
ショウジョウバエ入門

新井 健太*

発行 2015年 2月 18日

更新 2017年 12月 6日

Introduction to *Drosophila*

Quenta Araye**

18th February 2015

はじめに

本書は、ショウジョウバエの初心者が、自習するための教材として執筆されました。本書では主に、モデル生物として利用されているキイロショウジョウバエ (*Drosophila melanogaster*) を取り上げます。

この教材は、目次の順に読んでいくと理解しやすく設計されています。これからショウジョウバエの実験に従事する方は、全て読むことを推奨します。ショウジョウバエの論文を読むための基礎知識だけなら、まずは5~9章を優先して勉強するとよいでしょう。

目次

1. 和名と学名	3
2. 採集	4
3. 飼育	6
4. ストックセンター	9
5. 核型と性差	10
6. 遺伝子記号	12
7. 交配の表記法	17
8. 染色体変異	19
9. バランサー染色体	22
10. 唾腺染色体	26
11. 交配実験の基本	28
12. スクリーニング	32
13. マッピング	34
14. 遺伝子地図	36

* 筑波大学 生物科学専攻 進化遺伝学教室

** Evolutionary Genetics Lab., University of Tsukuba, Japan

謝辞

本書は著者が作成したウェブサイト (<http://araye.org>) の内容から抜粋し、印刷しやすいかたちに再編集されたものです。このウェブサイトを開設する際にご指導いただいた澤村京一先生、このウェブサイトの内容に対して Jfly のメーリングリストを通じてアドバイスをくださった専門家の方々、本稿を Jfly のウェブサイトで掲載することをすすめてくださった伊藤啓先生に感謝いたします。

1. ショウジョウバエの名前

キイロショウジョウバエの和名に含まれる「ショウジョウ」は猩猩の意味で、赤眼にちなんだ命名といわれています（千野と吉川 1934, 森脇 1979）。キイロショウジョウバエの学名は

Drosophila melanogaster

です。属名の *Drosophila* は「露を好む」を意味します（千野と吉川 1934）。種小名である *melanogaster* は黒い腹を意味します。一本の論文中では、初登場のときに *Drosophila melanogaster* と書いて、それ以降は *D. melanogaster* と略記していることがあります。学名は活字英文中で識別しやすいように、イタリック体か斜体で表記する慣習があります。手書きの場合には書体の区別がつけづらいので下線を引き、

Drosophila melanogaster

のように識別を強化します。このとき属名と種小名の間で下線を切ります。英語の論文中では、ショウジョウバエ科 (*Drosophilidae*) やミバエ科 (*Tephritidae*) の動物を fruitfly (fruit fly) と表現していることがあります。

補足説明として、亜種 (subspecies) まで表記されている場合を見てみましょう。

Drosophila pseudoobscura という種には、

bogotana という亜種があります (Ayala and Dobzhansky 1974)。これは、

Drosophila pseudoobscura ssp. *bogotana*

Drosophila pseudoobscura bogotana

のように書きます。*D. p. bogotana* と略記してあることがあります。ちなみに、属まで同定できて、種は決定できなかったときは *Drosophila* sp. となります。

参考文献

- 千野光茂 吉川秀男 1934. 猩々蠅の遺傳と實驗法. 養賢堂.
- 森脇大五郎 1979. ショウジョウバエの遺傳実習 (初版). p. 1. 培風館.
- Ayala and Dobzhansky 1974. A New Subspecies of *Drosophila pseudoobscura* (Diptera, Drosophilidae). The Pan-Pacific Entomologist 503:211-219.
-

2. 採集

2.1 採集道具

2.1.1 捕虫網

広範囲をスイーピングしたり、エサの周囲で大量に捕獲したいときに便利です。キイロショウジョウバエの体長は 2-3mm ですから、目の細かい網を選びましょう。なお、少量の採集だけなら、捕虫網を持っていなくても、吸虫管のみで事足ります。

2.1.2 吸虫管

ショウジョウバエの採集では必需品となります。ショウジョウバエ専用の小さな吸虫管を作成しましょう。外径 6-7mm、肉厚 1mm ほどのガラス管を用意します。これを拳 4 個分の長さに切り出し、中点をガスバーナで加熱します。中点が柔らかくなったところで、ガラス管を両端に引っ張り、中点を伸ばします。すると、伸びた中点はくびれます。ガラスが冷めたら中点で折り、すべての断面をバーナーで炙って角をとります。これで吸虫管の本体が二本できました。このくびれた端は、ハエを吸い込む吸口になります。くびれていない端には、ストッキングなどの細目網を 1cm 四方に切り出してかぶせます。この網は、吸い込んだハエを食い止めるフィルターの役割をします。さらに、この上からビニルチューブをかぶせて、網を固定します。ここで、ガラス管部分を鉛筆のように持ち、持っている腕を伸ばしきります。つづいて、ビニルチューブを首の後に回し、口元に届く長さで切断します。これで吸虫管の完成です。

キイロショウジョウバエを扱うなら、吸

口の内径を 2.5mm にすると便利です。なお、野外採集で使用した吸虫管は不衛生ですから、実験室では使用しないようにしましょう。

2.2 トラップ採集

野外でエサに集まっているショウジョウバエを、一頭ずつ吸虫管で捕獲します。大量に捕獲したい場合は、エサに捕虫網や袋をすばやくかぶせたり、エサの周囲でスイーピングし、集めた個体を吸虫管で吸い出します。これを生かしたまま持ち帰りたいときは、エサ瓶に吹き込みます。その場で液浸標本にする方法は、「2.3 標本」で後述します。

ショウジョウバエは、木から落ちて香りを放っている果実や、樹上で裂けた果実によく集まっています。樹液や生ゴミにも集まります。また、バナナを容器に入れて日陰に置き、誘引する方法もあります(バナナトラップ)。秋に柿などの落ちた果実をまわって採集するのもオススメです。

2.3 標本

ふつうの昆虫なら昆虫針で胸を刺して、展翅展足した乾燥標本にします。しかし、ショウジョウバエは小さな昆虫なので、液浸標本にするのが一般的です。水 30%にエタノール 70%の固定液(通称 7エタ)を、スクリュ管瓶などにいれて持ち歩きます。ショウジョウバエが採集できたらこの固定液に入れていき、持ち帰ってから実体顕微鏡

でソーティングするとよいでしょう。標本には必ずラベルを付けましょう。採集場所・採集日時・採集者の情報はもれなく記入しておきます。例えば、

Tamazawa, Mishima, Shizuoka, Japan 15th Nov. 2013 Quenta Araye leg. <i>Drosophila oshimai</i>
--

などと記録をしておきます。紙ラベルに鉛筆で記入するのが一般的です。このラベルは、虫と一緒に標本ビンの中へ入れて保管します。もしも、ラベルをペンで記入していると、インクが標本液に溶けて、文字が消えてしまうことがあります。また、アルコールの影響で、昆虫がもっていた模様などの形質が消えてしまうこともあるので注意しましょう（森脇 1979）。

参考文献

森脇大五郎 1979. ショウジョウバエの遺伝実習（初版）. 培風館.

3. 飼育

3.1 飼育方法

3.1.1 単一雌系統

野外採集した雌は、たいてい交尾済みです。採集した雌を、一頭ずつ隔離して飼育します。やがて次世代のハエが羽化してきますから、これを新しいエサ瓶に移し替え、継代飼育していきます。たった一頭の雌に由来する系統なので、これを単一雌系統といいます。

3.1.2 生態と飼育環境

キイロショウジョウバエは、卵→一齢幼虫→二齢幼虫→三齢幼虫→蛹→成虫の順に発生する完全変態昆虫です。25°Cで飼育すると、産卵から5-6日後に、唾腺染色体の観察に適切な三齢幼虫が得られます。7日後に蛹があらわれ、10日後に次世代の成虫が羽化してきます。一世代が10日なら、一年間で36世代も交代するように思えます。しかし、一般的な系統維持では14日毎にエサ交換をするので、一年間に24世代といったところです(3.2 系統維持)。交配実験でも、処女雌であることを確認するために数日間隔離飼育しますので(11. 交配実験の基本)、一年間で36世代も進めることはできません。ちなみに18°Cで飼育した場合は、20日くらいで次世代の成虫が羽化してきます。実験を行う場合は、飼育条件に再現性を持たせるために、恒温器を用います。室温でもなんとか飼育できますが、夏と冬は注意が必要です。

よく産卵する飼育温度は21-28°Cで、孵化率も良好です(Cohet and David 1978)。産卵

数は時刻により異なり、よく産卵する時間帯は夕方(消灯の前後)です(Ashburner, Golic and Hawley 2005 pp. 124-125)。1頭の雌が一日に産卵する卵数は、系統や雌のコンディション、飼育条件によってまちまちです。大雑把な目安ですが、25°Cで飼育した場合、1頭の雌が1日に産んだタマゴから、数十頭のハエが羽化してくると思えばよいでしょう。実験に慣れてくれば、使用している系統の生産力に見当がつくようになり、幼虫過多でエサがドロドロになって実験操作(カウントや処女雌とり)がしづらくなる失敗も減ってきます。

キイロショウジョウバエは壁をよじ登って高い位置で蛹化するため、エサで溺死しにくく飼育しやすい種です。しかし、成虫が弱々しくエサにトラップされやすい系統は、紙で足場を作ってやるなど、飼育を工夫しなければなりません。また、オナジショウジョウバエのように、蛹化前に壁を登らず溺死しやすい種類にも、同様の気遣いが必要です。

