

ノミバエの雄に於ける常染色体の交叉

徳 永 千 代 子

本 地 綏 子

緒 言

遺伝研究の対象となつた動物で性染色体に関しヘテロの性では正常状態では完全な連関現象がみられ交叉は行われない例が古くから明らかにされていた。それは蚕の雌(田中, 1913)と猩々蠅の雄(Morgan, 1912)である。吉川(1933, 35)は黒猩々蠅の相同染色体間の affinity が雌でも雄でも黄色猩々蠅のそれよりいづれも強いことに着眼し、この蠅では雄にも交叉が行われるかも知れないと考えて実験をした結果正常状態で雄に交叉が行われることを証明した。その率は第Ⅱ染色体上の *Confluent* と *Rounded* 間で 0.0078% であつた。このように遺伝学的、細胞学的に最もよく研究されている猩々蠅でしかも比較的長い間正常状態で雄には交叉が行われないと信じられていたものでも極めて低い率ではあるが雄での交叉が存在することが証明されたのである。

猩々蠅と同じく双翅目に属するノミバエ *Aphiochaeta xanthina* Speiser ではX染色体上既知6因子の野性型対立因子をY染色体がもつていて、これら部分伴性因子の内4因子がXY間交叉でY染色体上に移ることが遺伝的に証明されている(徳永 1953, '54, Ondraschek, 1953)。徳永の説(1955 参照)によればノミバエのY染色体はX染色体に相同な部分とY染色体特有の部分とからなり、Y染色体特有の部分に雄性を決定する雄性決定要素(M)が存在するという。X染色体上の因子がY染色体に移るのは雄に於けるXY間の相同な部分で交叉が行われる結果であろうと解釈している。このようなX染色体上因子がY染色体上に交叉によつて移る現象は最初メダカ(会田, 1921)で発見され百万雄(Morgan, 1923)のような性染色体XとYが比較的長い部分に亘り相同で分化した部分が短く限られているもの即ち性染色体間の分化の度が低いものでよく研究されている。これらの例にみるように雄のX染色体とY染色体の相同



な部分の間で交叉が行われるものならば常染色体でも相同染色体間で交叉が起り得ることが考えられるのである。ノミバエではY染色体の雄性決定要素Mを含む部分が第Ⅲ染色体に転坐したⅢ—Y染色体と正常な第Ⅲ染色体をもつ特殊な雄でⅢとⅢ—Y染色体間に交叉が起ることが遺伝的に証明されている（徳永 1952）。これらの事実からノミバエの雄では正常の常染色体に於いても相同染色体間に交叉が行われることが予想されたので筆者等はこのことを確めるために本研究を行つた。

実 験

沖縄産ノミバエの第Ⅲ染色体因子 *Delta* (*D*, 顕性, ホモ致死), *short arista* (*sa*, 潜性) 及び *brown* (*bw*, 潜性) を標識にして雄に於ける第Ⅲ染色

第 1 表

P₁ 交配 $D^+ \cdot sa^+ / D^+ \cdot sa^+ \text{ ♀} \times D \cdot sa / D^+ \cdot sa \text{ ♂}$ 又はその逆交配よりの

F₁ $D \text{ ♂} (D \cdot sa / D^+ \cdot sa^+)$ にホモ $sa \text{ ♀} (D^+ \cdot sa / D^+ \cdot sa)$ を交配した場合の

F₂ 分離

	交配例	♀				♂							
		+	+	<i>D</i> ・ <i>sa</i>	<i>D</i> ・ <i>sa</i>	<i>D</i> <i>sa</i>	+	+	<i>D</i> ・ <i>sa</i>	<i>D</i> ・ <i>sa</i>	<i>D</i> <i>sa</i>		
		畸型		肢畸型		性異常		肢畸型					
交叉個体を 生じなかつ た例	136	2239	1819	3		2375	2022	3					
交叉個体を 生じた例	1	14	1	8	1	15	14						
	1	6		11	1	15	15						
	1	21		30	1	29	1	22		1			
	1	21		17	1	27		19					
	1	27		27		28		30		1			
	1	16		13	1	19		16					
	1	8		12	1	6		10					
	1	27		33	1	31		25					
	1	29		22		33		37		1			
	1	27		19	1	30		25					
合 計	146	2435	1	2011	3	5	3	2608	1	2235	3	2	1

註：Dとの交配で次代に特に雌に翅脈を一部欠く個体を生ずる場合がある。又D個体には時に *bar* 様の眼を伴う。これらは本論文の実験の目的には直接関係がないので結果を判りやすくする為に表中には区別して示さなかつた。即ち *bar* 様のD個体はDとして数えAb様翅をもつた個体は十翅の個体として数えたことを断つておく。

