

# ショウジョウバエ入門

新井健太\*

初版 2015年2月18日

## Introduction to *Drosophila*

Quenta Araye\*\*

1<sup>st</sup> edition / 18<sup>th</sup> February 2015

### はじめに

本稿は、ショウジョウバエの初心者が、自習するための情報源として執筆されました。はじめにショウジョウバエの論文をよむときや、授業および卒業研究で、ショウジョウバエの交配実験をするときに役立つでしょう。ショウジョウバエとはショウジョウバエ科の動物の総称です。モデル生物として利用されているのは、キイロショウジョウバエ(*Drosophila melanogaster*)です。本稿では、このキイロショウジョウバエについて取り上げます。目次の順に、上から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、目次にしたがって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、「5. 核型と性差」から「9. バランサー染色体」までを優先して勉強するとよいでしょう。

### 謝辞

本稿はウェブサイト「ショウジョウバエの遺伝学 (<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。

ウェブサイトをまとめる際にご指導いただいた澤村京一先生、本稿を Jfly のウェブサイトに掲載することをすすめてくださった伊藤啓先生、本稿の原案であるウェブサイトに 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方々に感謝いたします。

目次	頁
1. 和名と学名	2
2. 採集	3
3. 飼育	5
4. ストックセンター	8
5. 核型と性差	9
6. 遺伝子記号	11
7. 交配の表記法	16
8. 染色体変異	18
9. バランサー染色体	21
10. 唾腺染色体	25
11. 交配実験の基本	27
12. スクリーニング	31
13. マッピング	33
14. 遺伝子地図	35

# 1. 和名と学名

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）。キイロの由来については調査中です。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、雄成虫の腹部背板が黒いことに由来します。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き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。英語の論文を読んでいると、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* または *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。双翅目 (ハエ目, Diptera) であることしか判断できなかったときは、Diptera fam. gen. 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. pp. 5-6. 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

昆虫採集道具の王道ですが、ショウジョウバエの採集において必須ではありません。キイロショウジョウバエの体長は2-3mmですから、目の細かい網がよいでしょう。スウィーピングで捕獲したショウジョウバエは、吸虫管で集めます。

#### 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。昆虫採集の教科書に出てくるような吸虫管では大きすぎるので、ショウジョウバエ専用のものを作成します。外径 6mm、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。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、ストック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。

吸口は用途によって作り分けるとよいでしょう。実験室内で繊細な作業をするときは、小径で肉薄の尖った吸口が便利です。著者の吸虫管は吸口内径 2.5mm で、これならばキイロショウジョウバエでの作業性は良好、くわえてやや大型のアカショウジョウバエやオウトウショウジョウバエにも対応できます。野外採集で持ち歩く場合には、吸口に強度が求められます。バーナーで炙る時間を長くすると肉厚に仕上がりに、堅牢になります。長時間炙ると内径も小さくなりますので、完成目標よりやや太めのくびれを用意して炙ります。採集対象がキイロショウジョウバエや、同胞種のオナジショウジョウバエならば、吸口内径 2.5mm 前後で事足ります。もしも、もっと大型の種も採集するなら吸口内径 2.8-3.0mm も用意しておくに安心です。ここまで大径になると吸引に力が必要です。また、一頭ずつ狙い獲りする精度はやや劣りますから、ホバリング中の個体を捕獲する用途には不向きです。しかし、吸口にハエをつまらせて傷つける心配は減ります。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の周囲でスウィーピングし、捕虫網に集めた個体を吸虫管で吸い出し

ます。落果し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放置し、誘引する方法もあります（バナナトラップ）。エサの果物が落ちていることの多い秋に採集するのがおすすめです。

### 2.3 標本

生かしたまま持ち帰り、系統化するのがショウジョウバエ採集の醍醐味ではありますが、ここでは標本にしたい人向けの情報を書いております。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、スクリー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 City, Shizuoka, Japan

15th Nov. 2013

Yoshitsune Minamoto leg.

*Drosophila oshimai*

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、ペンでラベルを記入していると、字が標本液に溶けて消えてしまうことがあります。

## 3. 飼育

### 3.1 飼育方法

#### 3.1.1 単一雌系統

採集した雌は、一頭ずつ隔離して飼育します。野外採集した雌は、たいてい交尾済みです。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です。25°Cで飼育すると、産卵から6日目くらいで、唾腺染色体の観察に適切な三齢幼虫が得られます。7日目くらいで蛹化し、10日目くらいで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（下記「3.2 系統維持」参照）。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」参照）、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日目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。室温でも飼育できますが酷暑期と冬季は注意が必要です。たとえば夏季は、室温が28-29°Cくらいまでは飼育できますが、もっと暑い日が幾日か

続くと全滅することがあります。冬季は、人間が生活している部屋ならばぬくもりがあるので、なんとか飼育できます。ただし、羽化までに一ヶ月くらいかかったり、寒さのショックで産卵しなくなることがあります。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）。よく産卵する時間帯は夕方（消灯の前後数時間）です（Ashburner, Golic and Hawley 2005）。1頭の雌が一日に産卵する卵数は、系統によってまちまちです。大雑把な目安として、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、60頭程度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、幼虫過多でエサをドロドロにする失敗も減ってきます。

