

キイロショウジョウバエの交雑実験のいろいろ

前 田 米 太 郎

— は じ め に —

ハエは飼いにくいから、かけあわせの実験などはとてもできないだろうとお考えの方が多いのですが、盛夏の候を除いて一寸した注意で容易に飼育できるし、交雑もそれほどむづかしいものではありません。今夏、尼崎市若草中学校の生物グループの生徒さん達が、同校の足立先生のご指導の下に、交雑実験をされ、6月～9月のハエの飼育には最悪の時期に、クーラー等の設備もない教室で、大体理論値に近い分離比を出され、大変感心させられました。キイロショウジョウバエは、8日～10日で卵から成虫になるので交雑の結果を極めて早く知ることができるし、肉眼でも識別できる数多くの突然変異系統があり、染色体上における遺伝子の位置がよくわかっていることなどから、中学校や高等学校での遺伝の実験材料としては最も適していると思います。特に高等学校では、ハエの交雑実験を実際にやっておくと、単性雑種・両性雑種・伴性遺伝・連鎖・交叉などの現象を会得することができる。最近の大学入試問題の傾向としてハエのことがよく出ますが、そのような問題の理解に大いに役だつことと思われまふ。全生徒にさせることは飼育設備・実験器具などから不可能かと思ふので、生物研究部などに交雑実験をやらせて、ハエの数の計算 (counting) を授業のときにやるようにすれば割合うまくゆくのではないかと思います。私が現在飼育しています系統 (後述) で行ないいろいろの交雑実験の例をあげてその参考にしたいと思ふ。ハエはご希望の学校へはお願ひしますからお申し越し下さい。

I. 飼 育 法

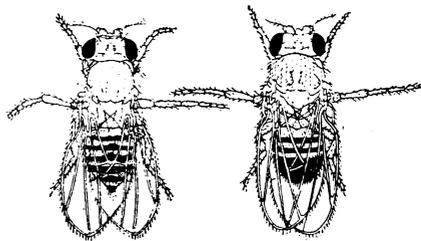
ハエの飼育法についてはいろいろの教科書・実験書に出ておりますが、私が十数年来やっております方法は、**兵庫生物第4巻第3・4号 pp.189～191「キイロショウジョウバエの飼ひ方」**に書いてありますのでごらん下さい。印刷所のミスで頁が前後しているところがあって読みにくいので、ご希望の方には正しい別刷がありますのでさしあげます。

ハエの飼育で私の経験した最も大切なことは、器具・餌などの念入りな滅菌より、新しく作った餌にイーストの濃い懸濁液を入れることと、新しい餌にうつすハエの数を多くすること、そしてできるだけ25°C近くの温度で飼うこと、作った餌にはその日の内にハエを入れるこ

とだと思ひます。ハエにはカビが大敵で上の4つのことはカビをはやさない方法ともいえます。このようにすればカビを防ぐ薬品を入れなくても大丈夫です。

II. 交雑の方法

a. 雌雄のみわけかた



♀ ♂
キイロショウジョウバエの雌雄

図でもわかりますように、

1. 雄は雌より一般にやや小型であり、
2. 雄では尾部の先端の2つの環節が全体に黒くなっています。

この2点で慣れれば肉眼で容易にみわけられます。羽化直後の若いハエでは、胴部が雌雄ともに細長く、また色素の沈着が充分でないため、尾部の先端の黒い環節で見分けることは不可能ですが、尾部の外部生殖器をみると、雄では交尾の際に使用するやや黒味を帯びた把握器 (clasper) があって割れ目のように見え、また特殊な形をした剛毛があるので雌と区別することができます。

b. かけあわせのしかた

母親 virgin を母親にしなければなりません、ハエは羽化してから24時間たつと交尾はじめるので、飼育瓶中にすでに羽化しているハエは、交尾をおえたものもいると考えられるので、まず成虫を残らず麻醉瓶の中に追い出してとりのぞき、翌日——追い出してから24時間以内に——羽化しているものの雌を母親として使用します。一般に交雑実験では、劣性形質をもったものを母親にしますと、F₁を見て母親が virgin であったかどうかを知ることができるので重宝です。

父親 母親と同様にしてとりだした雄でもよいことは勿論ですが、雄は童貞でなくてもよいので、羽化後2日～4日経たものでもよろしい、あまり古いものはよくありません。2系統間でかけあわせをするとき、上の方法

で両系統ともに virgin と童貞がえられるので、母親と父親の系統を逆にした 2 種類のかけあわせ実験ができます。結果は伴性遺伝以外は逆交雑でもほぼ同じになるはずです。

