

キイロシヨウジヨウバエのオレゴン系

より生じた無眼の形質 I

選択効果と低温の影響

坂 本 義 彦

諸 言

キイロシヨウジヨウバエ *Drosophila melanogaster* の Oregon 系から、無眼 (eyeless) 個体が生ずることは、1955年から気がついていて、しかし調査の機会に恵まれず、暫らくそのままにしておいたが、数年前から調査を開始したところ、甚だ興味ある事実が明らかにされてきた。

元来 *D. melanogaster* の Oregon 系 stock は、京都大学から東北大学経由で入手したものであった。この stock を Oregon K と呼ぶことにしている。ほかに、東京都立大学から入手した、Oregon T とよんでいるものも保存している。また愛知県豊川産の *D. melanogaster* (Toyokawa) も保存している。これら3系統の中、eyeless を生ずるのは、Oregon K のみに限られていて、全く同一条件で飼育しているにもかかわらず、Oregon T 及び Toyokawa には、eyeless を生じたことはない。

高谷等 ('60) は、*D. melanogaster* の Oregon 系を含めて、23系統のものに、大豆粉または、グルタミン酸ソーダを添加した飼料をあたえることによって、約半数の系統に erosion eye を生ずることを報告した。高谷等の研究は、この erosion eye の遺伝的性格、Selection の効果、Backward selection の効果及び累代大豆粉添加飼料で飼育した時の効果等精細な研究を行った。Oregon K から生じた eyeless は1面 erosion eye に類似しているが、他面相異する事実があるので、両者同一のものを意味するか否かは、ここで判定しがたい。erosion eye は、複眼の前方の小欠失から、無眼にいたるまでの段階、即ち I 型から VI 型までに分類されている。eyeless は、この VI 型のみを対象と考えているように見えるが、現在遺伝形式が把握されていないこと、研究の方向が erosion eye の場合と相異しているので、さらに調査が進んでから比較検討する考えである。

この研究は、eyeless の遺伝形式と、その発現の条件に目標はおいているが、前者は可成複雑な様式を呈すると考えられるので、本報告は第1報として selection の結果と低温飼育による発現抑制の問題について報告する。

実験材料及び方法

D. melansogaster の Oregon K より生じた eyeless が実験材料として用いられた。実験に使用している eyeless 及び stock 等の飼料は、常に次の組成のものを用いた。第1表の組成

のものを、10分煮沸後、飼育瓶に注入して、綿栓を施し殺菌して用いた。使用にさきだって、乾燥酵母を加えてから蠅をうつすことも、実験及び stock 保存の場合も同じである。

selection の実験には、雌雄1対飼育を行うために、飼育瓶は小型の径3 cm、高さ9 cmの管瓶を用いた。低温飼育実験の場合は、すべて150 ccの広口瓶を使用した。

第1表 飼料組成

コムギ粉	5 g
大豆粉	5 g
トウモロコシ粉	5 g
蔗糖	7.5 g
寒天	1 g
水道水	100cc

飼育温度は、selection の実験の場合は、 $25 \pm 1^\circ \text{C}$ であるが、低温飼育実験においては、冷房室または室温を用いたので、 $15 \sim 17^\circ \text{C}$ 、 $17 \pm 2^\circ \text{C}$ のように 20°C 以下の場合は温度のふれが大きかった。

eyeless の表現状態を表すために、次のような方法をとった。即ち両方無眼 (B-ey)、片方無眼 (S-ey)、両方有眼 (F-normal) の3種の区分をした。さらに、有眼と無眼の判定は、複眼の facet が明瞭にみられて、その数が30以上みとめられるものは有眼とし、facet が癒合して平面状を示しているものや facet が30にみたないものは、無眼の範囲に含めた。しかし、このような判定の困難なものは、極めて稀で殆んどは、簡単に区別可能なものであった。(第5図参照)