ショウジョウバエは、小さな飼育瓶の底にエサを置いて飼育します。幼虫が育ってくると、エサはドロドロになってしまいます。キイロショウジョウバエは、蛹になる前に壁をよじ登ります。そして、高い位置で蛹化します。この性質は、実験飼育に向いていました。蛹化前に壁を登らずエサで溺れ死ぬ種類や、成虫が弱々しく餌にトラップされやすい系統は、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。

#### 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). pp. 124-125. CSHL Press.

### 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になります。メモ欄として、ガラス瓶には切手大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、冬季に静電気が起きてハエがくっついてしまうことでしょうか。バイアルが主流になる前は牛乳瓶で飼育されていました。

大掛かりなものとして、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。集団遺伝学の実験面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。

つまり、水羊羹です。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ます。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。エサは常温で3週間くらい保存できます。防腐剤入りならばめったなことでは腐りませんが、乾燥に注意します。特に冬期は、食品用ラップかビニル袋をかぶせておく方法もあります。ビニル袋に入れて冷蔵庫で保管した場合は一ヶ月以上もたせることができます。

## 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。交換が終わったら、古い方のエサは捨てます。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、いつまでも恒温器の中に古いエサ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

系統管理において、もっとも重要なのはラベルです。ラベルは命です。何度も貼って剥がせるテープに、系統の情報を書き込んで瓶に貼付しておくのが一般的です。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散見されます。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（教員か大学院終盤の先輩）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重罪です。遺伝屋たるもの、ラベルの一字一句一点に至るまで注意深くあるべきです。ありがちなラベルの進化に、 $cl \rightarrow d$  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。これを研究室に持ち込んでしまうと危険です。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。主な病原体はカビ、バクテリア、ダニです（ときにはセンチユウに寄生されていることもあるそうです）。野外由来の系統を作ったら、エサ交換のときに捨て瓶を廃棄せず、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。野外由来のハエを飼育すると、ほとんどの場合にエサを茶色くするバクテリア(?)がでてきます。著者の経験上、エサに色がついてもたいがい問題は起こりません。しかしまれに、エサから悪臭を放ちハエがたくさん死ぬようなものや、エサをベタベタにしてハエをトラップしてしまうものがあり注意が必要です。

ストックセンターや他の研究室から取り寄せた系統も、カビやダニを持ち込みます。必ず検疫を行いましょう。京都のショウジョウバエ遺伝資源センター (Kyoto DGRC) は、クリーンなハエを提供してくれることで定評があります。



## 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, 日本国) と、**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。同じ

系統を何度も絶やして、何度も注文を繰り返すと、先方に負担をかけます。巨大な欠失があるような系統は脆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。飼育技術が未熟だと感じたら、経験のある方にアドバイスを求めましょう。とくに、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。



## 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) は一個体がもつ染色体の一式を指し (文脈によっては個体ではなく、種や細胞であったりします。 $n$  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。)、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頻繁に登場します。これはショウジョウバエ科の染色体本数が少ないからできることです。核型の進化に関心を持ったら、マラーエレメント (Muller Elements) について調べてみるのもよいでしょう。

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 (両腕の長さはほとんど同じに見えるので、長腕とか短腕といった表現はしません)。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いません。交配実験では無視されることが多いです。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。

### 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場合があります。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 のハエは見ることができません。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)。

#### 参考文献

澤村京一 2005. 遺伝学 (初版) .p.80. サイエンス社

#### 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。腹部背板の模様は、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。雄の尻先を腹側から見ると、一对のゲニタリア（交尾器）が露出しているのがわかります。空瓶にいたハエを観察すると、ゲニタリアが黒っぽ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、ゲニタリアのクチクラは茶色っぽく着色しているので、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）と呼ばれる櫛状の短太剛毛が並んでいます。

### 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、処女雌集め（通称 ヴァージンとり）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。性比はほぼ 1:1 ですが、雄のほうがわずかに少ない傾向があり、飼料条件が悪いと雄の数が盛り返すようです（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）. pp. 52-53. 培風館

### 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。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、いつでも雄経由で遺伝する 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、進化遺伝学上面白い材料としてさかんに取り上げられてきました。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。

## 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。ここでは、ショウジョウバエの遺伝学における、遺伝子記号の表記方法を丁寧に解説していきます（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）。表記方法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。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 可視突然変異

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。

#### 6.1.1 遺伝子名

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です。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）優性の場合に大文字、（野生型に対して）劣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。

ショウジョウバエ遺伝学の黎明期に発見された、特徴的な突然変異には少ない文字数の遺伝子記号が当てられています。短い記号は重要な変異のために温存し、不用意な命名で

消耗しないように心がけます。Table 6.では、代表的な遺伝子を紹介しています。慣れてくればマーカーを見ただけで、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。

### 6.1.2 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、遺伝子記号そのままに *w* で表します。(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<sup>-</sup>* 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<sup>+</sup>* 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(詳しくは「7. 交配の表記法」を御覧ください)。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、より簡易な方法として [ ] 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<sup>+</sup>*] [*+*] などと表記します。下記は使用例です。