3.1.3 飼育容器

一般には、バイアル(管瓶)と呼ばれる飼育ビンを用います。直径2-3cm、長さ10cm程度の太い試験管です。これらはガラス製なので、飼育が終わった後に洗浄して、加熱滅菌できます。交配実験の時には、バイアルにメモを書きたくなります。メモ欄として、ガラスバイアルに2.5cm×2.5cm程度のわら半紙をでんぷん糊で貼り付けておきます。コピー用紙ですと、パリっとはがれ落ちてし

まうことがあります。水溶性のでんぷん糊は、洗浄時にメモ欄が洗い落とされるので便利です。近年はプラスチック製バイアルも市販されています。これは洗浄する手間が省けるうえ、油性ペンで直接メモができ、使い捨てです。デメリットとしては、ゴミがかさばること、静電気でハエがくっついてしまうことが挙げられます。

大掛かりな飼育容器として、集団飼育箱があります。大量の個体を長期間維持し、遺伝子頻度の変化などを追跡します。これは集団遺伝学の研究に貢献してきました。

3.1.4 エサ

エサのレシピはそれぞれの研究室で少しずつ異なりますが、基本材料は水、寒天、澱粉、砂糖、防腐剤（プロピオン酸、ボーキニン）です。防腐剤を除けば、家庭で用意できる材料です。これらの配合を工夫して製造されています。さらに、用途に応じて、生きたイースト・糖蜜・麦芽糖などを入れたりします。つくりたてのエサをすぐに使うとハエを傷めることがあるので、一晩ねかせてから使用したほうが無難です。エサは常温で二週間保存できますが、特に冬期は乾燥に注意します。食品用ラップかビニル袋をかぶせておき、乾燥から守る方法もあります。ビニル袋に入れて冷蔵庫で保管した場合は一ヶ月ほど保存することができます。なお、交配実験や弱い系統の維持には、新鮮なエサを使用したほうが安全です。

3.2 系統維持

3.2.1 継代のローテーション

キイロショウジョウバエは 25°C で飼育した場合に 10 日で羽化し始めます。そこで 2 週間に一度、曜日を決めてエサ交換を行うとよいでしょう。エサ交換が終わったら、古い方のエサ瓶は捨てます。ちなみに、18°C の低温で飼育し、世代交代を遅くすることでエサ交換の手間を減らすテクニックもあります。ところで、「まだハエが羽化してきそうだから、もったいない」と言って、いつまでもインキュベータの中に古いエサ瓶を置いておく学生が散見されますが、不衛生ですから捨てましょう！

不測の事態によって系統を絶やすことがないように注意します。エサの品質が悪くて、次世代が得られない週があるかもしれません。あるいはカビやバクテリア、その他の病原体に汚染されることもあるでしょう。このような事態に備えて、系統は複数本の瓶で維持します。例えば、2 本 1 組で管理し、毎週一方のみエサ交換していけばリスク分散になります。

3.2.2 ラベル

何度も貼って剥がせるテープに系統の情報を書き込み、このラベルを瓶に貼付しておくのが一般的です。系統管理において、もっとも重要なのはラベルですから、注意深くとり扱ってください。ラベルの紛失が最も恐ろしい事態です。エサ交換のときに、捨て瓶にラベルを付けたまま破棄してしまう事故がおこりやすいです。その保険として、ラベルは一系統につき二本以上の瓶に貼付しておきましょう。こうすれば、うっかり一枚を紛失しても取り返しがつきます。また、古くなって粘着力が失われてきたラベルは早めに交換しましょう。ラベル交換は、必ず専

門家(教員か大学院生)に確認してもらいながら行いましょう。ラベルの書きまちがいは大きな問題になりますから、一字一句一点に至るまで注意深く書き写しましょう。ありがちなラベルの書き間違いに、 $cl \rightarrow d$ や $R \rightarrow K$ があります。

3.2.3 検疫と衛生管理

野外採集したハエは、病原体を持っているかもしれません。また、ストックセンターや他の研究室から取り寄せた系統も、病原体を持ち込む可能性があります。これを研究室に持ち込んでしまうと危険ですから、必ず検疫を行いましょう。別室にて飼育するか、検疫専用インキュベータに入れて、既存の系統から隔離することを推奨します。特に問題となるのはカビとダニです。検疫中の系統をエサ交換したら、その捨て瓶を同じインキュベータで保管しておきます。一ヶ月後にこのエサを観察し、カビとダニがいなければ、その系統はやや安全とみなして実験室へ移動します。

参考文献

- Cohet and David 1978. Control of the adult reproductive potential by preimaginal thermal conditions: A study in *Drosophila melanogaster*. *Oecologia* 36(3):295-306.
- Ashburner, Golic and Hawley 2005. *Drosophila* a laboratory handbook (2ed). CSHL Press.
-

4. ストックセンター

研究室で保存されているショウジョウバエの系統を、ストック (stock) といいます。みんなが様々な系統を活用できるように、ショウジョウバエの遺伝資源を保存しているのがストックセンターです。代表的なものは、

Drosophila Genetic Resource Center

(京都工芸繊維大学ほか, 日本)

Bloomington Drosophila Stock Center

(Indiana University, Bloomington, USA)

です。たいていの系統は、ここで揃うでしょう。その他にも、保存と分譲をおこなっている機関や研究室が存在します。例えば、国立遺伝学研究所、愛媛大学、杏林大学、首都大学東京などです。教育・研究目的の分譲依頼なら、対応してくれます。

巨大な欠失があるような系統は虚弱かもしれませんが、ほとんどのキイロショウジョウバエ系統は問題なく飼育できます。うまく飼育できないときは、経験のある方にアドバイスを求めましょう。また、キイロショウジョウバエ以外の種類は、飼育テクニックをよく調べておきましょう。

※このページで紹介した内容は2015年当時のものです。事業や機関は変化する可能性があります。

5. 核型と性差

5.1 ショウジョウバエの核型

核型 (karyotype, かくがた) は一細胞*がもつ染色体の一式を指し、各染色体の特徴 (長さ、形、動原体の位置など) がわかるように示された写真・スケッチ・模式図のことです。生物学の教科書によく登場する核型は、有糸分裂中期に現れる X 字型の染色体を撮影し、その写真を切り貼りし、大きくて特徴的な常染色体から順に並べたものです。ショウジョウバエの業界では、染色体を放射状に並べた、花柄のような核型も登場します。

モデル生物であるキイロショウジョウバエ (*D. melanogaster*) の雌の核型は 4 組 8 本の染色体で構成されています。第一染色体は X 染色体のことで、動原体は染色体の端にあります。常染色体は、第二染色体と第三染色体と第四染色体です。このうち第二染色体と第三染色体は動原体を中央にもち、動原体を境にして左腕と右腕に区別されます。第二染色体と第三染色体の長さは第一染色体の約二倍です。第四染色体はとても短い染色体で、遺伝子も少ししか乗っておらず、交配実験では無視されることが多いです。また、第四染色体は遺伝的組換えが起こらないものとして扱われます。

*文脈によります。また、 n や $2n$ と表記する核相とは混同しないように注意しましょう。

5.2 性差

5.2.1 性決定

キイロショウジョウバエの性染色体には、X 染色体と Y 染色体があります。XX が雌、

XY が雄になります。染色体不分離が起こったり、付着 X 染色体を用いた交配などで性染色体の数が二本ではなくなることがあります。例えば、XO のように X 染色体を一本だけしか持たない個体は雄になります (O は染色体がないことを示しています)。性染色体が三本で XXY となれば、雌になります。Y 染色体には、遺伝子がほとんど乗っていません。よって、YO のハエは見るできません。XY の雄では、X 染色体一本分の遺伝子が足りないため、X 染色体上の遺伝子発現を二倍にしています (遺伝子量補償, 遺伝子量補正, dosage compensation)。

5.2.2 雌雄の形態的特徴

キイロショウジョウバエの成虫を考えてみましょう。まず、雌のほうが雄よりも体が大きい傾向があります。腹部背板の様子は、雌が横縞模様で、雄は尻先が黒く着色しています。尻先に注目すると、雌を側面から見るとウサギのしっぽのような突起 (腹部腹板第 9 節と腹部腹板第 9 節) があります。空のバイアル (空瓶) にハエを入れて、腹側から観察すると、雄の尾端にある交尾器が黒い点として確認できるので、雌雄判別が容易です。羽化したての体色が薄い雄でも、交尾器のクチクラは茶色っぽく着色しているため、判別に困ることはありません。雄の前脚ふ節には、性櫛 (sex combs, せいしつ) と呼ばれる短太の剛毛が櫛状に並んだものが見られます。

5.2.3 雌雄の発生における差

羽化は雌のほうが早い傾向があります。したがって、処女雌よりは羽化開始初日から数日間が効率的です。それ以降は雄ばかり羽化してきて、大量の処女雌を得ることはできません。羽化日のズレはありますが、個体数を合計すれば性比はほぼ 1:1 となります。

5.2.4 遺伝的組換え (Recombination)

キイロショウジョウバエをはじめ、多くのショウジョウバエ科の動物では、雌だけで組換えが起こります。さて、交配実験では組換えが起こってしまうと不都合な場合があります。そのようなときは、組換えを起こしたくない染色体を雄親から遺伝させるか、バランス染色体を利用します。雄では組換えが起こりませんから、いつでも雄経路で遺伝する Y 染色体は、X 染色体との間で組換えを経験することがありません。なお、*D. ananassae* のように雄組換えが発見された種は、おもしろい材料として注目されてきました。なお、カイコ (*Bombyx mori*) では雄で組換えが起こり、雌では組換えが起こらないので、ショウジョウバエとは逆です。

参考文献

澤村京一 2005. 遺伝学 (初版). サイエンス社.

森脇大五郎 1979. ショウジョウバエの遺伝実習 (初版). 培風館.