第 2 表

P₁ 交配 $D \cdot sa^+/D^+ \cdot sa^+ \text{ ♀} \times D^+ \cdot sa/D^+ \cdot sa \text{ ♂}$ 又はその逆交配よりの
F₁ $D \text{ ♂} (D \cdot sa^+/D^+ \cdot sa)$ にホモ $sa \text{ ♀} (D^+ \cdot sa/D^+ \cdot sa)$ を交配した場合
の F₂ 分離

	交配例	♀					♂					
		D	D 肢畸型	sa	$D \cdot sa$	+	D	D 肢畸型	sa	sa 肢畸型	$D \cdot sa$	+
交叉個体を 生じなかつ た例	154	2613	2	2457			2405	5	2588	1		
交叉個体を 生じた例	1	42		38		1	20		26		1	
	1	18		10			13		21		1	
	1	21		19		1	31		16		1	
	1	14		17		1	13		15			
	1	18		16			12		16		1	
	1	15		19		1	16		20			
	1	19		13		2	21		28			
	1	18		5		1	15		10			
	1	13		20		1	24		22			
	1	16		18		1	24		19			
	1	22		21			74		13		1	
	1	4		10		1	5		12			
合 計	166	2383	2	2663	2	8	2613	5	2806	1	4	1

個間の交叉を調べた。交配はすべて pair mating で飼育温度は 25°C に保つた。実験は 2 種類に分け D と sa 間及び D と bw 間の交叉を別々に調べた。

1. D と sa 間の交叉

一対の第Ⅲ染色体の一方に D と sa 因子を、他方にこれらの野生型対立因子をもたせた ♀ にホモ $sa \text{ ♀}$ を交配する方法と、一方の第Ⅲ染色体に D 因子、他方に sa 因子をもたせた ♀ にホモ $sa \text{ ♀}$ を交配する方法とを平行して行つた。実験結果は前者を第 1 表に、後者を第 2 表に示す。第 1 表に示すように 1 対交配 146 例より生れた総計 9,308 個体の内表型で交叉個体と認められたものを 10 交配例から 11 個体えた。これらは夫々調査交配をしたがこれに成功したものの ($D \text{ ♀ } 2, sa \text{ ♀ } 2$) は何れも遺伝的には交叉個体であることを確かめえた。調査交配に失敗したものを含めて 11 個体が交叉個体であるとする D と sa 間の組換え率はこの実験からは $0.118 \pm 0.035 \%$ となる。第 1 表には示していないがこれと同じ実験の 1 交配例で異常な分離をみた。即ち次代に $+$: $\text{♀ } 4, \text{ ♂ } 7$;

D : ♀2, ♂6を生じたのみで予想された $D \cdot sa$ 個体は生じなかつたのである。ここでえた D ♂に再びホモ sa ♀を交配したところ次代に+:♀54, ♂29; $D \cdot sa$: ♀33, ♂9 (3交配例)をえた。 D ♀にホモ sa ♂を交配した場合は次代に+: ♀19, ♂12; $D \cdot sa$: ♀12, ♂11 (1交配例)をえた。この結果から推定しうることはこの異常分離の原因は交配に用いた D ♂にあるのではなくホモ sa ♀の sa 因子に異常が起つたことにある。この種の異常はノミバエの遺伝実験中に屢々遭遇した事実でありノミバエに於ける複雑な遺伝現象の一つであるがここで目的としている交叉現象とは一応別にして考えられるから第1表には示さなかつた。第2表に示した実験では166交配例より生じた総計10,488個体中12交配例で $D \cdot sa$ 間交叉の結果と考えられる15個体を得た。これらは夫々調査交配をした結果一部の失敗(2個体)を除いて夫々新しい連関により生じたものであることを確めた。第2表に示した実験結果からは $D-sa$ 間の組換え率は $0.143 \pm 0.037\%$ となる。第1表と第2表の結果を綜合すれば総計19,796個体中交叉個体数は26となり正常雄に於ける $D-sa$ 間の組換え率は $0.131 \pm 0.025\%$ となる。

ここで注意されることは D と sa の交配で僅かな性異常個体を生じた他に少数の畸型を生じていることである。この畸型はすべて1本の過剰肢をもつたもので畸型の程度は種々であつた。このことはノミバエの部分伴性因子 $Abrupt$ と $occhi chiari$ との交配で生じた畸型が殆ど頭部の畸型でそれにも種々の程度があつたこと(徳永, 1955)に比較される興味ある事実である。

