

キイロショウジョウバエの不伸翅突然変異 (unextended:uex) の翅形成に及ぼす温度の影響について

前田米太郎

1958年9月3日、神戸中央卸売市場で採集し、勤務校で飼育を続けていたキイロショウジョウバエの中に、蛹期のままの伸展しない翅をもったハエを、1959年10月25日に発見し、交配によって調べた結果、この遺伝子が第II染色体の55.7付近に存在することや、未だ発表されていない新しい突然変異であることがわかったので、unextended (略称 uex)と称し、1962年1月に DIS (Drosophila Information Service) 36号に報告した。

uex と同じような翅の突然変異体に痕跡翅突然変異 (vestigial: vg) —— 翅と平均棍が著しく退化して痕跡状、uex と同じ第II染色体上に遺伝子が存在する突然変異 (図1) —— があるが、このハエは幼虫期の後期を高温で飼育すると、元来痕跡的に小さい翅が伸びて、ときには正常型近くまで大きくなることが知られている。uex でもこのような現象が見られるのではないかと考え、発生過程のいろいろの時期を高温で飼育し、これが翅の伸展にどのような影響を与えるかを調べ、翅を伸展させるのに有効な温度はどれくらいか、温度効果の大きい時期 (感温期) は発生過程のどの時期かな、どについて研究したのでその結果について報告したい。この研究を行なうにあたり指導助言を賜わりました神戸大学理学部藤井祐一・川辺昌太郎先生に深甚の謝意を表します。

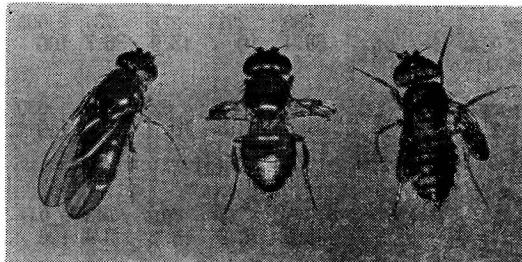


図1 野生型(正常型), 痕跡翅(vg), 不伸翅(uex)

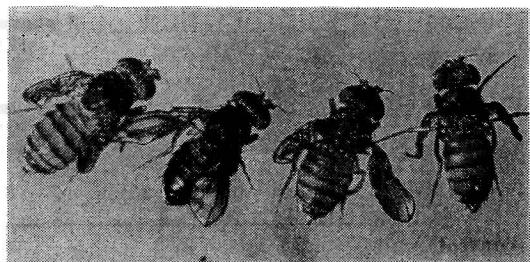


図2 左から type 1, type 2, type 3, type 4

I 予備的な実験

新しく作った餌に成虫15~20対を入れ、24時間産卵させてから成虫を追い出す。卵は間もなくふ化するが、ふ化した幼虫を25°Cで5日間飼育し、6日目は24時間30°Cで飼育して再び25°Cにもどすと、産卵後8~9日で羽化し始める。このほか上と同じ方法で、産卵後7日目、8日目、9日目を30°Cで24時間飼育するグループ、またそれぞれの日から48時間30°Cで飼育するグループ及び発生期間中ずっと25°Cで飼育するグループ (control) をつくる。これら9グループから羽化してくるハエを、翅の長さ・形によって次の4つのtypeに分けて記録する (図2)。

type 1. uex の普通型。type 2. 両翅が普通型よりも伸展しているもの。type 3. 片翅だけが伸展しているもの。
type 4. かかえ型——翅の形は普通型であるが、下方にわん曲して胴をかかえるような形になっているもの。

実験の結果は表1の通りであった。

同時に産みおとされた卵でも発生速度に遅速があるので、産卵後9日目に一せいに羽化するということではなく、羽化の早いものと遅いものでは数日の開きがある。そこで、羽化してくるであろう時間を予め計算しておいて、その時間から24時間だけに限って羽化したハエを調べた。この方法で発生速度の遅速による高温処理を受けたstageのバラツキは或程度カバーできたものと思われる。表1から次のようなことがわかる。