6. 遺伝子記号

進化分野は遺伝学と強く結びついており、遺伝学とショウジョウバエの結びつきも強固です。したがって、進化や遺伝の勉強をはじめると、ショウジョウバエの論文に行き着くことが多々あります。また、ショウジョウバエはモデル生物として広く利用されています。そのため、生物学を専攻していれば、いつかはショウジョウバエの論文を読む機会が訪れるでしょう。

さて、はじめてショウジョウバエの論文を読むとき、むずかしく感じるのは遺伝子記号です。しかし、表記の法則さえ知ってしまえば、むずかしそうに見えた遺伝子記号が、とても便利なものであることに気づきます（遺伝子型や遺伝子記号の表記方法は生物ごとに異なるので注意しましょう）。慣れてくれば、遺伝子記号だらけの交配図を見ただけで、実験内容が大まかにわかります。こうしたわかりやすさは、みんなが共通の表記方法を使うことで実現しています。培われたメリットを生かしていくためにも、正しい表記を心がけましょう。

6.1 遺伝子名

ショウジョウバエの色や形が変化したような、目視で判別できるものを可視突然変異と呼びます。可視突然変異は世代を超えて目視で追跡できたので、遺伝の法則の発見、遺伝学の成立に貢献しました。これらの質的変異は追跡の目印になるので、可視マーカー、あるいは単にマーカーと呼ばれます。

キイロショウジョウバエで最初に発見された突然変異体は白眼のハエでした。白眼

の原因遺伝子は *white* と命名されました。このように、古典遺伝学における遺伝子名は、その遺伝子の機能が壊れた状態を見て命名されています。ですから、*white* は本来、眼を赤くする機能を持っているといえます。

遺伝子名はイタリック体か斜体で表記し、活字英文中で容易に識別できるようにします。遺伝子名の頭文字は、命名の由来となった形質が野生型に対して優性（顕性）の場合に大文字、野生型に対して劣性（潜性）の場合に小文字で表記します。遺伝子記号は遺伝子名を略したアルファベットで表記し、頭文字の大小も継承します。遺伝子名と同様に、遺伝子記号もイタリック体か斜体で表記します。例えば白眼は（野生型の）赤眼に対して劣性ですので、*white* の遺伝子記号は *w* です。遺伝子記号の綴りが同じでも、頭文字の大文字と小文字で遺伝子座が区別されます。例えば、*Pr* と *pr* はそれぞれ、*Prickly* と *purple* という別の遺伝子座です。他にも、*B* と *b* などがあります（Table 1）。Table 1 では、代表的な遺伝子を紹介しています。慣れてくれば遺伝子記号を見ただけで、第何染色体を話題にしているのか判断できるようになります。

6.2 対立遺伝子

同じ遺伝子でも、対立遺伝子 (allele アリル) によって表現型が変わります。white を例に話を進めましょう。白眼になる壊れた対立遺伝子は、遺伝子記号をそのまま書いて w と表します。欠失によってその遺伝子が壊れたりなくなっている場合は、肩付き文字でマイナスを書いて w^- と表記します。文脈から、話題にしている遺伝子座が明らかかな場合は、単に $-$ と書くこともできます。赤眼になる野生型の対立遺伝子は、プラスを肩付き文字にして w^+ あるいは単に $+$ と表記します。対立遺伝子の記号と $/$ を組み合わせて、遺伝子型を記述できます (7. 交配の表記法)。表現型を表記する場合はそのまま white と書けばいいのですが、日本では簡易な方法として [] で遺伝子記号を括ったかたちも採られています。遺伝子型に表現型を併記するときは、区別しやすく便利です。白眼の表現型を例示すると white, [white eye], [w] などです。赤眼の表現型は wild type, [wild type], [w^+], [+] などと表記します。下記は使用例です。

w/w [w] ♀
$w/+$ [+] ♀
$+/+$ [+] ♀
w/Y [w] ♂

大文字の Y は Y 染色体を意味し、 w/Y は雄個体になります (5. 核型と性差)。 Y 染色体にはほとんど遺伝子が乗っていないので、ここでは w と見なせます。遺伝子型が同じなら、表現型も同じになります。しかし、表現型が同じでも、遺伝子型は異なることがあります。実験の際は表現型しか見えないので、注意が必要です。

white の対立遺伝子は、白眼と赤眼だけ

ではありません。色々な中間色が発見されています。例えば w^a (white-apricot) は、ピンク眼になります。肩付き文字の対立遺伝子名は、特徴を表した単語を当てたり、発見、記載された順番に 1, 2, 3, ... としていく方法があります。実験中によくお目にかかる例として、yellow の y^1 と y^2 が挙げられます。最初に見つかった y^1 は体色や剛毛が明るい黄色になり、次に見つかった y^2 は体色が黄色味を帯びますが剛毛は黒いです。なお、対立遺伝子間の微妙な違いにこだわらないときは、単に y で代用することがあります。また、 y^* のようにアスタリスクが付記されているときは、対立遺伝子不明を表します。

対立遺伝子によっては優性と劣性が変化する場合もあります。たとえば、眼色を暗くする bw の対立遺伝子はほとんどが劣性ですが、 bw^{VI} は優性です。なお、書式情報を扱えない環境では、斜体や肩付き文字を用いて w^a のように表記することはできませんから、 $w[a]$ で代用します。

6.3 劣性致死変異

劣性致死変異 (recessive lethal mutations) は、*lethal* の頭文字をとって、単に *l* と表記します。劣性致死変異とひとくくりにしていますが、その実体は点突然変異や微小な欠失など多様な原因が考えられ、関与する遺伝子座も様々です。ある程度マッピングされたものは、染色体上の位置情報をもりこんで *l(2)...* のように命名されています (Lindsley and Zimm 1992 pp. 303-418)。

なお、優性致死変異は出現するとすぐに死んでしまい、後代に受け継がれることがありません。したがって、特別な実験でない限りお目にかかることはありません。

6.4 修飾因子

ここでは、質的変異の表現型に変化を加える変異である、修飾因子 (変更遺伝子, *modifier*) を紹介します。形質の強弱という尺度で扱える修飾因子に限っては、後述のように法則性のある命名がされています。

抑制因子 (抑圧因子, *suppressor* : 因子が遺伝子に読替えられている場合あり) は可視突然変異の表現型を野生型に近づける (弱める) 変異です。ここで紹介する抑制因子とは古典遺伝学の文脈で登場する概念で、修飾されるマーカーとは別の遺伝子座にある変異を想像してもらおうとわかりやすいです。具体例として、*Cy* の翅の曲がり具合をゆるめ、まっすぐに近づけるもの (*Suppressor of Curly, suppressor of Curly*) は下記のように表記します。

Su(Cy) 優性
su(Cy) 劣性

促進因子 (増強因子, 増進因子, *enhancer* : 因子が遺伝子に読替えられている場合あり) は、可視突然変異の表現型をより厳しくする (強める) 変異です。ここで紹介する促進因子とは古典遺伝学の文脈で登場する概念で (分子生物学の文脈で登場する遺伝子発現調節領域ではない)、修飾されるマーカーとは別の遺伝子座にある変異を想像してもらおうとわかりやすいです。具体例として、*S* の複眼をよりザラザラでより小さくするもの (*Enhancer of Star, enhancer of Star*) は下記のように表記します。

E(S) 優性
e(S) 劣性

6.5 遺伝子座間相互作用

可視マーカーのなかには、互いの形質に影響をあたえるものがあります。有名な例として、朱眼の原因となる *cn* と、茶眼の原因となる *bw* を組み合わせた場合があります。二重変異体の *cn bw* を作出すると、表現型は白眼になります。おさらいのために、遺伝子型と表現型の対応を書き出すと下記のとおりです。

<i>+/+</i> [+]	[赤眼]
<i>cn/+</i> [+]	[赤眼]
<i>cn/cn</i> [<i>cn</i>]	[朱眼]
<i>bw/+</i> [+]	[赤眼]
<i>bw/bw</i> [<i>bw</i>]	[茶眼]
<i>cn bw/+ +</i> [+]	[赤眼]
<i>cn +/+ bw</i> [+]	[赤眼]
<i>cn bw/cn bw</i> [<i>cn bw</i>]	[白眼]

この例では、3つの表現型 朱眼 茶眼 白眼 が互いに区別できるので、問題は起こりません。しかし、同じ器官の可視マーカーはできるだけ組み合わせないようにしたほうが、ハエを数えやすくなります。また、似た表現型のマーカーも組み合わせるのを避けましょう。どちらなのか、区別がつかなくなります。くわえて、二重変異体になると生存力が低下する組み合わせも、分離比を扱う実験では避けるべきでしょう。

おもしろい変異として、*Killer of prune* が知られています。これは [*pn*] 個体においてのみ、優性致死となります（現在では *awd* の対立遺伝子であることが判明し、*awd^K* と表記されています）。

参考文献

- Lindsley and Zimm 1992. The genome of *Drosophila melanogaster* (1ed). Academic Press, Inc.
- 千野光茂 吉川秀男 1934. 猩々蠅の遺傳と實驗法. 養賢堂.
- 澤村京一 2005. 遺伝学 (初版). サイエンス社.
- 日本遺伝学会 2017. 遺伝単 (初版). 株式会社エヌ・ティー・エス
-

