

# キイロショウジョウバエの第二次性 櫛分化に関する *engrailed* 因子の作用

徳 永 千 代 子

## 目 次

- I. 緒 言
- II. 材料及び方法
  - A. 予備実験
  - B. 第 I 及び第 II 実験
- III. 観 察
  - A. *engrailed* 個体の二次性櫛の特長
  - B. 実験結果
    - 1. 二次性櫛区域のモザイク
    - 2. 一次性櫛区域のモザイク
    - 3. 前肢附櫛における  $\gamma$  モザイク以外の異常
- IV. 論 議
  - 1. 二次性櫛の *prepattern*
  - 2. 一次性櫛と二次性櫛の発生上の近縁関係
  - 3. 一次性櫛と二次性櫛の *prepattern* の相違
- V. 要 約
- VI. 文 献

## I 緒 言

黄色狸々蠅の雄は二次性徴の一つとして、その前肢第一附節上に一個の性櫛（通常10本内外の太い剛毛が一列に並んだ櫛状の器官）を分化するが雌にはこれはない。正常な棒状X染色体1本と輪状X染色体（ring chromosome）1本をもって発生をはじめた遺伝的雌はその発生途上 ring chromosome を失って XO 細胞を生ずることがあり、その結果生じた成体はデナンドロモルフ（雌雄モザイク）となる。この特長を利用して Stern と Hannah (1950) は雌の前

肢第一跗節の、雄では性櫛を分化する場所に当る所に XO組織がきた場合はそこに性櫛を分化することをみた。このことから Stern 等は発生途上で雌の胚の前肢第一跗節にも雄の場合と同じく性櫛の prepattern が形成されるのであるが XX 細胞はこの prepattern に反応しないから性櫛を分化しないが雄の細胞はこれに反応して性櫛を分化する、又三倍体間性細胞は反応が中間で少数の細胞が性櫛歯を形成する (Stern & Hannah-Alava '57) と結論した。

発生途上或因子型のものにも正常型のものにも同じく prepattern が形成されるがその prepattern に対する反応が或因子型と正常型とで異なる為には其後の分化に相異が起るといふ因子の作用に関する prepattern 説は其後の Stern の一連の巧妙な実験で着実に発展している。*acheate* と *non-acheate* との関係、*hairy* と *non-hairy* の関係を調べてこれら因子が夫々の prepattern に自律的に正常対立因子とはちがう反応をしてその因子独特の分化を起させることを示したし ('54a, b) 更には interalar 剛毛の prepattern が *Theta*, *Minute-n* 及び野生型個体何れにも存在することの証明 ('56 b)をした等の成果がある。

Hannah-Alava ('58) は *extra sex comb (esc)* 因子が新しく prepattern を生ずるらしいという結果をえた。即ちこの場合 *esc* 因子が prepattern そのものを control するらしいというのであるがこの点を確定するには更に明確な証拠を要する。

常染色体因子 "*engrailed, (en)*" は楯板や翅に及ぼす因子効果の他に雄の正常性櫛 (一次性櫛) と大体鏡像の位置に余分の二次性櫛を生ずる特長がある。ホモの *en* 雌にも二次性櫛の prepattern が存在することは既に Stern ('54) がゼナンドロモルフを利用する方法で証明しているが果して *non-engrailed* の胚にもこの prepattern があるかどうかという問題は興味がある点である。著者はこの問題を人為的に somatic crossing over を起させてモザイクをえる方法を用いて解決した。

本研究に際し終始有益な助言を頂いた米国加州大学 C. Stern 教授並びに本実験に必要な実験材料を提供されたオレゴン大学 E. Novitski 教授に深甚の謝意を表す。

## II 材料及び方法

黄色暁々蠅の *en* 因子が二次性櫛分化にどのように働くかという当面の問題を解決する為にはヘテロの *en* 雄の前肢第一附節の一部にホモの *en* 組織をもつ個体がえられればよい。この種のモザイクをえる為にはヘテロの *en* の幼虫期に X 線を照射して centromere と *en* 因子坐の間に somatic crossing over を起させる方法をとった。このようにしてえたモザイクの *en* ヘテロとホモの部分を見分ける手段としては附節上の剛毛に標識因子をつけてその表型から間接に判断した。

### A. 予備実験

*en* 因子は第 II 染色体右腕 62.0 の位置にあるので剛毛に関する標識因子として先ず同じ染色体の同じく右腕にある *straw*<sup>3</sup> 因子 (*stw*<sup>3</sup>, 55.1: 剛毛及び毛が表葉色がかかった黄色となる) を選んだ。野生型雌 (Canton-S) にホモの *stw*<sup>3</sup> *en* 雄を交配してえた幼虫のいろいろな時期に種々の量の X 線を照射しこれらが成虫になってから雄の前肢を双眼解剖顕微鏡 (×60) で調べ二次性櫛を生じたものや他のモザイク或は異常のあるものを選び出しそれらの前肢のみを euparal で二枚のカバースライドの間に埋蔵 (両面からの観察のため) した永久プレパラートを作った後更に普通の顕微鏡で精査した (×680)。この実験で二次性櫛を分化した第一附節を 12 (12匹の雄から) えた他に一次性櫛内のモザイクも多数えた。X 線照射量は 1000r から 2200r に亘り照射した時の幼虫は孵化後 24~74 時間に亘るものであった。飼育温度は 25°C ± 1°C。

上述の二次性櫛を分化した 12 例のモザイク肢ではその二次性櫛はすべて *stw*<sup>3</sup> 表型で同一附節上の一次性櫛はすべて 十表型であり両者の表型の識別は明瞭であった。しかし性櫛以外の剛毛 (性櫛の剛毛より細い) の間では *stw*<sup>3</sup> ホモのものとはヘテロのものとの色の差が著しくない為に区別がつけ難い場合が多かったので二次性櫛をとりかこむどの範囲がホモの *stw*<sup>3</sup> (即ちホモの *en*) であるかが不明確であった。従って上述の方法では目的のモザイク肢をつくることは出来るが *stw*<sup>3</sup> 因子は標識因子としては適当でないことが判った。