1. 両翅が伸展する個体が多くみられるのは、ふ化後6, 7日目に30°Cで24時間飼育した場合と、5, 6日目に30°Cで48時間飼育した場合であり、この時期は発生時間から考えると、前蛹期から中蛹期にかけてのstageに相当する。
2. 表1は♀♂別にして表わしていないが、片翅だけ伸展するものは♀に極めて多く、両翅ともに伸長するものや普通型は♂に多かった。その理由はわからない。なお、このuex突然変異体は♂のviabilityが低く、♀♂比は0.7くらいである。

表 1. 種々の発生時期における高温飼育と翅の伸びの関係

| | 0 日 | 1 日 | 2 日 | 3 日 | 4 日 | 5 日 | 6 日 | 7 日 | 8 日 | 9 日 | : 産卵 | | : 25°Cで飼育 | | type 1 type 2 type 3 type 4 | | | | 総数 |
|---------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|-------------|--------|-----------|-------|-----------------------------|-------|-------|-------|----|
| | | | | | | | | | | | ■ : 30°Cで飼育 | | ····: 羽化 | | 普通型 | | 両翅伸展型 | 翅片展伸型 | |
| | | | | | | | | | | | 観察個体数 | % / 総数 | 115 | 1,561 | 120 | 5,035 | | | |
| グループ 1 | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 羽化始まる | | | | | | | | |
| グループ 2 | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | | 2,289 | 64.5 | 173 | 915 | 172 | 3,549 | | |
| グループ 3 | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | | 2,683 | 64 | 232 | 947 | 315 | 4,177 | | |
| グループ 4 | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 成虫で死ぬものあり | 1,436 | 54 | 76 | 263 | 872 | 2,647 | | |
| グループ 5 | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | | 2,082 | 59 | 393 | 863 | 196 | 3,534 | | |
| グループ 6 | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | | 1,635 | 47 | 486 | 700 | 660 | 3,481 | | |
| グループ 7 | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 成虫で死ぬものあり | 789 | 39.4 | 201 | 278 | 737 | 2,005 | | |
| グループ 8 | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 成虫で死ぬもの多し | 261 | 41.4 | 23 | 62 | 284 | 630 | | |
| グループ 9 (control) | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | | 5,051 | 83.6 | 54 | 791 | 145 | 6,041 | | |
| | ふ化 | 幼虫 | 蛹化 | 成虫(ハエ) | | | | | | | | | |

3. 高温処理が蛹期のあとになるほど、かえ型が多くあらわれるようになる。このことは翅の伸展のしくみを知るために1つの手がかりになることではあるが、原因は目下のところわからない。
4. 後蛹期に高温にあわせると、蛹のまま、或いは羽化まもなく死ぬ個体が多い。
5. 高温処理によって生じたかえ型、両翅伸展型を F_2 まで調べたが、形質の分離比は control と似ており、異常形質が遺伝しないことがわかった。
6. 成虫(ハエ)を 30°C 以上の高温で飼育すると、精子が死ぬために無精卵になつて発生しないのであるが、幼虫期や蛹期では高温の影響は受けないらしく、卵はふ化する。
7. 30°C だけでなく、産卵後6, 7日目に 33°C で24, 48時間飼育する実験も行なつたが、この時期に高温にあうと、ほとんどが死んでしまい、羽化したものはごく僅かであった。羽化直前の高温は、致死作用を及ぼすので、 30°C がこの実験の限界であろう。後蛹期の高温処理に耐えて羽化してきた少数のハエの大部分はかえ型であった。

II 高温刺激を受けやすい時期(感温期)を求める

上記Iの予備実験で、前蛹期から中蛹期にかけて温度刺激を受けやすいことがわかつたが、さらに正確な感温期を知るために、Iの実験より産卵時間をしづって、発生のスタートをできるだけそろえるようにした。すなわち、飼育びんに入れてすぐ産む卵は、体内で発生の進んだものもあるので、2, 3時間新しい餌に産卵させ、その後再び新しい餌に移して受精後間もない卵を6時間産卵させる。この卵を 30°C で飼育し、70時間経過してから 25°C で飼育する。同様に 30°C で 95, 110, 120, 135, 140, 160, 170, 185 時間経過してから 25°C で飼育する合計9グループをつくった。こうした温度環境によって発生し、羽化してきたハエの翅の長さを、type a: uex 普通型、type b: 両翅がやや伸びた個体、type c: 翅が伸びて少し展開している個体、type d: 翅が長く広く展がって、野生型に近い翅をもつた