Table 1. 交配実験でよく利用される可視マーカー

遺伝子名	遺伝子記号	成虫の形質	位置	
			遺伝学的地図	細胞学的地図
<i>yellow</i>	<i>y</i>	体色が黄色くなる(黄体色)	1-0.0	1B1
<i>white</i>	<i>w</i>	眼色が白くなる(白眼)	1-1.5	3C2
<i>singed</i>	<i>sn</i>	剛毛が波打つように縮れる	1-21.0	7D1-7D2
<i>vermilion</i>	<i>v</i>	眼色が明るくなる	1-33.0	10A1-10A2
<i>forked</i>	<i>f</i>	剛毛がカールするように縮れる	1-56.7	15F1-15F2
<i>Bar</i>	<i>B</i>	複眼が細くなる(棒眼) <i>B/+</i> よりも <i>B/B</i> や <i>B/Y</i> のほうが細い	1-57.0	16A1-16A2
<i>Star</i>	<i>S</i>	複眼がザラザラでやや小さい 劣性致死	2-1.3	21E1-21E2
<i>Curly</i>	<i>Cy</i>	翅がカールする(曲翅) ほぼ劣性致死	2-6.1	23A2-23B2
<i>dumpy</i>	<i>dp</i>	胸部背板や翅の変形(対立遺伝子によりけり)	2-13.0	25A1-25A2
<i>black</i>	<i>b</i>	体色が暗くなる 羽化直後は判別がむずかしい	2-48.5	34D4-34D5
<i>Bristle</i>	<i>Bl</i>	剛毛は短くゴツゴツ 複眼は少し粗面 ほぼ劣性致死	2-54.8	38F2-38E9
<i>cinnabar</i>	<i>cn</i>	眼色が明るくなる(朱色眼 朱眼 辰砂眼)	2-57.5	43E8-43E13
<i>vestigial</i>	<i>vg</i>	翅がとても小さくなる(痕跡翅)	2-67.0	49D3-49E6
<i>brown</i>	<i>bw</i>	複眼が紫茶色になる(茶色眼 茶眼 褐色眼)	2-104.5	59D4-59E1
<i>Plum</i>	<i>Pm, bw^{VI}</i>	複眼が紫茶色になる 逆位の位置効果による優性の <i>bw</i>	2-	-
<i>sepia</i>	<i>se</i>	複色が黒色になる	3-26.0	66D13
<i>scarlet</i>	<i>st</i>	眼色が明るくなる	3-44.0	73A3-73A4
<i>Stubble</i>	<i>Sb</i>	剛毛は短い直毛 後小楯板剛毛は交差しない <i>Sb^I</i> と <i>Sb^V</i> は劣性致死	3-58.2	89B9-89B10
<i>Ultrabithorax</i>	<i>Ubx</i>	平均棍肥大(対立遺伝子によりけり) 劣性致死	3-58.8	89E1-89E2
<i>ebony</i>	<i>e</i>	体色が黒色になる ヘテロ接合体もうっすら暗色	3-70.7	93D2
<i>Tubby</i>	<i>Tb, Tu</i>	幼虫・蛹・成虫の体は短太 ホモ接合体とヘテロ接合体の判別はむずかしい	3-90.6	-
<i>rough</i>	<i>ro</i>	複眼がザラザラになる	3-91.1	97D3-97D5
<i>Serrate</i>	<i>Ser, Bd^S</i>	翅先が欠ける ホモ接合体は翅縁がボロボロに欠ける	3-91.9	97F1-97F8

おもに Lindsley and Zimm (1992) を参照。

成虫の形質欄にある()は、古い教科書などに登場する呼称。

7. 交配の表記法

7.1 性別

ショウジョウバエの遺伝学において、性別の表記は下記のとおりです。

♀ 雌
♀ 処女雌
♂ 雄

ただし暗黙の了解として、♀は処女雌を表すことがほとんどです。交配に用いた頭数を明記したい場合は、下記のような表現例があります。

♀♀ 複数頭の雌
♂♂ 複数頭の雄
5♀♀ 5頭の雌
1♂ 1頭の雄

7.2 世代

世代の表記として下記のような表現例があります。

P 親世代 (parental generation)
F₁ 子世代 (first filial generation)
F₂ 孫世代 (second filial generation)

あるいは generation の頭文字をとって、G0, G1, G2, ... などと表記してあることもあります。

7.3 染色体の関係

変異の乗っている染色体の位置関係を表す記号として、下記ものがあります。

/ 相同染色体間
; 染色体間

ここで、遺伝子型の例を見てみましょう。遺伝子型は左から、第一染色体～第四染色体の順に書いていきます。なお、染色体の本数については「5. 核型と性差」を、遺伝子記号の読み方は「6. 遺伝子記号」を御覧ください。

$wf/wf; S Cy^+/S^+ Cy; e/e; +/+$

左端の wf/wf 部分が第一染色体で、二本の相同染色体にはともに wf が存在します。よって、 w と f のホモ接合であることがわかります。そして ; で区切ってからの $S Cy^+/S^+ Cy$ 部分が第二染色体で、相同染色体はそれぞれ $S Cy^+$ と $S^+ Cy$ の異なった対立遺伝子をもつことがわかります。 S 遺伝子座については S/S^+ のヘテロ接合です。 Cy 遺伝子座については Cy^+/Cy のヘテロ接合です。ふたたび ; で区切ってからの e/e は第三染色体で、 e のホモ接合です。さらに ; で区切ってからの $+/+$ は第四染色体で、二本の相同染色体はともに野生型であることがわかります。一般には $+/+$ の遺伝子座や染色体を無視して、

$wf/wf; S Cy^+/S^+ Cy; e/e$

となります。ここで、簡易な記号を用いて書きなおせば、下記の(1)になります。さらに、ホモ接合の遺伝子座についても省略を施せば(2)になります。

$$wf/wf; S +/+ Cy; e/e \dots\dots (1)$$

↓

$$wf; S/Cy; e \dots\dots\dots (2)$$

交配図を描くときは(1)、文章中で遺伝子型を書くときは(2)が使いやすいでしょう。ちなみに、*S* と *Cy* が同じ染色体上に乗っていた場合を仮定すると、下記の(1')(2')になります。

$$wf/wf; S Cy/S^+ Cy^+; e/e; +/+$$

↓

$$wf/wf; S Cy/S^+ Cy^+; e/e$$

↓

$$wf/wf; S Cy/+ +; e/e \dots\dots (1')$$

↓

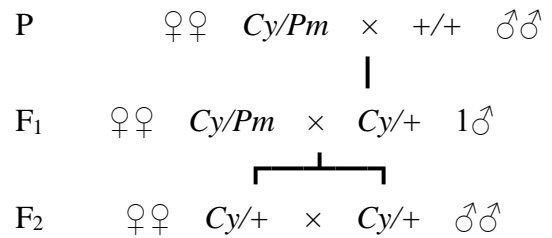
$$wf; S Cy/+; e \dots\dots\dots (2')$$

(1')における二つの + はそれぞれ遺伝子座を表し、(2')における一つの + は染色体を表しています。(2')では、ヘテロ接合であることを明示するために + が書かれています。なお、遺伝子型にマーカーを一個も含まない野生型個体は、空欄にしておくわけにもいきませんから +/+ とだけ表記します。それでは交配式の一例を書いてみましょう。

$$\text{♀♀ } Cy/Pm \times +/+ \text{ ♂♂}$$

かけ算の記号 (×) は交配することを意味します。ここに子世代 (F₁) や孫世代 (F₂) を加えて交配図にする場合は、下記のように

します。



交配を表記するときには雌を左側に（先に）、雄を右側に表記する慣習があります。このように雌を左側に統一できている交配図は、細胞質遺伝の追跡をする際に見やすいです。ただし、雄の選抜、複雑な分岐、紙面の節約などの理由により、雌を左側に統一できないこともあります。

参考文献（交配の表記例がある書籍）

向井輝美 1978. 集団遺伝学. 講談社.
 森脇大五郎 1979. ショウジョウバエの遺伝実習（初版）. 培風館.
 大島長造（編）1983. 集団・行動遺伝学研究方法（初版）. 共立出版.

8. 染色体変異

8.1 逆位 (Inversion)

逆位 (Inversion, 記号 *In*) は染色体の一部が逆転したものです。*In/+* のような逆位ヘテロ接合体の唾腺染色体では、相同な部分同士がむりやり対合 (ついで) して、ループ構造として観察されます。では、逆位の記号表記を見てみましょう。

In(2L)t

これは、インバージョントウエルティエーと読みます。*In* が逆位であることを示し、*(2L)* はこの逆位が第二染色体 (2nd chromosome) の左腕 (left arm) 上に存在することを示します。*t* はこの逆位の愛称です。

染色体変異が生じるときに染色体が切れた位置を、ブレイクポイント (切断点, breakpoint) といいます。*In(2L)t* の構造は、*In(2L)22D3-E1;34A8-9* のように、二つのブレイクポイントを書き出すことで表記されます。ブレイクポイントは唾腺染色体のバンドを観察することで調べられます。22D3-E1 はひとつめのブレイクポイントが存在する領域で、第二染色体上の 22D にある 3 番目のバンドから 22E にある 1 番目のバンドの間に存在していると読み取れます。34A8-9 はふたつめのブレイクポイントが存在する領域で、34A にある 8 番目のバンドと 9 番目のバンドの間に存在していると読み取れます。第二染色体はこのふたつのブレイクポイントで切断され、切り出された断片は逆転して再びつながったのです。別の例も見てください。

In(2LR)SM1

これは、インバージョントウエルアールエスエムワンと読みます。*(2LR)* はこの逆位が第二染色体の左腕 (left arm) から右腕 (right arm) にまたがっていることを示しています。*SM1* が逆位の愛称で、Second Multiple 1 の略です。ここで、一本の染色体上に染色体変異とマーカーが乗っている場合の表記を見てみましょう。