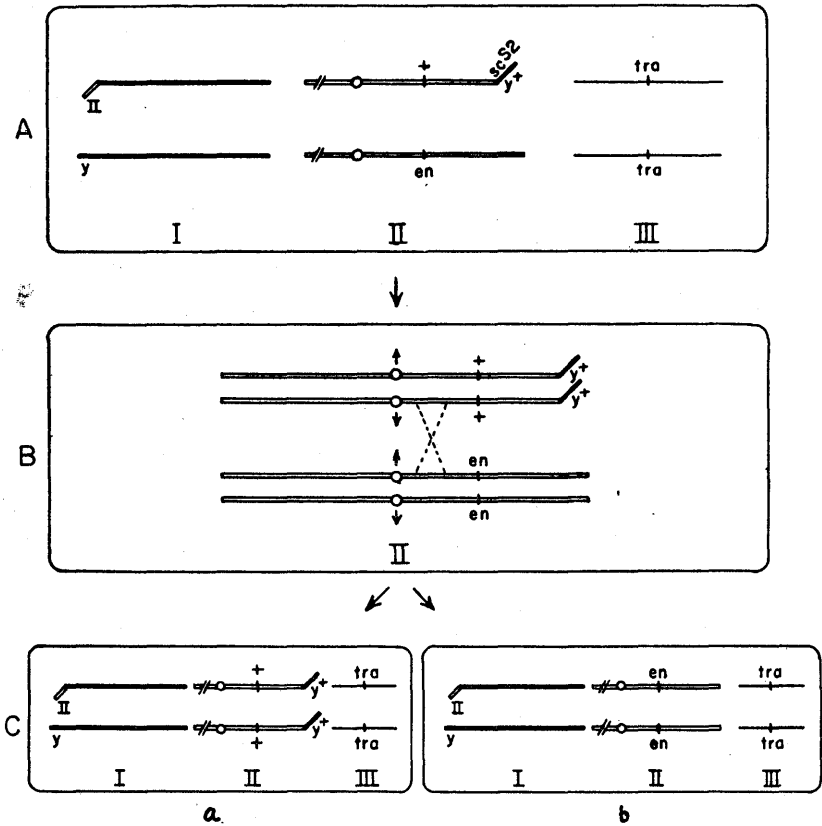
## B. 第 I 及び第 II 実験

*stw*<sup>3</sup> 因子が標識因子として不適当であることが判ったのでそれに代るものとして既にこの種の実験で試験済み (Stern & Hannah '50) である *yellow* (*y*, I, 0.0) 因子を用いることにした。しかし *y* は X 染色体上にあるのでこれを第 II 染色体上の *en* 因子の標識とするには特殊な工夫を要する。その為に X 染色体の先で、*y*<sup>+</sup> 対立因子及び *scute* (*sc*) 効果をもつ小片と第 II 染色体右端の間の相互転坐の系統のストック T (1:2) *sc*<sup>82</sup>/*Cy*<sup>\*</sup> を利用した。即ちこのストックの雌の X 染色体 1 本を *y* 因子をもつ正常 X 染色体と入れかえ、又同一雌の *Cur*<sup>y</sup> (*Cy*) をのせた第 II 染色体を *en* 因子をもつ第 II 染色体で置きかえた遺伝構成の幼虫 (第 1 図 A の第 I と第 II 染色体) に X 線をかけて第 II 染色体の centromere と *en* 因子間で somatic crossing over を起させれば (第 1 図 B) その結果出来るホモの *en* 細胞は *yellow* 表型となる (第 1 図 C—b)。即ちこのホモの *en* 細胞は 2 本の完全な第 II 染色体をもち X 染色体の 1 本は *y* 因子坐が欠失になっておりもう 1 本の X 染色体上には *y* 因子があるからである。しかしこのような細胞は雌性であるからこのままでは性櫛は生じない。それで更に第 III 染色体に *transformer* 因子 (*tra*, III, 45 ± : 雌を雄に変える) をホモに導入すればこのハエを雄表型に変えて雄の肢をえることが出来る。これが第 I 実験の計画で第 1 図にこれを模式的に示す。この計画に従い実際に行った実験は次のようなものである。先ずストック A—T (1:2) *sc*<sup>82</sup>/*Cy*; *tra/Ubx*—とストック B—*y ac sn*<sup>3</sup>; *stw*<sup>3</sup> *en*; *tra/Ubx*<sup>\*\*</sup>—をつくった。ストック A の雌とストック B の雄を交配し (逆交配は F<sub>1</sub> の数が非常に少なかったので不適) F<sub>1</sub> 幼虫に X 線照射をした。成虫になったものの内、十表型雄の前肢を調べた結果 8 匹の雄から第一耐節に *y* 表型の二次性櫛を分化したものの 8 例をえ又一次性櫛を含むモザイクも少数えた。このようなモザイクでは性櫛以外の肢の剛毛の色も *y* と non-*y* 間の区別が明瞭であったから、この実験で目的とするモザイクをえる

\* 本研究に用いた突然変異については Bridges & Brehme (1944), Lewis (1951), Sturtevaut (1945) を参照されたい。

\*\* *y* と *y*; *stw*<sup>3</sup> 表型の間には相違がみられない。

第1図



第1図

第I実験に用いたヘテロの *en* 幼虫(雄)の第I, II, III, 染色体の遺伝構成とこれにX線を照射して起る somatic crossing over によりホモ *en* で *y* 表型の細胞を生じる過程、(説明本文)

A: X線照射前の幼虫細胞の第I, II, III 染色体の遺伝構成を示す

B: Aの第II染色体の centromere (中央の○印) と *en* 因子間での somatic crossing over が起る場合

C: その結果生じた二種の細胞

a.: *y*<sup>+</sup>, *en*<sup>+</sup> 表型となる細胞

b.: *y*, *en* 表型となる細胞

黒い実線: X染色体

白線: 第II染色体

実線: 第III染色体

*y* : *yellow* 因子

*sc*<sup>32</sup> : *scute* S2効果

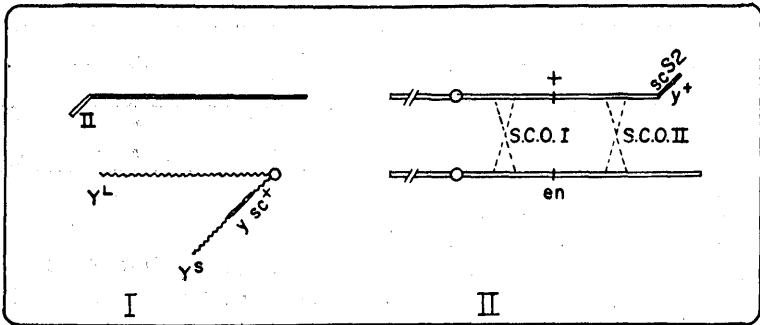
*en* : *engrailed* 因子

*tra* : *transformer* 因子(雌を雄にかえる)

ことは出来たのであるがストック B を確立しこれを維持することが困難であったため目的のモザイクを多数えることに難点があった。

上述のストック B を確立するのに苦労をしていた折にまた Novitski 博士が X 線照射により新しい重複系統  $y\ sc\ cv\ v\ f\ car/Y(II-15i)\ y\ sc^+/y\ f :=$  を確立した。このストックは特殊な Y 染色体—Y(II-15i)  $y\ sc^+$ —をもっている。これは Y 染色体の短腕の中間に  $y$  と  $sc^+$  因子を含む小さい X 染色体部分が挿入されたものである。この種の Y 染色体は第 I 実験計画前に捜して求められなかったものであったが氏の御好意によりこのストックが出来てすぐ分譲を受けて第 II 実験を行った。その方法は先ず  $y\ ac\ sn^3; stw^3\ en$  の雄に上述の重複系統の特殊 Y 染色体—Y(II-15i)  $y\ sc^+$ —を正常の Y 染色体の代りに導入する。その上で先の X と II の間の相互転坐の系統—T(1:2)  $sc^{S2}/Cy$ —の雌と交配する。その F<sub>1</sub> 幼虫に X 線をつける。こうしてえた成虫の内、十表型の雄(第 2 図参照)の前肢を調べる。この実験では容易に目的のモザイクを多数えることが出来た。第 I と第 II 実験では X 線照射量は 1500r と 1800r の二種を用い、飼育温度

第 2 図



第 2 図

第 II 実験に用いたヘテロ  $en$  の幼虫(雄)の第 I, II 染色体の遺伝構成とこれに X 線を照射した時に起った somatic crossing over の位置(説明本文)

黒い実線 : X 染色体

白線 : 第 II 染色体

波状線 : Y 染色体

$Y^L$  : Y 染色体長腕

$Y^S$  : // 短腕

S.C.O. I, II : somatic crossing over の位置

は25°C±1°Cに保ったが一部のハエはX線照射迄の間1°Cに保った。

### Ⅲ 観 察

#### A. *engrailed* 個体の二次性櫛の特長\*

本実験の対照として雄の性櫛の状態を調査した。*en* 表型の対照としては *stw<sup>3</sup> en* と *y ac sn<sup>3</sup>; stw<sup>3</sup> en; tra/Ubx* 及び *y ac sn<sup>3</sup>/Y (II-15i) y sc<sup>+</sup>; stw<sup>3</sup> en* の3ストックを *non-engrailed* 表型の対照としては Canton-S (野生型ストック) と *stw<sup>3</sup> en/+* ストックを選んだ。これらのストック中から任意に各々50匹の雄をえらびその前肢第一跗節を euparal でカバーライド2枚の間に埋蔵して両面から拡大して観察した。

*en* 個体の二次性櫛は一次性櫛に比しその剛毛(性櫛歯) 数、形及び各性櫛歯の位置特にその配列状態が変異に富んでいる。その性櫛歯数の変異状態を同一跗節上の一次性櫛のものと共に第1表に示す。この表でみると調査した3種の *en* 表型のストック中の一つ—— *y ac sn<sup>3</sup>/Y (II-15i) y sc<sup>+</sup>; stw<sup>3</sup> en* ——では他

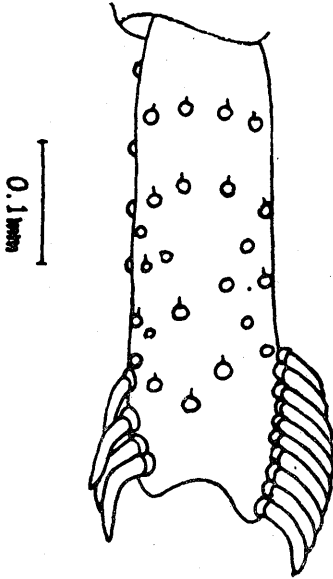
第1表 野生型、ヘテロ*en*及びホモ*en*ストックの雄に於ける一次及び二次性櫛歯の数(各ストックからの50匹の左肢を調査)

