

HZE および宇宙放射線の遺伝的影響

代表研究者	：	池永 満生	(京都大学放射線生物研究センター)
共同研究者	：	吉川 勲	(長崎大学医学部)
		古城 台	(長崎大学医学部)
		加藤 由美子	(長崎大学医学部)
		綾木 歳一	(長崎大学医学部)
		梁 治子	(大阪大学医学部)
		石崎 寛治	(京都大学放射線生物研究センター)
		加藤 友久	(京都大学放射線生物研究センター)
		山本 華子	(京都大学放射線生物研究センター)
		原 隆二郎	(京都大学放射線生物研究センター)

要 旨

HZE (高エネルギー重荷電粒子) および宇宙放射線の遺伝的影響を調べるため、ショウジョウバエ (*Drosophila melanogaster*) の成虫雄と幼虫をスペースシャトル/エンデバー号 (STS-47) に搭載し、雄の生殖細胞 (精子やその元となる精原細胞等) に起こる伴性劣性致死突然変異と、幼虫の翅原基体細胞に起こる染色体のつながりかえによる突然変異を調べた。用いた系統は、標準的な野生株 (Canton-S) と放射線高感受性株 (*mei-41*) である。

各系統で、成虫雄は200匹ずつ、幼虫は約6,000匹ずつを搭載し宇宙環境に曝すとともに、ほぼ同数を地上対照群として、宇宙飛行群と同じ環境条件 (温度と湿度) で飼育した。

宇宙飛行は約8日間であった。帰還した雄のハエは、伴性劣性致死突然変異を調べるため、検出用系統の処女雌に交配し、次々世代で致死遺伝子を保有しているX染色体を検出した。宇宙飛行群の致死遺伝子をもった染色体頻度は、地上対照群の頻度に比べて、野生株では2倍、放射線高感受性株では3倍高かった。幼虫は、帰還時にほとんどが蛹になっており、翌日より徐々に羽化が始まった。羽化した成虫は、順次70%アルコールで貯蔵し、後に翅標本を作成して、染色体突然変異由来の翅毛変異スポットを調べた。野生株では、宇宙飛行群と地上対照群の頻度は、ほぼ同じであった。放射線高感受性株から分離してくる *Muller-5* 個体における頻度は、地上対照群に比べて宇宙飛行群では、1.5倍高かった。しかし、放射線高感受性個体における宇宙飛行群の頻度は、地上対照群に比べて有意に低い頻度を示した。

地上対照群に比べて、宇宙飛行群の劣性致死突然変異の高頻度は、生殖細胞において、放射線と微小重力の突然変異誘発作用への相乗効果を示唆している。しかし、この相乗効果は、体細胞の染色体突然変異誘発作用に対しては観察されなかった。

1. はじめに

放射線は遺伝物質DNAを傷つける。傷つけられたDNAは、ほとんど元の通りに修復されるが、稀に元と違った遺伝情報に変化し固定される。この変化した遺伝情報すなわち突然変異は、概ね有害である。精子や卵など生殖細胞に生じる突然変異は、子孫に遺伝的障害をもたらすことがあり、また、体を構成する組織の細胞に起こる突然変異は先天奇形や癌化の原因となる。放射線（X線）がショウジョウバエの精子に劣性の致死突然変異を引き起こすことが発見されて以来¹⁾、ヒトの生存環境における放射線の遺伝的影響評価が絶えることなく行われてきた^{2,3)}。地上の我々は、上空のオゾン層によって太陽の紫外線から守られているのと同様に、大気と地磁気によって、太陽や宇宙から降り注ぐ放射線から守られている。しかし、宇宙環境では、これらの放射線を遮る大気や地磁気がないため、被曝する放射線量は、桁違いに多くなり、地上に比べて数百倍から千倍に達すると推定される。当然、ヒトが宇宙空間に滞在するに際し、宇宙放射線の遺伝的影響評価の必要が生じる。

宇宙放射線の主なものは、陽子、 α 粒子および高エネルギー重荷電粒子（HZE）である。これらの放射線は、X線やガンマ線に比べて、組織を通過した場合密度の高い電離を発生させ（高い線エネルギー付与率の放射線：高LET放射線）、一般的に用いられる250kVpX線やCo-60ガンマ線等低LET放射線に比較して、細胞死や突然変異誘発などに関して大きな生物効果（RBE）を与える⁴⁾。

しかし、突然変異は稀な現象であり、7日から10日間のスペースシャトルの飛行中に被曝する放射線量は、ヒトに遺伝的障害を引き起こすにはあまりにもわずかであるが^{5,6)}、将来宇宙ステーションや火星への惑星間飛行など長期の宇宙滞在には、宇宙放射線の遺伝的影響は無視できない⁷⁾。一般に、放射線の遺伝的効果には閾値が見られない。言い替えれば、被曝した線量に比例した頻度で突然変異が起こり、それがいくら微量であっても、自然に起こる突然変異頻度に加算される^{8,9)}。

本研究の目的は、稀に起こる突然変異を高感度に検出することが可能な実験システムを用いて、HZEおよび宇宙放射線の遺伝的効果（突然変異誘発）を調べることである。このため、真核実験動物の中で最も突然変異検出効率に優れているショウジョウバエによって、スペースシャトル飛行中に誘発される突然変異の検出を試みた。

採用した突然変異検出システムは次の2種類である^{10,11)}。

- (1) 遺伝子突然変異として、精子など生殖細胞に起こる劣性致死突然変異を宇宙飛行個体の孫の世代で調べる。
- (2) 染色体突然変異として、宇宙飛行している幼虫体内の成虫翅原基細胞に起こる染色体つなぎかえや欠失による突然変異を、帰還後羽化した成虫の翅に観察される翅毛変異スポットによって調べる。

2. 実験の背景

突然変異は、非常に希な現象である。例えば野生型である赤眼から変異型である白眼への自然突然変異の頻度は、10万匹に1匹位である。この自然に起こる突然変異の頻度と同じ頻度をX線やガンマ線（低LET放射線）の照射によって起こすとすれば、約1 Gy（100ラド）の線量が必要である。ところで、1週間程度のスペースシャトルによる宇宙飛行で被曝する宇宙放射線の線量は、1ラド以下と推定される^{5,6)}。この線量による突然変異の増加分は、RBEを考慮したとしても、自然に起こる突然変異の数%に過ぎないため、地上の対照と比較して有意の増加を検出することは非常に困難である。そこで、検出に必要な大量の試料の搭載と効率の良い突然変異検出システムの採用が不可欠である。

高等真核動物で昆虫の双翅目に属するショウジョウバエといえ、通常遺伝学の分野では、キイロショウジョウバエ (*Drosophila melanogaster*) を指す。この昆虫が遺伝学の進歩、特に放射線の遺伝的影響評価の研究に果たした役割は大きい（第1図）。成虫の体長がわずかに約1.5 mmであることから、幼虫を含めて大量の個体を限られた空間に搭載することが可能であり、放射線の遺伝的效果に関する資料の蓄積と、後述する進歩した突然変異検出システムによって、宇宙放射線の遺伝的影響評価に最も信頼できる資料の得られることが期待された^{12,13)}。

用いた2つの突然変異の検出システムの遺伝的背景について、その概要を述べる。

2. 1. 伴性劣性致死法

個体は2つの遺伝子のセットをもっている。1つのセットは雄親から由来し、他のセットは雌親から由来したものである。もし、片方のセットにある遺伝子が個体に障害をもたらしたり、ひいては致命的に作用する突然変異を起こしても、他のセットの正常な対立遺伝子の働きによってカバーされ、突然変異遺伝子の害が押さえられることが多い。このような劣性の遺伝的障害の発現は、両セットの対立遺伝子がともに突然変異遺伝子の場合に限られる。

ところで、ヒトやショウジョウバエなど多くの動物の雄は、X染色体を1本しか持っていない。この1本は、雌親由来である。これに対して、雌は2本の

X染色体をもっている。そこで、雄の1本しかないX染色体上に致死的に働く劣性の突然変異遺伝子があれば、これをカバーする正常遺伝子がないため、その雄は発生途中で死ぬことになる。雌が1本のX染色体上にこの突然変異をもっていたとしても、他のX染色体にある対立遺伝子によってカバーされるため、害は現れてこない。この突然変異は、性に関連して発現するため、伴性劣性致死突然変異 (sex-linked recessive lethal mutation) といわれる。X染色体上には、約700~800の致死突然変異を起こす場所があり¹⁴⁾、1本の染色体を調べることは、約700~800の遺伝子の突然変異について調べることになる。

雄の生殖細胞に起こる伴性劣性致死突然変異の検出方法を第2図に示した。例えば、宇宙から帰還した雄のハエを、検定用雌 (体色は黄色: X染色体上にある劣性の *yellow* 遺伝子による) に交配 (P) する。約10日後、この交配から生まれてくる娘のハエ (体色は野生型: *yellow* 遺伝子の染色体と宇宙旅行雄由来のX染色体をもつ) を1匹ずつ息子のハエ (体色は黄色: *yellow* 遺伝子の染色体をもつ) と再び交配 (F1) する。さらに、10日後、生まれてくるハエ (F2: 宇宙旅行した雄の孫世代) は、黄色の体色と野生体色の2種類である。黄色の雄は、*yellow* 遺伝子染色体を、また、野生型体色雄は、宇宙旅行雄由来のX染色体を持っている。ところが、十分な数の黄体色の雄がいるにも関わらず野生体色の雄がみられない交配がある。宇宙旅行雄の精子に致死突然変異が起これば、娘に伝えられ、更に孫の雄に受け継がれた際に、致死突然変異をもつX染色体を引き継いだ雄が発生の途中で死ぬために、雄は黄体色のみとなった結果である。もちろん、孫の雌の構成は、常に宇宙旅行雄のX染色体と *yellow* 遺伝子染色体をもった野生体色個体と、2本とも *yellow* 遺伝子染色体構成の黄体色個体とである。

この方法の原型は、X線が突然変異を誘発することを最初に証明した実験系であり、今日においても、真核高等動物における突然変異検出システムとして優れている。

2. 2. 翅毛スポット法

近年、ショウジョウバエの体細胞に起こる突然変異を効率よく検出するもう1つのシステムが開発され、変異原性試験に広く用いられている^{11,15)}。この試験系は、前述の生殖細胞の遺伝子突然変異検出系と違って、体を構成している組織の細胞におこる染色体突然変異を検出する方法である。