<i>w/w</i> [ <i>w</i> ]	...♀
<i>w/+</i> [ <i>+</i> ]	...♀
<i>+/+</i> [ <i>+</i> ]	...♀
<i>w/Y</i> [ <i>w</i> ]	...♂

大文字の *Y* はY染色体を意味し、雄個体になります(詳しくは「5. 核型と性差」を御覧ください)。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<sup>a</sup>* は、ピンク眼になります(*a=apricot*)。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<sup>1</sup>* と *y<sup>2</sup>* が挙げられます。最初に見つかった *y<sup>1</sup>* は体色や剛毛が明るい黄色になり、次に見つかった *y<sup>2</sup>* は体色が黄色味がかかるものの剛毛は黒っぽいです。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。対立遺伝子名は、発見者名や発見年月日を組み合わせて命名することもあります。例えば、Aさんが1961年の3月に *xyz* という遺伝子の新しい対立遺伝子を発見したとすると、*xyz<sup>A61</sup>* *xyz<sup>61c</sup>* *xyz<sup>61cA</sup>* などになります(*a=January, b=February, c=March, ...*)。また、*xyz<sup>\*</sup>* のようにアスタリスクが付記されている場合、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<sup>VI</sup>* 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<sup>a</sup>* 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。

## 6.2 不可視突然変異

### 6.2.1 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きますが、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。過去には、ある程度マッピングされたものに関して規則的に命名した例があります(Lindsley & Zimm 1992 pp. 303-417)。仮想的な例を挙げるなら、第二染色体地図上の 21A にマッピングされたものを、遺伝子座ごとに *l(2)21Aa*, *l(2)21Ab*, *l(2)21Ac*, ... と命名し、それぞれの対立遺伝子ごとに *l(2)21Aa<sup>1</sup>*, *l(2)21Aa<sup>2</sup>*, *l(2)21Aa<sup>3</sup>*, ... などと命名していきます。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。

参考文献

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

### 6.2.2 修飾因子 (抑制因子 増強因子)

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 (まれに抑圧因子, サプレッサー, suppressor, 因子が遺伝子と書いてあることもある。ここでは古典遺伝学の文脈で登場する概念を扱う。マーカーとは別の遺伝子座に起こった突然変異を想像してもらいとわかりやすい。) は、可視突然変異の表現型を野生型に近づける変異です。例えば、*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, まれに増進因子, エンハンサー, enhancer, 因子が遺伝子と書いてあることもある。分子生物学の文脈で登場する遺伝子発現調節領域とは別の概念。ここでは、マーカーとは別の遺伝子座に起こった突然変異を想像してもらいとわかりやすい。) は、可視突然変異の表現型をより厳しくする変異です。例えば、*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

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

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

### 6.3 遺伝子座間相互作用

可視マーカのなかには、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 [cn]</i>	...[朱眼]
<i>bw/+ [+]</i>	...[赤眼]
<i>bw/bw [bw]</i>	...[茶眼]
<i>cn bw/+ + [+]</i>	...[赤眼]
<i>cn +/+ bw [+]</i>	...[赤眼]
<i>cn bw/cn bw [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<sup>K</sup>* と表記されています）。

Table 6. 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	染色体
<i>yellow</i>	<i>y</i>	体色が黄色くなる（黄体色）	1
<i>white</i>	<i>w</i>	複眼が白くなる（白眼）	1
<i>forked</i>	<i>f</i>	剛毛が縮れる	1
<i>Bar</i>	<i>B</i>	複眼が細くなる（棒眼）、ホモ接合体はより細い	1
<i>Star</i>	<i>S</i>	複眼がザラザラでやや小さい、劣性致死	2
<i>Curly</i>	<i>Cy</i>	翅がカールする（曲翅）、ほぼ劣性致死	2
<i>dumpy</i>	<i>dp</i>	胸部背板や翅の変形→対立遺伝子により表現型多様	2
<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
<i>black</i>	<i>b</i>	体色と蛹が黒くなる	2
<i>cinnabar</i>	<i>cn</i>	複眼が蛍光オレンジ色（朱色眼、朱眼、辰砂眼）	2
<i>vestigial</i>	<i>vg</i>	翅がとても小さくなる（痕跡翅）	2
<i>brown</i>	<i>bw</i>	複眼が紫茶色になる（茶色眼、茶眼、褐色眼）	2
<i>Plum</i>	<i>Pm, bw<sup>VI</sup></i>	複眼が紫茶色になる、逆位の位置効果で優性の <i>bw</i>	2
<i>sepia</i>	<i>se</i>	複眼がセピア色になる	3
<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<sup>I</sup></i> と <i>Sb<sup>V</sup></i> のみ劣性致死	3
<i>Ultrabithorax</i>	<i>Ubx</i>	平均棍肥大→対立遺伝子により表現型多様、劣性致死	3
<i>ebony</i>	<i>e</i>	体色が暗くなる、ヘテロ接合体もうっすら暗色	3
<i>Tubby</i>	<i>Tb</i>	幼虫・蛹・成虫の体は短太、ホモ接合体でも同程度	3
<i>Serrate</i>	<i>Ser, Bd<sup>S</sup></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