因子型	一 次 性 櫛							二 次 性 櫛														
	性櫛歯数による分布							性櫛歯数による分布							平均性櫛歯数							
	7	8	9	10	11	12	13	0	1	2	3	4	5	6		7	8	9	10	11	12	
野生型 (Canton-S)	0	1	13	24	11	1	0	9.96±0.11														
<i>stw<sup>3</sup> en/+</i>	0	0	8	22	17	3	0	10.30±0.11														
<i>stw<sup>3</sup> en</i>	0	5	6	18	13	7	1	10.28±0.17	1	5	10	12	12	6	2	0	1	1	0	0	0	3.36± 0.24
<i>y ac en<sup>3</sup>, stw<sup>3</sup> en; tra/Ubx</i>	0	2	9	11	23	4	1	10.42±0.15	1	6	6	12	11	10	1	2	0	0	1	0	0	3.56± 0.25
<i>y ac sn<sup>3</sup>/Y (II-15i) y sc<sup>+</sup>; stw<sup>3</sup> en</i>	2	8	14	12	13	1	0	9.58±0.17	0	2	2	4	5	8	5	11	5	4	2	1	1	6.08± 0.35

\* Brasted ('41)の研究によると *en* はその表現が環境の変化に敏感であるし又本研究でもその遺伝型によりちがいがあらしいことがみられたので特に本実験に用いた *en* のストックを調べた。

の二つに比して二次性櫛の剛毛の平均数が著しく多いことが注目される。これ

第3図



第3図

*stow<sup>9</sup> en* 雄の右前肢第一跗節の一次性櫛(歯数10本)と二次性櫛(歯数4本)(性櫛以外の剛毛はその位置を示すのみ)

は *en* 個体の遺伝的構成のちがいからくる相違であろう。このストックには時に例外がみられたが一般的に言って *en* 個体の二次性櫛歯の数は一次性櫛のそれよりよほど少ないのが普通である。形や大きさは性櫛歯特有の典型的なものであったが時折正常剛毛との中間形のもの(形や長さで)があり同一性櫛を構成する性櫛歯の間にも形や長さのかなりちがうものが混在している場合もあった。このようなことは対照の一次性櫛にみられる変異に比してかなり著しい変異である。更に二次性櫛に特異な点は性櫛歯の配列に変異が多いことである。性櫛歯の数が少ない場合(3本程度迄位)は多くの場合一次性櫛と鏡像の位置にある二次性櫛の正常区域に一列に連続的に配列するが歯の数が多くなるに従い不規則配列が多くなり得られるようになる(第3図)。ある時は

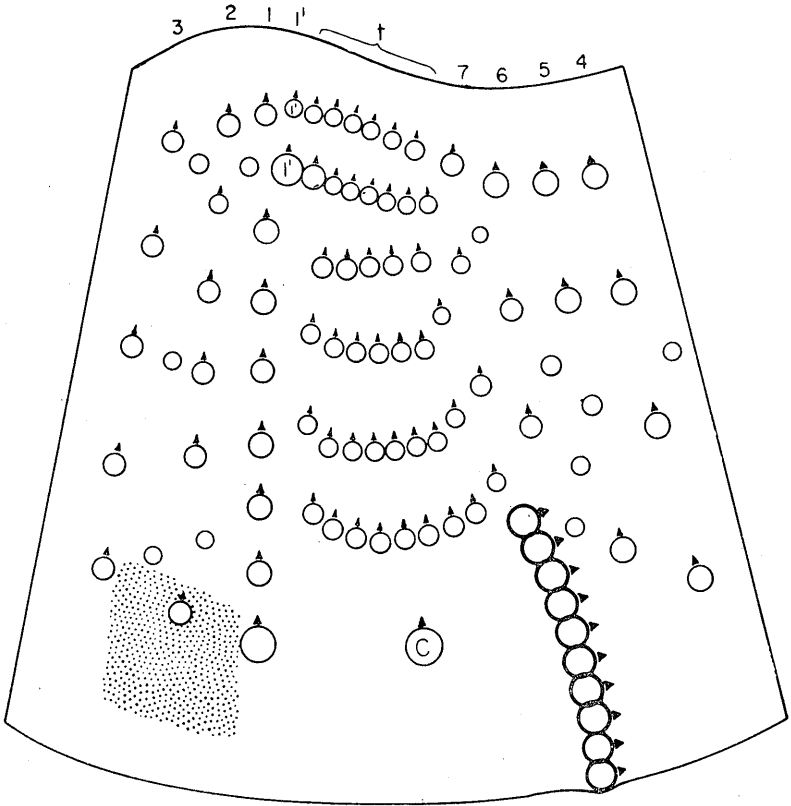
不連続的にあるいは重複しある時はジグザク状に配列している場合がみられる。

二次性櫛の分化する位置について述べる前に先づ正常雄の前肢第一跗節の剛毛分布状態について述べねばならぬ。この標準剛毛分布図は既に Hannah-Alava (58) の作ったものがありこれは非常に参考になったが本研究では特に二次性櫛の位置を示す関係上女史の分布図に修正を加える必要を生じたので第4図にその修正をしたものを模式的に示した。以後の記述はこれによる。この修正図と Hannah-Alavaの模式図との相違点は主に No. 1 No. 2 及び No. 5 列



の剛毛に関する点である。第4図に示した各列の剛毛数、配列状態はサンプル

第4図



第4図

雄前肢第一跗節上の標準剛毛分布図（左肢）。（説明本文）

（背側中央近くを縦方向に切開いた図、上方が基部）

⊙：正常の剛毛、円周を厚くしたものは一次性櫛剛毛

○：bractのない剛毛

点線は *en* 個体二次性櫛区域

数字は縦の剛毛列番号

tは横の剛毛列

Cは中央剛毛

の中で最も頻度の高いものを参考にしたものであるが別に筆者の行った（未発表）別種のモザイクを用いた細胞追従の研究結果も参考にした。

*en* 個体の二次性櫛は No.2 と No.3 又は No.1 と No.3 列の先端剛毛の間の位置から附節末端方向に向って性櫛が並ぶ。齒の数が多い時でもその末端は附節の端迄には達しないで（一次性櫛は必ずその末端は附節の端に達している）この間には他の剛毛も存在していない。この部の附節組織は通常第二附節との間の関節を覆うソケットの一部をなす薄い組織である為らしい。二次性櫛の位置は時に多少附節基部あるいは末端の方向へよる場合もあるが横の方向へは No.1 と No.3 列の間にありこれらの列を越えることはない。第二次性櫛の分化してくるおおよその範囲を第4図に点線で囲んで示した。

## B. 実験結果

X線照射でえた雄には目的とする前肢第一附節のモザイクの他に体の他の部のモザイクやその他の異常例も多くみられたが本論文では対象を前肢附節のモザイクに限り主として二次性櫛分化に関連のある点について述べる。

### 1. 二次性櫛区域のモザイク

ヘテロの *en* の幼虫に X線をかけた前述の三種の実験（予備実験も含む）でえた雄前肢第一附節のモザイクの内二次性櫛を生じたものは計81例であった。

\* 実際の各列の剛毛分布状態にはかなりの変異がみられる。No.1 列の剛毛の位置は一般的に識別が容易であるが時にこの列の剛毛がジグザグ配列をして隣りの No.2 列剛毛との区別が不明になることもある。No.6 No.5, No.4列はその間の bractless 剛毛も含めて割合に変異の少い個所であるが No.3 列から変異が多くなりだし No.3 列と No.1列の間で最も変異が多くなる。即ち No.2列を中心とするこの区域では剛毛の数と配列に変異が多くて標準型を決めることが非常に困難であった。このことは No.6列から横列剛毛に至る迄の間でも同様であった。第4図の模式図では No.1, 3, 4, 5, 6, No.1' 列（この間の bractless 剛毛を含む）は調べた正常雄肢（50例）で最も頻度の高かった剛毛数を示し一次性櫛齒の数は全部の平均を示した。No.2列と No.7 列は努力して一応の標準を示したがこれは最も変異の多かったものである。又横列剛毛に関してもかなりの変異がみられたので模式図には横列の数と剛毛の比較的大きのみを示しており変異の多い横列を構成する剛毛の数については標準を示したものではない。横列剛毛の下にある中央剛毛（C）は最も変異の少い剛毛の一つである。