先に述べたように、個体は、父親と母親に由来する2組の遺伝子セットを持っている。言い換えれば、遺伝子セットとしての同一染色体が2本ある。この染色体を互いに相同染色体という。第3図の左部分に示したように、染色体が体細胞分裂に先立って複製され、それぞれの染色体が2本の染色分体に分かれ、細胞が分裂すると元と同じ遺伝子配列の組み合わせを持った細胞が2つできる。ところが、同図の右部分に示したように、希に染色分体がつなぎかわっ

て新しい遺伝子の組み合わせの起こることがある。生殖細胞では、ごく普通の現象であるが、体細胞ではめったに起こる現象ではない。染色分体のつながかえと再分配および細胞分裂の結果、複製された特定部分の遺伝子がともに同じ細胞に組み入れられ、もう一方の相同遺伝子群が他の細胞に組み入れられる。片方の染色体に突然変異遺伝子があったとしても、もう片方の染色体にある正常遺伝子によって防がれていた障害が、染色体のつながかえと細胞分裂によって有害な遺伝子が重なり合うために、障害が発現する結果となる。希に起こるこの染色体のつながかえ現象の頻度は放射線やその他の突然変異原に曝されると上昇する。

ショウジョウバエは、卵、幼虫、蛹、そして成虫と変化する完全変態の昆虫である。蛹から成虫に羽化する際、幼虫の組織の大部分は、役目を終わり、幼虫時期に細胞分裂を続けていた成虫原基の組織にとって変わる。翅、眼、脚、生殖器等々である。翅1枚(第4図)は、2層の細胞から成り、細胞数は約30,000である¹⁶⁾。1個1個の細胞からはそれぞれ1本の毛が生えている。ところで、この毛に関して2つの突然変異遺伝子がある。1つは、多翅毛(*mwh*: *multiple wing hairs*)であり、細胞当たり3~5本の毛が生じる。他の1つは、縮れ毛(*flr*: *flare*)で毛を縮れたように変化させる。これらの2つの遺伝子は、ともに劣性で第3番染色体の*mwh*は0.3、*flr*は38.8に位置している。

そこで、これらの2つの突然変異遺伝子をそれぞれの正常遺伝子とトランス配列に組み合わせた幼虫(*mwh +/+ flr*)を宇宙に送り、帰還後成虫の翅を調べると、細胞当たり1本の毛が生えている中に、数本の毛の生えたスポット(*mwh/+*細胞から*mwh/mwh*細胞に変化した細胞集団のクローン)や縮れた毛のスポット(*flr/+*細胞から*flr/flr*細胞に変化した細胞集団のクローン)が観察される(第5図)。これらのモザイクスポットは、幼虫時期の翅原基細胞に起こった染色体突然変異の結果である。

この検出系の利点は、幼虫の体内に存在する全ての翅原基細胞、すなわち1匹の幼虫で数百から数千細胞、が標的となり、1つの染色体突然変異が細胞分裂によって数個から数十個の細胞に拡大され、顕微鏡下で容易に検出できることである。

2. 3. 突然変異誘発効率を上昇させる放射線高感受性(*mei-41*)系統

上記の2つの突然変異を検出するシステムを採用するとしても、宇宙放射線は微量なので、放射線による突然変異頻度の増加分を地上対照群における自然突然変異頻度と比較して検出することは容易ではない。そこで、放射線に対して敏感に反応する系統を用いることが考えられた¹⁷⁾。ショウジョウバエでは、放射線やその他の変異原に感受性(突然変異率や致死率)の高い系統が分離・確立されている。その中に、複製後修復能を欠損した株がある。*mei-41*と名付けられた系統は、X染色体の54.2にある遺伝子の欠陥によってDNAに生じた傷

害を元どおりに修復できない。その結果、細胞死、個体死および突然変異頻度の増加を招く¹⁸⁾。

そこで、この系統の*mei-41* X染色体をもった成虫雄と幼虫を、野生型の成虫雄や幼虫と共に宇宙環境に送ることとした。

2. 4. 検出システムの放射線による誘発突然変異

宇宙線には、X線やガンマ線よりも生物効果の大きな種類の放射線が多い。生物に対する照射実験で用いられる放射線のなかで、LETが大きく、かつ宇宙線の成分に含まれているものは中性子である。

雄に中性子を照射し、劣性致死突然変異誘発効果を、X線やガンマ線などの結果と比較した数多くの実験がある。結果はいくつかの例外をのぞいて、おおむね中性子のRBEは、1から2の間である^{19,20)}。また、突然変異率に対する中性子のエネルギー依存性は明確には認められなかった。このことは、宇宙環境で曝される放射線によって、被曝線量以上の突然変異誘発効果があまり期待できないことになる。

一方、翅毛スポット法による染色体突然変異に関しては、カルホルニウム-252 (Cf-252) からの中性子 (2.3MeV) と14.1MeV中性子の突然変異誘発効果がX線及びセシウム-132 (Cs-132)からのガンマ線と比較して調べられている。Cf-252中性子のRBEは8~10であった^{13,21)}。一方、14.1MeV中性子のRBEは2~3であった²²⁾。これらの結果は、翅毛スポット法による突然変異検出系が、高LET放射線を相対的に多く含む宇宙放射線の遺伝的効果に対して、より明確な結果をもたらす可能性が高いことが期待された¹³⁾。

3. 材料と方法：スペースシャトルに搭載するハエ試料と飼育装置

3. 1. 用いた系統について

本実験に用いたハエ系統は、以下の通りである。

- | | | |
|-----------------------------------|---|---|
| (1) <i>Canton-S</i> 系統 | : | 標準野生型 |
| (2) <i>mwh</i> 系統 | : | 多翅毛遺伝子の系統 |
| (3) <i>flr³/TM3</i> 系統 | : | 縮れ毛遺伝子 (<i>flr³</i>)をもった染色体と多重逆位の染色体 (<i>TM3</i>) を組み合わせた系統。
<i>TM3</i> 染色体は優性の <i>Ser</i> (翅先の切り込み) 遺伝子で標識されている。 |
| (4) <i>Muller-5: mwh</i> 系統 | : | <i>mwh</i> 系統のX染色体を多重逆位X染色体 (<i>Muller-5</i>)で置換した系統。 |
| (5) <i>mei-41: mwh</i> 系統 | : | <i>mwh</i> 系統のX染色体を、放射線高感受性遺伝子 <i>mei-41</i> もったX染色体で置換した系統。 |
| (6) <i>O-1</i> 系統 | : | <i>yellow</i> 遺伝子を含む多重逆位X染色体もった |

伴性劣性致死突然変異検出用系統。

これらの系統の詳細に関しては、文献23に記載されている。

これらのハエ系統は、日本よりケネディスペースセンター (KSC) に運ばれ、3世代(約1ヶ月)にわたって飼育と交配を行った後、後述(3.3.)する搭載用ハエ試料を作成した。

3. 2. ハエの飼料と飼育装置

宇宙空間でハエを飼育する瓶は、透明なポリカーボネイト製で、長さ108mm、直径(外径)24mmの円筒形をしており、底の部分に寒天で固めた飼料5.5mlを入れた。飼料の内容は、次のとおりである。

蒸留水	1,000 ml
寒天	14 g
乾燥酵母	150 g
糖蜜	100 ml
プロピオン酸	5 ml

飼育瓶当たり、成虫雄は50匹、幼虫は約500匹をそれぞれ投入した。飼育瓶は、115 mm x 115 mm x 115 mm のアルミニウム板製のハエコンテナに収納した。1個のコンテナには、16本の飼育瓶を収納する。宇宙飛行群および地上対照群についてそれぞれ32本の飼育瓶、ハエコンテナ2個を用いた。なお、搭載用の飼育瓶およびハエコンテナの概略を第6図に記載した。

3. 3. 搭載するハエ試料の作成

試料の搭載とそこに至るまでの実験の概略は以下のとおりである。

3. 3. 1. 成虫雄の試料

打ち上げの2~3日(L-2d~L-3d)前に、野生型Canton-S系統と放射線高感受性*mei-41: mwh*系統からそれぞれ羽化した雄を集めた。打ち上げ22時間前(L-22hr)、各系統について400匹を飼育瓶当たり50匹ずつ8本の飼育瓶に入れた。うち半数は宇宙飛行群、残り半数を地上対照群とした。

3. 3. 2. 幼虫の試料

両系統で染色体突然変異の検出対象となる *mwh +/+ flr* 個体を作成するため、打ち上げに先だって以下の交配実験を行った。

3. 3. 2. 1. 野生型 (Canton-S由来) *mwh +/+ flr* 幼虫について

L-4dから2日間にわたり、牛乳瓶を用い*mwh*系統からの処女雌と*flr³/TM3*系統からの雄を共に1本の牛乳瓶に入れ、充分交配させた後、L-58hrからL-50hrの8時間、新しい牛乳瓶に移し産卵させた。L-26hrに、孵化した幼虫を集め²⁴⁾、24本の飼育瓶に移した。飼育瓶当たりの幼虫数は、約500匹を目処とした。飼

育瓶の半数は宇宙飛行群、残り半数は地上対照群とした。幼虫集団の構成は、遺伝子型で分類すると、雌雄それぞれ *mwh* *+/+* *flr* と *mwh*/TM3 である。幼虫の時期では、雌雄は勿論、遺伝子型も区別ができない。帰還後、成虫の翅の形によって各遺伝子型の区別が可能となる。

3. 3. 2. 2. 放射線高感受性 *mei-41*: *mwh* *+/+* *flr* 幼虫について

Muller-5: *mwh* 系統雌と *mei-41*: *mwh* 系統雄の交配から、生まれてくる処女雌 *Muller-5/mei-41*: *mwh* を集め、この雌に、*flr*³/TM3 系統からの雄を交配した。産卵、幼虫の収集及び飼育瓶への投入は、前節3.3.2.1. に述べた手順と同じである。採集した幼虫集団は以下の遺伝子型個体で構成されている。

雌	:	<i>Muller-5</i> / <i>+</i> : <i>mwh</i> <i>+/+</i> <i>flr</i>
		<i>Muller-5</i> / <i>+</i> : <i>mwh</i> /TM3
		<i>mei-41</i> / <i>+</i> : <i>mwh</i> <i>+/+</i> <i>flr</i>
		<i>mei-41</i> / <i>+</i> : <i>mwh</i> /TM3
雄	:	<i>Muller-5</i> : <i>mwh</i> <i>+/+</i> <i>flr</i>
		<i>Muller-5</i> : <i>mwh</i> /TM3
		<i>mei-41</i> : <i>mwh</i> <i>+/+</i> <i>flr</i>
		<i>mei-41</i> : <i>mwh</i> /TM3

