

# キイロショウジョウバエの雄前肢 第一跗節の発生遺伝学的研究

徳 永 千 代 子

## 内 容

- I. 緒 言
- II. 材料及び方法
- III. 観 察
  - A. X線照射法によるモザイクの観察
    - 1. 二次性楯関係域内の近縁関係
    - 2. 一次性楯関係域内の近縁関係
  - B. デナンドロモルフの観察
    - 1. 性楯を分化したデナンドロモルフ跗節
    - 2. 性楯を分化しなかったデナンドロモルフ跗節
- III. 論 議
- V. 要 約
- VI. 文 献

## I 緒 言

猩々蠅では遺伝的に異なる二種類の細胞からなる個体は表型的にもモザイクとなるのが普通である。例えば+/*f*細胞と*f*細胞からなる個体では+/*f*細胞の部分には正常剛毛を生じ*f*細胞の部分には*forked*剛毛を生じる。このような例はMorgan & Bridges ('19)がデナンドロモルフ(性モザイク)の各部の性徴や突然変異形質がその部を構成する細胞の因子型によることを示して以来双翅目に限らず鱗翅目、膜翅目等の多くの昆虫で確かめられている。このような昆虫のモザイクの特長はその多くの因子が発生の際に自律的に働くことに原因がある。しかし極めて稀には依存分化をして表型的にモザイクを示さない因子もあり、猩々蠅の*vermilion*因子などはその代表的な例である(Sturtevant, '20)。これは其後のBeadle & Ephrussi ('36)の研究で*v/v*

細胞は $v^+$ 物質を作ることが出来ない為に赤色素を形成しないが $+/v$ との遺伝的モザイクでは $+/v$ 組織により生じた $v^+$ 物質が体内を循環して $v/v$ 細胞に $v^+$ 物質を供給することが出来るから赤色素の形成が可能となり表型的にはモザイクにならないことが明らかにされた。

昆虫の自律的に働く因子を標識にしたモザイク（性モザイクも含む）は発生学的研究には貴重な手掛りを与えるもので、猩々蠅では Sturtevant ('29) 其他の細胞追跡の見地からの多くの研究があり、発生に及ぼす因子作用についての Stern (1956) 其他の多くの研究にも利用されて発生遺伝学の分野に重要な功献をしている。

筆者はさきにキイロシヨウジヨウバエの $+/en$ の幼虫にX線を照射し somatic crossing over を起させて $en/en$ 細胞を導入する方法でえた多数のモザイクの研究で $en$ 因子の二次性櫛分化に関する自律性を証明した（徳永，'60a）。その折に、細胞追跡の観点から雄前肢第一跗節のモザイク状態を主として二次性櫛を中心とする区域について重点的に調査したがその結果発生的には二次性櫛域を含む1, 2及び3剛毛列の区域と一次性櫛域を含む残りの全域との二つの区域がかなり早くからその起源を異にすることを明らかにした。其後同じ材料を更に詳細に検討して各部の発生上の近縁関係について調べたが、その結果特に一次性櫛域の発生に関連して興味のある事実が明らかになった。こうしてえた結果は別に ring X chromosome の不安定性を利用してえた多数のゼナンドロモルフのモザイク状態を検討して確めたが更にゼナンドロモルフでの性櫛分化に異常の起った例について妥当な説明を与えるものであった。ここにまとめて報告する。

## II 材料及び方法

本研究ではキイロシヨウジヨウバエ (*Drosophila melanogaster*) を材料とし、次の2方法でえた成因を異にする2種類のモザイクを用いた。

1) X線照射法： $+/en$ の幼虫（孵化後12~127時間に亘る種々の時期のもの）にX線1500r又は1800rをかけて somatic crossing over を起させて

*en/en* 細胞を導入する方法である。*en* 因子\*(II)の標識として *yellow (y, I)* 因子を用いたのでその為にXと第II染色体間の相互転生系統や更にY染色体に *y* 因子坐を含む重複系統をも利用した2種の実験で表型+と *y·en* のモザイク肢をえるのに成功した。この実験の詳細については既報(徳永, '60a)を参照されたい。このようにしてえた雄前肢のモザイク附節は somatic crossing over を起して *en/en* となった細胞から発生した部分には *y* 剛毛を生じている\*\* のでX線をかける時期を変えることにより *y* モザイク範囲の大きさのちがうものをえて比較出来る便利があり発生上の近縁関係をみるには好都合である。

2) Ring chromosome の利用法: Ring X chromosome をもつ系統  $X^{C2} f car/y f := Y$  の雄に *y ac sn<sup>3</sup>* 雌を交配した F<sub>1</sub> 中のゼナンドロモルフを集めた。これは F<sub>1</sub> 中の遺伝的雌として出発した受精卵が発生中、時にその1本の ring chromosome を失うことがあり、その為に一部の細胞が XO となる特性を利用した方法である。この際 P<sub>1</sub> 雌の aging で F<sub>1</sub> 中のゼナンドロモルフの頻度が高くなることが知られているので (Brown & Hannah '52) 本実験では P<sub>1</sub> 雌を羽化後 17°C で11日間置いた後交配する方法をとった。交配後の飼育温度は 25°C±1°C に保った。こうして得たゼナンドロモルフはその雌部分 (XX) はすべて正常表型をとるが雄部分 (XO) は *y ac sn<sup>3</sup>* 表型をとるから前肢附節上剛毛は *y sn<sup>3</sup>* 表型となる。この方法によると個体発生中の ring X chromosome の喪失は1回とは限らないのでその結果生じたゼナンドロモルフのモザイク状態も単純でない場合が多い。