実験結果

1 選択効果

Oregon K より生じた ♀ eyeless の virgin 個体と、♂ eyeless と one pair 飼育を行い、この方法で16代まで selection を行った。その結果は第2表に示した。17代以後は、mass culture を続けたので、selection の結果と比較の意味で、第32～34代の調査結果を加えてお

第2表 eyeless の選択効果

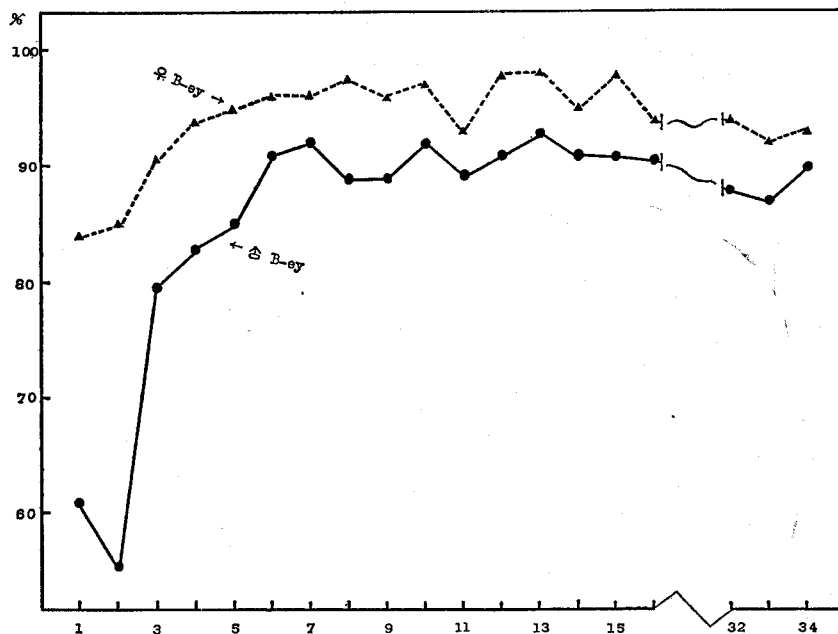
generation	number of flies				frequency %		
		F-normal	S-ey	B-ey	F-normal	S-ey	B-ey
1	♂	7	37	70	6.1	39.5	61.4
	♀	0	19	97	0	15.6	84.4
2	♂	7	49	70	5.6	38.9	55.5
	♀	1	24	153	0.5	13.5	86.0
3	♂	9	107	455	1.6	18.7	79.7
	♀	1	43	437	0.2	8.9	90.9
4	♂	16	109	625	2.1	14.5	83.3
	♀	1	36	612	0.1	5.6	94.3
5	♂	3	58	371	0.7	13.4	85.9
	♀	0	18	336	0	5.1	94.9
6	♂	0	38	415	0	8.4	91.6
	♀	1	11	349	0.3	3.0	96.7
7	♂	0	31	386	0	7.4	92.6
	♀	0	14	377	0	3.6	96.4
8	♂	0	38	315	0	10.8	89.2
	♀	0	8	370	0	2.1	97.9

generation	number of flies				frequency %		
		F-normal	S-ey	B-ey	F-normal	S-ey	B-ey
9	♂	1	68	562	0.1	10.8	89.1
	♀	0	27	585	0	4.4	95.6
10	♂	3	41	507	0.5	7.5	92.0
	♀	0	15	510	0	2.9	97.1
11	♂	1	27	242	0.4	10.0	89.6
	♀	1	15	219	0.4	6.4	93.2
12	♂	3	81	857	0.3	8.6	91.1
	♀	0	20	925	0	2.1	97.9
13	♂	0	29	451	0	6.0	94.0
	♀	0	6	383	0	1.5	98.5
14	♂	4	18	248	1.5	6.7	91.8
	♀	0	14	250	0	5.3	94.7
15	♂	3	95	1,058	0.3	8.2	91.5
	♀	0	20	979	0	2.0	98.0
16	♂	0	30	302	0	9.0	91.0
	♀	0	15	250	0	5.7	94.3
32	♂	3	73	568	0.5	11.3	88.2
	♀	0	37	586	0	6.0	94.0
33	♂	3	71	499	0.5	12.4	87.1
	♀	0	36	500	0	7.0	93.0
34	♂	3	82	818	0.3	9.1	90.6
	♀	1	42	617	0.1	6.4	93.5