個体(図3)の4 typeに分類してその数を記録した。

またそれぞれの type 每の面積の平均値から、それらの面積比を $a = 3$, $b = 4$, $c = 5$, $d = 6$ ときめ、翅伸展の度合を知る指数とした。このようにして測定した結果は表2、図4のようになった。

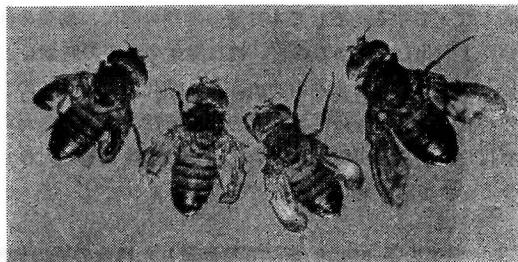
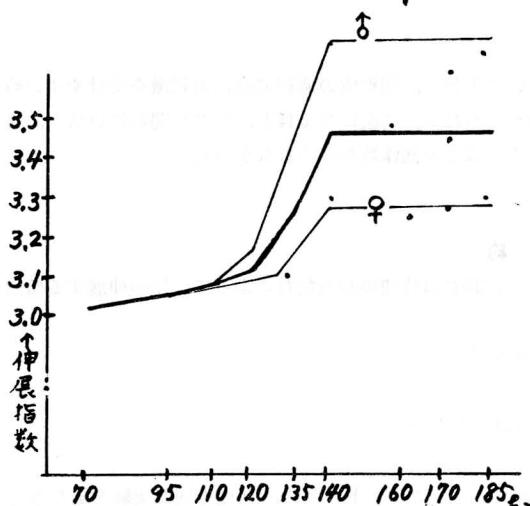


図3 左から type a, type b, type c, type d

表2. 30°Cで飼育した時間と翅の伸展

| 30°Cで 飼育し た時間 hr | ♀ | | | | | ♂ | | | | | ♀ + ♂ | | | |
|---------------------------|-----------|----|----|---|-----|------------------|-----------|----|----|----|-------|------------------|--------|------------------|
| | type a | b | c | d | 合計 | 指 数 平 均 | type a | b | c | d | 合計 | 指 数 平 均 | 総 数 | 指 数 平 均 |
| 70 | 190 | | | | 190 | 3. | 130 | | 3 | | 133 | 3.05 | 323 | 3.02 |
| 95 | 636 | 18 | 6 | | 660 | 3.05 | 538 | 12 | 10 | | 560 | 3.06 | 1,220 | 3.05 |
| 110 | 478 | 20 | | | 498 | 3.04 | 220 | 10 | 8 | 4 | 242 | 3.16 | 740 | 3.08 |
| 120 | 150 | 15 | | | 165 | 3.09 | 126 | 13 | 5 | | 144 | 3.16 | 309 | 3.12 |
| 135 | 147 | | 12 | | 159 | 3.07 | 147 | 3 | 15 | 12 | 177 | 3.4 | 336 | 3.24 |
| 140 | 172 | 29 | 15 | 2 | 218 | 3.30 | 75 | 20 | 17 | 10 | 122 | 3.69 | 340 | 3.44 |
| 160 | 265 | 35 | 15 | 1 | 316 | 3.22 | 110 | 31 | 25 | 28 | 194 | 3.85 | 510 | 3.46 |
| 170 | 436 | 76 | 24 | 8 | 544 | 3.27 | 217 | 93 | 53 | 10 | 373 | 3.6 | 917 | 3.41 |
| 185 | 92 | 20 | 7 | 1 | 120 | 3.31 | 45 | 37 | 6 | 3 | 91 | 3.64 | 211 | 3.45 |

指数 $a = 3$, $b = 4$, $c = 5$, $d = 6$



産卵後 110 時間以前に 25°C に移した(発生の早い時期を 30°C で飼育した) グループの翅の大きさは、最初から 25°C で発育させたものとほぼ同様であり、25°C に移す時間が遅くなると、翅はだんだん大きくなる傾向が見られる。そして 140 時間よりあとで 25°C に移したものでは、全発生期間を 30°C で経過させたものと翅の大きさはほぼ同じである。この結果から高温の影響を受けるのは、産卵後 120~140 時間——30°C で飼育した場合は、翅期の第 1 日目の終りから第 2 日目に相当する stage であることがわかった。このほか表からわかるように、高温の効果はむしろ著しい。また I の実験結果でも書いたのであるが、高温処理で伸展したものとの子孫の形質の分離は control と同じで遺伝しなかった。

