Syuiti Mori 1949. Inheritance of daily rhythmic types in emerging behavior in some *Drosophila*-mutants. *Jap. Jour. Genet.* 24 : 150~156 (With English résumé, p. 155~156)

ショウジョウバエの品種と羽化週期型の遺傳

森 主 一

京都大学理学部動物学教室

昭和 23 年 10 月 18 日受理

1. 緒 言

従來の動物遺傳学では外部形態の変異とその遺傳を研究することが主流をなしていた。しかし最近では遺傳因子の多面効果 (manifold effects) の一つとして、各種の外部形態的突然変異品種の示す色々の行動乃至生理状態の差異が注目されるようになった。このような研究の古い例として我々は McEwen (1917) のをあげることができる。彼はショウジョウバエの色々の突然変異品種を使つてその光及び重力に対する反應をみたのである。その後の研究の若干例は Dobzhansky (1941) に引用されてある。最近の研究でショウジョウバエに関するものとしては、吉川 (1943), Scott (1943), Williams 及び Reed (1944) などのものを挙げることができる。吉川と Scott は McEwen と同じように色々の突然変異品種の趨光性の相違を研究した。特に吉川は *bw* 及び *v* の交雑によつてできる白眼の *v bw* の行動を、*bw* と比較して生化学的観点から考察を進めている。又 Williams 及び Reed はショウジョウバエの色々の突然変異品種で飛翔能力の検討を行つている。

私はこれらの人々と同じようにショウジョウバエを使つて、その数箇の突然変異品種間で行動型の遺傳を調べてみた。但し私の著目した行動は日週羽化現象という比較的複雑な生理過程の総合の上に立つ現象であり、かつ交雑実験によつて外部形態における遺傳とこの行動型の遺傳の関係について若干の特殊な知見を得た点に於て、従來の研究とは多少異なる所もあるのでここに報告する次第である。

本研究は日本學術振興会「生物品種の生理生態学的研究」委員会及び學術研究会議「生物相の基本的研究」特別委員会の業績の一つであり、同委員長宮地傳三郎博士及び研究について非常な便宜を與えられた京都大学動物学教室の遺傳学研究室の方々に深謝する次第である。

II. 材 料 及 方 法

使つた材料動物及びその突然変異品種は次の通りである。クロショウジョウバエ *Drosophila virilis* では純野生種, white (*w*), scarlet (*st*) で、キイロショウジョウバエ *D. melanogaster* では野生種 (*red*), white (*w*), scarlet (*st*), sepia (*se*), dumpy (*dp*), vestigial (*vg*) である。これらは何れも京大動物学教室で保存飼育してあるものである。

実験中の飼育は前面ガラス張りとした恒温器 (25-26°C) 中で行つた。この恒温器は室内散光下におき、直射日光の入るのはさけた。その他詳細の飼育法、羽化週期研究法、及び羽化週期に関する基礎的知識は既述の報告 (森, 1949) を参照せられたい。

III. 純野生種及び突然變異種間の羽化週期の差異

1. クロシヨウジョウバイの場合：昭和 21 年 2 月—4 月の間に研究を行つた。結果は、純野生種と *w* の差異は発見し難い。しかし *st* では少し様子が違う。その状態を第 1 表に示す。即ち 11—14 時に羽化するものが野生種では全数の 12% 前後であるのに、*st* では 20% にも達する。但しこの表では 5—8 時に羽化するものにも相当の差があるが、この差はいつも現われるものとは限らないので品種の特徴とは考えない。今念のために 11—14 時に羽化する

第 1 表* クロシヨウジョウバイの野生種 (*red*) 及び *st* の羽化週期(昭 21・IV・5-21 日観察)。太字は注意すべき数字

形質	羽化数	羽 化 数 %							
		2—5時	5—8時	8—11時	11—14時	14—17時	17—20時	20—23時	23—2時
<i>red</i>	167	5.4±1.7	52.1±3.8	17.4±2.9	12.0±2.5	10.1±2.3	0.6±0.6	0.6±0.6	1.8±1.0
<i>st</i>	155	5.8±1.9	38.7±3.8	18.7±3.1	20.7±3.3	9.7±2.4	3.2±1.4	2.6±1.3	0.6±0.6