いた。また第1図に1～16代までの結果と、32～34代までの B-ey の頻度を示した。第2表及び第1図に明かなように、seleticon による B-ey の頻度の高まりは、6代頃までで、以後は大差がみられない結果を示している。第2表及び第1図に示されているように、6代以後は B-ey が89%, ♀93%以上の値で、最高値でも89%, ♀98%位に止っている。B-ey が100%に達している場合はみられていない。即ち S-ey と F-normal が必ず少なくとも存在することを意味している。この点が普通の遺伝因子と相異していて、eyeless の遺伝形式に問題の存する点である。したがって、eyeless の遺伝形式を明確にすることが、特に F-normal の生ずる理由を明らかにすることになるかも知れない。第1図、及び第2表につけ加えてある、32～34代の mass culture の結果は、selection の場合より、僅かに低い B-ey の率を示しているが、大きい差はみられないので、同一傾向とみている。現在 mass culture は65代に達しているが、B-ey, S-ey, F-normal は、ほぼ一定に保たれている。

また、第1図及び第2表を眺めると、♂の B-ey の率が必ず♀の B-ey より低いことである。即ち♀の方が B-ey の出現率が高い反面、♂の S-ey と F-normal が、♀に比して高いことを示す。

第1図 B-ey の選択効果



横 軸 generation, 縦 軸 B-ey の頻度 (%)

2 低温飼育による B-ey の抑制

夏季に高温をさせて、eyeless を保存する目的で冷房室で飼育したところ、F-normal が著しく現れた。このことから、低温が B-ey の発現を強く抑制している実事がわかったので、強い興味にひかれて、次の実験を試みた。即ち eyeless に $25 \pm 1^\circ\text{C}$ で24時間産卵せしめて後に、 $15 \sim 17^\circ\text{C}$ 、 $20 \pm 1^\circ\text{C}$ の低温に羽化まで飼育を続けた。また対照の目的で産卵後そのまま $25 \pm 1^\circ\text{C}$ の温度に羽化まで飼育を続けてみた。その結果は、第4表及び第2図に示されている通り、著しい低温の影響がみられた。即ち $15 \sim 17^\circ\text{C}$ 飼育における ♂ F-normal は74%にも達し、♀