In(2LR)SM1, a^l Cy^l cn² sp²

はじめに染色体変異を書いてカンマで区切り、続いてマーカーをならべていき、それぞれをスペースで区切ります。なお、一本の第二染色体上の左腕に *In(2L)Cy* があり、右腕に *In(2R)Cy* があるときは、

In(2L)Cy, In(2R)Cy, Cy^l

となります。この二つの逆位は、発見されたときに *Cy^l* と連鎖していたため、*Cy* という愛称が付けられたようです。なお、文脈によってはこの染色体を *In(2L)Cy+In(2R)Cy* のように表記していることがあります。

8.2 欠失 (Deficiency)

欠失 (Deficiency, 記号 *Df*) は染色体の一部が失われたものです。遺伝子がなくなっているため、基本的に劣性致死となります。*Df/+* のような欠失ヘテロ接合体の唾腺染色体では、+のほうが長く余ってしまい、ループ構造として観察されます。では、欠失の記号表記を見てみましょう。

Df(2L)S

これは、ディフィーシエンシートゥーエルスターと読みます。*Df* が欠失であることを示し、(2L) はこの欠失が第二染色体の左腕上に存在することを示します。*S* はこの欠失の愛称です。愛称は、関連のある遺伝子座や染色体地図位置を示していることがあります。この例では、*Star* 遺伝子座 (21E) の周辺が欠失しています。*Df(2L)S2* を例にとると、この欠失染色体の構造は *Df(2L)21C6-D1;22A6-B1* です。つまり、二つのブレイクポイント (21C6-D1 と 22A6-B1 の二点) で切断させて、この間の領域が失われていると読み取れます。

ところで、動原体が失われるとその染色体は子孫へ伝達できなくなりますから、基本的に *Df(2LR)* というものにはお目にかかりません。ちなみに、マーカーを併記する際は、逆位の例と同じで *Df(2L)BSC51, net¹ cn¹* などとします。

8.3 重複 (Duplication)

重複 (Duplication, 記号 *Dp*) は一個体の中で、染色体の一部が余分にあることです。例として *Dp(2;2)S* を見てみましょう。*Dp* が重複であることを示し、(2;2) は左にある番号の染色体に由来した断片が、右側にある番号の染色体にも乗っていることを示します。ここでは第二染色体の一部が、第二染色体のどこかもう一箇所にも存在していることを示します。*S* はこの重複の愛称です。この例では、一本の第二染色体上に *Star* 遺伝子座が二つ乗っています。

Dp(1;f)y⁺ のように表記されているとき、*f* は動原体をもつ新生の小さな断片を意味し、B染色体のようなものです (*forked* ではありません)。

8.4 相互転座 (translocation)

相互転座 (translocation, 記号 *T*) は、一般的には、一個体のなかで二つの染色体の端が交換されている状態です。例として *T(2;3)dp^D* を見てみましょう。この染色体の構造は *T(2;3)25A;95B-D* です。つまり、第二染色体は 25A のブレイクポイントで切断されて、第三染色体の 95B-D につながっていることを示しています。25A は *dp* のそばです。

8.5 転位 (transposition)

転位 (transposition) は一個体の中で染色体の一部が、別の部分に移動していることです。具体例として、*Tp(3;2)C16* を見てみましょう。*Tp* が重複であることを示し、(3;2) は左にある番号の染色体からある領域が切出され、これが右側にある番号の染色体へ挿入されていることを示します。*C16* はこの転位の愛称です。この染色体の構造は *Tp(3;2)50E;66C;70C* で、三つのブレイクポイントが示されています。この例では、第三染色体の 66C から 70C にかけての領域が切出され、第二染色体の 50E に挿入されています。交配や組換えによって移動元と移動先が別々の個体に受け継がれれば、転位は欠失と重複になります。

8.6 その他の記号

付着染色体 (複合染色体, compound chromosome) は、頭文字をとって *C(1)DX* や *C(1)RM* などと表記されます。環状染色体 (ring chromosome) も、頭文字をとって *R(1)2* などと表記されます。

参考文献

Lindsley & Zimm 1992. *The genome of Drosophila melanogaster* (1ed). Academic Press, Inc.

9. バランサー染色体

キイロショウジョウバエの遺伝学を勉強していると、バランサー染色体 (balancer chromosome) という特殊な染色体が登場します。バランサー染色体は遺伝的組換えを抑制できる染色体で、交配実験の幅を広げる重要な遺伝学的ツールです。このツールがあったからこそ、ショウジョウバエの遺伝学は今日ほどの発展をみたといっても過言ではありません。例えば、注目した染色体を組換えを起こさずに追跡したり、ホモ接合にすることができます。バランサー染色体は優性可視突然変異をもつので識別容易です (第一染色体は *B*, 第二染色体は *Cy*, 第三染色体は *Sb* など)。くわえて、一般的にバランサー染色体はホモ接合で致死です。このため、劣性致死変異や劣性不妊変異といった、系統保存が難しい突然変異体を、毎世代の選抜を行わずに維持できます (平衡致死, balanced lethal)。バランサー染色体の原理は、マラーのラチェット (Muller's ratchet) で知られる Hermann Joseph Muller によって発案され (Muller 1918 p. 467)、彼の名を冠した染色体 (*Basc* = Muller-5) は現在でも利用されることがあります。

9.1 逆位と組換えの抑制

染色体逆位は組換えを抑制します。これは逆位内部で乗換が起こると、巨大な欠失や重複が起こり、配偶子になれなかったり、致死になるためだと言われています。よって、染色体の全長にわたってたくさんの逆位が乗っていれば (複合逆位)、その染色体には組換えがほとんど起こらなくなります。こ

の複合逆位を利用したのがバランサー染色体なのです。

9.2 バランサー染色体の作出

バランサー染色体は、優性可視マーカーといくつかの逆位を組み合わせた染色体からはじまり、この染色体を持った系統に X 線を照射してさらなる逆位を誘発し、複雑な複合逆位染色体に仕上げることで改良されてきました。ここで、一例を見てみましょう。

あるとき、実験室で飼育している系統の中に翅の異常な個体が見つかりました。これが優性可視マーカー *Cy* の発見でした (Ward 1923)。この *Cy* をもつ染色体は、なぜか組換えを抑制しました。後に、この染色体には *In(2L)Cy* と *In(2R)Cy* という二つの逆位が乗っていることがわかりました。この二つの偏動原体逆位は、それぞれ第二染色体の左腕中央と右腕中央に位置します。この *Cy* をもつ染色体 (*In(2L)Cy* + *In(2R)Cy*) の組換え抑制効果はなかなかのものでしたが、まだ完璧ではありませんでした。

後年、*In(2L)Cy* + *In(2R)Cy* に X 線を照射して、染色体全長にわたる巨大な逆位の誘発に成功しました。これが *In(2LR)SM1* というバランサー染色体でした。バランサー染色体は愛称のみで表記することが多いので、一般には *SM1* の名で通っています。これは優秀なバランサー染色体で、組換えをしっかりと抑制できました。同様にして、*In(2L)Cy* + *In(2R)Cy* に X 線を照射し、*In(2L)Cy* と *In(2R)Cy* に鋸を打つように挟動原体逆位を誘発したのが *In(2LR)O*

でした。これは *SM1* と双璧をなすバランサー染色体で、*CyO* の名で通っています。Table 2 に、代表的なバランサー染色体を紹介しておきます。

9.3 使用上の注意

バランサー染色体を入手したら、はじめに優性マーカーを確認します。ラベルに書いてあるのに、検鏡してみるとなかったり、その逆にラベルに書き漏らされたマーカーが乗っていることもあります。マーカーを確認する際には、数頭を観察して安心してはいけません。例えば、*Basc* と *asc* が多型状態になっていることがあります。また、実験の性質によっては、バランサー染色体に蓄積した有害変異による影響に注意しましょう (Araye and Sawamura 2013)。

経験的に、ダブルバランサーやトリプルバランサーは避けたほうがよいと言われています。ダブルバランサーとは、*SM1/S*; *TM6/Sb* のように、第一・第二・第三染色体のどれか二つにバランサー染色体をもつ状態のことです。ちなみに *Cy/Pm* のように、ひとつの染色体しか組換え抑制状態に置かれていないものは、ダブルバランサーではありません。トリプルバランサーとは、第一・第二・第三染色体の全てにバランサー染色体をもつ状態のことです。ダブルバランサーやトリプルバランサーが遺伝学者の間でタブー視される理由は、組換え抑制が不完全になり、バランサー染色体たる意義が失われることにあります。くわえて、劣性致死による分離の荷重も大きくなり、系統維持が難しくなります。その他いろいろな懸念があるため (Greenspan 2004 pp. 55-57)、禁じ手となっているのです。

参考文献

- Ashburner, Golic and Hawley 2005. *Drosophila* a laboratory handbook (2ed). CSHL Press.
- Lindsley & Zimm 1992. The genome of *Drosophila melanogaster* (1ed). Academic Press, Inc.
- Muller 1918. Genetic variability, twin hybrids and constant hybrids, in a case of balanced lethal factors. *Genetics* 3:422-499.
- Ward 1923. The genetics of Curly wing in *Drosophila*. Another case of balanced lethal factors. *Genetics* 8:276-300.
- Araye and Sawamura 2013. Genetic decay of balancer chromosomes in *Drosophila melanogaster*. *Fly* 7(3):184-186.
- Greenspan 2004. Fly Pushing: The Theory and Practice of *Drosophila* Genetics (2ed). CSHL Press.
-