* 表中の標準誤差は $\sigma = \sqrt{\frac{P(100-P)}{N}}$ より計算する。但し N: 総個体数, P: %。

ものについて類別係数 $Q = \left[\frac{P_1 - P_2}{\sqrt{\sigma_1^2 + \sigma_2^2}} \right]^{1/2}$ を求めると 2.16 という値を得るので、この両者にみられる差が偶然の結果でないことが分る(千野, 吉川, 1934, p. 173-174; 上田, 1935, p. 438-439. 参照)。

2. キイロシヨウジョウバイの場合：昭和 21 年 5, 6 月及び 22 年 5, 6 月に研究を行つた。結果は、純野生種, *st*, *w*, *dp*, *vg* では大した差はない。しかし *se* は少し違う。その状態を第 2 表に示す。即ち常に明らかな差異は 2—5 時に羽化するものが *se* では純野生種に比べて著しく少いことである。又 11—14 時に羽化するものが *se* で多いが、この方は早朝の場合程著しくはない。今この表の総計欄の数について類別係数を求めると、2—5 時に羽化するものについては 6.02, 11—14 時に羽化するものについては 2.29 という値を得る。即ち偶然の要素はないことが分る。

第 2 表 キイロシヨウジョウバイの純野生種 (*red*) 及び *se* の羽化週期

形質	実験月日	羽化数	羽 化 数 %							
			2—5時	5—8時	8—11時	11—14時	14—17時	17—20時	20—23時	23—2時
<i>red</i>	昭 21.V. 7—18	210	16.7	21.5	12.7	12.4	5.7	1.9	2.4	16.7
	昭 21.VI. 16—18	215	14.0	27.4	18.6	14.9	7.9	6.0	7.0	4.2
	昭 22.V. 1—12	439	18.9	22.5	16.4	12.7	15.9	3.4	4.3	5.7
	総 計	864	17.1±1.3	24.8±1.5	18.2±1.3	13.3±1.2	13.1±1.1	4.6±0.7	4.4±0.7	4.5±0.7
<i>se</i>	昭 21.V. 10—20	215	7.5	17.2	19.5	20.9	16.3	10.2	5.6	2.8
	昭 22.V. 1—8	500	7.4	28.6	19.2	16.0	14.0	7.0	3.6	4.2
	総 計	715	7.4±1.0	25.2±1.6	19.3±1.4	17.5±1.4	14.7±1.3	8.0±1.0	4.2±0.7	3.7±0.7

1) P_1, P_2 は野生種及び *st* の実測羽化%, σ_1, σ_2 は同じく標準誤差。

3. クロシヨウジヨウバイとキイロシヨウジヨウバイの比較： クロシヨウジヨウバイとキイロシヨウジヨウバイの各々野生種の間には勿論著しい差がある。両種とも朝5—8時に羽化するものが多いことは同じであるが、その程度は表でみる通りクロシヨウジヨウバイでは全数の50%以上に達するのに、キイロシヨウジヨウバイでは20—30%である。これに反し、日出前の2—5時、或は23—2時という頃（後半夜ともいえる）に羽化するものはキイロシヨウジヨウバイの方が%が大きい。つまり羽化曲線は、クロシヨウジヨウバイが5—8時を中心とし急な山を示すのに、キイロシヨウジヨウバイのそれはなだらかであるといえる。

IV. 交 雑 實 験

1. クロシヨウジヨウバイの場合： 試みた交雑は次の通りである。純野生種 $red \times w$, $red \times st$, $st \times w$ 。このうち w は red と羽化状態が大差ないので、 st が関係している後の2つの場合について述べる。

a) $red \times st$ 結果は第3表の通りである。 F_1 は hetero であるが表現型は red で、羽化週期も亦野生型を示している。 F_2 の red は純野生種と hetero のものと混合であるが、羽化週期は野生型を示し、 st は st 特有の型を示している。即ち st に伴う羽化週期の状態は、眼色表現に伴つて変化するということになる。つまり st に伴う羽化週期の特質は野生型のものに対する劣性的な遺傳をするといえよう。今念のため11—14時に羽化するものにつき類別係数 Q