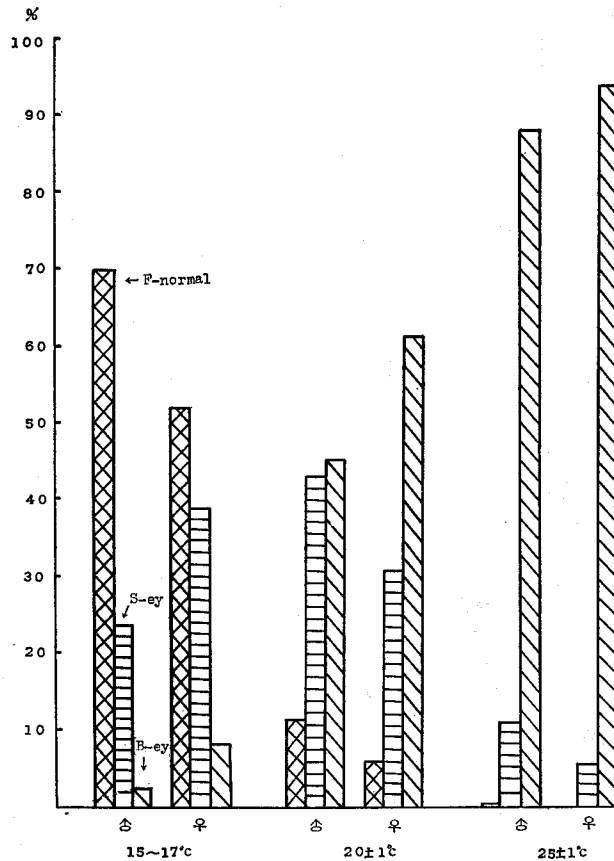
第3表 低温飼育の結果

飼育温度	total number of flies		number of flies			frequency %		
			F-normal	S-ey	B-ey	F-normal	S-ey	B-ey
$15 \sim 17^\circ\text{C}$	♂	565	418	134	13	74.0	23.7	2.3
	♀	588	291	218	49	52.1	39.1	8.8
$20 \pm 1^\circ\text{C}$	♂	715	83	307	325	11.6	42.9	45.5
	♀	950	40	203	407	6.2	31.2	62.6
$25 \pm 1^\circ\text{C}$	♂	644	3	73	568	0.5	11.3	88.2
	♀	623	0	37	586	0	5.9	94.1

でさえ52.1%の高い値に達した。これとは逆に B-ey は著しく減少して、♂では僅か2.3%，♀でも 8.8%という極めて興味ある結果を示した。次の $20 \pm 1^\circ\text{C}$ 飼育の場合でも、B-ey は ♂ 45.5%，♀62.2%で、前述の $15 \sim 17^\circ\text{C}$ 飼育に比較すると高い値ではあるが、対照の $25 \pm 1^\circ\text{C}$ 飼

育の合88.2%, ♀94.1%に対しては、著しい差が生じている。これらの結果は、低温が B-ey の出現を著しく抑制していることと、同時に F-normal の出現を促進している事実を物語る。上述のことは、第2図をみると一層明瞭に理解出来る。即ち、交叉線でえがかれている F-normal

第2図 低温飼育の結果



横軸 飼育温度, 縦軸 頻度(%)

棒グラフの交叉線は F-normal, 横線は S-ey, 斜線は B-ey をそれぞれ示している。

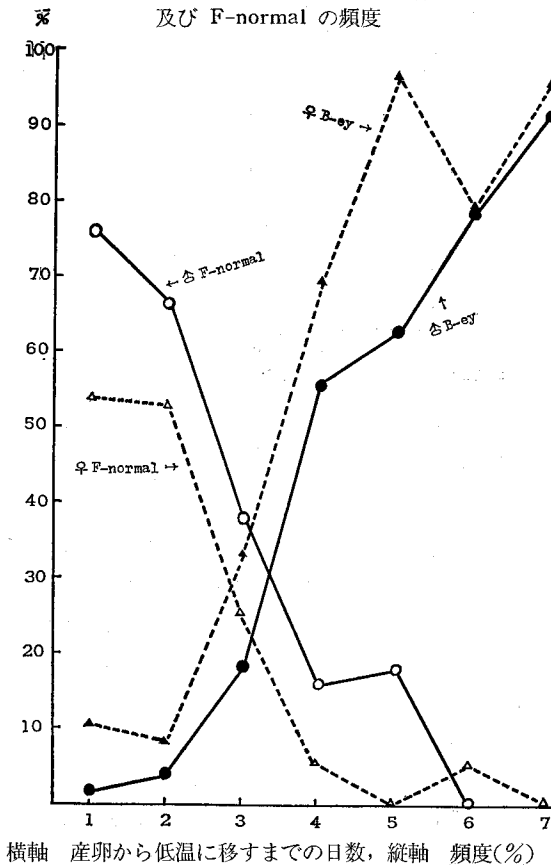
の高さが、15~17°Cでは著しく高く、20±1°Cで低下し、25±1°C飼育にいたると合はかすかに F-normal の存在を示しているが、早においては、もはや皆無になってしまっている。上述の事実とは逆に、B-ey は15~17°C飼育においては、合2.3%, 早8.8%の低率で、25±1°C飼育になると、合88.2%, 早94.1%の高率で、大部分が B-ey の表現をしていることを示す。低温飼育の場合においても、合の F-normal が各温度で高率で、早は低率を示し、逆に B-ey は早の方がすべての温度で高率の表現を示していることは特筆すべきことである。