これらのうち、*mei-41*: *mwh* *+/+* *flr* の雄個体が、放射線高感受性でかつ染色体突然変異検出可能である。後に分析の対象とした *Muller-5*: *mwh* *+/+* *flr* 雄個体は、放射線に高感受性ではないが、染色体突然変異検出可能である。成虫になれば、これらの遺伝子型を表現型によって区別できる。

4. 材料と方法：宇宙飛行の経過と宇宙飛行群の飼育環境

成虫雄および幼虫を入れた飼育瓶は、宇宙飛行群と地上対照群に分類し、L-22hrに、それぞれのハエコンテナーに収納した。L-20hr、宇宙飛行群はスペースシャトルへの積み込み担当者に引き渡され、オービターのミッドデッキロッカーに収納された。一方、地上対照群は、打ち上げ後宇宙飛行群がスペースラボ内の低温用恒温恒湿装置に移されるまで、温度制御された実験室の机上(20~25℃)に置いた。

エンデバー号は、米国東部標準時 1992年9月12日午前10時23分 (MET 0d/00h:00m)、KSC から打ち上げられた。

MET 0/07:09 にハエコンテナーは ミッドデッキロッカーからスペースラボ内の低温用恒温恒湿装置に移され、宇宙環境における宇宙線およびオービター内で発生する2次放射線等に曝露された。低温用恒温恒湿装置の設定環境条件は、温度20℃、湿度60%であった。また、低温用恒温恒湿装置内の正常な酸素

濃度を維持するため、1日2回、1回30秒の間ドアを開き換気を行った。

MET 1d、湿度は80%に上昇した。除湿システムの機能不全と考えられ、復旧処置を行ったが回復せず、MET 3/00:46、外気採り入れ口を閉鎖から開放にし、湿度の低下をはかった。その結果、湿度は70%に低下したが、なお、設定条件の60%よりも10%高かった。

MET 7/09:55 ハエコンテナは低温用恒温恒湿装置からミッドデッキロッカーに移され、MET 7/22:30 エンデバー号はKSCに帰還した。宇宙飛行群の宇宙環境滞在時間は、ミッドデッキロッカー内が19時間44分、スペースラブの低温用恒温恒湿装置内が170時間46分であった。着陸3時間後、すべてのハエ試料は、我々の手元に戻された。

地上対照群は、宇宙飛行群から4時間の遅れで実験を開始することにしたので、MET 0/11:09に低温用恒温恒湿装置の温度・湿度条件を追従できる恒温恒湿装置(Advantic Attempter AE-215, Toyo Seisakusho CO. LTD.)に収納し、飼育した。飛行中の地上対照群の飼育条件は、エンデバー号から逐次送信されてくる宇宙飛行群の温度・湿度条件を常に4時間後に再設定し、飼育を続行した。

4. 1. ハエ試料の回収状況

実験室に戻されたハエ試料は地上対照群とともに写真撮影(第7図)され、雄成虫はガラス飼育瓶に移し、幼虫(ほとんどは蛹になっている)はそのまま、25°C/60%RHの恒温恒湿装置に収容し、飼育を続けた。

4. 1. 1. 雄成虫の回収状況

第1表に搭載したハエの数及び死亡数を示した。野生型系統(Canton-S)宇宙飛行群の死亡数は、わずか1匹(0.5%)であり、地上対照群の5匹(2.5%)よりも少ない。一方、放射線高感受性系統(*mei-41:mwh*)宇宙飛行群の死亡数は23匹(11.4%)で、地上対照群の22匹(11.3%)とほぼ同じであった。回収されたハエの生存状況は、期待以上に良好であった。

4. 1. 2. 幼虫で搭載した試料の回収状況

エンデバー号の打ち上げ時、幼虫は産卵から54±4時間が経過していた。これらの試料は、宇宙飛行中に残りの幼虫時期を過ごし、帰還前に大部分は蛹に成長していた。帰還翌日より羽化が始まり、成虫は70%アルコールに浸け保存の処置をとった。成虫の羽化数を第2表に示した。宇宙飛行群のCanton-S野生型系統及び放射線高感受性個体を含む系統の飼育瓶当たりの羽化した平均の成虫数は、それぞれ475.6匹と535.8匹であった。地上対照群については、282.7匹と524.0匹であった。野生型系統地上対照群の少ない羽化成虫数は、宇宙と地上の生存環境の違いを反映していると考えられるよりも、打ち上げ前の幼虫を飼育瓶に移す際に計数の誤りがあったものと考えられる。

5. 材料と方法：突然変異検出実験

5. 1. 伴性劣性致死突然変異の検出

致死突然変異の検出法は第2図に概略を示している。

飛行実験終了の翌日、宇宙飛行群及び地上対照群の成虫雄を、突然変異検出用系統 (O-1) の処女雌に交配 (P交配) した。原則として、交配はガラス飼育瓶 (長さ: 105mm、内径: 26mm) あたり雄5匹 x 雌5匹で行い、2日または3日ごとに雄を新しい飼育瓶に移しO-1処女雌と再交配した。一連の交配は、帰還後28日間にわたって行った。

親の交配から約10日後、O-1雌からの娘のハエ (F1世代: 野生体色) を1匹ずつ、別々の飼育瓶 (長さ: 80mm、内径: 22mm) に入れ、雌の兄弟に相当する雄 (黄体色) と交配 (F1交配) した。さらに10日後、F2世代の野生体色雄 (宇宙飛行群または地上対照群雄のX染色体を受け継いでいる) の有無によって致死遺伝子を検出した。致死突然変異の存在は、1組のF1世代の雌雄のハエから生まれてきたF2世代のハエについて、20匹以上の黄体色雄が存在するにも関わらず、野生体色雄が羽化していないことによって確認した。なお、F2世代で、確認できない場合は、再度、F2の野生体色雌と黄体色雄の再交配により確認した。

F1の交配総数は、次のとおりである:

野生型系統 (Canton-S)	宇宙飛行群	9,302 交配
	地上対照群	9,305 交配
放射線高感受性系統	宇宙飛行群	9,526 交配
(<i>mei-41: mwh</i>)	地上対照群	9,118 交配

5. 2. 翅毛変異スポットの検出

70%アルコールに浸した羽化成虫は、3.3.2.1. 及び 3.3.2.2. に述べた遺伝子型の表現型に基づいて分類し、次に述べる遺伝子型の成虫の体より翅を注意深く離し、永久プレパラート標本を作成した。これらの遺伝子型とは、*mwh x flr³/TM3* の交配より生まれてくる *mwh / flr* の雌雄個体 及び *Muller-5/mei-41: mwh x flr³/TM3* の交配より生まれてくる *mei-41: mwh/flr* と *Muller-5: mwh/flr* の雄個体とである。

翅毛のモザイクスポットは、(1) 多翅毛クローンの単一スポット、(2) 多翅毛クローンと縮れ毛クローンの隣り合ったスポット、(3) 縮れ毛クローンの単一スポット、の3種類に分け、それぞれのスポットの頻度とクローンサイズ (細胞数) を記録した。観察には、光学顕微鏡 (x 400倍) を用いた。

6. 結果

6. 1. 伴性劣性致死突然変異

宇宙環境に曝した雄成虫の生殖細胞に起こった突然変異を雄成虫の孫世代において検索し、その結果、合計82本の致死突然変異を持ったX染色体が見つかった。さらに、これらの致死遺伝子の染色体上の位置を連鎖分析によって調べた。

6. 1. 1. 伴性劣性致死突然変異（染色体）の頻度

第3表には、野生型系統で調べた劣性致死突然変異の検索結果を、また第4表に、放射線高感受性系統でのそれを、エンデバー号の帰還後の日を基準にし、その後の交配日（ブルード）別に示した。打ち上げ時の雄の生殖組織にはすでに精原細胞から精子まですべての時期の生殖細胞がそろっている。したがって、帰還後の交配日によって、宇宙における生殖細胞が過ごした時期が異なる。たとえば、帰還直後に交配に携わった精子は、宇宙飛行の8日間には発生の進んだ精原細胞から精母細胞、精細胞および精子の時期を経ている。一方、帰還後の遅い時期（例えば10日後）の交配に携わった精子は、宇宙飛行の間は精原細胞時期であり、飛行後地上で、それ以後の生殖細胞段階を経ていることになる。

宇宙飛行群に関して両系統併せて、18,828匹のF1雌を交配し、292交配（1.6%）がF2を残さず検定できなかつたが、18,531本のX染色体（*Canton-S*系統：9,176本、*mei-41*系統：9,355本）について調べることができた。。それぞれの系統における致死染色体の頻度は、*Canton-S*系統 0.24%（22本）と*mei-41*系統 0.40%（37本）であった。

これに対する地上対照群では、18,423匹のF1雌を交配し、18,152本（*Canton-S*系統：9,177本、*mei-41*系統：8,975本）を調べた。271交配（1.5%）がF2を残さず検定できなかつた。それぞれの致死染色体頻度は、0.12%（11本）と0.13%（12本）であった。

以上の結果をまとめて第5表に示した。第8図に示すように、両系統の宇宙飛行群の致死染色体頻度は、地上対照群に比較して、*Canton-S*系統では2倍、*mei-41*系統は3倍高かった。

6. 1. 2. 伴性劣性致死遺伝子の染色体上の位置

検出した82の致死染色体のうち81について、致死突然変異の染色体上の位置を調べるため、致死遺伝子をヘテロにもつ雌を、あらかじめX染色体の位置がわかっている3つの劣性可視突然変異、*yellow* (0.0), *miniature* (36.1), *forked* (56.7), を併せてもつ系統の雄と交配し、可視突然変異/致死突然変異のヘテロ個体 (F1) を作成した。この個体に可視突然変異系統雄を再び交配し、F2雄個体の表現型の分離比によって、致死遺伝子の染色体上の位置を推定した²⁵⁾。

結果は、第9図に示した。両系統共、地上対照群の致死遺伝子は、染色体上に等しく分布しているように見えた。これに対して、宇宙飛行群の致死突然変異は、比較的染色体末端に位置していた。この傾向は、放射線高感受性系統に