2. D と bw 間の交叉

♂の一方の第Ⅲ染色体に D と bw 因子をもたせてホモ bw ♀を交配した場合と、一方に D 、他方に bw 因子をもたせてホモ bw ♀を交配した場合の実験を平行して行つた。結果は前者を第3表、後者を第4表に示す。第3表に示した実験では114交配例より生れた総計7,293体中12交配例からの15個体が交叉の結果と考えられる。この内調査交配に成功した6個体では何れも遺伝的に交叉個体であることを確めた。この表から組換え率は $D-bw$ 間で $0.206 \pm 0.053\%$ となる。第4表に示した実験からえた $D-bw$ 間交叉個体は交配例171から生れた総計9,224個体中6交配からの6個体でその率は $0.065 \pm 0.026\%$

第 3 表

P₁ 交配 $D^+ \cdot bw^+ / D^+ \cdot bw^+ \text{ ♀} \times D \cdot bw / D^+ \cdot bw \text{ ♂}$ 又はその逆交配よりの
F₁ D ♂ ($D \cdot bw / D^+ \cdot bw^+$) にホモ bw ♀ ($D^+ \cdot bw / D^+ \cdot bw$) を交配した
場合の F₂ 分離

交配例		♀				♂			
		+	肢畸型	$D \cdot bw$	D	bw	+	性異常	$D \cdot bw$
交叉個体を 生じなかつ た例	102	1699	1	1359			1799	2	1566
交叉個体を 生じた例	1	7		7	1		7		12
	1	13		7			19		21
	1	11		11			20		10
	1	23		18			12		20
	1	17		11			15		14
	1	22		28			26		24
	1	11		13			9		6
	1	52		24	1		69		26
	1	10		5	1		11		13
	1	22		11			17		24
	1	19		20		1	16		19
	1	21		12	1		15		32
合 計	114	1927	1	1526	4	1	2035	2	1787

第 4 表

P₁ 交配 $D \cdot bw^+ / D^+ \cdot bw^+ \text{ ♀} \times D^+ \cdot bw / D^+ \cdot bw \text{ ♂}$ 又はその逆交配よりの
F₁ D ♂ ($D \cdot bw^+ / D^+ \cdot bw$) にホモ bw ♀ ($D^+ \cdot bw / D^+ \cdot bw$) を交配した場合
の F₂ 分離

交配例		♀				♂			
		D	bw	$D \cdot bw$	+	D	bw	肢畸型	$D \cdot bw$
交叉個体を 生じなかつ た例	165	2150	2105			2267	2390	3	
交叉個体を 生じた例	1	12	13			5	9		1
	1	21	13	1		27	26		
	1	15	22	1		21	23		
	1	5	8	1		5	7		
	1	5	17			17	10		1
	1	5	5			9	3		1
合 計	171	2213	2183	3		2351	2468	3	2

である。同じ交配実験の1交配例で次代に D : ♀4, ♂6; bw : ♀7, ♂6, $D \cdot bw$: ♀5, ♂4 を生じた場合がある。この場合の $D \cdot bw$ 個体は遺伝的なものであることを調査交配で確めたがこれらが親の $D\delta$ 内で交叉の結果生じたものとして解釈するにはその頻度が高すぎる点で疑がある。従つてこの例は特殊例として別に扱うことにして第4表には示さなかつた。第3表と第4表の結果を綜合すれば総計 16,517 個体中交叉個体数は21で正常雄に於ける $D-bw$ 間の組換え率は $0.127 \pm 0.027 \%$ となる。 D と bw の交配で生じた僅かの畸型個体もすべて過剰肢をもつものであつた。

結 論

上述の実験結果からノミバエの雄で第Ⅲ染色体因子間に交叉が行われることが明らかになつた。その頻度は D と sa 因子間では同一染色体上に両因子をもたせた場合の組換え率は $0.118 \pm 0.035 \%$ 、第Ⅲ染色体の片方に D 、他方に sa 因子をもたせた場合は $0.143 \pm 0.037 \%$ であり両実験結果を綜合すると D と sa 間の組換え率は $0.131 \pm 0.025 \%$ となる。 D と bw 間では同一染色体に両因子をもたせた場合の組換え率は $0.206 \pm 0.053 \%$ 、相同染色体の片方に D 他方に bw をもたせた場合は $0.065 \pm 0.026 \%$ であつた。後者の場合の平均誤差は大きいが両実験結果を綜合すれば D と bw 間組換え率は $0.127 \pm 0.027 \%$ となる。ここにえた値の相互間の比較をすることは現在の研究段階では未だ時期尚早であるが、これらの値は先に徳永 (1954) の発表したノミバエのXY間の交叉の場合のM要素とX上因子との間の組換え率と似た値である。即ち何れも大凡 0.1% を前後している。この値は緒言で言及した黒猩々蠅の第Ⅱ染色体でみられた交叉の頻度と比較するとよほど大きいものである。この事実はノミバエでは相同染色体間の affinity が猩々蠅に比してよほど強いことが細胞学的にも認められている (徳永, 1951c, '53) 点とも一致するものである。