3 低温の感応期

D. melanogaster の mustant には、温度によって、形質の表現度が異なるものが知られていて、温度に反応する発育の一定時期が明瞭に指摘されているものがある。eyeless の場合に

第 4 表 産卵後1 定日数後低温飼育をした結果

産卵から低温に移すまでの日数	total number of flies		number of flies			frequency %		
			F-normal	S-ey	B-ey	F-normal	S-ey	B-ey
1	♂	117	89	26	2	76.1	22.2	1.7
	♀	142	77	50	15	54.2	35.2	10.6
2	♂	168	112	49	7	66.7	29.2	4.1
	♀	208	110	80	18	52.9	38.4	8.7
3	♂	102	39	44	19	38.2	43.2	18.6
	♀	146	37	60	49	25.3	41.1	33.6
4	♂	50	8	14	28	16.0	28.0	56.0
	♀	56	3	14	39	5.4	25.0	69.6
5	♂	27	5	5	17	18.5	18.5	63.0
	♀	35	0	1	34	0	2.9	97.1
6	♂	33	0	7	26	0	21.2	78.8
	♀	38	2	6	30	5.3	15.8	78.9
7	♂	80	0	6	74	0	7.5	92.5
	♀	95	0	3	92	0	3.2	96.8

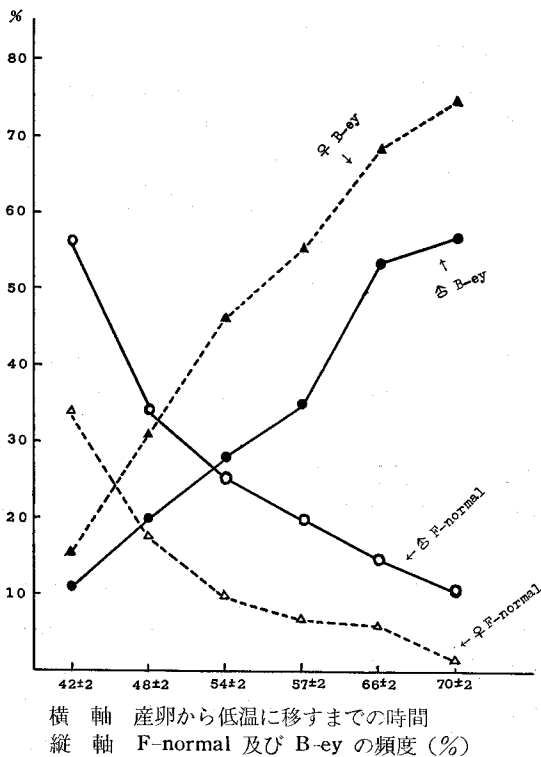
第 3 図 産卵後1 定日数後に低温飼育の B-ey
及び F-normal の頻度

も、低温によって著しく、形質の表現を抑制されるので、感応期の存在が想定される。この点を明らかにする目的で次の実験が試みられた。即ち、eyeless に25±1℃で24時間産卵せしめ、直ちに14±2℃の低温に移す(1日目)もの、つぎに24時間産卵後25±1℃に24時間おき低温に移したもの(2日目)というように、順次1日目から7日目まで低温に移して羽化まで飼育を続けた。この実験においては、問題点が2つあって、即ち飼育温度が低くすぎために、蝇の羽化まで1月余を要するので、観察があまりにも長期にわたりすぎることに、次は、4日目から6日に低温に移したものは蛹の羽化が悪く、明かに死滅するものが観察されて、個体数が極めて少ないということであった。この stage の蛆及び蛹は低温の影響が強く作用する生理的に著しい変化の起っている時期と考えられる。第4表及び第3図に示されているように、F-normal の頻度は、2日目と4日目の