において、より明瞭であり、36の致死遺伝子のうち、25が左末端に、2つが右末端に位置していた。

宇宙環境下で誘発された致死遺伝子は、地上環境で生じた致死突然変異と違った特徴があることが示唆される。

6. 2. 翅毛スポットによる体細胞突然変異

mwh +/+ flr 個体の11,606枚の翅（宇宙飛行群：5,812枚、地上対照群：5,794枚）について分析した。

5.2. にのべたモザイクスポットの中、第3図で示した染色体のつながりかえ突然変異に由来するスポットは、多翅毛クローンの単一スポットでクローンサイズ3以上のものと、多翅毛と縮れ毛クローンの隣り合ったスポットである。多翅毛クローンの2以下の小さいスポットは、染色体喪失や部分欠失など原因が多岐にわたり、また、縮れ毛クローンの単一スポットは、*flr*⁺ 遺伝子座の突然変異を含むと考えられているので、データから除外した。

これらの染色体つながりかえ突然変異によるスポットの頻度を第6表に示した。

Canton-S の遺伝的背景をもつ野生株、すなわち *mwh* × *flr*³/*TM3* の交配からのトランスヘテロ個体では、翅毛スポットの頻度は宇宙飛行群と地上対照群の間でほとんど同じ頻度であった。もう1つの野生株である *Muller-5* X染色体のトランスヘテロ個体では、スポットの頻度は *Canton-S* の遺伝的背景をもつトランスヘテロ個体よりも低いが、宇宙飛行群の頻度は、地上対照群の1.5倍であり、致死突然変異が示した傾向と一致した。しかし、*mei-41*X染色体のトランスヘテロ個体では、宇宙飛行群は、地上対照群のそれに比べて60%低い頻度であった。第10図に示すように、体細胞突然変異の実験は、宇宙飛行群と地上対照群のどちらがより頻度が高いかということに関して、3つの系統で異なった結果を示した。

7. 考察

先に述べたように、宇宙環境に特徴的な因子のなかで、生物に突然変異を起こすことが証明されている要因は放射線だけである。したがって、突然変異増加要因の1つとしてとして、宇宙放射線が考えられる。

伴性劣性致死突然変異の結果は、宇宙環境が突然変異率を増加させる可能性を示している。増加傾向は野生型 *Canton-S* 系統に比較して、放射線高感受性系統 *mei-41* においてより大きいことも、宇宙放射線が関与していることを示唆する。

宇宙飛行群のショウジョウバエが被曝した宇宙放射線は、オービター内やハエコンテナの側壁面にとりつけた線量計によって測定した。測定には2種類の検出系、低LET放射線に対しては *MgSiO₄* (Tb) TLD 線量計、高LET放射線に

対してはCR-39 飛跡検出フィルム、が用いられた。ハエコンテナの側壁面に取り付けられたTLDによる低LET放射線(X線、ガンマ線、電子線)の線量は、約0.9mGy(90ミリラド)であった。CR39出検出した高LET放射線(陽子、アルファ粒子、HZE粒子)の線量当量は約1mSv(100ミリレム)と計算されている(宇宙開発事業団:長岡俊治氏よりの私信)。したがって、8日間の宇宙飛行で被曝したハエ試料の全線量当量は約2mSv(200ミリレム)であった。この値は、今回のエンデバー号とほぼ等しい飛行傾斜角度(赤道面に対して57度)をもった他のスペースシャトルの飛行における被曝線量当量とあまり変わらない。

致死突然変異による放射線量-突然変異量の関係は、これまでよく調べられている²⁶⁾。これまでの研究から、自然の劣性致死突然変異(地上対照群に相当)と同じ頻度を、低LET放射線によって誘発するとすれば、いいかえれば、地上対照群の2倍の突然変異頻度を得るためには、少なくとも50~100ラド(線量当量で表現すれば、500~1,000 mSv)の照射線量が必要である。この線量を倍加線量という。この線量は、エンデバー号のハエの被曝した線量の250~500倍である。地上対照群の2~3倍の宇宙飛行群の突然変異量を宇宙放射線のみで帰するとすれば、HZE粒子の致死突然変異誘発効果のRBE値を約1,000と仮定しなければならない。しかし、多くの報告は、ショウジョウバエの致死突然変異誘発効果における高LET放射線のRBE値は、1~2であると報告している^{19,20,26)}。したがって、劣性致死の高い突然変異頻度を放射線のみで帰することは困難である。

宇宙環境は放射線の量が多いことに加えて、微小重力環境でもある。宇宙飛行群の方が突然変異頻度が高かった可能性として、微小重力の関与も考えられる。すなわち、ショウジョウバエの生殖細胞における宇宙放射線の突然変異誘発効果を微小重力が増強した可能性である。Graul等は、ナナフシムシ(昆虫: *Carausius morosus*)の胚を宇宙環境で1G及び微小重力に曝し、その中でHZE粒子に被曝した胚の異常を調べた^{27,28)}。なお、宇宙における1G環境は遠心器によって創り出した。その結果、1G環境下に比べて、微小重力環境下で発生した胚の孵化率は減少し、奇形の発生率は増加した。このような宇宙放射線と微小重力との相乗作用が生殖細胞の突然変異誘発にも関与しているとするれば、我々の実験でみられた宇宙飛行群の高い突然変異頻度を説明することは可能である。

宇宙環境におけるショウジョウバエの致死突然変異誘発実験は、旧ソ連およびアメリカの研究者によって1960年代に精力的に行われた。しかし、得られた結果は、一致したものではなかった。例えば、旧ソ連の8回の実験の中、3回の実験では宇宙飛行群で有意な突然変異頻度の増加が認められたが、残りの5回は増加が認められなかった^{29~31)}。しかし、宇宙飛行が突然変異を上昇させた

場合でもその原因は特定されていない。

生殖細胞における致死突然変異とは対照的に、体細胞の翅毛スポットによる染色体突然変異では系統間で宇宙飛行に対して異なった反応を示した。放射線感受性に関して野生型である *Muller-5* X染色体をもつ個体では、宇宙飛行群は地上対照群よりも1.5倍高い突然変異頻度を、また、*Canton-S* 由来の野生型個体では、ほぼ等しい突然変異頻度を示した。ところが、放射線高感受性系統、*mei-41* X染色体をもつ個体では、宇宙飛行群は地上対照群よりも低い突然変異頻度を示した。

生殖細胞の致死突然変異は遺伝子レベルの突然変異であり、放射線によって誘発されたものの大部分は小さな欠失である³²⁾。一方、翅毛スポットによって検出される突然変異は、体細胞における染色体のつなぎかえによる組み換えの結果であり^{10,33)}、染色体突然変異である。放射線やその他の変異原によって起こされたDNA傷害の多くのものは、様々なDNA修復機構（DNA複製前に働く除去修復やDNA複製後に働く複製後修復）によってもとどろりに修復される³⁴⁾。

Muller-5 X染色体個体で見られた宇宙飛行群の高い突然変異頻度は、微小重力環境がもたらしたDNA複製前修復能の不活化によるものかも知れない。微小重力環境がDNA修復能に影響を及ぼすという報告は知られていないが、Graul等のHZEと微小重力の相乗作用を示す実験結果は、上記の可能性を示唆する。したがって、DNA修復機構に欠陥のない野生型では、微小重力環境下で不完全に働く複製前修復機構によって蓄積された傷は大部分元どろりに修復されるが、地上環境に比べて突然変異に導く修復になる可能性が考えられる。同じ野生型でも、*Muller-5* 系統でのみ宇宙飛行群の突然変異頻度が高く、*Canton-S* 由来の系統では差が見られないことは、両系統間における未知の微妙な生理的活性の差を反映しているのかもしれない。一方、*mei-41* 系統は複製後修復能に欠陥があるが、その他の修復機構は正常である。微小重力下で不完全に働く複製前修復機構はDNA傷害を蓄積し、複製後修復機構の欠陥によって、細胞を死に導く傷となり、突然変異に導く傷とは成らない可能性が考えられる。そうであれば、宇宙飛行群では地上対照群に比べて突然変異頻度が低くなると考えられる。

このような考えとは全く逆に、スペースシャトルの比較的短期間の宇宙飛行では体細胞突然変異の誘発に対して、宇宙放射線および微小重力は影響を及ぼさないと考えることも可能である。宇宙飛行群と地上対照群の頻度の差は比較的小さく、実験誤差の範囲内にある可能性も否定できない。

ここで、採用した2つの突然変異検出システムのうち、伴性劣性致死法はRBE値が高々2と小さく、一方の翅毛スポット法は、中性子に対して大きいRBE値を示し、高LET放射線に対して敏感に反応する。宇宙放射線の遺伝的影響を調べる上で、体細胞の染色体突然変異を翅毛スポット法で検出するシステ

ムは有用である。しかし、我々のこの実験による結論は、以下の通りである。少なくとも、本飛行実験条件のもとでは、宇宙放射線単独ではショウジョウバエの体細胞の翅毛突然変異の誘発を有意に高くする要因とはなっていない。

8. 結論

劣性致死法による雄生殖細胞突然変異については、宇宙飛行群にける頻度が地上対照群に比較して2～3倍高かった。しかし、翅毛スポット法による体細胞突然変異の結果は明瞭ではなかった。少なくとも生殖細胞（精子や精原細胞など）においては、宇宙放射線の効果が微小重力環境で拡大されることを示唆している。将来の宇宙実験においては、放射線と微小重力の相乗作用の存在を解明するため、宇宙船に遠心装置をセットし、より幅の広い宇宙実験を行うことは非常に重要である。宇宙飛行におけるヒトの宇宙放射線による遺伝的リスクの評価については、ショウジョウバエの実験系は定量的に満足するデータを提供することが可能であり、今後の宇宙実験に有用であるれると確信している。

9. 参考文献

- 1) Muller, H.J., Artificial transmutation of the gene. *Science*, 66 :84-87, (1927).
- 2) National Research Council, Health effects of exposure to low levels of ionizing radiation. National Academy Press, (1990).
- 3) International Commission on Radiological Protection, ICRP Publication 60, Pergamon Press, (1991).
- 4) Curtis, S.B., Radiation physics and evaluation of current hazards. *In Space Radiation Biology and Related Topics* (C.A. Tobias and P. Todd, eds.), PP. 21-114, Academic Press, New York (1974).
- 5) Benton, E.V., Almasi, J., Cassou, R., Frank, A., Henke, R.P., Rowe, V., Parnell, T.A. and Schopper, E., Radiation measurements aboard Spacelab 1. *Science*, 225, 224-226 (1984).
- 6) Benton, E.V., Summary of radiation dosimetry results on U.S. and Soviet manned spacecraft. *Adv. Space Res.*, 6, 315-328, (1986).
- 7) 池永満生、21世紀中葉までの宇宙開発計画と放射線生物学。京大原子炉テクニカルレポート、KURRI-TR-338, 68-78, (1990).
- 8) Muller, H.J., Advances in radiation mutagenesis through studies on *Drosophila*. *In Progress in Nuclear Energy Series VI*, vol. 2. Biological Sciences, pp. 146-160, Pergamon Press, London, (1958).
- 9) Shiomi, T., Inagaki, E., Tachibana, H. and Nakao, Y., Mutation rates low dose level