Table 2. 代表的なバランスー染色体

通称	解説
【第一染色体】	
<i>FM3 In(1)FM3, y^{31d} sc⁸ dm B</i>	複雑な複合逆位です。劣性致死のため、劣性雌不妊変異の系統維持に活用されます。また、 <i>B^SYy⁺</i> (<i>B</i> と <i>y⁺</i> が乗ったY染色体)などで致死から救済し、雄不妊変異や劣性致死変異を維持できます。
<i>FM6 In(1)FM6, y^{31d} sc⁸ dm B</i>	劣性雌不妊。 <i>w dm⁺</i> をもつものがあります。
<i>FM7 In(1)FM7, y^{31d} sc⁸ w^a B</i>	よく普及しています。FM7シリーズの第一作目である <i>FM7a</i> は、致死変異と不妊変異をもちません。劣性雌不妊の <i>sn</i> をもったものとして <i>FM7c</i> があります。なお、 <i>B/B</i> はまれに不等乗換えで復帰突然変異を起こすので、一年に一回くらいは系統のメンテナンスが必要です。たとえバランスー染色体でも、 <i>FM7a/FM7a</i> のようにホモ接合のときは組換えが抑制されませんから、ときどき <i>B</i> の表現型をチェックしましょう。
【第二染色体】	
<i>SM1 In(2LR)SM1, al² Cy cn² sp²</i>	第二染色体の全長にわたって組換えを抑制でき、SMシリーズの原型となりました。 <i>SM1</i> はヘテロ接合において、生存力と妊性がともに優れます。 <i>Cy</i> は浸透度良好、強度もたいの遺伝的背景で良好、かたちも判別しやすい優良マーカーです。
<i>SM5 In(2LR)SM5, al² Cy lt^v cn² sp²</i>	<i>SM1</i> にさらなる逆位を誘発し、構造を複雑にしたものです。2ヶ所の重複をもちます。
<i>SM6 In(2LR)SM6, al² Cy dp^{lv} cn^{2P} sp²</i>	<i>SM1</i> と <i>CyO</i> を合成した複雑な構造を持つ複合逆位です。 <i>Roi</i> をもたないものを <i>SM6a</i> 、 <i>Roi</i> をもつものを <i>SM6b</i> といいます (<i>Roi</i> = <i>amos^{Roi-1}</i>)。
<i>CyO In(2LR)O, Cy dp^{lv} pr cn²</i>	よく普及しています。愛称の「 <i>O</i> 」は作出者Osterの頭文字です。染色体中央部はブレイクポイントがまんべんなく分布しており安心感があります。しかし、染色体の両端には逆位がありません。このバランスー染色体には、マーカーを追加した様々なバリエーションがあります。例えば、複眼をザラザラにする優性可視マーカーをもたせた <i>CyO-CR2</i> は、 <i>Cy</i> でのソーティングがしにくいときに便利です。

Table 2. 代表的なバランサー染色体(つづき)

通称	解説
<i>Pm</i> <i>In(2LR)Pm, dp b Pm ds^{33k}</i>	<p>染色体の両端へかかる巨大な逆位が特徴的です。<i>SM1</i> と組み合わせて、<i>Cy/Pm</i> のかたちで活用されてきました。<i>Pm</i> は強度・浸透度共にも良好で、ハエが汚れても判別でき、目立つ形質のためにソーティングの効率もよい優良マーカーです。この表現型は <i>bw</i> の位置効果 (position effect) によって発現しています (<i>Pm = bw^{VI}</i>)。特別な理由がなければ、前項の <i>Cy</i> 系バランサーを優先して使用しましょう。</p>
<i>Gla</i> <i>In(2LR)Gla, Gla</i>	<p><i>In(2L)t</i> 派生のバランサー染色体で、<i>In(2L)t</i> を包み込むように大きな逆位が追加されています。染色体の右端には逆位がないので、左腕から動原体周辺までの用途になります。<i>Gla</i> は <i>Pm</i> にもまして優秀なマーカーです (<i>Gla = wg^{Gla-1}</i>)。 <i>In(2L)t</i> は野外集団中に多型としてみられます。</p>
【第三染色体】	
<i>TM3</i> <i>In(3LR)TM3, y⁺ ri p^P l(3)89Aa bx^{34e} e</i>	<p>よく普及しています。染色体の左端には逆位がありません。X染色体からの転移(1A1-8)があり、<i>y⁺</i> をもちます。たいていは、優性マーカーとして <i>Sb</i> と <i>Ser</i> の一方か両方をもっています。しばしば、<i>y⁺</i>, <i>Sb</i>, <i>Ser</i> がなくなっていますから、ラベルと表現型をよく確認してから使いましょう。また、<i>Ser</i> の強度・浸透度は遺伝的背景によって影響されやすく、見にくい場合があります。<i>Sb</i> は蛹の殻の外から判別可能で便利です。</p>
<i>TM6</i> <i>In(3LR)TM6, Hn^P ss^{aP88} bx^{34e} Ubx^{P15} e</i>	<p><i>TM3</i> とは独立の由来をもち、<i>In(3R)C</i> 以外には構造の共通点がありません。<i>TM3/TM6</i> は生存し、<i>Ubx</i> の表現型は強くなります。平均棍は小さな器官のため、<i>Ubx</i> で大量のソーティングをこなすのは激務です。</p>
<i>TM6B</i> <i>In(3LR)TM6B, Hu e</i>	<p>構造は <i>TM6</i> と少し異なります。一般的に優性マーカーとして <i>Tb</i> をもちます。<i>TM6</i> シリーズがもつ <i>In(3L)P</i> は野外集団中に多型としてみられます。</p>

FM, *SM*, *TM* はそれぞれ、*First*, *Second*, *Third Multiple* の略称です。常染色体のバランサー染色体は、基本的にホモ接合で致死となります。マーカーは代表的なものを挙げました。

10. 唾腺染色体

唾腺染色体（だせんせんしよくたい, salivary gland chromosome）は唾液腺の細胞にある染色体です。唾腺染色体は、全ての染色体が動原体で結合して染色中心（chromocenter）を成します（Figure 1）。また、相同染色体はそれぞれ、相同な領域同士で対合しています。これらの結果、唾腺染色体は五本の腕（第一染色体、第二染色体左腕、第二染色体右腕、第三染色体左腕、第三染色体右腕）をもった構造となります（六本目として、小さな第四染色体が見えることもあります）。唾腺染色体として観察している縞模様の部分はユークロマチンです。ヘテロクロマチンが大部分を占める Y 染色体は見え、雄の第一染色体は雌よりも薄く見えます（森脇 1979,

澤村 2005）。唾腺染色体の姿は、核型としてお馴染みの「有糸分裂中期に現れる X 字型の染色体」とは異なりますから、混同しないように注意しましょう。中期染色体と比較して、唾腺染色体は巨大です（Painter 1934, Bridges 1935）。これは染色体の複製が繰り返されて束になったもので（Gay 1956）、多糸染色体（polytene chromosome）とも呼ばれます。巨大ゆえに生物顕微鏡での詳細な観察が可能で、実験材料として重用されてきました。

唾腺染色体には縞模様があり、染色液（酢酸カーミンや乳酸酢酸オルセインなど）で染めることで見やすくなります。濃色に染まる部分はバンド（band）、染まらない部分

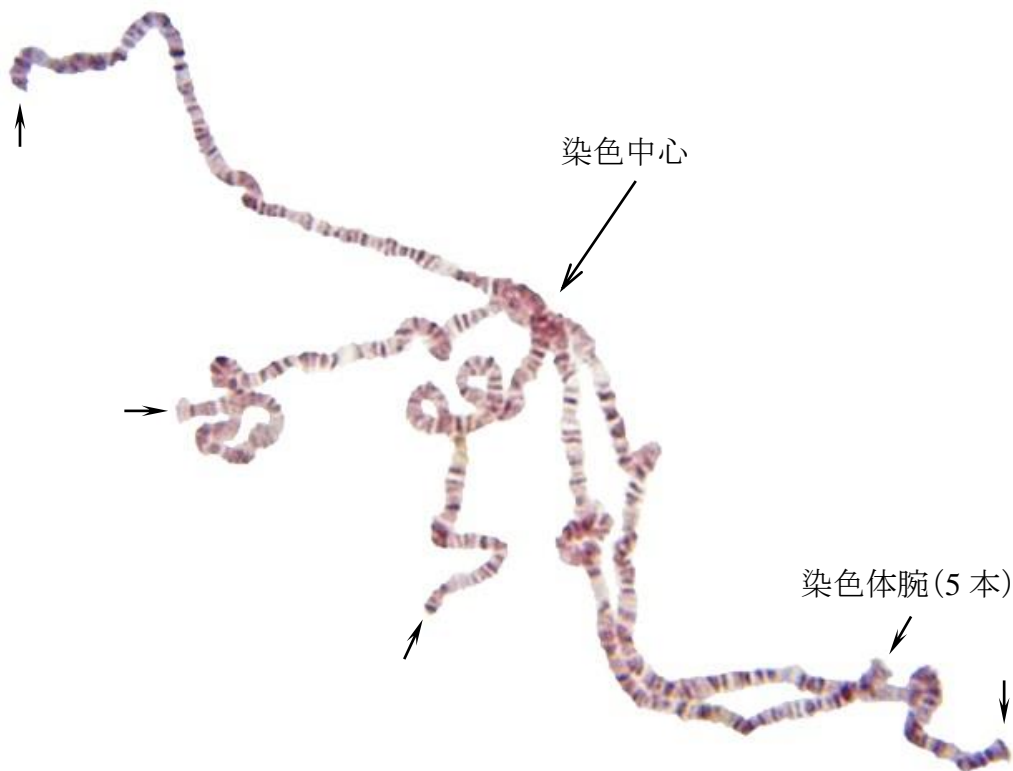


Figure 1. キイロショウジョウバエ(Oregon-R)の唾腺染色体

はインターバンド (interband) と呼ばれます。バンドには太いものや細いものがあり、並んでいる間隔も広いところや狭いところがあります。また染色体の輪郭にも、くびれや膨らみがあります。これらを目印にして、染色体を同定することができます。