ハエのいれかた キイロショウジョウバエの飼いかた(兵庫生物第 4 巻第 3・4 号)で述べました材料と方法で餌をつくり、ちり紙で瓶の内側についた水滴をよくぬぐって、ちり紙はそのまま器壁にそわせて餌につき立てる。そして、ちり紙をたてたところを下にして瓶を横にねさせる。ここへ交雑させるハエの両親を入れるのですが、計画した交雑実験に必要な形質をもったハエであるか、また雌雄のまちがいはないかをもう一度よく確かめてから、ハエをヘラですくって横に倒した新しい餌にうつします。このときあまり餌に近いところにおくと、餌から水がでてきてハエの翅がぬれて死ぬことがあるので、ハエは瓶の口のあたりか、ちり紙の上において瓶に綿栓をします。かけあわせるハエの数は 10 対～20 対を 1 つの瓶に入れたほうが、カビがはえにくく、結果がよらしい。雌雄同数入れるよりも雌：雄 = 2：1 ぐらいにした方がよい。このように沢山の virgin を得るためには親にする系統の瓶が 4 本～5 本は必要ですから、交雑実験をする前にまず親にするハエを大いにふやしておく必要があります。

ハエの発生 こうして瓶に入れたハエは、10分～20分経過すると麻酔からさめて動きまわるようになり、間もなく交尾をはじめます。そして 1 日～2 日たつと餌の上や、餌の近くの瓶壁に、針の先のような小さい白い卵をうみはじめます。親を入れてから 6 日～7 日たつと小さなうじがふえはじめ、餌の表面はジャム状になってきますが、この頃には親ハエを追い出さねばなりません。これは F₁ と親との交尾がおこるからです。参考までに発生に要する時間を示しますと

ふ化後の時間	経	過
0 時間	ふ	化 1 齢幼虫
2 5	第 1 回脱皮	2 齢幼虫
4 0	第 2 回脱皮	3 齢幼虫
9 6	幼虫表皮硬化	
1 0 8	蛹 化	
1 4 5	複眼の着色始まる	} 蛹
1 6 5	剛毛の着色始まる	
1 9 5	羽 化	成虫

駒井編 “ショウジョウバエの遺伝と実験” より

羽化してきたハエは、毎日 1 回、同時刻頃に、麻酔瓶に追い出して麻酔し、各形質を雌雄別に counting し、記録しておきます。毎日 1 回 counting するのは、形質の表われ方が日を追って変化するかどうか、また、ある形質のハエが他の形質のハエよりも早く発生してくるようなことがあるかどうかを知るのに役立ちますし、また、戻し交雑をするときに、F₁ の virgin をとるのに都合がよいので、1 日少なくとも 1 回は counting するようにしておいたほうがよい。

Ⅲ. 現在筆者が飼育している系統

次のような系統を飼育していますから、ご希望の方は少なくとも 1 週間前にあらかじめご連絡下さって、当日私の学校までお越し下さいればハエをお預けいたします。「どんな系統を何本(牛乳瓶)何日の何時頃とりにゆく」というふうにお知らせ頂ければ用意します。

和名 キイロショウジョウバエ

学名 *Drosophila melanogaster*

野生型 (正常型) の系統

Oregon 米国で採集され米国及び日本で長い間飼育を続けられたもので、この系統が交雑実験の野生型としてよく用いられます。

突然変異の系統

第 I 染色体上に遺伝子があるもの (伴性遺伝をする)

y · w · f (yellow 0. 黄体色, white 1.5 白眼, forked 56.5 叉状剛毛)

w^e (eosin 1.5 エオシン眼, w の複対立遺伝子)

B (Bar 57. 棒眼, 個眼減少し棒状)

第 II 染色体上に遺伝子があるもの

b (black 48.5 黒体色)

b. sf (黒体色で safranin 60. 暗赤色眼)

Cy (Curly 48.5 附近 翅上方にわん曲)

cn (cinnabar 57.5 朱色眼)

pr (purple 54.5 紫紅色眼)

vg (vestigial 67. 痕跡翅)

bw (brown 105. 褐色眼)

pu (pupal 54.5 蛹状翅)

uex (unexpanded 55.7 付近 私が神戸で採集し飼育していた野生型の中に見出した突然変異で、翅が蛹状、後脚がわん曲し、後部小楯板縁剛毛異常：兵庫生物・4 巻 2・5 号参照)

uex · cn (uex で朱色眼)

uex · cn · bw (uex で白眼 cn と bw の相関作用で白眼になる)

第 III 染色体上に遺伝子があるもの

se (sepia 26. セピア眼)

e¹¹ (ebony 70.7 黒檀体色)

第Ⅳ染色体上に遺伝子があるもの

ey (eyeless 0.2 複眼円く小さい)