第 3 表 クロシヨウジヨウバイ $red \times st$ の羽化週期

世代	表現型	実験月日	羽化数	羽 化 数 %							
				2—5時	5—8時	8—11時	11—14時	14—17時	17—20時	20—23時	23—2時
F_1	red	昭 21.V. 15—21	146	10.3±2.5	50.0±4.1	18.5±3.1	10.3±2.5	8.2±2.3	2.7±1.3	0.0	0.0
F_2	red	昭 21.VI. 6—14	236	11.0±2.0	36.4±3.1	22.4±2.7	13.6±2.2	11.5±2.1	3.4±1.2	0.4±0.4	1.3±0.7
	st		65	7.7±3.2	36.9±6.0	23.1±5.1	23.1±5.1	7.7±3.2	1.5±1.5	0.0	0.0

を求めると第4表のようになる。即ち表現型 red のものは F_1 でも F_2 でも純野生種と差はないが、 F_2 の st は差があり、その差は偶然のものでなく祖父母の間の差と殆んど同じ程度であると認めてよいと思う。

第 4 表 クロシヨウジヨウバイの $red \times st$ 実験における F_1 及び F_2 の類別係数

世代	表現型	純野生種に対し	st 品種に対し
F_1	red	0.47	2.59
F_2	red	0.47	1.80
	st	1.90	0.38

b) $st \times w$ 結果は第5表の通りである。この結果も明瞭に上に述べた所と一致している。

2. キイロシヨウジヨウバイの場合： 行つた交雑は $red \times se$ でその結果は第6表の通りである。

この場合にはクロシヨウジヨウバイの場合のように結果は簡単でない。この間の事情を一層明らかにするために第7表及び第8表を掲げる。第7表は類別係数を示し、第8表はある着目した品種の羽化数%と純野生種及び se 品種のそれとの間の可能な最小の%差を標準誤差を考慮に入れて示したものである。さて先ず F_1 (hetero, 表現型は red) で 2—5時に羽化するものの%はおよそ純野生型と se 型の中間位にあたるが、どちらかというとも se 型である。又11—14時に羽化する%については明らかに se 型である。結局全体としては F_1 は純野生型であ

第5表 クロシヨウジョウバイ *st*×*w* の羽化週期

世代	表現型	実験 月 日	羽化 総数	羽 化 数 %							
				2—5時	5—8時	8—11時	11—14時	14—17時	17—20時	20—23時	23—2時
F ₁	<i>red</i>	昭21.V. 15—24	156	5.8	43.6	16.0	14.1	16.0	3.9	0.6	0.0
F ₂	<i>red</i>	昭21.VI. 6—16	242	14.1	40.0	17.4	13.2	12.0	2.9	0.0	0.4
	<i>w</i>		226	11.9	43.3	18.6	12.9	8.9	2.2	1.3	0.9
	<i>st</i>		66	7.6	37.8	15.2	28.8	9.1	0.0	1.5	0.0

るより *se* 型である。又 F₂ の *red* (hetero のものと純野生型の混合) は極めて純野生型に近いが完全に純野生型ではない、多少 *se* 型を示す傾向があることは認め得る。又 F₂ の *se* は