成虫の形質欄にある（ ）は、古い教科書などで用いられた表現型呼称。  
おもに Lindsley & Zimm (1992) を参照。



## 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)
F <sub>1</sub>	子世代 (first filial generation)
F <sub>2</sub>	孫世代 (second filial generation)

あるいは generation の頭文字をとって、

G <sub>0</sub>
G <sub>1</sub>
G <sub>2</sub>

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。遺伝子型は第一染色体～第四染色体の順に左から書いていきます。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

$$w f/w f; S Cy^+/S^+ Cy; e/e$$

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。

$$w f/w f; S +/+ Cy; e/e \quad \dots(1) \quad \text{交配図用}$$

↓

$$w f; S/Cy; e \quad \dots(2) \quad \text{遺伝子型記述用}$$

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)がよいでしょう。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。

$$w f/w f; S Cy/S^+ Cy^+; e/e; +/+$$

↓

$$w f/w f; S Cy/S^+ Cy^+; e/e$$

↓

$$w f/w f; S Cy/+ +; e/e \quad \dots(1')$$

↓

$$w f; S Cy/+; e \quad \dots(2')$$

上記の(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。(1')における二つの  $+$  はそれぞれに遺伝子座を表し、(2')の  $+$  は染色体を表しているのです。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 ( $\times$ ) は交配することを意味しません。交配式の中では雌を左側に、雄を右側に表記する慣習があります。ここに子世代 ( $F_1$ ) や孫世代 ( $F_2$ ) を加えて交配図にする場合は、下記のように記述できます。

$$\begin{array}{l}
 \text{P} \qquad \qquad \text{♀♀ } Cy/Pm \times +/+ \text{ ♂♂} \\
 | \\
 \text{F}_1 \qquad \text{♀♀ } Cy/Pm \times Cy/+ \text{ ♂♂} \\
 \text{┌───┬───┐} \\
 \text{F}_2 \qquad \text{♀♀ } Cy/+ \times Cy/+ \text{ ♂♂}
 \end{array}$$

交配図においても、親世代 ( $P$ ) は雌を左側に置きますが、後代では雄の選抜、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。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。なお、家畜の交配に限っては、雄を左側に表記することがあります。これは、一頭の優秀な雄を多数の雌に交配する育種様式が影響していると思われます。

## 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 (ついごう) 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ーと読みます。この逆位は世界中のキイロショウジョウバエ集団に見られる、コスモポリタンな染色体多型です。 *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の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、ブレイクポイントを書き出すことで *In(2L)22D3-E1;34A8-9* と表されます。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 番目のバンドの間のどこか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。つまり大雑把に書くと、本来は 21-22-23-...-33-34-35-... のはずが、

21-22-34-33-...-23-22-34-35-... となっています。別の例を見てみましょう。

#### *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, al<sup>2</sup> Cy<sup>l</sup> cn<sup>2</sup> sp<sup>2</sup>*

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。 *In(2LR)SM1* は有名なため、愛称のみが表記されて *SM1, al<sup>2</sup> Cy<sup>l</sup> cn<sup>2</sup> sp<sup>2</sup>* と書かれていることもあります。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<sup>l</sup>*

となります。この二つの逆位は、発見されたときに *Cy<sup>l</sup>* と連鎖していたため、*Cy* という愛称が付けられました。染色体の構造に注目している文脈では、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、唾腺染色体の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。

$Df(2L)S$

$Df$  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暗示していることがあります。この例では、*Star* 遺伝子座 (21E あたり) 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  $21C6-D1;22A6-B1$  と書いてあります。つまり、ふたつのブレイクポイント (21C6-D1 と 22A6-B1 の 2 点) で切断さて、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  $Df(2L)BSC51, net^l cn^l$  などとします。

## 8.3 重複 (Duplication)

重複 (Duplication, 記号  $Dp$ ) は一個体の中で、染色体の一部分が余分にあることです。具体

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分が、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。愛称は、関連のある遺伝子座や染色体地図位置を暗示していることがあります。この例では、一本の第二染色体に *Star* 遺伝子座が二つ乗っています。 $Dp(1;Y)w^+$  ならば本来 X 染色体上にある  $w^+$  が Y 染色体上にも乗っています。 $Dp(1;f)y^+$  における  $f$  は動原体をもつ新生の小さな断片で、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、一個体のなかで染色体の端が交換されている状態です。単純な例として  $T(2;3)dp^D$  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 といえば、 $dp$  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。例えば、 $Tp(2;Y)bw^+$  のように記述します。この例では第二染色体の 59A2-60E3 が失われて、Y 染色体上に 59A2-60E3 が移動しています

(ちなみに *bw* は 59E あたり)。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 (8. 染色体変異 全体)

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マーカーとしてもち、識別容易です。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, (2) The balancing lethal. p. 467 を参照)、彼の名を冠した染色体 (*Basc = Muller-5*) は現在でも利用されています。

### 参考文献

Muller 1918. Genetic variability, twin hybrids and constant hybrids, in a case of balanced lethal factors. *Genetics* 3:422-499.