図4 30°Cで飼育した時間と翅の伸展(指数) 大線は♀ + ♂

III 感温期を確認する

前述の研究で知り得た感温期を、I, II とは異った方法で実験を行ない確認した。

キイロショウジョウバエの幼虫は、ふ化後4, 5日で3齢の末期を迎える。器壁にはいあがってきて、やがて蛹になる。蛹化したばかりのときは、幼虫(ウジ)同様に柔かく白色であるが、間もなく色素の沈着が始まり、1時間もたたないうちに表皮は褐色を帯び固くなってくる。そして4日間の蛹期の間に、幼虫の体制は、翅・脚・複眼などをそなえた成虫の体制へと変化していく。蛹化したばかりの白い蛹は発生の1つの時期をおさえるのに都合のよい stage である。そこで、1：器壁にはい上ってきた3齢末期の幼虫、2：蛹化したばかりの白い蛹、3：2を25°Cで24時間飼育したもの、4：2を25°Cで48時間飼育したもの、5：2を25°Cで72時間飼育したものをそれぞれ30°Cで24時間飼育し、そのあと25°Cにもどし、羽化してくる成虫の翅について、IIの実験で翅の大きさの基準としたa, b, c, d の4 type に分類して、翅伸展のようすを調べた。その結果は表3のようになった。

表 3. 発生の各 stage を30°Cで飼育した場合の翅の伸展

| | ♀ | | ♂ | | ♀ + ♂ (総個体) | | d × 100 総個体数 | e+d×100 総個体数 |
|------------------------|-------|------|-------|------|-------------|------|-----------------|-----------------|
| | 観察個数 | 指數平均 | 観察個数 | 指數平均 | 総数 | 指數平均 | | |
| 1 3齢末期 L ₈ | 567 | 3.03 | 663 | 3.14 | 1,230 | 3.09 | 0.2 % | 2.8 % |
| 2 蛹期1日目 P ₁ | 2,820 | 3.12 | 1,984 | 3.36 | 4,804 | 3.24 | 0.42 | 5.3 |
| 3 蛹期2日目 P ₂ | 1,765 | 3.39 | 1,398 | 3.67 | 3,163 | 3.51 | 2.4 | 13.0 |
| 4 蛹期3日目 P ₃ | 1,400 | 3.06 | 838 | 3.14 | 2,238 | 3.09 | 0.4 | 1.6 |
| 5 蛹期4日目 P ₄ | 605 | 3.0 | 391 | 3.03 | 996 | 3.02 | 0.1 | 0.5 |
| control | 690 | 3.02 | 589 | 3.06 | 1,279 | 3.04 | 0.4 % | 1.2 % |

一幼虫 → 蛹 → 羽化 成虫
Larva Pupa Ecdisis

表3から次のようなことがいえる。

1. 蛹期2日目に30°C24時間飼育したものの翅の伸びが大きいことから、翅形成の過程で高温の刺激を受けやすい時期は、蛹期の2日目であろう。34°C, 35°Cの高温にもあわせてみたが、高温になるほど、飼育時間が長いほど、また蛹期の後期になるほど死ぬ個体が多くなるため、資料にするほどの個体数が得られなかった。
2. ♂のほうが高温の影響を受けやすい。

要 約

1. 不伸翅突然変異 (unextended : uex) は、蛹期の2日目に30°C24時間の高温飼育によって、翅が伸展する傾向がみられる。この傾向は♂に著しい。
2. 高温飼育が後蛹期になるほど、かかえ型のハエを多く生ずる。
3. 羽化直前の高温飼育は致死作用を及ぼす。
4. 高温飼育によって生じた伸展型、かかえ型の異常形質は遺伝しない。

この研究は昭和45年4月から昭和47年12月まで2カ年半、結果のバラツキが多いため、何度も同じ実験を繰り返したもので、この間勤務の上でも難しい問題が相次いで起こり、これらのことと共に忘れられない研究である。

なおこの研究は、昭和47年度文部省科学研究費補助金（奨励研究B）によって行なったものである。