第6表 キイロシヨウジョウバイ *red*×*se* の羽化週期

世代	表現型	実験 月 日	羽化 数	羽 化 数 %							
				2—5時	5—8時	8—11時	11—14時	14—17時	17—20時	20—23時	23—2時
F ₁	<i>red</i>	昭21.VI. 1—8	261	10.3	28.0	11.5	17.6	14.9	9.6	3.5	4.6
		昭22.V. 16—26	394	12.9	24.2	22.8	17.0	11.7	4.8	2.5	4.1
		総 計	655	11.9±1.3	25.6±1.7	18.3±1.5	17.3±1.5	13.0±1.3	6.7±1.0	2.9±0.6	4.3±0.8
F ₂	<i>red</i>	昭21.VI. 14—22	223	10.8	20.6	22.0	14.3	10.8	12.1	5.8	3.6
		昭22.VI. 1—13	369	17.3	26.5	19.5	9.8	12.5	6.2	4.9	3.3
		総 計	592	14.9±1.5	24.3±1.8	20.4±1.7	11.5±1.3	11.8±1.3	8.5±1.1	5.2±0.9	3.4±0.7
	<i>se</i>	昭21.VI. 14—22	104	7.7	21.2	20.2	16.3	17.3	4.8	7.7	4.8
		昭22.VI. 1—13	169	8.3	23.6	21.3	15.4	17.2	8.3	2.4	3.5
		総 計	273	8.1±1.6	22.7±2.5	20.9±2.5	15.7±2.2	17.2±2.3	7.0±1.5	5.4±1.2	4.0±1.2

第7表 キイロシヨウジョウバイ *red*×*se*
実験における F₁ 及び F₂ の類別係数

世代	表現型	2-5 時に羽化する % (総計欄の)について		11-14 時に羽化する % について	
		純野生種に 対する係数	<i>se</i> に対する 係数	純野生種に 対する係数	<i>se</i> に対する 係数
F ₁	<i>red</i>	2.9	2.8	2.1	0.09
F ₂	<i>red</i>	1.13	4.26	1.03	3.1
	<i>se</i>	4.3	0.4	1.0	0.7

第8表 標準誤差を考慮に入れた場合の F₁ 及
び F₂ の各種の羽化数%と、純野生種及
び *se* 品種の羽化数%との間の最小の差

世代	表現型	2-5 時に羽化する % について		11-14 時に羽化する % について	
		純野生種 との差	<i>se</i> との 差	純野生種 との差	<i>se</i> との 差
F ₁	<i>red</i>	2.6%	2.2%	1.3%	0
F ₂	<i>red</i>	0	5.0%	0	3.3%
	<i>se</i>	6.1%	0	0	0

本来の *se* 型を示している (11—14 時に羽化するものが本来の *se* 型より僅かに少いが、14—17 時に多く、多少羽化時刻が遅くすれたものと考えられる)。即ち F₂ の *red* は F₁ の *red* よりもずつと純野生型に近いのである。これは F₂ の *red* は F₁ と違い純野生型のものを多く含む所からこうなつたのであると考えたい。そうするとこの結果はどういうことを示すかという、hetero のものは外部形態の表現型は *red* であるが、羽化週期という行動の点では

se に近い、即ち se に伴う羽化週期行動の特質は (se 自身が劣性因子であるに拘らず) 純野生種の特質に対してやや優性的に作用するのである。

V. キイロショウジョウバエ野生種の羽化週期型の分離実験

早朝 5—8 時に羽化するものが多く、前半夜に羽化するものが少ないという特徴ある羽化週期型が、特別の時刻に羽化するものだけを数代続いて取出してみると変化しないだろうかという疑問がおこる。そこでキイロショウジョウバエについて、5—8 時に羽化するものを A 区として代々取出し、この分離を 12 代に亙り続ける、又 1 方 14—23 時に羽化するものを B 区として代々取出し、この分離を 9 代続け、更に 10 代目からは 17—23 時に羽化するものだけを取出して 12 代迄経続分離実験を行つてみた。結果は A 区も B 区も 12 代後でも祖先の野生種が示したと同じ羽化週期曲線を示し、分離の効果はなかつた。