引用文献

- Aida, T.: 1921. On the inheritance of color in a fresh-water fish, *Aplocheilus latipes* Temmick and Schlegel, with special reference to sex-linked inheritance. Genetics, 6: 554-573.
- Kikkawa, H.: 1935. Crossing-over in the male of *D. virilis*. Cytologia 6: 190-194.
- Morgan, T. H.: 1912. Complete linkage in the second chromosome of the male of *Drosophila*. Science, 36: 719-720
- Ondraschek, H.: 1953. Vererbungsstudien an *Aphiochaeta xanthina* Speis (Phoridae). Zeitschr. fur indukt. Abst.-und Vererb., 85: 347-353.
- Tanaka, Y.: 1913. Gametic coupling and repulsion in the silkworm. Jour. Coll. Agr. Tohoku Imp. Univ., 5.
- Tokunaga, C.: 1951c Genetic studies on *Aphiochaeta sp.* III. Reverse mutation found in *short arista* mutant. Jap. Jour. Genet., 26: 125-128.
- ibid. : 1952. Genetic studies on *Aphiochaeta sp.* IV. Genetic analysis of the peculiar Y chromosome derived from a reversion of the *short arista* mutant. Jap. Jour. Genet., 27: 100-106.
- ibid. : 1953. Life cycle and chromosome of *Aphiochaeta anthina* Speiser from Okinawa. studies No. 1: 23-28, Kobe College press.
- ibid : 1954. Genetic studies on *Aphiochaeta xanthina* Speiser: The genetic behaviour of three sex-linked mutants. Studies No. 3: 31-44, Kobe College Press.
- ibid : 1955. The presence of male determining factor in *Aphiochaeta xanthina* Speiser. Studies 2, No. 1-2: 1-32.
- Winge, O.: 1923. Crossing-over between the X- and the Y-chromosome in *Lebistes reticulatus*. C. R. d. Trav. d. Labor. Carlsberg, 14.

Crossing-over in the Autosome of the Male of *Aphiochaeta xanthina* Speiser.

Résumé

In this paper, we observed the presence of crossing-over in the autosome of the male of *Aphiochaeta xanthina* Speiser, using as marked genes, three mutants (*Delta*, *brown*, and *short arista*) locating on the third chromosome.

In the experiments using *Delta* and *brown* as the marked genes, out of 7293 individuals (the sum of the offspring from 114 pair mating crosses between $D \cdot bw / D^+ \cdot bw^+$ male and $D^+ \cdot bw / D^+ \cdot bw$ female), 15 individuals could be thought of as cross-overs, indicating the recombination value between *Delta* and *brown* locus in normal male as $0.206 \pm 0.053 \%$. Out of 9224 individuals from 171 pair matings between $D \cdot bw^+ / D^+ \cdot bw$ male and $D^+ \cdot bw / D^+ \cdot bw$ female, 6 were believed to be cross-overs, indicating the recombination value between *Delta* and *brown* locus as $0.065 \pm 0.026 \%$ in this experiment, even though the mean error is great. By totaling the results of these two experiments which were planned to find out the crossing-over in male between *Delta* and *brown* locus, the recombination value becomes $0.127 \pm 0.027 \%$ (21 cross-overs out of 16517 individuals).

In the experiments using *Delta* and *short arista* as the marked genes, out of 9308 individuals from 146 pair matings between $D \cdot sa / D^+ \cdot sa^+$ male and $D^+ \cdot sa / D^+ \cdot sa$ female, 11 were thought to be cross-overs (recombination value, $0.118 \pm 0.035 \%$). Out of 10488 of 166 pair matings between $D \cdot sa^+ / D^+ \cdot sa$ male and $D^+ \cdot sa / D^+ \cdot sa$ female, 15 were believed to be cross-overs

(recombination value, $0.143 \pm 0.037 \%$). By totaling the two foregoing experiments which were planned to find out the crossing-over in male between *Delta* and *short arista* locus, the recombination value becomes $0.131 \pm 0.025 \%$ (26 cross-overs out of 19796 individuals).

The data presented in this paper shows that the recombination value in the third chromosome of the male was about the same as 0.1 % order, both between *Delta* and *brown* and between *Delta* and *short arista*.

