこでF₅で生じた触角異常個体を用い、これを親として対交配を行な

Table. 3
Selection of abnormal antenna from Kirishima stock.

	Total	No. of normal ant.	% of abnor- mal eye	Total abnor- mal ant.	% of abnor- mal ant.	No. of antenna					
						2.1	2.5	2D	3	3.5	4
F ₁	271	226	48.34	45	16.61	24	4	12	17	0	0
F ₂	441	339	53.74	102	23.13	27	7	26	40	2	0
F ₃	550	422	54.91	128	23.27	19	46	13	50	7	3
F ₄	540	416	56.66	124	22.96	21	14	30	57	2	0
F ₅	753	565	64.39	188	24.97	39	20	61	61	5	2
F ₆	390	283	65.13	107	27.44	6	13	37	34	3	14
F ₇	193	120	77.52	73	37.83	3	9	12	23	2	4
F ₈	205	138	78.05	67	32.68	1	11	12	27	9	7
F ₉	162	98	82.10	64	39.51	0	3	12	25	18	6
F ₁₀	228	133	84.65	95	41.67	0	6	13	49	19	8

い触角についての選抜を行なった。

Table 3 は F_{10} まで選抜を行なった結果を示したものである。表で示されるように、 F_1 では羽化個体中すでに16.61%が触角異常をもち選抜を重ねるにしたがって出現率が増加し、 F_{10} では41.67%を占めた。同時にまた、触角異常の程度も代を重ねるにしたがって著しくなる傾向が見られた。この実験により Kirishima 系統も Shioya 系統と同様に選抜により触角異常が強められた。

4. Bochu 系統の触角異常形質の選抜

Shioya, Kirishima 系統と同様に野生型の中で Bochu 系統にも上の実験結果と同じく、選抜によって触角異常の系統が著しくなった。Table. 4 は上の実験と同様、複眼の選抜過程で生じた触角異常個体を用いて、 $F_1 \sim F_7$ まで選抜を行なった結果を示したものである。この系統でも上記2系統と同様に F_3 ですでに著しく触角の重複個体が生じ、選抜によってその効果は著しくなり、上の2系統と類似の傾向が見られた。

Table. 4

Selection of abnormal antenna from Bochu stock.

	Total	No. of normal ant.	% of abnor- mal eye	Total abnor- mal ant.	% of abnor- mal ant.	No. of antenna							
						1~1.5	2.1	2.5	2D	3	3.5	4	
F_1	471	341	44.59	130	27.60	6	35	14	48	27	0	0	
F_2	360	238	63.33	122	33.90	1	25	15	73	8	0	0	
F_3	521	358	57.58	163	31.09	5	46	10	70	19	8	5	
F_4	345	246	65.98	98	28.55	0	13	9	50	17	6	3	
F_5	349	247	68.76	102	26.36	2	10	13	49	18	7	3	
F_6	344	245	71.22	99	28.78	2	8	15	45	23	4	2	
F_7	437	301	70.45	136	31.12	3	11	18	72	20	7	5	

実験2～4で示されたように3系統とも、選抜によって複眼異常が顕著になり、 F_5 になって触角異常を伴った個体が多数生じた。これを親として、それぞれの系統で対支配による頭部異常をもつ個体の複眼および触角異常の出現率を比較してグラフにまとめたのが Fig. 4 である。

図で示されるように、対交配による選抜によっておきた複眼異常の出現率は、3系統間でや、相異があるが、何れの系統も代を重ねるにしたがって増加してきた。とくに Shioya 系統では、 F_8 で、Kirishima 系統では F_{10} で羽化個体のうち85%が複眼異常を伴った。触角異常については3系統とも選抜によって著しくなる傾向が見られた。しかし、