- in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Radiation Research*, 4: 105-110, (1963).
- 10) Abrahamson, S. and Lewis, E.B., The detection of mutations in *Drosophila melanogaster*. In *Chemical Mutagenesis* (ed. A.Hollaender), Plenum Press, 2, 461-487, (1971).
 - 11) Graf, U., Wurgler, F.E., Katz, A.J., Frei, H., Juon, H.F., Hall, C.B., and Kale, P.G., Somatic mutation and recombination test in *Drosophila melanogaster*. *Environ. Mutagenesis*, 6, 153-188, (1984).
 - 12) 池永満生、宇宙開発と放射線生物研究、放射線生物研究、85-95, (1989)。
 - 13) Ikenaga, M., Yoshikawa, I., Ayaki, T. and Ryo, H., Biological effects of radiation during space flight. In *Biological Sciences in Space* (S.Watanabe et al., eds.), pp. 47-52, MYU press, Tokyo, (1987).
 - 14) Abrahamson, S., Wurgler, F.E., DeJongh, C. and Meyer, U.H., How many loci on the X-chromosome of *Drosophila melanogaster* can mutate to recessive lethals? *Environ. Mutagenesis*, 2, 447-453, (1980).
 - 15) Graf, U., Frei, H., Kagi, A., Katz, A.J. and Wurgler, F.E., Thirty compounds tested in the *Drosophila* wing spot test. *Mutation Res.*, 222, 359-373, (1989).
 - 16) Russell, M., Imaginal discs (In *Handbook of Drosophila Development* ed. by R. Ransom), Elsevier Biomedical, 95 - 121, (1982).
 - 17) 吉川勲、綾木歳一、加藤友久、池永満生、HZEおよび宇宙放射線の遺伝的影響—放射線高感受性系統の突然変異誘発に関する検討、第8回宇宙利用シンポジウム・プロシーディング、146-150, (1991)。
 - 18) Boyd, J., Golino, M.D., Nguyen, T.D. and Green, M.M., Isolation and characterization of X-linked mutants of *Drosophila melanogaster* which are sensitive to mutagens. *Genetics*, 84, 485-506, (1976).
 - 19) Bender, M., Neutron-induced genetic effects : a review. *Radiation Botany*, 10, 225-247, (1970).
 - 20) Shiomi, T., Yoshikawa, I. and Ayaki, T., Relative biological effectiveness of 14.1MeV neutrons to X-rays for mutation induction in relation to stage sensitivity in *Drosophila melanogaster*. *Drosophila Information Service*, 51, 115, (1974).
 - 21) 吉川勲、綾木歳一、星正治、澤田昭三、鉄吸収材による²⁵²Cf核分裂中性子のエネルギー分布変更と体細胞突然変異誘発効果、長崎医学会雑誌、65、107-112、(1990)。
 - 22) 吉川勲、綾木歳一、梁治子、池永満生、宇宙放射線の遺伝的影響の実験的研究。第2回宇宙利用シンポジウム・プロシーディング、94-99, (1984)。
 - 23) Lindsley, D.L. and Zimm, G.G., The genome of *Drosophila melanogaster*, Academic Press, Inc., (1992).
 - 24) Nothiger, R., Sucrose density separation: A method for collecting large number of

- Drosophila* larvae. *Drosophila* Information Service. 45, 177, (1970).
- 25) Ashburner, M., *Drosophila* . a laboratory handbook. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York, (1989).
 - 26) Sankaranarayanan, K. and Sobels, F.H., Radiation genetics. *In* The Genetics and Biology of *Drosophila* , vol. 1c (M. Ashburner and E. Novitski, eds.), pp. 1089-1250, Academic Press, New York (1976).
 - 27) Graul, F.H., Ruther, W. and Hoffken, H., Radiobiological studies on egg systems exposed to heavy nuclei of the cosmic galactic radiation. Proc. 2nd European Symposium on Life Science Research in Space, pp. 87-93, (1984).
 - 28) Buckner, H., Facius, R., Horneck, G., Reitz, G., Graul, E.H., Berger, H., Hoffken, H., Ruther, W., Heinrich, W., Beaujean, R. and Enge, W., Embryogenesis and organogenesis of *Carausius morosus* under spaceflight conditions. *Adv. Space Res.*, 6, 115-124, (1987).
 - 29) Glembotskiy, Y.L., Abeleva, E.A., Lapkin, Y.A. and Parfenov, G.P., Effects of cosmic flight factors on the incidence of recessive lethal mutations in the X-chromosome of *Drosophila melanogaster* . *Problemy Kosmicheskoy Biologii I* (English translation; NASA TTF-174, pp. 243-258), (1962).
 - 30) Kondo, S., A review of symposium on genetic effects of space environment, *Japanese Journal of Genetics*, 43, 472-477, (1968).
 - 31) Shank, B.B., Results of Radiobiological Experiments on Satellites. *In* Space Radiation Biology and Related Topics (C.A. Tobias and P. Todd, eds.), PP. 313-351, Academic Press, New York (1974).
 - 32) Kondo, S., Mutation and cancer in relation to the Atomic-bomb radiation effects. *Japanese Journal of Cancer Research*, 79, 785-799, (1988).
 - 33) Ayaki, T., Fujikawa, K., Ryo, H., Itoh, T. and Kondo, S., Induced rates of mitotic crossing over and possible mitotic gene conversion per wing anlage cells in *Drosophila melanogaster* by X-rays and fission neutrons. *Genetics*, 126, 157-166, (1990).
 - 34) Friedberg, E.C., *DNA Repair*, Freeman, New York, (1985).

第1表 宇宙実験におけるシヨウバエ成虫雄の死亡率

	系統	搭載した 成虫の数	死亡数 (%)
宇宙飛行群	Canton-S	201	1 (0.5)
	mei-41	202	23 (11.4)
	合計	403	24 (6.0)
地上対照群	Canton-S	202	5 (2.5)
	mei-41	194	22 (11.3)
	合計	396	27 (6.8)

第2表 宇宙実験において幼虫試料から羽化した成虫の数

	野生型系統 (Canton-S 由来)	放射線高感受性系統* (mei-41)
宇宙飛行群	5,709	6,429
地上対照群	3,392	6,288

* mei-41 X染色体をもった個体を含んでいる。集団の遺伝的構成は、本文3.3.2.2. に詳しく述べている。

第3表 宇宙実験によって野生型系統 (Canton-S) に生じた伴性劣性致死突然変異

交配 グループ	交配期間* 帰還後の日数	宇宙飛行群		地上対照群	
		調査した 染色体数	致死 染色体数	調査した 染色体数	致死 染色体数
1	1 - 3	1,730	5	1,643	2
2	3 - 5	1,766	3	1,733	2
3	5 - 8	1,731	4	1,742	2
4	11 - 14	874	5	873	0
5	14 - 16	874	1	871	0
6	16 - 19	872	2	874	1
7	19 - 22	869	1	868	3
8	22 - 25	368	1	489	0
9	25 - 28	92	0	84	1
合計		9,176	22	9,177	11

* 帰還後、雄は2～3日ごとに検定用処女雌と交配させた。

第4表 宇宙実験によって放射線高感受性系統 (mei-41)に生じた伴性劣性致死突然変異

交配 グループ	交配期間* 帰還後の日数	宇宙飛行群		地上対照群	
		調査した 染色体数	致死 染色体数	調査した 染色体数	致死 染色体数
1	1 - 3	1,720	24	1,727	1
2	3 - 5	1,729	4	1,734	1
3	5 - 8	1,718	4	1,736	5
4	11 - 14	863	0	860	2
5	14 - 16	873	2	857	1
6	16 - 19	874	3	872	0
7	19 - 22	870	0	873	0
8	22 - 25	616	0	291	2
9	25 - 28	92	0	25	0
合計		9,355	37	8,975	12

* 帰還後、雄は2～3日ごとに検定用処女雌と交配させた。

第5表 宇宙実験における野生型 (Canton-S)系統と放射線高感受性 (mei-41) 系統における劣性致死突然変異の頻度

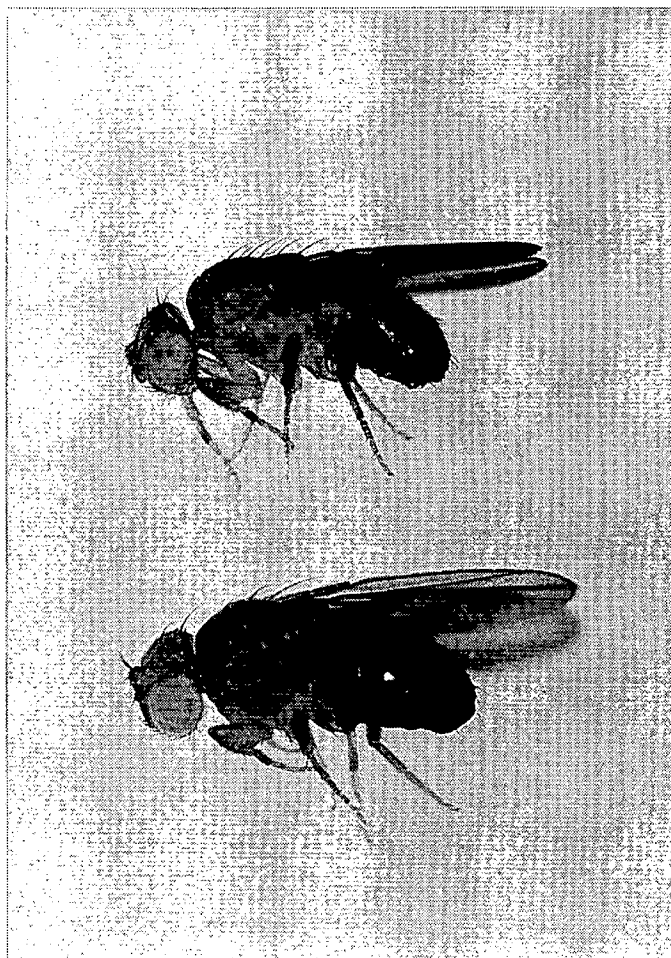
系統	宇宙飛行群			地上対照群		
	調査した染色体数	致死染色体数	頻度 (%) +/- S. E.	調査した染色体数	致死染色体数	頻度 (%) +/- S. E.
Canton-S	9,176	22	0.24 +/- 0.051*	9,177	11	0.12 +/- 0.036
mei-41	9,355	37	0.40 +/- 0.065**	8,975	12	0.13 +/- 0.037