### 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。交配実験では可視マーカーが欠かせませんから、バランサー染色体を識別するために、第二染色体なら *Cy*、第三染色体なら *Sb* などが乗っています。

### 9.2 バランサー染色体の作出

バランサー染色体の単純な作出過程は、次のようなものと考えておけばよいでしょう。まず、優性可視マーカーと自然由来の逆位を乗せた染色体を用意します。つぎに、この染色体を持った系統に X 線を照射して逆位を誘発し、複雑な複合逆位染色体に仕上げます。では、具体例を見てみましょう。

むかしむかし、野生型系統の中に翅の異常な個体が見つかりました。これが *Cy* の発見でした。この「*Curly* 染色体」は、なぜか組換えを抑制しました。当時の研究者にとっては、不思議な系統だったことでしょう。*Cy* それ自体が、組換えを抑制する因子なのか？ それとも別の組換えを抑制する変異が *Cy* に連鎖しているのか？ 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。動原体（セントロメア, Centromere）や染色体末端（テロメア, Telomere）から遠い、組換えが最も起こりやすい領域を見事に覆っていたためか、この *Curly* 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。しかしまれに、組換えによって *In(2L)Cy* と *In(2R)Cy* が別れてしまったりと、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 balancer 染色体でした。Balancer 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 balancer 染色体で、経験的に組換えをほぼ完全に抑制します。同様に、*In(2L)Cy* + *In(2R)Cy* に X 線を照射して、*In(2L)Cy* と *In(2R)Cy* を分断する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 balancer 染色体として、*CyO* の名で通っています。なぜかよく普及しており、目にする機会は多いでしょう。Table 9 に、代表的な balancer 染色体を紹介しておきます。

#### 参考文献

- Araye and Sawamura 2013. Genetic decay of balancer chromosomes in *Drosophila melanogaster*. *Fly* 7(3):184-186.
- Ward 1923. The genetics of Curly wing in *Drosophila*. Another case of balanced lethal factors. *Genetics* 8:276-300.
- Ashburner, Golic and Hawley 2005. *Drosophila a laboratory handbook* (2ed). CSHL Press.
- Lindsley & Zimm 1992. The genome of

*Drosophila melanogaster* (1ed). Academic Press, Inc.

### 9.3 使用上の注意

Balancer 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。特に、ラベルに愛称しか表記がないときには（例えば、*Dr/TM3*, *Sb e* ではなく、*Dr/TM3* としか書いていない場合）検鏡せざるをえません。また、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もあります。

経験的に、「ダブル balancer は避けよ、トリプル balancer はやるな。」といわれます（ダブル balancer とは、第一・第二・第三染色体のどれか二つに balancer 染色体をもつ状態のことです。ちなみに *Cy/Pm*, *CyO/Gla*, *TM3/TM6* などは、ひとつの染色体しか組換え抑制状態に置かれていないので、ダブル balancer とは言いません。トリプル balancer とは、第一・第二・第三染色体の全てに balancer 染色体をもつ状態のことです。）。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ること、つまり balancer 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。その他いろいろ懸念があるため、禁じ手となっているのです。