以上の特徴から、唾腺染色体は染色体異常の検出を容易にしました。まず、相同染色体が対合するため、大きな染色体変異をループなどの構造変化として検出できます。また、小さな染色体変異でも、バンドの並びの変化から判別することができます。中期染色体の核型で、腕の長さや動原体の位置をもとに判別するよりは、格段に解像度が良かったのです。こうして、唾腺染色体は遺伝子地図の作成に貢献していきましました (Painter 1933, Painter 1934, Bridges 1935 など)。

唾腺染色体の観察には、よく太った三齢幼虫が最適です。バイアルの壁をよじ登っている蛹化前の個体から、できるだけ大きく育ったものを選んで解剖します。充実した個体は大きな唾液腺をもっており、観察に適します。キイロショウジョウバエを 25°C で飼育した場合には、産卵から 5-6 日後で観察に適した段階になります。充実した幼虫を育てるためには、一本のエサ瓶に産卵させる量を少なめにし、過密な飼育を避けましょう。

参考文献

- 森脇大五郎 1988. 遺伝学ノート (初版). 学会出版センター.
- 森脇大五郎 1979. ショウジョウバエの遺伝実習 (初版). 培風館.
- 澤村京一 2005. 遺伝学 (初版). サイエンス社
- 駒井卓 (編) 1952. ショウジョウバエの遺伝と実習 (初版). 培風館.
- Painter 1934. Salivary chromosomes and the attack on the genes. *Journal of Heredity* 25:465-476.
- Bridges 1935. Salivary chromosome maps. *Journal of Heredity* 26:60-64.
- Gay 1956. Chromosome-nuclear membrane-cytoplasmic interrelations in *Drosophila*. *The Journal of Biophysical and Biochemical Cytology* 2:407-414.
- Painter 1933. A new method for the study of chromosome rearrangements and the plotting of chromosome maps. *Science* 78:585-586.
- Painter 1934. A new method for the study of chromosome aberrations and the plotting of chromosome maps in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 19:175-188.
-

11. 交配実験の基本

ここでは交配実験を行うための基本作業を紹介します。まず、実験を始める前に交配図を描きます。こうすることで、どの遺伝子型のハエを、いつまでに準備すればよいか明確になります。つぎに、保存している系統を株分けし、実験用の系統をつくります。これを増殖しておき、後述の処女雌集めを行います。保存用と実験用を分けるのは、万一のコンタミに備えるためです。

11.1 処女雌とり

飼育瓶中のハエは自由に交配してしまっているため、そのままでは交配実験に使えません。まずは、未交尾の雌を集めなければなりません（処女雌とり, virgin collection）。はじめに、処女雌とりをしたい系統の仕込みを行います。目的の系統（実験用）から雌雄を適量とりだして、新しいエサ瓶に入れます。この瓶を 1st culture と呼びます。このとき、一つの瓶にたくさん産卵させてしまうと、幼虫の唾液でエサがドロドロになり、処女雌集めの操作が困難になります。初心者なら、5♀を入れて毎日エサ交換するか、3♀を入れて一日おきにエサ交換してみましよう。こうしてエサ交換を繰り返し、2nd culture, 3rd culture... と作っていきます。キイロショウジョウバエを 25°C で飼育した場合、culture を作ってから 10 日後に羽化が始まります。ここで、瓶中の羽化してきた新成虫を全て捨てます（親出し）。そして、親出しから 8 時間以内に新しく羽化した成虫のなかから、雌だけを集めて隔離飼育します。こうして集めた雌は 3-5 日ほど保存して、幼虫が

わいてこないこと（まちがいなく処女雌であること）を確認し、交配へ用います。

学生さんの場合は「一限目の授業が始まる前に親出し→ 昼休みに処女雌集め兼親出し→ 夕方帰宅前に処女雌集め」のパターンがおすすめです。また、金曜日に 1st culture を仕込めば、10 日後の月曜日から処女雌集めができるので、土日はしっかり休めます。雌の羽化は雄より早いため、羽化が始まってから最初の数日が処女雌集めの適期です（Table 3）。それ以降は雄が多く非効率的です。

11.2 交配

集めた処女雌と、交配したい系統の雄を一本のエサ瓶に入れます。自由に交配し、遅くとも翌日からは受精卵を産卵し始めます。エサ交換は 11.1 と同様に、5♀を入れて毎日エサ交換するか、3♀を入れて一日おきにエサ交換してみましよう。こうしてエサ交換を繰り返し、2nd culture, 3rd culture... と作っていきます。ここから処女雌集めを行う場合には、次世代が混在しないように、culture を作ってから 18 日後で打ち切りにしましよう。

11.3 ハエのカウント

羽化したハエをカウントしようと考えている culture から親ハエを除いた後に死骸が落ちている場合は、誤カウントの原因になりますから、きちんと除去しておきましよう。また、産卵数を抑えてエサがドロドロにな

らないように注意します。これは、特定の表現型がエサで溺死しやすかったりすると、分離比が歪んで観測される危険があるからです。くわえて、カウント対象のハエが汚れたり、死骸になると、誤カウントや作業効率低下のもとですから、できるだけこまめにカウントしましょう（毎日か一日おきが望ましい）。さらに、カウント対象の世代よりもさらに次の世代のハエが混在するとデータが歪むので、カウントはそれぞれの culture を作ってから 18 日後で打切りにしましょう (Table 4)。

参考文献

森脇大五郎 1979. ショウジョウバエの遺伝実習 (初版). 培風館.

Ashburner, Golic and Hawley 2005. *Drosophila* a laboratory handbook (2ed). CSHL Press.

Table 3. 処女雌集め計画表

日数	1st culture	2nd culture	3rd culture	4th culture
0	ハエを入れる			
1	↓			
2	ハエを移動 →	ハエを入れる		
3		↓		
4		ハエを移動 →	ハエを入れる	
5			↓	
6			ハエを移動 →	ハエを入れる
7				↓
8				ハエをすてる
9				
10	処女雌集め			
11	処女雌集め			
12	処女雌集め	処女雌集め		
13	処女雌集め	処女雌集め		
14	処分	処女雌集め	処女雌集め	
15		処女雌集め	処女雌集め	
16		処分	処女雌集め	処女雌集め
17			処女雌集め	処女雌集め
18			処分	処女雌集め
19				処女雌集め

Table 4. カウント計画表

日数	1st culture	2nd culture	3rd culture	4th culture
0	ハエを入れる			
1	↓			
2	ハエを移動 →	ハエを入れる		
3		↓		
4		ハエを移動 →	ハエを入れる	
5			↓	
6			ハエを移動 →	ハエを入れる
7				↓
8				ハエをすてる
9				
10	カウント			
11	↓			
12	カウント	カウント		
13	↓	↓		
14	カウント	カウント	カウント	
15	↓	↓	↓	
16	カウント	カウント	カウント	カウント
17	↓	↓	↓	↓
18	カウント	カウント	カウント	カウント
19	処分	↓	↓	↓
20		カウント	カウント	カウント
21		処分	↓	↓
22			カウント	カウント
23			処分	↓
24				カウント

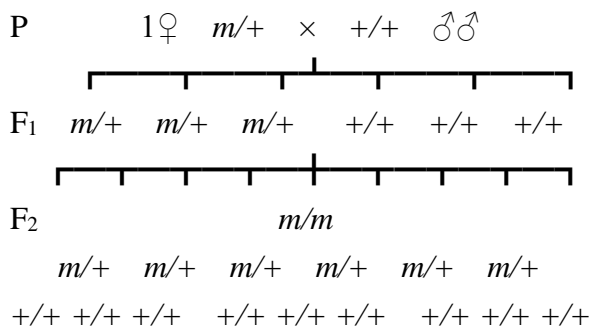
処分

12. スクリーニング

スクリーニング (screening) とは、突然変異体を探すことです。色や形の異なる可視突然変異は、私達の身近にもたくさん潜んでいます。白いカラス、青いザリガニ、赤眼のクワガタなどの話題を見聞きしたことがあるでしょう。しかし、多くの突然変異は劣性のため、かくれて見えないだけなのです。ここでは、そんな変異体を見つける基本テクニックを紹介します。

12.1 近親交配を行う

単一雌系統の作り方は、「3.1.1 単一雌系統」においてすでにお話しました。もしも、この一頭の雌が突然変異を持っていたら、単一雌系統の孫世代で分離してくるはずで、ここで突然変異 (mutation) を持った雌の遺伝子型を $m/+$ とし、交配相手の雄は野生型 $+/+$ だったとして、スクリーニングの過程を見てみましょう。



F₁ ではすべての個体が $[+]$ となります。羽化した F₁ のハエ同士で自然に交配しますから、これを新しいエサ瓶に移して産卵させます。やがて羽化してくる F₂ の中には、1/16 の確率でホモ接合体 m/m $[m]$ が

るはずで、ただし変異体は幼虫時期の競争力、羽化までの生存力、羽化後の生活力が小さい場合があります。そうすると、出現率は 1/16 以下と想像していたほうがよいでしょう。原因としては、その突然変異体自体の性質や、連鎖した有害変異の影響等が考えられます。いずれにせよ、一本の飼育瓶中で大量に産卵させないのがコツです。