第2表にはこの内の第Ⅱ実験の場合のX線照射時期と二次性櫛を生じたモザイク附節の頻度との関係を示した。

第2表 X線を照射した幼虫期と二次性櫛を生じたモザイク附節の出現頻度との関係

(X線量は1500 $\gamma$ 及び1800 $\gamma$ , 飼育温度はA項では25°C $\pm$ 1°C)  
 (B項ではX線処理迄17°Cに保ち後25°C $\pm$ 1°Cとした)

X線照射時の幼虫期 (孵化後の時間単位)		羽化した十表 型の雄の数	二次性櫛を生じた モザイク附節数	頻 度 %
A	12 — 29	279	2	0.35
	19 — 37	793	5	0.31
	27 — 48	1651	20	0.60
	36 — 56	668	16	1.19
	47 — 72	906	4	0.22
	小 計	4297	47	0.54
B	27 — 72	805	11	0.68
	72 — 127	193	3	0.77
	小 計	998	14	0.70
総 計		5295	61	0.57

合計81例のモザイク附節の内69例は第Ⅰと第Ⅱ実験からえたものでこれらは *yellow* 剛毛を手がかりにして *en* ホモとヘテロの区域を決めることが出来た。この69例のモザイク附節を二次性櫛やその周辺の剛毛が *yellow* を示す範囲に従って整理したものを第3表第1部に示す。この表の第1部A項に含めた計67例では二次性櫛はすべて *yellow* であった。この性櫛歯をも含む $\gamma$ 表型の剛毛はすべてヘテロの *en* 幼虫にX線をかかけた為に centromere と *en* 因子坐間で somatic crossing over が起った(第2図 S.C.O.I.の個所) 結果生じたホモの *en* 細胞から由来したものであると判断出来る。これらの内20例(第3表第1部A—1項)では二次性櫛歯のみが $\gamma$ 表型(*en*ホモ)で他の剛毛はすべて十表型であったがこの内の14例が唯1本の二次性櫛歯を分化していた。これら

第3表 第1部: 雄モザイク前肢第一附節に於ける二次性櫛と周辺の剛毛との関係

(第I及び第II実験の69例)

第2部: 同一附節上の二次性櫛歯数と周辺のen組織との関係

(第II実験の61例)

第1部 (第I及び第II実験)			第2部 (第II実験)							
y モザイク区域	第一附節数	第一附節数	二次性櫛の歯数による分布							平均二次性櫛歯数
			1	2	3	4	5	6	7	
A. 二次性櫛は y 表型	計67	計61	36	11	7	4	1	0	2	1.8
1. 二次性櫛のみ y 他はすべて+表型	20	14	12	2	0	0	0	0	0	1.1
2. No.1列又はNo.2列中に y 剛毛を生じた場合	31	29	15	7	3	3	0	0	1	1.9
3. No.1列と No.2列中に y 剛毛を生じた場合	13	13	4	2	4	1	1	0	1	2.7
4. No.2列と No.3列中に y 剛毛を生じた場合	3	3	3	0	0	0	0	0	0	1.0
B. 二次性櫛は y <sup>+</sup> 表型	計 2	2	2	0	0	0	0	0	0	1.0

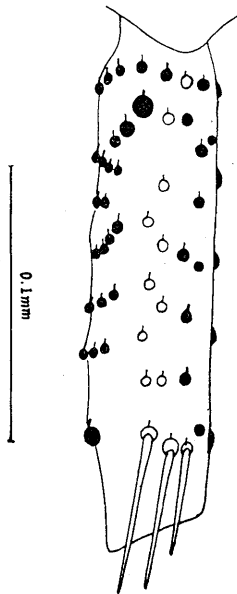
註 表中に示した No.1列剛毛がy表型の例の中には No.1'列の剛毛が一部y表型を示した少数例も含めた。その理由は両列の剛毛が接近した位置にあるので時にその剛毛配置の境界が乱れることはあるが発生上の起源からみるとNo.1列と No.1'列は遠い関係にあることが細胞追跡の研究から判ったからである。(本文参照)

の例は二次性櫛区域にのみ小さい en ホモの組織があることを示すもので他の組織は全部 en ヘテロであるに拘らずここに二次性櫛歯を分化したことは non-en 肢にも胚発生中に二次性櫛 prepattern が形成されたことを暗示するものである。即ちたまたまこの場所に X線で少数のホモ en 細胞群が誘発されこれが周囲の non-en細胞に関係なくその因子型に従って自律的にこの prepattern に反応して二次性櫛を分化したとして解釈される。

第3表 第1部 A—2. 3. 4項に示した47例では二次性櫛の周辺にある剛毛が y 表型であった。この場合 yellow になった周辺剛毛は No. 1列に属するもの

かあるいは No.2 列に属するもので時に No.1' 又は No.3 列に属する剛毛の一部の  $y$  を伴っていた。No.3 列の剛毛だけが  $y$  で二次性櫛の分化の起った例はなく又 No.1' 列剛毛だけが  $y$  で二次性櫛を分化した例はない。前者は No.2 列の剛毛の  $y$  に伴い又後者は No.1 列の剛毛の  $y$  に伴っていた時のみ二次性櫛の分化がみられている。このことは細胞追跡の観点から興味がある点で、発生的にみて二次性櫛区域は No.1 及び No.2 列剛毛区域と最も近い関係にあることが推定される。(No.1' や No.3 列剛毛の一部が No.1 あるいは No.2 列に伴い  $y$  を示した点は隣接列間の境界線が一部入り込んだ例であることを暗示するもので、このような各列間の境界が乱れることはモザイクの研究でしばしばみられた現象である。)但し一見この結論に反するようにみえる例外例がこ

第5図 Exp. No. 67



の実験中に2例あった。何れも第Ⅱ実験でえたモザイクで一つは Exp. No. 67(第5図)であるがここでは No.1 列全部と二次性櫛区域の一部の No.2 列剛毛が  $y$  であるのに二次性櫛を分化していない。この場合は  $y$  表型が *en* ホモであるとすると二次性櫛の生じない理由を "*en* ホモ 第5図より第12図迄(説明本文)

ヘテロの *en* 雄に誘発した各種の  $y$  モザイク第一跗節、(Camera Lucida 描画、拡大は第5図に示したのと同じ scale による)二次性櫛及び一部の一次櫛はそのまま示したが他の剛毛はその位置のみを示した(第5図では二次性櫛区域の正常剛毛3本を示した。)一次櫛は省略した場合や輪郭のみを示した場合がある。

各剛毛の表型の区別(第13図も同じ)

白 : *yellow* 表型の剛毛又は性櫛歯

点線 : +表型の性櫛歯

黒 : +表型の剛毛の位置

(Exp. No. 4-a (第Ⅰ実験より)以外は全部第Ⅱ実験よりえたもの)

個体でも環境条件の影響で二次性櫛を生じないことがあること"で説明出来ないことはない。しかし実験Ⅱに用いた *en* のストックは第1表にも示した通り表現度のかなり高いものである点や前述モザイクで二次性櫛区域に  $y$  剛毛が

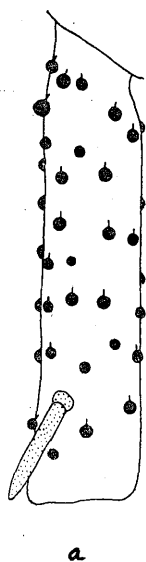
あった多数例でみな二次性櫛を分化している点その他後で述べる二重交叉の例などから判断してむしろこの例は somatic crossing over が centromere と *en* 因子座の間でなく *en* 因子と第Ⅱ染色体右端の転座部分迄の間で起った例として説明するのが最も妥当であろう (第2図 S.C.O.Ⅱの個所)。

別の一例 Exp. No.56 は No.2 列下端剛毛だけが  $\gamma$  で二次性櫛を生じなかったものである。この  $\gamma$  剛毛は二次性櫛区域の境界辺に当る位置で No.1 列下端剛毛に接近していた。

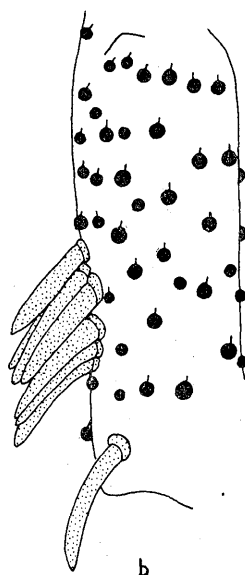
第3表 第1部 B項に示した2例は跗節上の剛毛が全部十表型で  $\gamma$  に関してはモザイクではなかったが十表型の二次性櫛嚢を生じた場合である。これらは Exp. No.27 と No.49 (第Ⅱ実験) で何れも幼虫にX線を照射する迄の間17°C に保ったものの中からえた。Exp. No.27 は二次性櫛区域に十表型性櫛嚢1本(直毛)を生じこの性櫛嚢と跗節末端の中間位置に No.2 列の bract のない剛