[注] 遺伝子記号は大文字で書いてあるものが優性で、小文字のものは劣性です。また数字は遺伝子のその染色体上での位置で、同一染色体上の2つの遺伝子の位置(数字)の差は交叉率を表わします。

Ⅳ. いろいろの交雑実験

Ⅲに書きました系統の内、野生型と著しく形質が異っていて、肉眼でも容易に識別しうるような突然変異の系統を選び、これを用いたいろいろの交雑法を以下に述べたいと思います。

a. 単性雑種

野生型 (Oregon) ×

uex, vg, b, bw, se, e¹¹の1つ

[注] すでに書きましたように劣性の系統を母親にしたほうが、母親が virgin であったかどうか確かめられて好都合です。

この交雑の結果は、F₁はすべて野生型で、F₂は野生型：劣性型 = 3 : 1の比で表われますが、これらの劣性遺伝子の中には致死作用を伴うものがありますので、4 : 1あるいは5 : 1と劣性型のハエが減ることがあります。どのくらい減るかは F₁を戻し交雑するとよりよく知ることができます。

b. 両性雑種

両性雑種は異った染色体(相同でない染色体)の上にある2対の遺伝子によっておこる遺伝現象ですから、形質の特徴の著しいものを選びますと、次のようなくみあわせが考えられます。

cn × e¹¹ bw × e¹¹ vg × se

uex × se vg × e¹¹ uex × e¹¹

この6つの交雑は、教科書式の記号で表わすと、AaBb × aaBB にあたり、いずれの場合も F₁は野生型(AaBb)となり、F₂は野生型(AB) 9 : 一つだけ劣性形質をもっているもの (Ab) 3, (aB) 3 : 劣性形質を二つ併せもったもの (ab) 1の割合で表われます。両劣性形質を併せもったものが出てきますので、2つとも眼色の突然変異系統であったり、体色の突然変異系統であったりすると、2つ重なったものがどのような形質になるか判らない場合が多いので、このようなかけあわせはさけたほうがよい。上のような交雑で両劣性形質を併せもったハエが $\frac{1}{16}$ えられますが、これを分離して飼育し、これに野生型をかけて F₁をつくり、さらに F₂をつくると上と同じように 9 : 3 : 3 : 1 に分離しますが、これは AABB × aabb というかけあわせに当り、また、後者は教科書によく出てくる AaBb × aabb という戻し交雑で、生徒に実験させる場合理解させやすいので (ab) 型を飼育しておくとう便利で。

c. 三性雑種

異った3対の染色体上にある3対の遺伝子によって生ずる遺伝現象が三性雑種ですから、私の飼育している系統の中では次のような交雑が適当と思います。

vg · e¹¹ × ey uex · e¹¹ × ey

[注] ey は肉眼ではやや見分けにくい形質ですが、第Ⅳ染色体上の遺伝子は数が少なく適当なものがないのでこれを用いました。

この交雑は、AAbbcc × aaBBCC にあたり、F₁はどちらの場合でもすべて野生型(AaBbCc)で、F₂には野生型(ABC) 27 : 一つだけ劣性形質をもったもの (ABc) 9, (AbC) 9, (aBC) 9 : 二つの劣性形質をもったもの (Abc) 3, (aBc) 3, (abC) 3 : 三つ劣性形質をもったもの (abc) 1の比でそれぞれの形質のハエがみられます。この場合も (abc) 型のハエを分離して飼育しておく後に役立ちます。

d. 致死遺伝

遺伝子の中には致死作用をとともなるものがあります。

野生型 × uex

野生型 × vg

この交雑では F₁はすべて野生型となり、F₂が野生型 3 : 劣性型 1の割合であられることは単性雑種の項で述べましたが、F₂では 3 : 1とならず、uex を用いた場合には 4.7 : 1となります。これは1つの瓶の中での野生型との競争ということもありますが、この劣性遺伝子の致死作用も加わっているようです。

Cy (翅が上方にわん曲)は、この遺伝子をホモにもつ個体は死にます。飼育をつづけるときはヘテロの状態にしておかねばなりません。優性遺伝子は一般にホモで致死作用をあらわすものが多い。

e. 遺伝子の相関作用

教科書にとりあげられるときかのクルミ冠のように、2つ以上の遺伝子が同時に働くと元来の形質と全く異った形質をあらわすことがあり、ハエにもこの現象がみられます。

cn × bw

cn と bw は同じ第Ⅱ染色体上にあつて、この交雑による F₁は野生型で、F₂には野生型 2 : cn 1 : bw 1の比で形質の分離がみられます。そして F₂の cn と bw を分離してそれぞれ同胞交雑をおこない F₃をつくると、白眼のハエが少数であります羽化してきます。これが cn と bw の両遺伝子を併せもったハエで cinnabar, brown とよびます。Ⅲの項で書きましたように cn は朱色眼で、bw は褐色眼ですが、この両遺伝子の相関作用によって眼が白色になります。

f. 中間遺伝

優性遺伝子が完全に優性でないとき、F₁は両親の中

間的な形質を示す。このような優性を不完全優性といい、このような遺伝現象を中間遺伝といいます。B (棒眼) がこのよい例です。B 遺伝子は X 染色体 (第 I 染色体) 上にあります。