第 5 表 産卵後 1 定時間後低温飼育をした結果

産卵から低温に移すまでの時間	total number of flies		number of flies			frequency %		
			F-normal	S-ey	B-ey	F-normal	S-ey	B-ey
42±2	♂	128	72	42	14	56.3	32.8	10.9
	♀	130	44	66	20	33.8	50.8	15.4
48±2	♂	230	78	107	45	33.9	46.5	19.6
	♀	243	43	125	75	17.7	51.4	30.9
54±2	♂	284	72	132	80	25.3	46.5	28.2
	♀	233	23	107	108	9.9	43.8	46.3
57±2	♂	227	45	103	79	19.8	45.4	34.8
	♀	197	14	74	197	7.1	37.6	55.3
66±2	♂	192	28	61	103	14.6	31.8	53.6
	♀	181	12	45	124	6.6	24.9	68.5
70±2	♂	65	7	21	37	10.8	32.3	56.9
	♀	68	1	17	50	1.5	25.0	73.5

第 4 図 産卵後 1 定時間後に低温飼育の B-ey 及び F-normal の頻度

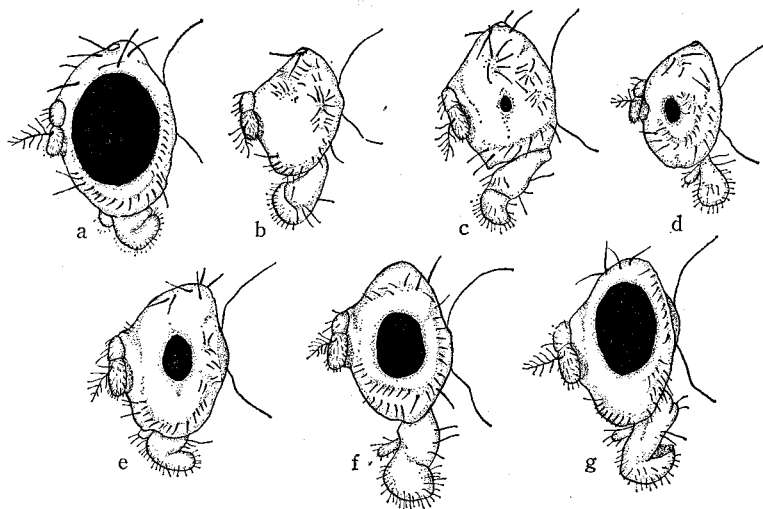


間に著しい下降の傾向がみられ、B-ey の頻度は逆に上昇していることが明瞭である。即ちこの結果は、2日目から4日目に至る48時間が感応期 (Sensitive period) の如くみられる。eyeless は低温に著しく反応して、F-normal を高率に生じたので、Bar などにみられたように短時間の感応期がみられるかと予想していたが、甚だ鈍い感応期の如く思われたのは、産卵時間、低温処理の時間きざみの長いことにも問題がありそうに思われたので、次の実験を試みた。

eyeless の産卵時間を4時間とし、産卵から低温に移す時間を、42±2、48±2、54±2、57±2、66±2、70±2時間の6区分とした。低温は、上述の実験の問題点を考慮して、17±1℃とした。この温度では、産卵から羽化まで22日を要し、25±1℃飼育の約2倍強の日数となった。また羽化個体数も、70±2時間で低温に移したものは、他のものに比べて少数ではあったが、100頭をこえたの

で、大体目的にかなったと考えられた。この結果は、第5表及び第4図に示した通り、42±2時間から54±2時間後に低温に移したものが F-normal の曲線が急降下を示している。しか

第 5 図 eyeless の種々の状態を示した図



a 正常眼 b 完全無眼 c～gまでは種々の大きさの眼を示す
dはほぼ30 facet のもの f～gの右側は完全無眼

し B-ey の曲線は 42 ± 2 時間から 70 ± 2 時間に低温に移したのもすべて、上昇を示している。特に F-normal の曲線の降下が、ゆるやかなのは、 17 ± 2 °Cでは、S-ey の率が著しく高い結果であると思われる。第4図から、感應期を判断すると、やはり、42時間から70時間に及ぶと考えざるを得ない。しかりとすれば、上述の実験結果である2日から4日に及ぶ感應期の前半で1日より少しく長い期間と考えられる。以上のことから eyeless の低温に反応する感應期は、比較長期間に渡るものであることが明かになる。