第6図

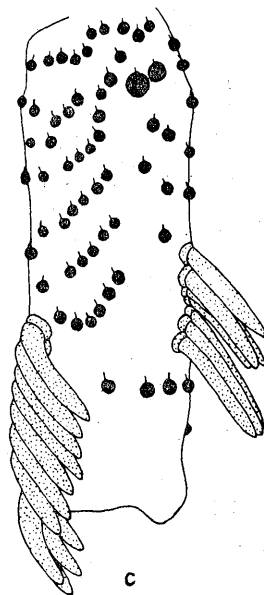
a. Exp. No.27



b. Exp. No.49 (背面)

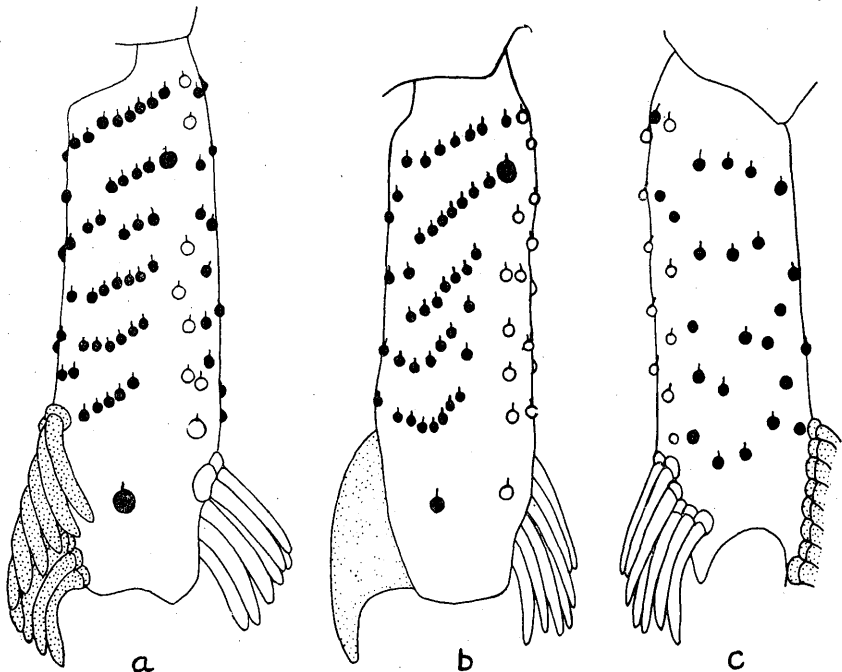


c. Exp. No.49 (腹面)



毛を1本生じた(第6図a)。Exp. No.49は二次性櫛区域に1本の十表型性櫛歯を生じたがこの他に、No.1列からNo.3列迄の間の組織が標準よりよほど横の方向に広くなり剛毛列も増えているし又この場所の附節中央位置よりやや二次性櫛区域よりに多数の性櫛歯の群を生じた異常例であった(第6図b. c.) これら2例で二次性櫛歯が十表型になった原因は二重交叉が *en* 因子坐の左側と右側で起った為として説明可能である(第2図S.C.O. IとS.C.O. II)。Exp. No. 49で異常な性櫛歯群が二次性櫛区域外に生じた原因については論議の項で考察する。第3表第2部に二次性櫛の函数と周辺のホモ *en* 組織の範囲との関係を示した。この表でNo.1又はNo.2列のどちらかに属する剛毛がホモ *en* の場合とNo.1とNo.2列にわたる剛毛がホモ *en* の場合の二次性櫛歯の数を比較すると有意の差がみられる( $\chi^2$  調査)。このことは発生上二次性櫛に関係の近い区域が大きな *en* ホモ組織を示す場合には二次性櫛の区域も又大きい *en* ホモ組

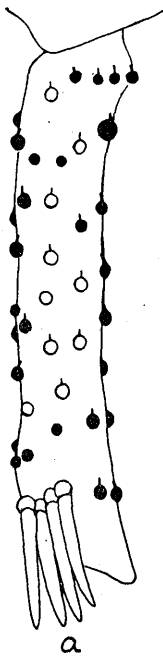
第7図  
a. Exp. No. 48                      b. Exp. No. 24(腹面)                      c. Exp. No. 24(背面)



織で占められる場合が多いということを示すものであって二次性櫛区域の近くのenホモ組織が大きければ二次性櫛歯の数がふえるということではない。周囲の区域の遺伝的構成には関係なく二次性櫛歯数は二次性櫛区域のen組織により決められる。このことは各例を個別に調べてみれば容易に判ることです。次に多数の類似例の内から2~3の例をとり出して述べる。

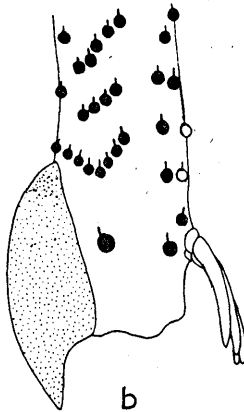
1) 第II実験 Exp. No.48とNo. 24例は各々7本の二次性櫛歯を生じた。前者(第7図a)はNo.1列剛毛計8本がyellowで後者(第7図b, c)はNo. 1とNo. 2列全部の剛毛のyellowを伴った。これに反し Exp. No. 66例(第7図d)ではNo. 1, No. 2剛毛全部が(但し bract のない剛毛は例外) y で二次性櫛は1本であった。

a. Exp. No.61

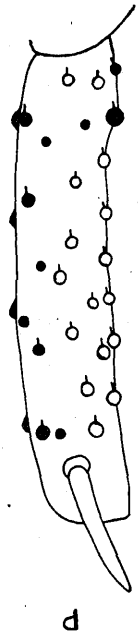


第8図

b. Exp. No.44  
第一附節一部



第7図  
d. Exp.No.66



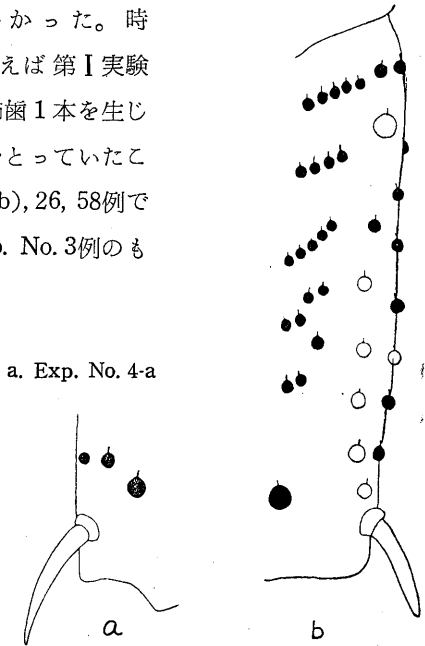
2) Exp. No.44 と No.61 例は二次性櫛歯数4本であった。前者は(第8図b)はNo.1列1本 No.2列の二次性櫛歯近くの剛毛1本がy, 後者(第8図a)ではNo.2列剛毛10本がyであった(第II実験)。

3) 第I実験のExp.No. 3-a例は二次性櫛歯数1本で二次性櫛歯近くのNo.1列の3本がyであったがExp. No.3-b例では二次性櫛歯3本のみで他にはy剛毛はなかった。

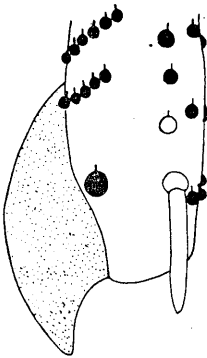


モザイク附節に分化した二次性櫛はその性櫛の形、大きさ、配列及び位置はホモの *en* 個体のものに比して著しいがいはない場合が多かった。時にみられるこれらの点での変異、例えば第Ⅰ実験 Exp. No.4-a 例 (第9図 a) は二次性櫛1本を生じこの形が性櫛と正常剛毛の中間形をとっていたことや第Ⅱ実験中の Exp.No.20 (第9図b), 26, 58例ではその性櫛の長さがやや短く、Exp. No.3例のものは細い等は *en* ホモ個体でもみられるからモザイクでの周辺のヘテロの *en* 組織の影響による変異とは考えられない。Exp. No. 61 (8図a) での二次性櫛の横方向の配列も同様に解釈される。これらの他に対照のホモ *en* 個体にはみられなかった変異が少数ある。第Ⅱ実験 Exp.