野生型 × B

どちらを母親としてもよろしいが、この F₁ の雌の複眼を顕微鏡でしらべますと、個眼の数は約 360 個あります。B のホモの雌は約 70 個、野生型の雌では約 780 個ですから、ヘテロのものではほぼその中間の数になっています。(B 遺伝子は X 染色体上にあるので X Y 型の性決定をするショウジョウバエでは、B ヘテロの雌というのはありません。)

g. 複対立遺伝子

野生型 ♀ × w^e ♂ w^e ♀ × w^o

野生型の雌と w^e (eosin) の雄を交雑しますと、F₁ はすべて野生型となって w^o (eosin) が劣性であることがわかりますが、w^e の雌と w の雄を交雑しますと F₁ はすべて w^o になります。つまり w^e は野生型に対して劣性で、w に対しては優性であることがわかり、w < w^e < 野生型の関係がみられます。このような関係にあるものを複対立遺伝子とよんでおります。eosin は w (white) の複対立遺伝子であるので w^e という記号であらわします。white にはこの他 w^a (apricot), w^c (cherry), wⁱ (ivory), w^b (blood) など多くの複対立遺伝子があります。

h. 連鎖

(ア) X 染色体上の遺伝子の連鎖

y · w · f ♀ × 野生型 ♂

この交雑は有名な十文字遺伝で雌は y · w · f · に、雌は野生型になる。この F₁ の雌雄をかけあわせると F₂ は大部分が y · w · f · が野生型になりますが、y だけ (黄体色で眼も剛毛も正常な個体), w だけ, f だけというような親にはなかった新しいハエが少数ずつできます。これは染色体がぎれて相手方の相同染色体に組みかわったもので、この現象を交叉と呼びます。新しい組合わせの個体数 × 100 / F₂ の総個体数 を交叉率といい、これは遺伝子間の距離が離れているほど高い。f (叉状剛毛)

は肉眼では野生型と見わけることができませんから、肉眼的な y · w だけに注目して交叉率を計算するとよろしい。解剖顕微鏡では f を充分みることができます。

(イ) 常染色体上の遺伝子の連鎖

uex. cn × 野生型

このかけあわせは aabb × AABB にあたり、F₁ はすべて (AaBb) です。この F₁ 雌に uex. cn の雄を戻し交雑します。つまり AaBb × aabb なるかけあわせをやってみますと、野生型 (AB) と uex. cn (ab) がほぼ同数羽化してきますが、その他に uex だけ (蛹状翅で眼は正常), cn だけという交叉型の個体のごく少数出てきます。この結果から、h の (ア) で述べた方法によって交叉率を求め、遺伝子間の距離を知ることができます。uex と cn の間はきわめて近いのごく僅かしか交叉型は出ません。uex. cn. bw を使って三重劣性遺伝子の連鎖と交叉をしらべても面白いと思います。

i. 伴性遺伝

すでに g (複対立遺伝子) の項でも、また h の (ア) (X 染色体上の連鎖) の項でも述べましたように、y · w · f × 野生型というかけあわせは、y · w · f が X 染色体の上にありますから特殊な遺伝のしかたをし、子孫は性によって形質の分離のしかたに違いが出てきます。y · w · f を母とし野生型を父とすると、いわゆる十文字遺伝をして雌が野生型に、雄が y · w · f となります。このかけあわせは性別と形質のちがいが一致し、♀は野生型で、白眼はすなわちだと生徒がよろこんで counting する実験です。またヒトの色盲と同じ遺伝様式ですから、このことから生徒の興味をひくようです。

—— おわりに ——

以上私の飼育している系統の中で特徴の著しいものを選んで、いろいろの交雑法をかいてみました。実験した結果のまとめ方など詳細にわたってお知りになりたいときは、次のような文献をおしらべになるとよいと思います。

駒井編 ショウジョウバエの遺伝と実験 培風館 '52
篠達他編 遺伝学ハンドブック 技報堂 '56
古畑他監修 遺伝の実験法 裳華房 '60