考 察

考察にあたって、*D. melanogaster* の eyeless を生ずる系統の問題、Erosion と eyeless の関係、eyeless の低温に対する Sensitive period の問題及び eyeless の発現と雌雄差の問題の4つはついて述べる。

1 *D. melanogaster* の eyeless を生ずる系統の問題

eyeless は、*D. melanogaster* の Oregon K からのみ生じて、Oregon T, Toyokawa からは、現在まで生じたことがない。溝口 ('60) の未発表の資料によれば、Oregon T 4代、Toyokawa 6代までの観察において、eyeless は1頭も生じていない。この場合飼育に用いた飼料は、小麦粉、大豆粉、蔗糖各5gに寒天1gの組成であった。したがって erosion eye を生ずるに充分量の大豆粉が含まれていたことは注目される。第6表をみると、Oregon K 以外は、eyeless を生じていないし、Oregon K の場合にも各代をかさねると増加する傾向もみられない。6代の間では0.45%から0.9%の間で、これは最初に eyeless が見出された当時の100頭～200頭につき1頭の割合であったのとは一致する。以上の如く、現在までの観察結果では、Oregon K のみから eyeless が生じて、他の Oregon T, Toyokawa からは1

第6表 *D. melanogaster* の3系統における eyeless の発生比較 (溝口'60)

generation	<i>Drosophila melanogaster</i> の系統					
	Toyokawa		Oregon T		Oregon K	
	wild type	eyeless	wild type	eyeless	wild type	eyeless(%)
1	539	0	1,351	0	4,000	30(0.76)
2	655	0	779	0	4,909	23(0.59)
3	559	0	857	0	4,834	31(0.62)
4	558	0	973	0	4,378	25(0.57)
5	780	0			4,316	24(0.45)
6	538	0			3,081	29(0.94)

頭も生じていないことが明確になった。

2 Erosion eye と eyeless の関係

高谷等 ('60) の示した erosion eye の selection の曲線と, eyeless のそれとは, 極めて類似している。これからのみの判断では, eyeless は erosion eye のVI型のみを対象にして selection を行ったようにみえる。しかし, erosion eye は3代にわたって, 大豆粉またはグルタミン酸含有飼料で累代飼育すると, erosion eye の頻度が高まる結果が得られているが eyeless の場合は, 高率の大豆粉を含んだ飼料で飼育しているにもかかわらず, selection 以外は, その頻度が高まる傾向は見られていない。また大豆粉を全く含まない, トウモロコシ粉, 蔗糖及び寒天を用いた飼料で eyeless を飼育しても, F-normal の増加はみられない。即ち♂215個体中 F-normal はなく, S-ey 9.8%, B-ey 90.2%, ♀209個体中, F-normal はなく S-ey 2.4%, B-ey 97.6%を示している。

また S-ey 個体間の交配では, S-ey の増加がみられそうであるが, 結果は, B-ey 同志の交配結果と全く変りない。その2例について, 第7表に示した。これらの結果は, erosion eye の各型の中, 同一型を交配すると, その型のものが, 高い頻度で生ずる場合と相異なる。さらに, ♀ B-ey × ♂ F-normal の場合にも, ♂318個体中, F-normal 0.6%, S-ey 14.8%,

第7表 S-ey 個体間の交配結果

実験例	total number of flies		F-normal	S-ey	B-ey	F-normal %	S-ey %	B-ey %
第1例	♂	542	1	29	512	0.2	5.4	94.4
	♀	425	0	9	416	0	2.1	97.9
第2例	♂	288	0	28	260	0	9.7	90.3
	♀	292	1	12	279	0.3	4.1	95.6