* 地上対照群より5%レベルで有意差がある。

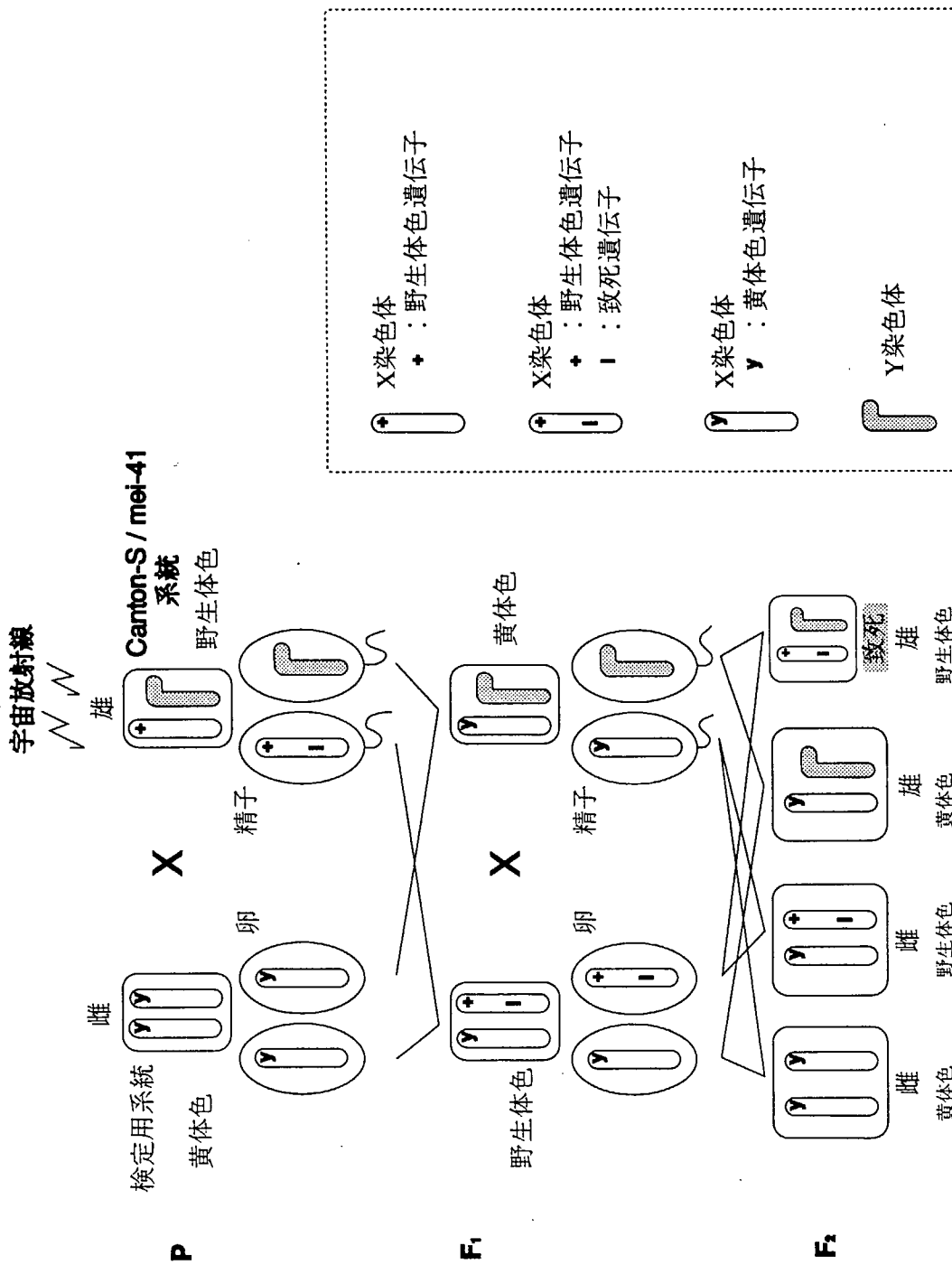
** 地上対照群より1%レベルで有意差がある。

第6表 宇宙実験によって幼虫に誘発された翅毛変異スポットの頻度

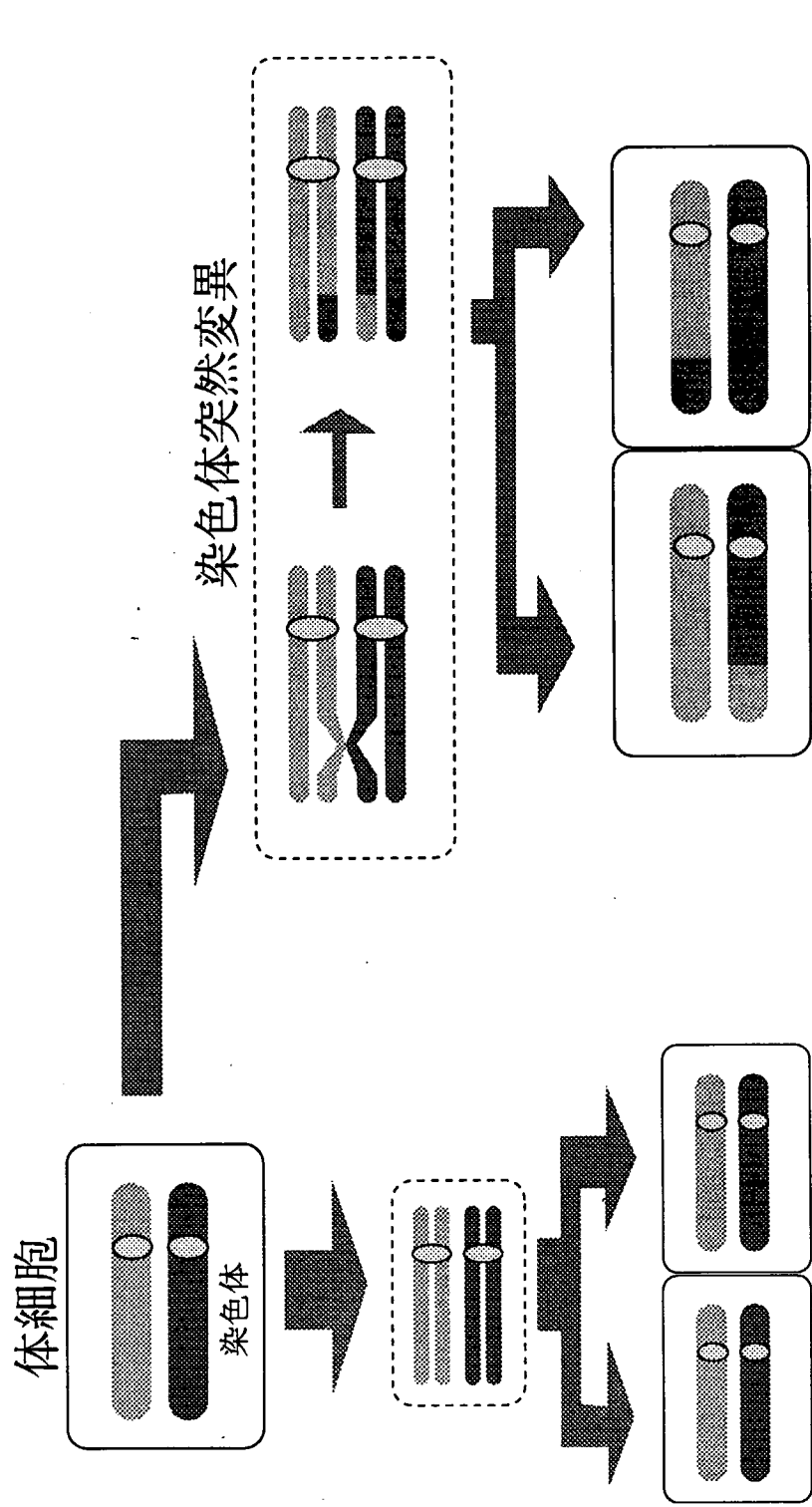
	調査した翅の枚数	変異スポットの数			スポットの合計 (頻度と S. E.)
		多翅毛 スポット	多翅毛- 双子スポット	多翅毛/縮れ毛	
宇宙飛行群 (3 ≤)					
野生型系統					
<i>Canton-S</i> 由来	2,398	89	35	124	(0.0517 +/- 0.0046)
<i>Muller-5</i>	2,226	55	23	78	(0.0350 +/- 0.0040)
放射線高感受性系統					
<i>mei-41</i>	1,188	49	20	69	(0.0581 +/- 0.0070)
地上対照群					
野生型系統					
<i>Canton-S</i> 由来	2,384	93	39	132	(0.0554 +/- 0.0048)
<i>Muller-5</i>	2,240	36	16	52	(0.0232 +/- 0.0032)
放射線高感受性系統					
<i>mei-41</i>	1,170	79	32	111	(0.0949 +/- 0.0090)



第1図 スペースシャトル実験に用いたハエ試料と同系統の成虫と幼虫。
右の成虫は野生型 (Canton-S) 系統。
左の成虫は放射線高感受性 (mei-41) 系統。