第9図  
b. Exp. No. 20



第10図  
Exp. No.17



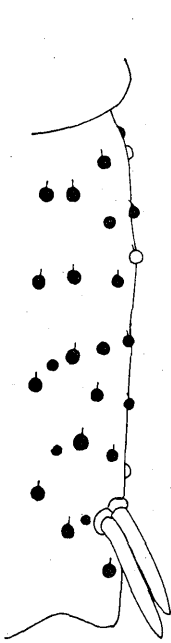
No. 17(第10図)例では性櫛1本を No.1 列剛毛下端部位に生じた。このモザイクではこの櫛とその上隣りにある No.1 列剛毛1本とが  $\gamma$  で他は全部  $\alpha$  表型であったがこの性櫛はその位置が二次性櫛区域からはみ出して No.1 列上にある他にあたかも No.1 列末端剛毛かのような方向に生えていた点と性櫛が直毛であった点が注目された (正常性櫛はやや曲っていてその方向は肢の縦方向に対しある角度を保って斜方向を向く)。二次性櫛区域のすぐ傍の *en* 組織が性櫛を分化したこの特異例はさきの二次性櫛区域内の  $\gamma$  剛毛が性櫛

にならなかった例 Exp. No. 56と関連して後に論議の項で論ずる。

この他に二次性櫛歯と第一附節下端との中間に No.2 列に属する剛毛が1本介在している例がみられた。第Ⅱ実験の No. 54 (第11図a), No.58 と No. 65

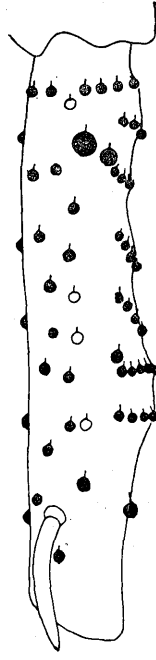
第11図

a. Exp. No.54



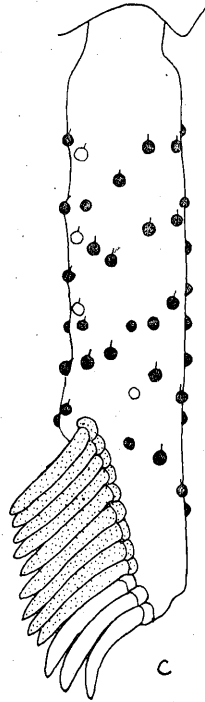
a

b. Exp. No. 65  
(側方、二次性櫛側)



b

c. Exp. No. 65  
(側方、一次性櫛側)



c

(第11図b) (共に二次性櫛歯1本), No. 9 (二次性櫛歯1本、介在した剛毛は bractless), No. 27 (第6図 a, 前述の二重交叉の例で十表型性櫛歯1本) 例でみられたものである。これらは二次性櫛区域の基部が *en* ホモ組織で占められ他の部分はヘテロ *en* 組織であった為にそこに No.2 列剛毛を分化したとして説明される。

## 2. 一次性櫛区域のモザイク

一次性櫛区域を含むモザイク例を調べたのは計85例でその内36例は予備実験、3例は第Ⅰ、46例は第Ⅱ実験からえたものである。

ホモの en 区域を決められたのは第Ⅰと第Ⅱ実験からの49例で第4表にこれ

第4表 一次性櫛を含むモザイク附節のモザイク  
区域の大きさによる分類

	一次性櫛 歯	一次性櫛以 外の剛毛	一 次 性 櫛 以 外 の y 剛 毛	
			数	所 属 列
A	y モザ イク (48)	+(28)	0	
		一部がy (20)	1 (5)	No.3.5(1), No.5.5(1) No.6(1) No.7(1) 横列(1)
			2以上多数(15)	No.5 (1) 横列(6) 横列+No.1'(3) 横列+No.7(2) 横列+No.5.5+No.6+No.7(1) No.7+No.5.5及び二次性櫛歯+No.1(2)
B	y (1)	一部がy (1)	多数 (1)	横列+No.1'+No.4+No.5+No.6+No.7(1)

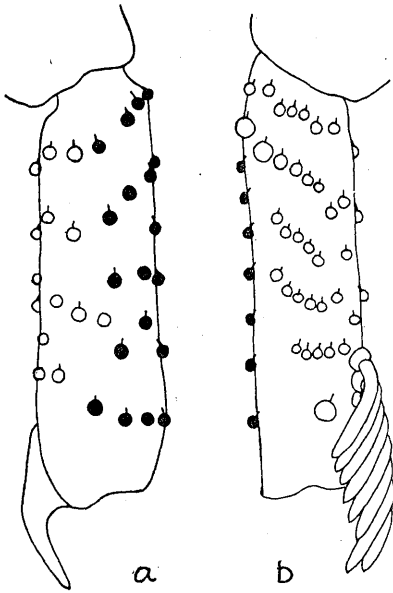
( ) 内は例数。 所属列中の No.3.5 は No.3 と No.4 列間の bractless 剛毛の位置を No.5.5 も同様 No.5 と No.6 列間の bractless 剛毛の位置を示す。

をそのy表型の範囲により分けて示した。この中には一次性櫛歯の中の1本だけがyで他はすべて+表型という小さいモザイクから本実験でえた最大のモザイク即ち No.4, 5, 6, 7列剛毛、一次性櫛及び横列全部(中央剛毛を含む)と No.1'列剛毛が全部yであった例(第12図 Exp. No.51, 実験Ⅱ)に至る迄いろいろの程度のモザイクがある。この内一次性櫛にy性櫛歯をもつものでその他の部分にy剛毛を伴っていた場合はそのy剛毛は No.1, 2, 3列剛毛以外のものに限られていた(第4表)。

\* 隣接する二つの剛毛列の境界線は第4図の説明の折(p.100欄外)やp.103にも述べたように必ずしも厳密なものではなくこの場合も少数の例外があった。即ちNo.1'列の剛毛1本は横列剛毛が+表型の時にy表型のNo.1列と同じくyになったことがあるしNo.3列とNo.4列の一部剛毛の間にも同じことがみられた例がある。

第12図

a. Exp. No.51(背面) b. Exp. No.51(腹面)



この例外がExp. No.53と No.65 (第Ⅱ実験) にみられたが両者はよく似たモザイクでありともにYモザイクの中心を二つもっていた。即ち一つは一次性櫛を含む区域で他は二次性櫛を含む区域でありここには二次性櫛歯を分化した。これら2例は前項で述べた二次性櫛区域のモザイク中にも含まれている。(No. 53例は一次性櫛10本中1本と No.7列の剛毛数本、No. 5と6列間 (5.5列)の bractless 3本がYであり二次性櫛歯は2本 No.1列6本がYであった。No. 65例 (第11図b, c) では一次性櫛12本中末端の3本と No.7列の3本、No.5と No.6列間の bractless

3本がYで、二次性櫛歯は1本、No.1列剛毛4本がYであった。) この2例では照射した幼虫の肢の胚盤内で2個の異なる細胞に独立して somatic crossing over が起ったと思われる。即ち先の第1項で述べた二次性櫛区域のモザイクのデータも含めて、本実験でえたモザイク材料は二次性櫛区域を含む No.1, No.2, No.3 列間のものか、あるいは残りの一次性櫛をも含む部分のモザイクかの何れかであり上に述べた2つの例外例もこの両方がたまたま同一個体に同時に起った例であろう。

このような事実から発生的には二次性櫛区域は No. 4, 5, 6, 7 横列 (中央剛毛を含む) 及び一次性櫛、No.1' 列を含む区域よりは No. 1, 2, 3 列を含む区域とより近い関係にあることが結論される。

一次性櫛のモザイク中には色素の全くないあるいは極めて僅かな色素をもつ性櫛歯を生じた特異例がかなりみられた。少数例では同一の一次性櫛歯のモ

ザイック部分に少数の *yellow* 表型のもと色素のない性腺菌とが共存していた。第5表は一次性腺内に起ったモザイックの例全部をそのモザイック部分の

第5表 一次性腺内のモザイック性腺菌の色

	一次性腺内のモザイック性腺菌の色			
	無色素	無色素 + <i>yellow</i> *	<i>yellow</i> *	計
予備実験	10	3	33	46
第I実験	0	0	3	3
第II実験	6	3	43	52