B-ey 84.6%, ♀322個体中, F-normal はなく, S-ey 8.1%, B-ey 91.9%という結果で, B-ey 同志の場合とほとんど異っていない。これらの結果から, F-normal, S-ey, B-ey は eyeless の同一因子を有するものとして, 理由は未だ充分解明されないが, 因子の発現のふれとして, 現れるものと考えている。両方有眼に false normal (F-normal) という各称を用いたのも, ここに理由を求めたからである。

3 低温に対する感応期の問題

Sensitive period の問題は *D. melanogaster* の Bar で早くから研究されていて、Driver ('26) は、optical anlage と antennal anlage の分化する時期の蛆期に、高温の感応期の存在を指摘している。その他、vestigial, infra-bar 及び curly 等についても研究がある。*D. virilis* においても、short veins については、尾崎 ('38)、telescoped²⁾ の飼料にコリンクロライド添加による野生型眼への Phenocopy の誘発の感応期は蛆期の4.5日を中心 to 存在することを坂本 ('57) が示している。上述のように、形質の変化にともなう感応期が存するので、eyeless にもこの問題が考えられる。第3図及び第4図をみると、明らかなように、日数きざみの結果では、2~4日の間に感応期の存在が考えられ、時間きざみの実験結果からは、42~72時間(産卵から)頃と考えられる。しかし、否は感応期が早く、早は長期間持続していることも図からうかがわれる。これを蛆期にあてはめると、22~52±2時間の間で、卵から孵化して約1.3日間位に相当する。感応期としては著しく早い時期で、かつ長時間持続するものと思われる。

4 eyeless の発現と雌雄差の問題

上述の実験例では、ほとんどの場合、早の eyeless の発現が、否のそれにまさっている。このような例は、*D. melanogaster* の Bar の場合に知られていて、性染色体に因子座が存する理由から説明されている。しかし eyeless の場合は、Bar のような理由は現在のところ考えられない。この雌雄による eyeless の発現の差は、現在追究中の eyeless の遺伝形式の決定を待って論ずることにしたい。なお、*D. melanogaster* の第4染色体上の eyeless と Oregon K より生じた eyeless の相異点も考慮する必要があるが、現在のところでは、因子座の相異があると想定されていて、実験中であるので、この点も将来の問題としたい。

要 約

D. melanogaster の Oregon K より生じた eyeless について、Selection の効果及び低温飼育が eyeless の発現を抑制することを研究した。その結果を要約すれば、次の通りである。

1 eyeless の selection を行った結果6代頃までは、その効果が現れたが、以後は効果がみられず mass culture を行っても差は殆んどみられない。

2 低温15~17℃、20±1℃などの飼育では、eyeless の発現が著しく抑制されて、F-normal が高率に出現する。

3 低温に反応する時期は大体産卵から42~72±2時間頃である。それは孵化後1.3日の期間に相当する。

4 Oregon K より生じた eyeless と erosion eye の関係は、類似点、相異点があつて、両者の関係を明確にするには、未だ研究資料が充分でないので将来の問題とする。

5 eyeless の発現は早が高率で否は低い傾向があるが、これも将来の研究に待ちたい。

引 用 文 献

Driver, E. C., 1926: The temperature effective period the key to eye facet number in

Drosophila. J. Expt. Zool. 46 : 317-332

尾崎繁夫 1938 : 黒猩猩蠅の変異形質 Short veins の表現に及ぼす温度の影響について。
遺伝学雑誌 14 : 172~185

坂本義彦 1957 : 黒猩猩蠅に於ける出目 (p^2) 因子の発現機構第 2 部
岩手大学学芸学部研究年報 11 : 37~62

Takaya, H, S. Kaji, and I. Inouye. 1960 : A new hereditary character of the compound eye of *Drosophila melanogaster*, evoked through nutriments and susceptible to selection. Mem. Konan Univ. Sci. Seri. No. 4 : 115-155