Table 9. 代表的なバルンサー染色体

通称	コメント	染色体
<i>CIB</i>	1928年以前にMullerが作出した、最古のバルンサー染色体。Crossing over suppressor, <i>lethal</i> , <i>Bar</i> の頭文字をとっている (向井 1978)。組換え抑制は不完全で、現在ではあまり利用されない。	1
<i>Basc = Muller-5</i>	ホモ接合で系統維持可能。マーカーである <i>B</i> がなくなってしまったものを <i>asc</i> という。組換えを抑制しているのだからマーカーがなくなるはずがないと思いきや、 <i>B</i> は不等乗換えで復帰突然変異を起こしてしまう。よって、 <i>B</i> をもつ系統は年に一回ほど棒眼個体を選抜するメンテナンスを行う必要がある。	1
<i>FM1</i>	FMシリーズの原型であり、 $In(1)sc^{\delta} + In(1)dl-49$ 。 $In(1)sc^{\delta}$ は $In(1)1B2-3;20F$ であり、いちおう染色体全長にわたる逆位で、 <i>sc</i> の表現型は弱い。 $In(1)delta-49$ は $In(1)4D7-E1;11F2-4$ 。X染色体では挟動原体逆位が利用できないのがネックである。劣性致死を持たないが、 <i>lz</i> による雌不妊で、マーカーは $y w^a B$ 。 <i>lz</i> を失い雌の妊性が回復したものは <i>FM0</i> といひ、マーカーは $y w m f B$ 。	1
<i>FM3</i>	1954年にGrellが作出。 $In(1)sc^{\delta} + In(1)dl-49$ にX線を照射して作出された、複雑な複合逆位で、効果的なバルンサー染色体と言われている。劣性致死のため、劣性雌不妊変異の系統維持に活用される。マーカーは $y B$ 。	1
<i>FM7 ≈ FM7a</i>	現在最も普及している、第一染色体のバルンサー。 $FM6/In(1)sc^{\delta} + In(1)dl-49$ ♀ 由来の組換え体から作出された (初出典はMerriam 1968か)。ブレイクポイントは <i>FM6</i> より少ない。 <i>FM4</i> , <i>FM6</i> , <i>FM7</i> は元来劣性致死および劣性不妊を持たず、劣性致死変異のスクリーニングには利用できないとされる。マーカーは $y w^a B$ 。	1
<i>SM1</i>	1953年にGrellが作出。SMシリーズの記念すべき第一作。第二染色体の全長にわたって組換えを抑制できる、優秀なバルンサー染色体。 <i>Curly</i> の浸透度は完璧で、強度もたいていの遺伝的背景で良好。検鏡でのソーティングもしやすく、使いやすいマーカー。	2
<i>SM5</i>	1953年にGrellが作出。 <i>SM1</i> にさらなる逆位を誘発し、構造を複雑にしたもの。重複が二箇所見つかっている。マーカーの強度や健康面で <i>SM1</i> にやや劣るとする記述もあるが、はっきりしたことはわからない。	2
<i>SM6</i>	1984年以前にCraymerが作出。 <i>SM1</i> と <i>CyO</i> を合成した構造を持ち、第二染色体のバルンサー染色体では最も複雑な複合逆位。 <i>pr</i> をもつものあるいは <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> という。	2
<i>CyO</i>	1956年以前にOsterが作出、 $In(2LR)O$ の愛称は作出者の頭文字。 <i>SM1</i> と双璧をなすバルンサー染色体。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、安心感がある。一方で、染色体の両端は逆位がなく、系統維持には不安である。にも関わらず、よく普及している。複眼をザラザラにする優性マーカーをもたせた <i>CyO-CR2</i> は、 <i>Cy</i> がソーティングできないときの保険として便利である。	2

<i>Pm</i>	1929年以前にMullerによって作出か。 <i>SM1</i> と組み合わせて、 <i>Cy/Pm</i> のかたちで活用されることが多い。染色体の全長にわたる巨大な逆位があり、その長さは第二染色体のバランス染色体のなかでは最長。しかし、左腕にブレイクポイントが少ないのが残念である。 <i>Plum</i> は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く、強度・浸透度共にも優れたマーカー。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る。ごくまれに明るい眼色になるが、まだら模様なので判別可能。	2
<i>Gla</i>	初出典はAlexander 1952か。 <i>In(2L)t</i> 派生の珍しいバランス染色体。染色体の右端に逆位がないので、左腕から動原体にかけての用途に限られそう。 <i>Glazed</i> は強度・浸透度共にも優れた、かなり安定感のあるマーカー。	2
<i>CxD</i>	1933年以前にOliverが作出か。かつては広く利用されていたらしい。まれに目にするバランス。構造は <i>In(3L)69D3-E1;70C13-D1 + In(3LR)71F;85C + In(3LR)80;84A;93F</i> であり、スキがある。マーカーは <i>In(3L)D, D<sup>1</sup></i> 。	3
<i>TM3</i>	1955年7月にLewisが作出。現在もっとも普及しており、ダブルバランスなどを行なわない限りは、第三染色体全長にわたって組換えを抑制できる。Lewisはこれ以前にも <i>TM1</i> と <i>TM2</i> を作出しているが、組換え抑制が完璧ではなかった。 <i>TM1~TM3</i> は独立の、構造の異なる複合逆位である。マーカーとしては <i>Sb Ser</i> などがある。X染色体の断片 (1A1-8) も含まれており、 <i>y<sup>+</sup></i> をもつ。しばしば、 <i>y<sup>+</sup></i> や <i>Ser</i> がなくなっている。 <i>Ser</i> の強度は遺伝的背景によって影響されやすく、見にくい場合がある。強度が小さいと浸透度も小さくなり、使いづらいマーカーである。くわえて、特定のマーカー (たとえば <i>H</i> ) と組み合わせると、野生型と区別がつかなくなる。 <i>Ser</i> は劣性致死ではないことに注意! <i>Sb</i> は浸透度良好で使いやすいマーカー。蛹後期で、殻の外から判別容易なのはありがたい。	3
<i>TM6</i>	1966年9月にLewisとBacherが作出。まあまあ普及している。92D1や100F3などのブレイクポイントが似ているものの、 <i>TM3</i> とは独立の、構造の異なる複合逆位。よって、 <i>TM3/TM6</i> は生存する。構造を見る限り難は無さそうだが、組換え抑制の程度について詳しい情報がほしい。マーカーは <i>Ubx</i> 。平均棍は小さな器官で観察しにくく、 <i>Ubx</i> で大量のソーティングをこなすのは激務。ss周辺に欠失がある。	3
<i>TM6B</i>	1984年以前にCraymerが作出。効果的なバランスと言われている。マーカーは <i>D</i> や <i>Tb</i> 。 <i>TM6</i> とは一部の逆位が差し替えられており、構造の異なる複合逆位。それゆえ、マーカーの違いしかないように見える小文字表記 ( <i>TM6b</i> ) では不適切なのかもしれない。構造違いなら <i>TM7</i> でも良さそうなのだが、現存しないこの名称は当時先取されていたのだろうか。同時期の作出に、 <i>TM6B</i> よりも逆位 ( <i>In(3R)Hu</i> ) がひとつ少なく非劣性致死の <i>TM6C</i> がある。	3