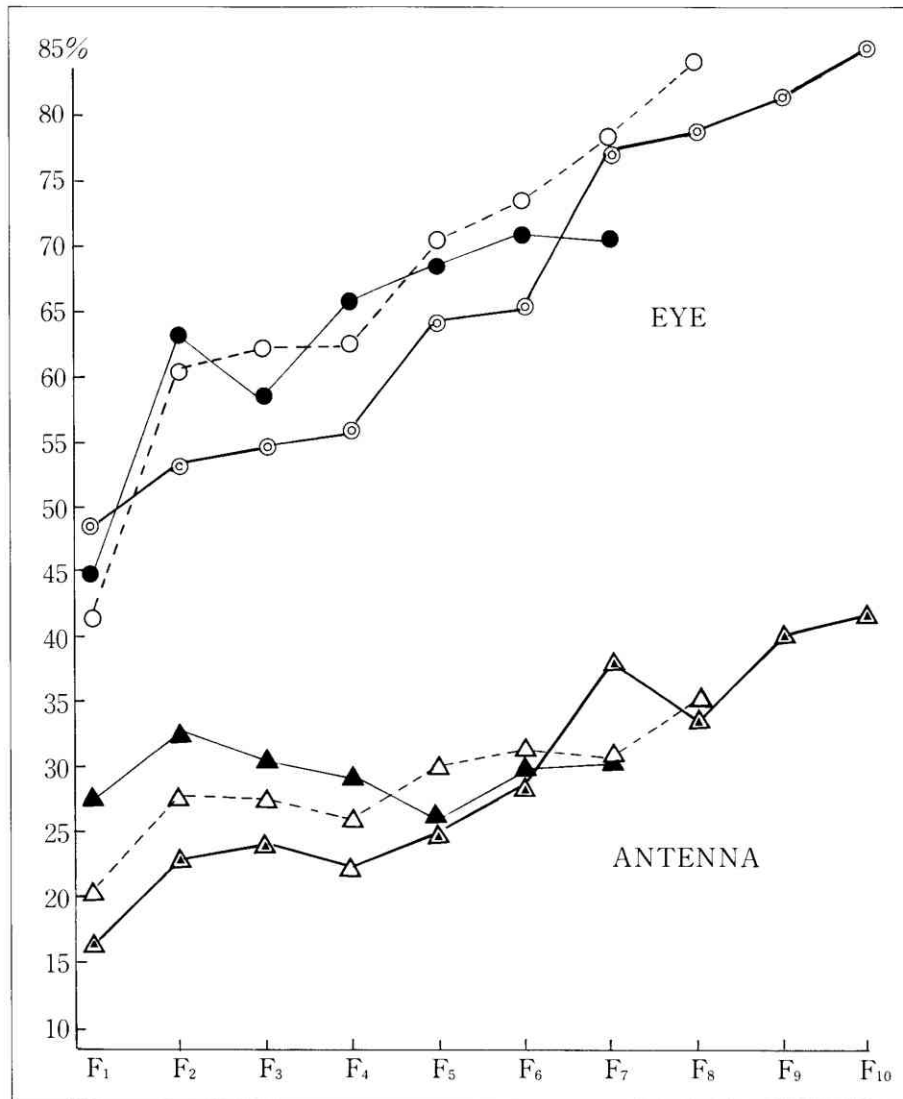


Fig. 4. Selection of abnormal antenna and compound eye
○△ Shioya, ◎△ kirishima, ●▲ Bochu

触角異常をもつ個体の増加の程度は複眼程著しい選抜効果はみとめられなかった。

考 察

キイロショウジョウバエ、*D. melanogaster* の Shioya, Kirishima および Bochu 系統の野生型集団内に稀に複眼外縁部がわずかに欠除した個体が生じる。これらの複眼異常をもつ個体を対交配によって毎代選抜を続けていくと、3 系統ともそれぞれ異常の程度が著しくなり、やがて複眼は消失し、無眼の個体が生じた。同時に何れの系統とも複眼異常の著しい個体では、触角異常を伴うことが見出された。一方、これら触角異常個体を毎代選抜を続けると、触角異常が著しくなり、触角の重複個体が生じる。そしてその異常の程度は、複眼を構成している小眼数の減少と反比例する。つまり触角は減少せず

に重複していくという傾向がみとめられた。

ショウジョウバエの野生型の表現はいうまでもなく正常形質である。ところが、この実験で示されたように野生型の系統によっては、対交配により毎代選抜を続けていくと、著しい形質異常が生じることが見出された。同様のことがすでに Oregon 系統で選抜によって複眼異常が著しくなることが Takaya, Kaji and Inouye (1960a, 1960b, 1963) によって見出されている。これらの実験では、複眼が選抜によって浸蝕されたような状態になることから erosion eye と称され、野生型から複眼異常をもつ形質が生じたことから、選抜によって野生型に潜在的にある複眼異常の形質を、evoke (引き出す) したと説明されている。

Glass (1944, 1949) および Gardner and Stott (1951) らは、キイロショウジョウバエおよびオナシショウジョウバエ、*D. simulans* の野生型のストックから頭部に異常をもった tumorous-head を見出している。彼等は選抜によってこのような頭部異常がどのように変化するかはしらべていないが、野生型集団から生じた原因を recessive modifiers (劣性の変異遺伝子) によるとしている。同様に野生型集団の中から研究室で飼育されていた Nanjyo、南条 (福井県) 系統の集団の中から無眼のハエが見つかった (大島, 1988)。大島によると、この無眼の遺伝子は第2染色体上の遺伝子でこの遺伝子は複数かどうかは不明ということである。