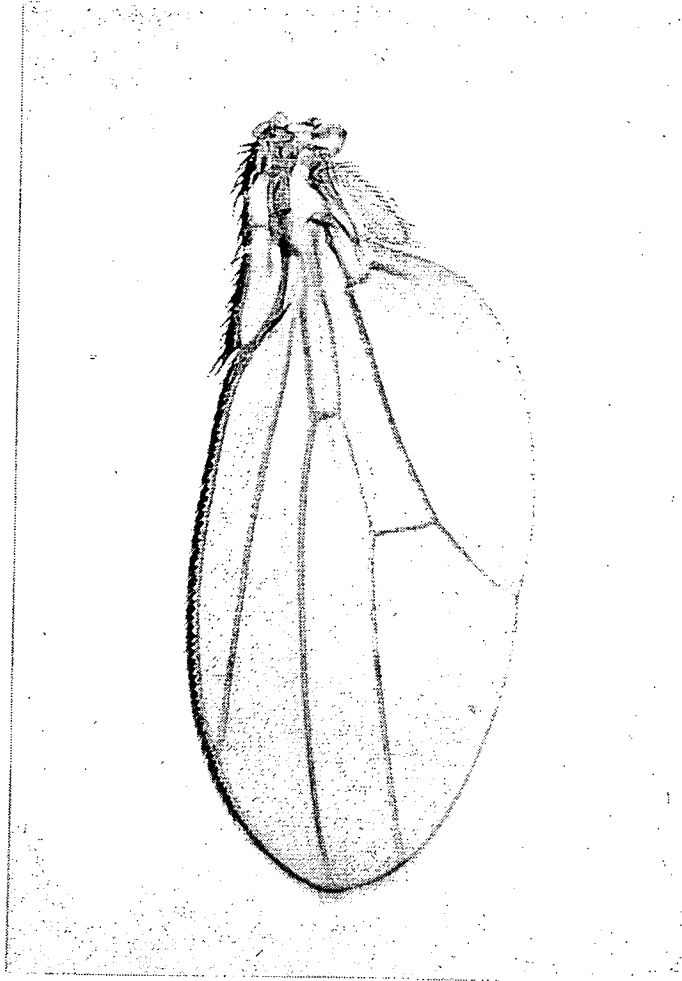


第2図 宇宙放射線によって誘発されたショウジョウバエの伴性劣性致死突然変異の検出法。

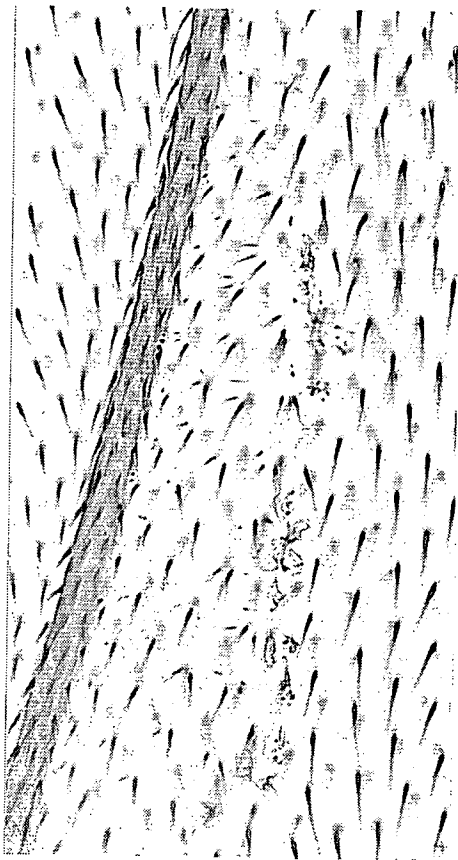


細胞分裂後、元と違った組み合わせの細胞が生じる

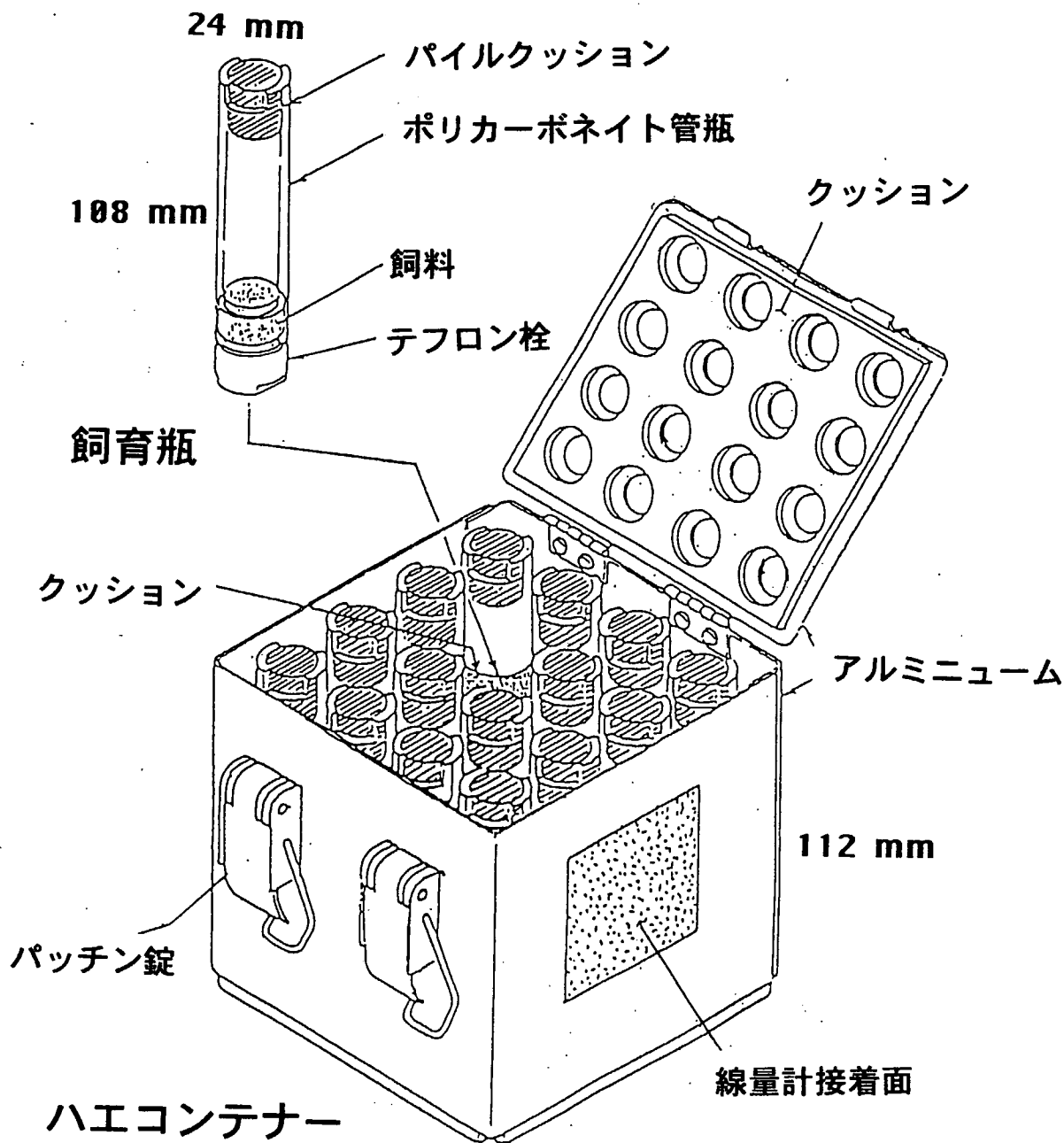
第3図 体細胞における染色体突然変異。



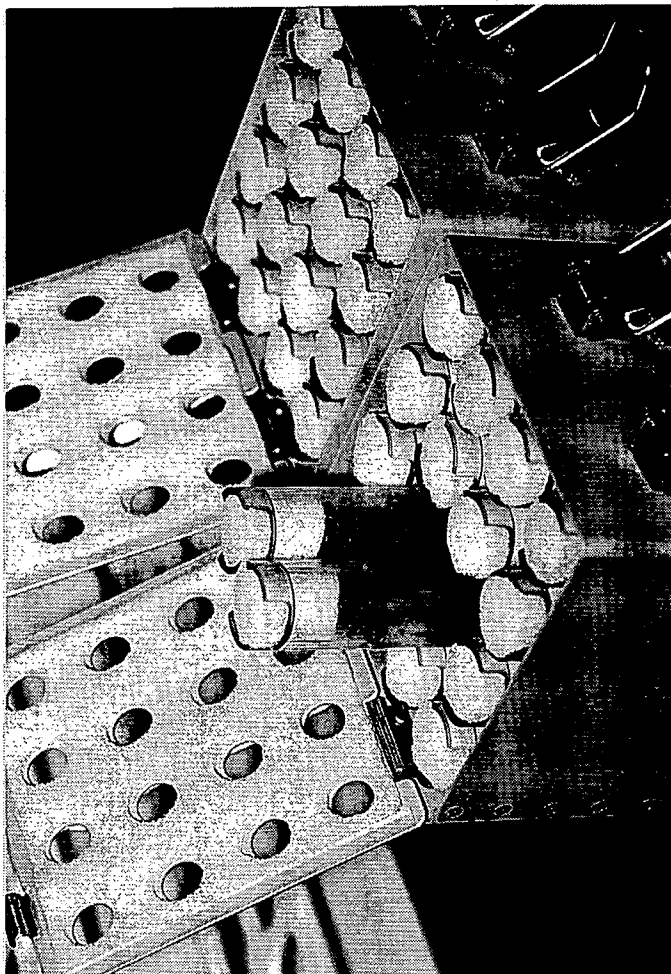
第4図 ショウジョウバエの翅。表裏2層の約30,000細胞から成り、それぞれの細胞から1本の毛が生えている。