VI. 論 考

1. 現在の遺傳学的見解に従えば、羽化のような複雑な行動は多数の因子 (所謂同義因子 multiple genes) の共同動作によつて制御されていると考えるのが普通であらう。但し日週期現象に近い関係のある生物現象である光週律 (photoperiodism) について植物学者 Lang (1941) は単一因子説を出している。タバコの短日の性質における光週律反應様式は、比較的屢々起る因子突然変異に基き単一因子により制御されているというのである (Bünning, 1943 による)。Bünning (1943) も或種の自律日週期現象が単一因子的に條件づけられていることを認めた。しかしこのようなことは恐らく一般的なことではなく、羽化日週期のような複雑な行動は多数因子の共動によつて或種の平衡状態が作られそれによつて制御されているものとするのが自然であると思う。

或場合には光週律の状態が染色体の相違で起ることがある。O'Mara (1942) によると普通の二倍性のライムギは 1 年中可稔性であるのに、同質四倍体は 12 月、1 月の自然の短日で♀が不稔であるという。しかし今のショウジョウバエの場合にはこのようなことも勿論問題外である。

2. さてそれではクロショウジョウバエの *st* 因子や、キイロショウジョウバエの *se* 因子自身が、羽化週期に関係ある因子の 1 つであるかどうかという問題である。一番考えやすい道は *st* 因子や *se* 因子の多面効果の 1 つとして羽化週期に対して力を及ぼしていると考えることであるが、これは第 V 章に述べた分離実験からも推測される。この考えをとると 1, 2 の新しい事実がでてくる。即ち: a) *w*, *st*, *se* は何れも眼色に関係した因子である。所が両種の *w* やキイロショウジョウバエの *st* などで羽化週期状態に野生型との差が見出し難く、一方クロショウジョウバエの *st* やキイロショウジョウバエの *se* などで明瞭な差があることは、同じ眼色因子といつてもその或種の生理的作用には大差があることを示す。b) 従来発見された遺傳因子が多面的効果を發揮する場合には、もしその因子が或形質について劣性的であれば、他の形質に対する効果もすべて劣性的に作用するというのが一般である。或形質については劣性的で、或形質については優性的であるという例は理論的に考えられても明瞭な事例は未だ知られていない。今の場合、クロショウジョウバエの *st* 因子についてはこの一般則によつて説明できるが、キイロショウジョウバエの *se* 因子についてはこの理論的に考えられた場合の事例としても説明されよう。

以上は従來の遺傳学と大きい矛盾をきたさないようにしての現象の説明である。しかし説明

はこれだけが可能な場合ではない。例えば *st* や *se* と近い所にある、外部形態と関係のない行動制御因子¹⁾ を考えることもできよう。とにかく仮説的なことは何とでも考えられるが、現在の資料からこれ以上軽々に結論めいたことをいうことはできない。すべて将来の研究に俟つという状態である。

VI. 摘 要

1. キイロショウジョウバエとクロショウジョウバエの羽化日週期の状態はかなり違う。一般に前者は後者に比べて羽化曲線がなだらかである。特に 5—8 時に羽化するものは、前者では全数の 20—30% であるのに、後者では 50% 以上に及ぶ。

2. クロショウジョウバエの純野生種 (*red*) の羽化週期状態と、突然変異品種 *w* のそれとは大きい違はないが *st* とはかなり違う。即ち 11—14 時に羽化するものが、*red* で 12% 位であるのに、*st* は 20% 以上に及ぶ。*red* × *st*, *st* × *w* の交雑実験を行うと、この *st* に見られる性質は、その眼色に対する表現に伴つて野生型に対し劣性的に行動する。

3. キイロショウジョウバエでは純野生種、*w*, *st*, *dp*, *vg* の間には差を発見しがたい。しかし *se* との間にはかなりの差がある。即ち 2—5 時に羽化するものが、*se* では野生種に比べて著しく少なく、8—11 時、11—14 時に羽化するものがかなり多い。この性質は、外部形態発現因子としての *se* が劣性であるに拘らず、野生種に対し多分に優性的に行動するという著しい特徴である。