一方突然変異種の Notch-deformed という系統では同じく頭部異常をもった個体が現われることがあり、しかも低温でその表現が著しくなることが Hillman (1961) によって報告されている。Hillman は、このような温度によって頭部異常、とくに複眼および触角異常の表現の変化は suppressor (抑圧遺伝子) および、enhancer (促進遺伝子) によると推定している。本実験で用いた3系統の野生型の形質異常は温度条件によって変化しないことも確かめている。また、本実験で見出された触角、複眼の異常を同時に伴うという類似の形質はすでに突然変異種として、spineless aristapedia が知られている。この突然変異体は温度感受性の Homeotic mutant (異形化突然変異体) で Schubinger and Alpert (1975) によって触角の重複にともない複眼の大きさが減少するということが報告されている。

本研究で用いられた何れの系統も、選抜によって無眼になったハエを backward selection (逆選抜) によって5～6代交配を続ける。あるいは選抜を中止して集団培養を7～8代続けることによって、複眼が再び大きくなりやがてもとの野生型のような集団にもどることが確かめられた。また、選抜によって生じた頭部異常個体は雌雄による差がみとめられなかった。

以上のようなことから、これら野生型の系統は見かけは正常型であるが、潜在的に複眼や触角異常を引き起こす常染色体に位置する複数の劣性遺伝子をもっており、選抜に

よって劣性遺伝子の発現が強められたと考えられるが、さらに、それらの遺伝子の位置が決められるかどうか、決められるとしたらどこであるかを決定する必要がある。何れにしても、複眼異常が著しくなり複眼が消失の傾向を示すと、複眼と同じ側の触角に重複がおきるということは発生遺伝学的に極めて興味深い。

摘 要

1. キイロショウジョウバエの野生型の Shioya, Kirishima, Bochu 系統は集団培養下でごく稀に複眼がわずかに欠けた個体が見出される。

2. 複眼異常をもつ個体を対交配により毎代選抜を続けると、代を重ねるにつれてその異常の程度が著しくなるとともに、F₇では、70%が複眼異常をもち、やがて羽化個体のすべては異常個体となり、さらに複眼は消失して無眼のハエが生じた。

3. 何れの系統とも複眼異常が著しい個体では触角異常を伴い、その異常の程度は、複眼の小眼数の減少と反比例することが見出された。

4. 頭部異常個体を対交配によって逆選抜をつづけるか、あるいは選抜を中止して集団培養をつづけると再び複眼が大きくなり、やがてもとの野生型集団にもどることが確かめられた。

5. これらの野生型の系統は潜在的に頭部異常を引き起こす複数の常染色体に位置する劣性遺伝子をもち、選抜によってこれらの遺伝子の発現が強められたと推定した。

附記

この研究は1969年4月～1984年3月の間、甲南大学理学部生物教室で行なった実験の一部をとりまとめたものである。

参考文献

- Gardner, E. J., and Stott, G. H., 1951: Genes producing a maternal effect and modifiers of tumorous head in "wild" and tumor bearing stocks of *Drosophila melanogaster*. Genetics 36, 72-83
- Glass, H. B., 1944: The effect of X-rays upon the action of a specific gene in *Drosophila melanogaster*. Genetics 29, 436-446
- _____, 1949: The distribution of erupt \pm suppressor-erupt in *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. Proc. 8th Intern. Congr. Genet., Suppl. Hereditas 582-583
- Hillman, R., 1961: A genetically controlled head abnormality in *Drosophila melanogaster*. I. Origin, description, and genetic analysis. Genetics 46, 1395-1409
- 大島長造、1988: 生物時計の遺伝学、東海大学出版会
- Schubinger, G., and Alpert, G. D., 1975: Regeneration and duplication in a temperature

- sensitive homoeotic mutant of *Drosophila melanogaster*. Develop. Biol. 42, 292-304
- Takaya, H., Kaji, S. and Inouye, I., 1960a: Hereditary characters of *D. melanogaster*, evocable through changed media. D. I. S. 34, 107-108
- _____, 1960b: A new hereditary character of the compound eye of *Drosophila melanogaster*, evoked through nutriments and susceptible to selection. Mem. Konan Univ. Sci. Ser. 4, 115-155
- _____, 1963: On the inheritance of the erosion eye in *Drosophila melanogaster*. D. I. S. 37, 121-123