\* 予備実験では *yellow* の代わりに *straw*<sup>3</sup>表型であった。

性腺菌の表型により分けたものである。この内の色素のない性腺菌のみからなるモザイックの例はその成因が判らないので第4表には含めていない。

### 3. 前肢附節に於ける Y モザイック以外の異常

実験個体中には既述の Y モザイック以外の異常がみられたものがある。附節の畸型やその剛毛配列がすべて異常になっているもの（一次性腺の極端な畸型を伴った場合もあった）等の極端な異常例は稀であった。既述の二次性腺区域のモザイックの一例（Exp. No. 49）にみられた多数の性腺菌分化の異常は同じく X 線による影響で起った例である。

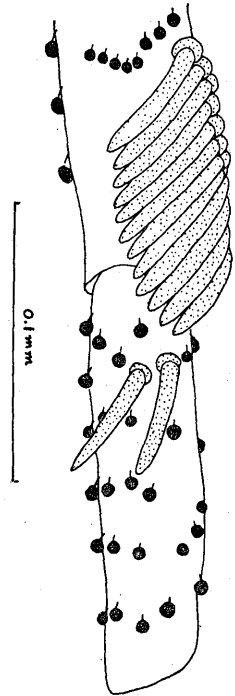
このような少数例の程度の高い異常の他に最も頻繁にみられたのは一次性腺菌の配列が不規則になった場合や一次性腺の傍に余分の性腺菌（正常色）を生じた場合であった。少数例で第二附節上に（1例を第13図に示す）又極めて稀に第三や第五附節上に余分の性腺菌を生じた場合もあった。これらはヘテロ *en* 個体での余分性腺菌（ヘテロ *en*）の分化であったので果して X 線照射が正常雄個体にも余分の性腺菌分化を起させるかどうかを調査する必要を生じた。それで本実験に直接又は間接に用いたストック中から *en* 因子をもたぬものとしては野生型（Canton-S）と *stw*<sup>3</sup>/T（Y:2）*B* ストックを、*en* ホモのストックとしては *pr en* と *stw*<sup>3</sup> *en* の二種をえらんでこれらの幼虫に X 線を与えたもの

の中から余分性櫛歯を生じたものをえてその状態を調べた。第6表にその結果を示す。この表でみると *en* 因子をもたないストック—*stw*<sup>8</sup>/T(Y:2) *B*—が一次櫛歯の異常や余分性櫛歯を最も多く生じている。この表の結果から X 線の影響による余分性櫛歯の分化は *en* 因子の有無には直接の関係はないといえる。ここに生じた余分性櫛歯は大部分が一次櫛歯の傍にあったが2例で第二附節上に生じたものをえた。先の本実験の例も含めて第一附節以外即ち第二あるいは第三、第五附節上に生じた余分の性櫛歯の位置は附節内側（右肢では背側からみて肢先方向を向いて左側、左肢では右側に当る）にある点では共通しているが附節の末端近くにのみあるとは限らず中央辺にあるものや基部に近いもの等いろいろあって一定していない。第一附節の或区域のモザイク部分が連続して第二附節以下に及んでいる場合はこのモザイク部分は縦方向の線に沿っているのが普通である。この剛毛分化の縦方向性という事実と考えると上述の第二附節以下に生じた余分性櫛歯の分化の原因は X 線により一次櫛歯の *prepattern* 区域

が攪乱された影響ではないかと思われる。この他に X 線による異常として、第一附節以外の附節上に外観厚いキチン質様のものに縁取られた構造体が分化した例が目された。この構造体の大きさはまちまちで小さい円形かあるいは少し大きいものでは瓢箪形をしていたし中空様の場合もあった。ある例ではこの厚い縁の内側に小さい性櫛歯様のものを生じたものもあった。この種の構造体の附近に余分性櫛歯を生じた場合もある。多分これは發育不充分な余分の関節構造であろう。

第13図

ヘテロの *en* 雄前肢第二附節上に分化した性櫛歯  
(第II実験, Exp. No. 12)  
(第一附節は下方のみを示す)



第6表 *en*ストックと*en*因子をもたないストックの幼虫期

にX線を与えてえた雄附節の性櫛歯分化の異常

(X線量は約1450r、余分性櫛歯分化が起ったものは孵化後45~78時間の幼虫にX線を与えた場合であった。*stw<sup>8</sup> en* ストックは *pr en* と *stw<sup>8</sup>/T(Y:2)B* ストックからえたものである。)

因子型	照射時の幼虫期 (孵化後の時間 単位)	照射 幼虫数	羽化率	羽化した雄				
				個体数	一次 性 櫛の異常	余分性櫛歯分化の例		
						第一 附節上	第二 附節上	全雄前肢に 対する頻度(%)
Canton-S	31—78	4567	81.2	1776	113	2	0	0.05
<i>stw<sup>8</sup>/T(Y:2)B</i>	30—78	1999	55.3	1107	160	33	2	3.29
<i>pr en</i>	30—78	1763	23.87	173	9	4	0	1.15
<i>stw<sup>8</sup> en</i>	50—75	2133	72.85	776	26	8	0	0.51

## IV 論 議

### 1. 二次性櫛の *prepattern*

X線照射により発生中のヘテロの*en*幼虫の一部にホモの*en*組織を生じさせた多数のモザイクを観察した結果からヘテロ*en*の発生中にもホモ*en*雌の場合と同じく二次性櫛の*prepattern*を生ずることが推定された。即ち*engrailed*因子の作用も*acheate*, *Theta*因子等の多くの例で既に明らかにされた場合と同様に (Stern & Hannah '50, Stern '54a. b, '56a. b)、*non-engrailed* 個体にも*en* 個体にも等しく発生中に形成される二次性櫛の*prepattern* に自律的に働いて二次性櫛を分化するのである。

この実験中の一例 (Exp. No. 17) で二次性櫛区域外に近くにある小さい*en*組織により性櫛歯を生じたがこれと似た例は既に Stern ('54b) が*acheate* (*ac*) と *non-acheate* のモザイク研究でみている。それは *dorsocentral* 剛毛を生ずる *ac<sup>+</sup>* 組織が *dorsocentral* 剛毛を生ずる場所でなくその近くに存在していたモザイクの場合に、その *ac<sup>+</sup>* 細胞が *dorsocentral* 剛毛を分化したがその

剛毛の位置は全体が  $ac^+$  組織の個体に生ずる時の位置とはちがっていたことである。Stern('56b)はこの現象をある勾配をもった場に分布している prepatter の特性によると解釈した。即ち prepatter の勾配はこの剛毛の正常位置で最高であるが周辺では低くなり、この低い場所にも反応を起させることが出来るとした。これと同じ解釈が Exp. No. 17例に適用される。又Exp. No. 56例で No. 2列下端剛毛が  $y$  でありながら、しかもこの位置はさきの Exp. No. 17例で性櫛歯を分化した場所より二次性櫛歯区域中心に近いに拘らず性櫛歯を分化しなかったのはこの  $y$  剛毛の部が (somatic crossing over が  $en$  因子坐と第Ⅱ染色体右端に近い場所の間で起った為に)  $en$  に関してはヘテロであったことを示すものかも知れない。しかしここで考慮しなければならないことは二次性櫛 prepatter の勾配の中心範囲がある程度 No. 1列と No. 3列の間で個体により左右あるいは上下に振れることが推察される点である。これは附節上剛毛の各列間でも部分により正常位置より少しくかたよっている例がよくみられるのと同様に二次性櫛自身も No. 1列寄りに形成される場合や No. 3列寄りの場合等第4図に示した点線の部分のかなりの範囲内でいろいろ変異がみられたことから暗示される。それで Exp. No. 17例では prepatter の勾配の中心がたまたま極端に No. 1列側によっていた為 No. 1列の  $en$  細胞の部分の勾配が正常よりやや高くなっていたのでその  $en$  細胞がこれに反応して性櫛歯を分化したと同時にその位置の (No. 1列下端剛毛区域) 影響もうけて形や方向に変異を起したとして説明出来るし又 Exp. No. 56の例では勾配の中心が No. 3列側によっていた為にこの場合の  $y$  剛毛の位置では勾配が低くてこの  $y$  剛毛が  $en$  ホモでありながら性櫛歯形成の反応が起らなかったという可能性も充分にある。