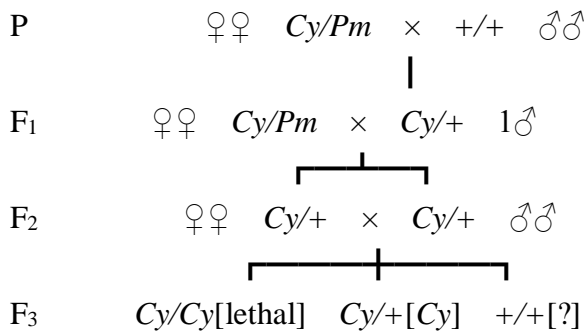
12.2 修飾因子を探す

可視マーカーの表現型は、遺伝的背景によって変化することがあります。たとえば vg/vg の系統は、とても小さな翅が生えています。これを様々な系統と交配してみると、細長いフィラメント状の翅や、スティッチリッパーのようなおもしろい形状の翅をもった後代が得られることがあります。このとき、交配相手に用いた系統内には、 vg の修飾因子 (modifier) があつたと考えられます。毎世代、好みの個体の選抜を繰り返すことで、オリジナルの系統を作出できます。

このような選抜は、鑑賞動植物の世界では常套手段ですから、経験的に知っている愛好家もいらっしゃるでしょう。こうした育種遊びを楽しめる人は、進化生物学に向いているかもしれません。例えば、育種と進化の共通点を指摘したダーウィンは、ハトの飼育から研究のヒントを得たようです (Darwin 1859)。中立説で有名な木村資生も、ランの育種家でした (日本欄協会 1972 pp. 272-282)。育種は進化の追体験であり、そこから得られた経験則が研究の着想を導くのもかもしれません。

12.3 劣性致死変異をさがす

ハエの外見を観察しただけではわからない、不可視変異（劣性致死変異や劣性不妊変異など）のスクリーニングには、バランス染色体が利用できます。ここでは、劣性致死変異をスクリーニングする例を紹介します。使用するバランス染色体は *In(2LR)SM1* と *In(2LR)Pm* です。下記の交配図では、それぞれを *Cy* および *Pm* と表記しています。



まず F₁ において、*Cy/+* の雄を一匹だけ取り出します。そして、この 1♂を *Cy/Pm* に戻し交配します。つづいて、F₂ の中から *Cy/+* の個体だけを選抜します。この個体たちは父親から由来した、たった一本の+染色体を共有しています。これらのハエ同士を交配し、F₃ にて *+/+* を得ます。この *+/+* は、第二染色体の全長にわたって、完全なホモ接合です。そのため、F₁ の 1♂が劣性致死変異を持っていると、F₃ において *+/+[+]* のハエが羽化してこないはずですが、このように劣性致死変異のスクリーニングに成功すると、毎世代 *Cy/+ [Cy]* のみが羽化してくる平衡致死系統となります。この交配方法は、1970年代の集団遺伝学黄金期を支えた重要テクニックでした。*Cy*法や *Cy-Pm*法などの型があります（向井 1978）。

参考文献

- 森脇大五郎 1979. ショウジョウバエの遺伝実習（初版）. 培風館.
- Darwin 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection* (2ed).
- 日本欄協会 1972. 洋蘭（初版）. 誠文堂新光社.
- 向井輝美 1978. 集団遺伝学. 講談社.

13. マッピング

マッピング (mapping) とは、発見した突然変異 (ここでは劣性変異として m と置く) が染色体上のどこに位置しているのか決定することです。ここでは古典遺伝学的なテクニックを紹介します。材料や目的によっては、分子生物学的なテクニックも利用できますので、指導者のアドバイスをもらいながら効率的な方法を選択しましょう。

13.1 相補性検定

キイロショウジョウバエで突然変異体をスクリーニングしていて、可視突然変異を発見した場合を考えてみましょう。既知の可視マーカーから、発見した突然変異に似た表現型のものを探し、交配します。たとえば、よく見つかる変異体として複眼の色が暗いものがあります。この場合には、 bw , pr , se などと交配してみましょう。F₁ がすべて変異体であれば、そのマーカーと同一の遺伝子座と見てよいでしょう。例えば、次のような交配で、F₁ の表現型を確認します。

$$\begin{array}{rcccl}
 \text{P} & & \text{♀♀} & m/m & \times & bw/bw & \text{♂♂} \\
 & & & | & & & \\
 \text{F}_1 & & & m/bw [+] & \text{or} & [bw] &
 \end{array}$$

13.2 染色体の決定

相補性検定が通用しない場合は、まずどの染色体に突然変異が乗っているのか決定します。下記のように交配し、F₁ 雄に変異体が出現すれば伴性遺伝であり、X 染色体上に

突然変異が乗っていることがわかります。

$$\begin{array}{rcccl}
 \text{P} & & \text{♀♀} & m/m & \times & +/Y & \text{♂♂} \\
 & & & | & & & \\
 \text{F}_1 & & & m/+ [+ ♀] & & m/Y [m ♂] &
 \end{array}$$

伴性遺伝が見られなければ、常染色体 (第二染色体か第三染色体) 上に乗っているはずですが。ここでは、優性可視マーカーやバランス染色体を利用した方法を見てみましょう。まず、突然変異が第二染色体上にあった場合、

$$\begin{array}{rcccl}
 \text{P} & & \text{♀♀} & Cy/Pm ; +/+ & \times & m/m ; +/+ & \text{♂♂} \\
 & & & | & & & \\
 \text{F}_1 & & \text{♀♀} & m/m & \times & Cy/m [Cy] & \text{♂♂} \\
 & & & | & & & \\
 \text{F}_2 & & & Cy/m [Cy] & & m/m [m] &
 \end{array}$$

となり、F₂ に [Cy m] の二重変異体は出現しません。一方で、突然変異が第三染色体上にあった場合、

$$\begin{array}{rcccl}
 \text{P} & & \text{♀♀} & Cy/Pm ; +/+ & \times & +/+ ; m/m & \text{♂♂} \\
 & & & | & & & \\
 \text{F}_1 & & \text{♀♀} & m/m & \times & Cy/+ ; m/+ [Cy] & \text{♂♂} \\
 & & & | & & & \\
 \text{F}_2 & & & +/+ ; m/+ [+] & & Cy/+ ; m/+ [Cy] \\
 & & & +/+ ; m/m [m] & & Cy/+ ; m/m [Cy m]
 \end{array}$$

となり、F₂ に [Cy m] の二重変異体や [+] が出現します。

13.3 多重マーカーマッピング

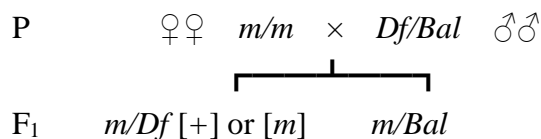
突然変異が乗っている染色体を特定できたら、つぎは突然変異がその染色体のどこに位置するのかを決定します。キイロショウジョウバエでは、一本の染色体上にたくさんの可視マーカーが乗った系統が作出されているので、これを利用して遺伝的組換えに基づきマッピングを進めます。三点交配の拡張版と考えればわかりやすいでしょう。

参考文献

-
- 森脇大五郎 1979. ショウジョウバエの遺伝実習 (初版). 培風館.
- Greenspan 2004. Fly Pushing: The Theory and Practice of *Drosophila* Genetics (2ed). CSHL Press.
-

13.4 欠失地図作成法

劣性の可視突然変異は、ヘテロ接合では表現型に現れません。しかし、欠失(*Df*)とのヘミ接合では表現型に現れます。この性質を利用したのが、欠失地図作成法です。マーカーとの組換え率から突然変異の位置が大雑把にわかったら、その周辺が欠失した系統を多数、ストックセンターから取り寄せます。あとは、これらの欠失系統を片っ端から交配していきます。(下記の交配図ではバランス染色体を *Bal* と表記しています。欠失は基本的に劣性致死のため、平衡致死系統として維持されているのです。)



F₁ に [m] が出現すれば、交配に用いた *Df* の欠失範囲内に *m* が位置していることになります。つづけて、さらに小さな *Df* を取り寄せて、候補領域を絞っていきます。

14. 遺伝子地図

遺伝子地図は、染色体上の遺伝子の並びを示したものです。ショウジョウバエの業界では唾腺染色体を利用した細胞学的地図 (cytological map) と、マーカーの連鎖と組換えを利用して作成された遺伝学的地図 (遺伝地図, genetic map, 連鎖地図, linkage map) の二種類があります。この二つを照合することで、遺伝子の担体が染色体であることがわかり、「遺伝の染色体説」が立証されました。地図が二種類あるということは、遺伝子の位置も二通りの記述方法があります。例えば *Star* ならば、連鎖地図位置は 2-1.3 で、これは第二染色体の左端から 1.3% の確率で組換えが起こることを意味します。細胞学的地図位置は 21E4 周辺で、第二染色体の 21 番地 E 領域の 4 番目のバンド周辺であることを意味します。

遺伝学的地図は組換えに基づいて作成されています。そのため、組換えの少ないセントロメア (centromere) やテロメア (telomere) の近くでは、地図距離が短くなります。また、組換えのデータは遺伝的背景や染色体変異、有害変異による生存力の変化に影響されることがあります。初学者が勉強しておくの良い関連キーワードとして、多重乗換え (multiple crossing-over)、三点交雑 (三点交配, three-point cross)、干渉 (乗換えの干渉, キアズマ干渉, 組換え干渉, interference) などが挙げられます。

参考文献

- 澤村京一 2005. 遺伝学 (初版). サイエンス社.
- 鵜飼保雄 2000. ゲノムレベルの遺伝解析 (初版). 東京大学出版会.
- R. C. King and W. D. Stansfield, 監訳: 西郷薫, 佐野弓子, 布山喜章 2005 遺伝学用語辞典 (第六版). 東京化学同人.
-