---

マーカーは代表的なものを挙げた。同じ通称でも、乗っている変異が異なる場合がある。これらの派生してきた経緯については、記録がほとんどない。めったに使わない複合逆位は、とりあげなかった。

## 10. 唾腺染色体

唾腺染色体（だせんせんしょくたい, 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。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）、染まらない部分はインターバンド（interband）と呼ばれます。バンドはクロマチンが凝集している部分で、DNA の密度が大きいです。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。充実した個体ほど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、一週間弱でこの段階になります。そこで、観察の 7 日前に 1st culture、6 日前に 2nd culture をつくり、5 日前にハエを捨てておきます。こうしておけば、どちらかの culture は、観察当日に都合の良い状態に仕上がっているでしょう。充実した幼虫の養成には低密度飼育がおすすめです。一本のエサ瓶に産卵させる量は少なめにしましょう。染色体名人の中には、エサにドライイーストを添加して幼虫を太らせるなどのテクニックを駆使している方もいらっしゃるようです。

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

交配実験を行う上での、基本的なお作法を紹介します。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はっきりします。つぎに、保存していた系統を株分けし、実験用の系統をつくります。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 処女雌集め

飼育瓶中のハエは自由に交配してしまっているので、そのままでは交配実験に使えません。まずは、未交尾の雌（処女雌、*virgin*）を集めなければなりません。はじめに、処女雌集め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、新しい餌瓶に入れます。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ると、幼虫の唾液で餌がドロドロになり、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。キイロシヨウジョウバエを 25°C で飼育すると、産卵から 10 日目で羽化がはじまります。ここで、瓶中の羽化してきた新成虫を全て捨てます（通称 親だし）。そして、親だしから 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。羽化後 8 時間以内の若い雄は交尾する能力がないので、これ

らの雌は未交尾とみなせるのです。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。

8 時間勤務の方なら、出勤したら親だし、定時帰宅前に処女雌集めというパターンになります。しかし、ハエが最も羽化するの朝と夕ですから、時間が自由に使える学生であれば *am5:00-6:00* 頃に親だし → 昼休みに処女雌集め兼親だし → *pm18:00-19:00* 頃に処女雌集めのパターンで効率的に雌が集まります。また、金曜日に *1st culture* を仕込めば、10 日後は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。雌の羽化は早く、*culture* をつくってから 10-13 日目が処女雌集めの適期です (Table 11.1)。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餌瓶に入れます。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 1.1 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 日目までにしましよう。

### 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 も、産卵数を抑えて幼虫の唾液で餌がドロドロになったりしないように注意します。特定の表現型が餌で溺死しやすかったりすると、分離比が歪んでしまい、誤った結論を導いてしまうかもしれません。くわえて、死体になったハエは数えにくいので、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）。次世代が混在すると分離比が歪むので、カウントはそれぞれの culture を作ってから 18 日目までにしましょう (Table 11.3)。

Table 11.1. 推奨される処女雌集めのプラン

日数	1st culture	2nd culture	3rd culture	4th culture
0	ハエ入れる			
1	産卵			
2	ハエ移動→	ハエ入れる		
3		産卵		
4		ハエ移動→	ハエ入れる	
5			産卵	
6			ハエ移動→	ハエ入れる
7				産卵
8				ハエすてる
9				
10	羽化 処女雌集め			
11	羽化 処女雌集め			
12	羽化 処女雌集め	羽化 処女雌集め		
13	羽化 処女雌集め	羽化 処女雌集め		
14	瓶をすてる	羽化 処女雌集め	羽化 処女雌集め	
15		羽化 処女雌集め	羽化 処女雌集め	
16		瓶をすてる	羽化 処女雌集め	羽化 処女雌集め
17			羽化 処女雌集め	羽化 処女雌集め
18			瓶をすてる	羽化 処女雌集め
19				羽化 処女雌集め
20				瓶をすてる



Table 11.3. 推奨されるカウントのプラン

日数	1st culture	2nd culture	3rd culture	4th culture
0	ハエ入れる			
1	産卵			
2	ハエ移動→	ハエ入れる		
3		産卵		
4		ハエ移動→	ハエ入れる	
5			産卵	
6			ハエ移動→	ハエ入れる
7				産卵
8				ハエすてる
9				
10	カウント開始			
11				
12	カウント	カウント開始		
13				
14	カウント	カウント	カウント開始	
15				
16	カウント	カウント	カウント	カウント開始
17				
18	カウント終了	カウント	カウント	カウント
19		.....	.....	.....