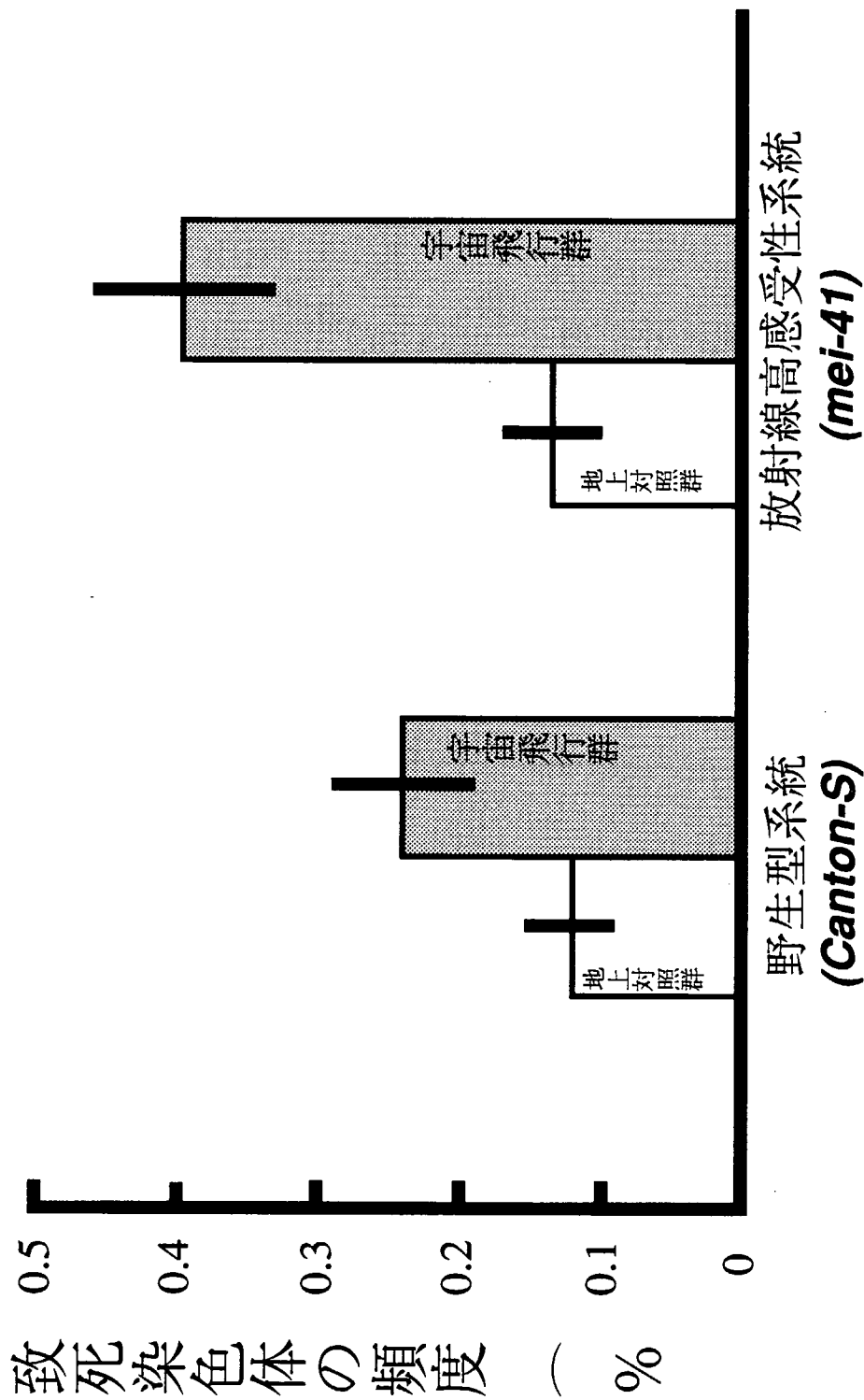
第5図 宇宙環境に曝したシヨウバエ幼虫が帰還後成虫になり、
その翅に観察され多翅毛クローンと縮れ毛クローンの隣り合ったスポット。



第6図 スペースシャトル搭載用のハエ飼育瓶とハエコンテナー。

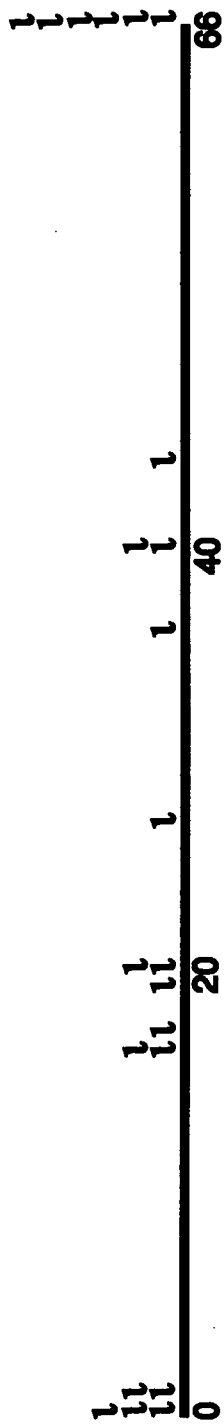


第7図 宇宙から帰還した直後のハエ試料容器。
成虫を収納した飼育瓶が引き出されている。

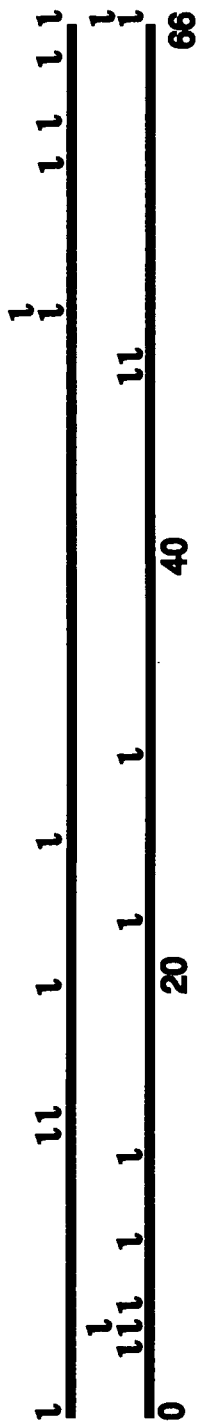


第8図 スペースシャトル/エンデバー号の宇宙実験による伴性劣性致死突然変異 (致死染色体) の頻度。

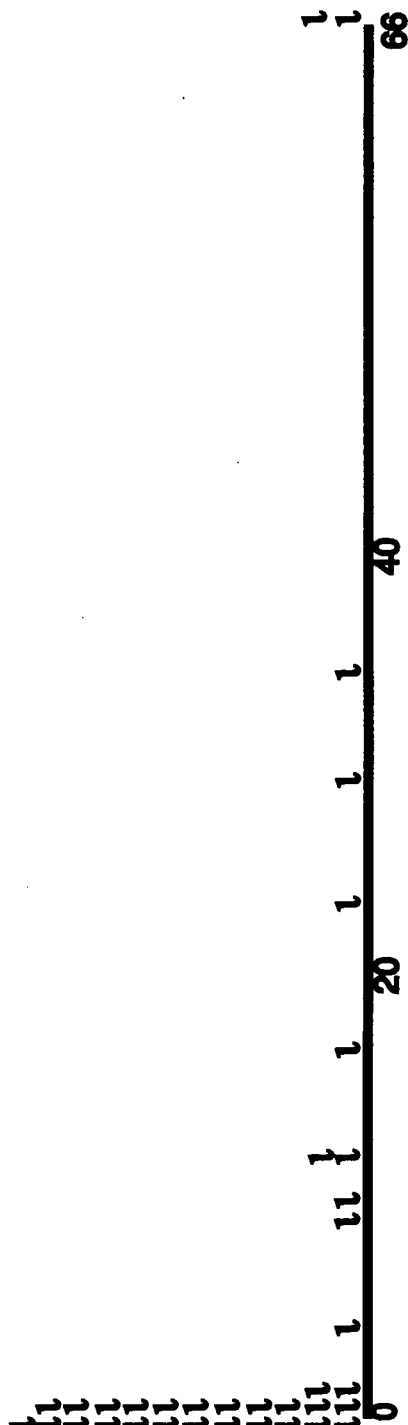
宇宙飛行群
野生株



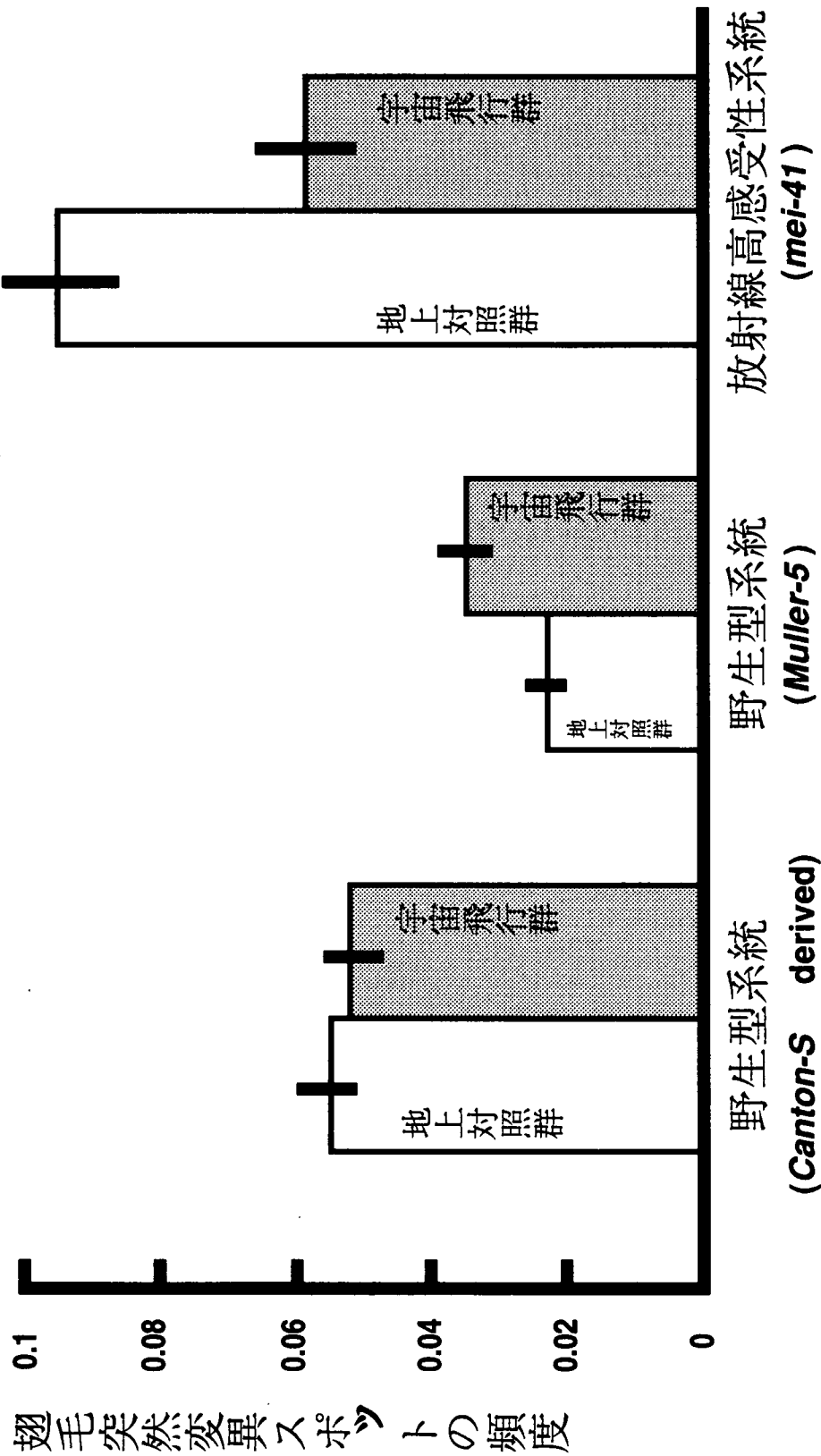
地上対照群
野生株
放射線
高感受性株



宇宙飛行群
放射線
高感受性株



第9図 スペースシャトル/エンデバー号の宇宙実験によって検出された伴性劣性致死遺伝子のX染色体上の位置。
"し" は個々の致死遺伝子を示す。



第10図 スペースシャトル/エンデバー号の宇宙実験による翅毛スポットの頻度。