## 2. 一次性櫛と二次性櫛の発生上の近縁関係

幼虫のある時期にX線照射で somatic crossing over を起した細胞はその後の発生で増殖して成体のモザイク部分を形成する。照射の時期が早ければ大きいモザイクをえられる。この方法でえた種々の大きさのモザイクを利用して成体組織間の発生上の近縁関係をみる事が出来る。本実験でえたデータからは発生上の近縁関係からみて雄前肢第一附節は2つに大別される。一つ



は一次性櫛(これは横列剛毛域とその近くの背側剛毛列に最も近い関係にある)を含む区域で他は二次性櫛(これは No. 1 と No. 2列に最も近い関係にある)区域を含む部分である。この事実は一次性櫛と二次性櫛区域が肢の発生のかなり早い時期に分れた細胞から由来していることを示す。

さきの二次性櫛区域外に異常な二次性櫛菌群を生じた例 (No. 49) は二次性櫛域と最も近い関係にある No. 1 No. 2列の区域が共に異常増殖をしていた。換言すればこれは近縁関係にある No. 1 No. 2列が二次性櫛菌群区域を含めて一様に異常増殖をした例であるからこの原因は発生早期にこれらの区域の起原になる細胞に起されたX線の影響によると思われる。ここでは性櫛菌群の生じた位置も異常であったから二次性櫛 prepattern 域も当然影響をうけていると考えられる。一方、同一附節上の一次性櫛とそれに関連がある剛毛域は一次性櫛の先端4本と基部7本との間の配列に少しづれがあった異常の他は殆ど正常と変りない。それでこの異常例からも一次と二次性櫛の prepattern 区域は発生的に縁が遠いということが推定される。

### 3. 一次性櫛と二次性櫛の prepattern の相違

*en* 個体内でも一次性櫛は二次性櫛に比し種々の点で変異がよほど少い点やX線照射の直接影響で *non-en* や *en* 個体に生じた余分の性櫛菌が殆ど(極端な異常例以外) 一次性櫛に関係があった点<sup>\*</sup>などから一次と二次性櫛の prepattern 間には性櫛分化の潜在能(勾配の強さ)にもちがいがあられると思われる。*en* 因子は二次性櫛 prepattern のもつ勾配に反応しうるほど敏感であり *non-en* 因子はそれほど敏感ではないが二次性櫛 prepattern よりは勾配の高い一次性櫛 prepattern には反応しうるのであろう。

## V 要 約

### 1. 黄色狸々蠅のヘテロの *engrailed* (*en*, II) 幼虫にX線を照射して somatic

\* 生理的勾配の高いものは低いものよりX線の影響を強くうける為か或はX線より同様に影響をうけて第二附節に生じた二つの余分の prepattern の間でもそれらの由来した一次と二次性櫛 prepattern 間の勾配のちがいを保っている為かはここでは決定出来ない。

crossing overを起させる方法により一部分にホモの *en* 組織をもったモザイクの雄前肢第一附節をえて *en* 因子の二次性櫛分化に対する作用を調べた。ホモとヘテロの *en* の区域を見分ける標識因子として *straw*<sup>3</sup> (*stw*<sup>3</sup>, II) は不適當で *yellow* (*y*, I) 因子が適當であった為第 I と第 II 染色体間相互転座の系統を利用して二種類の実験を行った。

2. 実験対照として正常雄前肢第一附節の剛毛分布状態と *en* 雄の二次性櫛の状態を調べた。

3. 二次性櫛区域のモザイク例は somatic crossing over が centromere と *en* 因子座間に起ると解釈されるものが殆どで例外的に *en* 因子座と第 II 染色体の右端近くの間で起ると解釈される例及び *en* 因子座の右と左側で二重交叉が起ると解釈される例があった。

4. ヘテロ *en* 附節上の二次性櫛区域にホモの *en* 組織がある時はそれが小さい場合でも二次性櫛歯を生じた。それでヘテロの *en* の雄前肢第一附節にも発生中に二次性櫛の prepattern を生じることが結論された。

5. 二次性櫛区域外であるがその近くの *en* ホモ組織が二次性櫛歯を分化した特異例があったことから二次性櫛 prepattern の勾配のもつ特性を推定した。

6. 一次櫛内のモザイク例の中に標識因子の *yellow* 表型ではなく色素を失った性櫛歯をもっていた例があった。

7. X線照射の影響で野生型やホモ *en* ストックの雄に性櫛歯の異常が多くみられたがその殆どが一次櫛に直接又は間接に関連があると思われた。

8. 第一附節上の種々の大きさのモザイクや異常を細胞追跡の観点から追及して近縁関係をみると雄前肢第一附節は一次櫛を含む区域と二次性櫛を含む区域の二つに大別される。この両区域、又その各々にある両性櫛、更にはそれらの prepattern 域が肢の発生のかかなり早い時期に別々の起源をもつようになることが推定された。

9. 一次櫛と二次性櫛の prepattern の間には性櫛分化に関する勾配の強さに相違があると思われる。

## VI 文 献

- Bonnier, G., 1951 Gynandromorph sex combs in *Drosophila melanogaster*. Archiv for Zoologi, 3: 53-58.
- Brasted, A., 1941 An analysis of the expression of the mutant 'engrailed' in *Drosophila melanogaster*. Genetics 26: 347-373.
- Bridges, C. B., and K. Brehme, 1944 The mutants of *Drosophila melanogaster*. Carnegie Inst. Wash. Publ. 552.
- Grimshaw, P. H., 1905 On the terminology of the leg-bristles of Diptera. Ent. Mo. Mag. 41: 173-176.
- Hannah-Alava, A., 1958 Developmental genetics of the posterior legs in *Drosophila melanogaster*. Geneics 43: 878-905.
- Hannah-Alava, A., and C. Stern, 1957 The sex combs in males and intersexes of *Drosophila melanogaster*. J. Exp. Zool. 134: 533-556.
- Lewis, E. B., 1951 Pseudoallelism and gene evolution. Cold Spring Harbor Symposia Quant. Biol. 16: 159-174.
- Noujdin, N. I., 1936 Genetic analysis of certain problems of the physiology of development of *Drosophila melanogaster*. (In Russian) Biol. z., 5: 571-624.
- Stern, C., 1954a Two or three bristles. Amer. Scientist 42: 213-247.
- 1954b Genes and developmental patterns. Calyologia (Suppl.) 6: 355-369.
- 1956a Genetic mechanisms in the localized initiation of differentiation. Cold Spring Harbor Symposia, Quant. Biol. 21: 375-382.
- 1956b The genetic control of developmental competence and morphogenetic tissue interactions in genetic mossics. Wilhelm Roux' Arch. Entwicklungsmech. Organ. 149: 1-25.
- 1957 The role of genes in differentiation. Proc. Intern. Genet. Symp. Suppl. Vol. of Cytologia, 1957: 70-72.
- Stern, C., and A. Hannah, 1950 The sex combs in gynanders of *Drosophila melanogaster*. Portugaliae Acta Biol. Ser. A. (R. B. Goldschmidt) 798-812.
- Stern, C., and D. L. Swanson, 1957 The control of the ocellar bristle by the scute locus in *Drosophila melanogaster*. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Series VI. 13: 303-307.
- Sturtevant, A. H., 1932 The use of mosaics in the study of the developmental effect of genes. Proc. 6th Intern. Congr. Genetics 1: 304-307.

- Sturtevant, A. H. 1945 A gene in *Drosophila melanogaster* that transforms females into males. *Genetics* 30: 297-299.
- Ulrich, H., 1951 Biophysikalisch-entwicklungsphysiologische Bestrahlungsversuche an *Drosophila*-Eiern. *Verhandl. Deutsch. Zool. Gesel. Wilhelm.* S. 87-96.

Tokunaga, C.

## **The Engrailed Gene Action on the Differentiation of the Secondary Sex Comb in *Drosophila melanogaster*.**

### Résumé

By the somatic crossing over induced by the x-ray irradiation to the heterozygous *engrailed(en)* larvae, the mosaic tarsals which have some *en* homozygous patches among the heterozygous *en* male tissue are obtained. The study of those variegations suggests the presence of an invariant prepatter for the secondary sex comb differentiation in the heterozygous *en* male tarsus as well as in the homozygous one. The male *en* cells respond to the prepatter autonomously and differentiate the secondary sex comb while the non-*engrailed* cells fail to respond to the same prepatter. The discussion concerning the characteristics of the secondary sex comb prepatter from the standpoint of its gradient and its origin in relation to the primary sex comb prepatter has been presented.