ハエ移動後に死体が落ちている場合は、ピンセット等で全ての死体をつまみとっておくと良い。

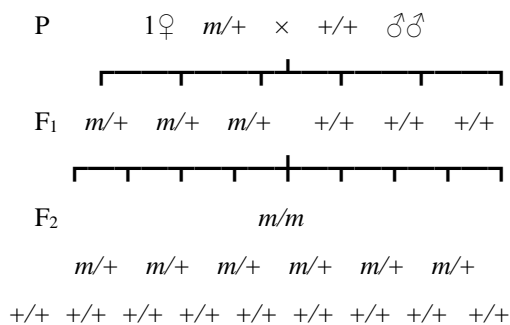
## 12. スクリーニング

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。

化してくる F<sub>2</sub> の中には、1/16 の確率でホモ接合体  $m/m$  [ $m$ ] がいるはずですが、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 以下とっていたほうがよいでしょう。これは、その突然変異体自体の性質であったり、連鎖している有害変異の影響であったりします。いずれにしても、一本の飼育瓶中で大量に産卵させないのがコツです。

### 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すが、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。



F<sub>1</sub> ではすべての個体が  $[+]$  となります。羽化したハエは姉弟で交配しますから、これを新しい餌瓶に移して産卵させます。やがて羽

### 12.2 修飾因子を探す

可視マーカーの表現型が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、組み合わせによっては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ます。つまり、交配相手に用いた系統内に、 $vg$  の修飾因子 (modifier) があつたのです。毎世代、好みの個体を選抜しては姉弟交配を繰り返すことで、オリジナルの系統を作出できます。こうした選抜は、古典園芸や鑑賞動物の世界では常套手段ですから、経験的に知っている育種家もいらっしやるでしょう。こうした育種遊びにハマるひとは、進化生物学に向いているかもしれない。育種と進化の共通点を指摘したのはダーウィンでした (Darwin 1859)。彼はハトをはじめ、様々な動植物の育種を試みたのでしよう。中立説で有名な木村資生も、ラン

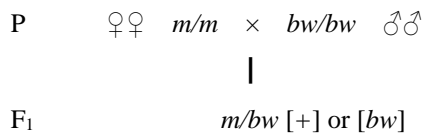


## 13. マッピング

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

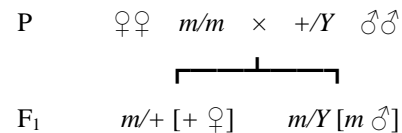
キイロショウジョウバエで突然変異体をスクリーニングしていて、可視突然変異を発見した場合を考えてみましょう。既知の可視マーカーに、似た表現型のものを探し、交配します。たとえば、よく見つかる変異体として複眼の色が暗いものがあります。この場合には、*bw<sup>pr se</sup>* などと交配してみましょう。F<sub>1</sub> がすべて変異体であれば、そのマーカーと同一の遺伝子座と見てよいでしょう。例えば、次のような交配で、F<sub>1</sub> においてマーカー分離してくるかどうか確認します。



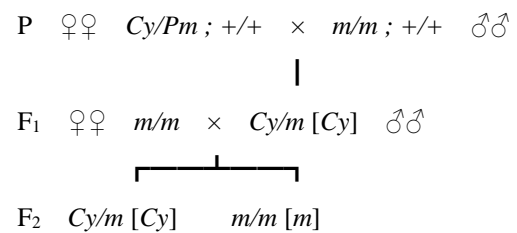
### 13.2 染色体の決定

13.1 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

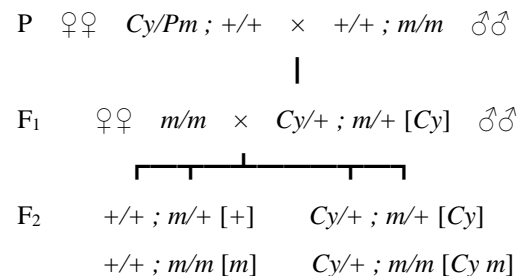
のように交配し、F<sub>1</sub> 雄に変異体が出現すれば伴性遺伝であり、X 染色体上に突然変異が乗っていることがわかります。



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。ここでは、優性可視マーカーやバランス一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、



となり、F<sub>2</sub> 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、



となり、F<sub>2</sub> に [Cy m] の二重変異体や [+] が出現します。

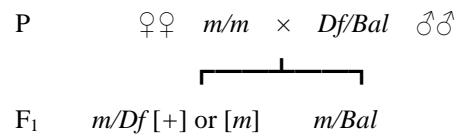
### 13.3 多重マーカーマッピング

13.2 で染色体が決定できたら、つぎは突然変異が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。

### 13.4 欠失地図作成法

劣性の可視マーカーは、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が現れます。この性質を利用したのが、欠失地図作成法です。1.3 で突然変異

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、1.1 の要領でこれらの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サー染色体を *Bal* と表記します。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）。



F<sub>1</sub> 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となります。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 (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。近年では分子生物学的手法を利用した物理的地図も存在します。

連鎖地図は組換えに基づいて作成されています。そのため、組換えの少ない動原体付近や染色体末端では、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方が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  
 鶴飼保雄 2000. ゲノムレベルの遺伝解析 (初版). 東京大学出版会

著 : 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