文 献

- 上田常吉 1943：生物統計学。
 吉川秀男 1943：昆虫のトリプトファン代謝をめぐる諸問題。科学，13：282-285, 319-325。
 千野光茂 吉川秀男，1935：猩々蠅の遺伝と実験法。
 森 主一 1949：ショウジョウバエの生活史における週期現象。生物，4：121-128。
 Bünning, E. 1942：Die Anpassung der Pflanzen an den jahres- und tagesperiodischen Wechsel der Aussenbedingungen. Naturwiss. Jahrg. 31：493-499。
 Dobzhansky, T., 1941：Genetics and the origin of species。
 Lang, A., 1941：Biol. Zbl. 61：427。
 McEwen, R. S., 1917：The reactions to light and to gravity in *Drosophila* and its mutants. J. exp. Zool. 25：49-106。
 O'Mara, J. G. 1942：A photoperiodism accompanying autotetraploidy. Amer. Nat. 76：386-393。
 Scott, J. P. 1943：Effects of single genes on behavior of *Drosophila*. Amer. Nat. 77：184-190。
 Williams, C. M. & Reed, S. C. 1944：Physiological effects of genes：the flight of *Drosophila* considered in relation to gene mutations. Amer. Nat. 78：214-223。

Résumé

1. The emerging behavior as a daily rhythmic activity somewhat differ between *Drosophila virilis* and *D. melanogaster*. While the number of emerging individuals during 5-8 hours exceeds 50 % of the total in the former, it remains always between 20 and 30% in the latter (Tables 1, 2).

1) 何らかの型式の内部形態差は否定し得ない。

2. In *D. virilis*, no fundamental differences in emerging activity exist between the *wild* race and the *w*-race. However, the *st*-race acts somewhat differently, showing large percentage of emerging individuals during 11-14 hours (Table 1). Cross-experiments, *wild* × *st* and *st* × *w*, show that this character of *st*-race behaves as recessive to that of *wild* race, in accordance with the morphological expression of eye colors in these two races (Tables 3, 4 and 5).

3. In *D. melanogaster*, no remarkable differences can be found out in the emergence activity between the *wild* race on the one hand and the *w*-, *st*-, *vg*- and *dp*-race on the other. However, the *se*-race behaves somewhat characteristically, i. e., the number of individuals emerging during 2-5 hours is far smaller and that emerging during 11-14 hours is fairly larger than in other races. Cross-experiment, *wild* × *se*, shows that this character of the *se*-mutant behaves rather as dominant to that of the *wild* race, in spite of recessive nature of *se*-gene as a determinant of the external morphological expression of eye color (Tables 6, 7 and 8). Flies (*wild* race) that emerging during 5-8 hours (A series) and 14-23 hours (B series) were successively selected covering 12 generations, but no remarkable differences in the modes of emergence were observed in both series.

Tosihide Yosida 1949. Chromosome studies in the Coleoptera. III. The structure and formative elements of the sex chromosomes of *Luperodes praeustus* Motsch., with a consideration on their evolution. *Jap. Jour. Genet.* 24: 156~162 (With English résumé, p. 161~162)

鞘翅目昆虫の染色體研究 III

カラフトクロウリハムシの性染色體の構成要素について¹⁾

吉 田 俊 秀

北海道大学理学部動物学教室

昭和 24 年 1 月 25 日受領

ある染色体が他の染色体に結合して行動する場合、吾々はこれを接着型染色体 (Multiple chromosome) と名付け、これが性染色体を含む場合には接着型性染色体 (Multiple sex chromosome) と名付けた。接着型性染色体の発見は de Sinety (1901) が直翅類の *Leptimia* において見たのが最初で、その後 McClung (1917) がやはり直翅類の *Hesperotettix*, *Mermiria* の数種において同様な性染色体の発見をなしその行動について詳細な研究をなした。その他、小熊 (1921, 1946) の研究せる カマキリ科数種における X_1X_2-Y 型、及び King & Bea-

1) Contribution No. 221 from the Zoological Institute, Faculty of Science, Hokkaido University, Sapporo. 文部省科学研究費 (遺伝の総合研究) の補助による研究。