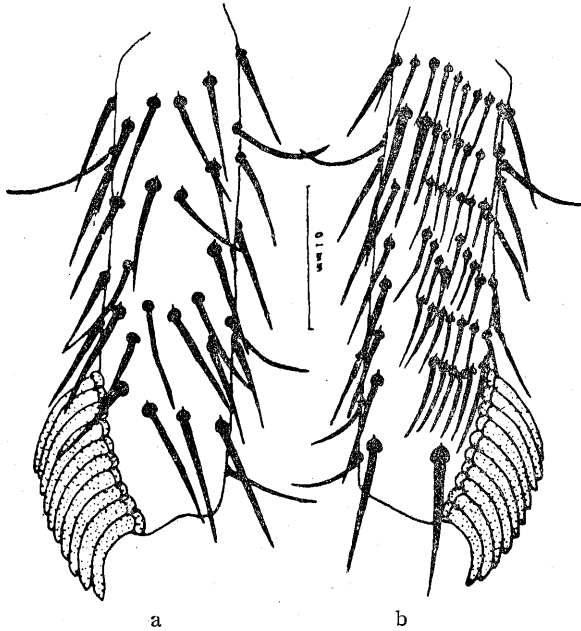
上述の2方法でえた2種のモザイク前肢を euparal で2枚のカバーガラスの間に埋蔵し両面からの観察に便利にした上で夫々について第一附節上剛毛のモザイク状態を顕微鏡下で精査(×680)した後 camera lucida で転写したものを比較検討した。

\* *engrailed* 因子、ここではこの因子が雄前肢第一附節上に二次性櫛を分化する性質を利用した。

\*\* 但し、*en* 因子坐の両側で二重交叉を起したと思われる例は *y* にならないから本研究目的には利用価値がない。

### Ⅲ 観 察

X線照射法によるモザイクでは  $y$  区域の起源はX線をかけた時に生じた  $y$  細胞に限られるから同じ  $y$  表型の部分同志は異なる表型のものとの関係よりは発生的に近いことを示すし\*、又  $y$  の区域が大ききものは同一区域内の小さい  $y$  区域をもつものより発生早期に  $y$  細胞を生じたことが明瞭である。このような観点から先ずこの種のモザイクで雄前肢第一跗節剛毛間の発生上の近縁関係を調べた結果を述べる。雄前肢第一跗節上の剛毛分布状態やその記号については第1図及び第2図を参照されたい。



第1図 野生型雄の左前肢第一跗節

a. 背 側

b. 腹 側

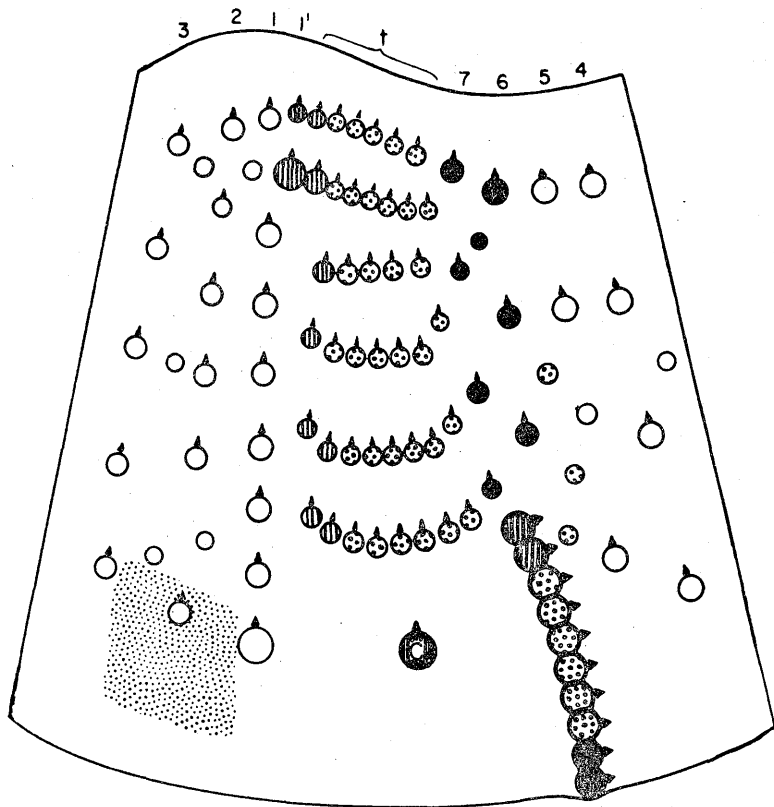
黒：正常剛毛

点：正常性櫛剛毛（又は性櫛歯）

\* 同時に別々の細胞に somatic crossing over を起して  $y$  細胞を生じたと思われる例も少数あった。

A. X線照射法によるモザイクの観察

この実験でえたモザイク附節の内本研究目的に直接利用出来たものは計75附節例(後述)で、これらは +/en 組織には正常剛毛、en/en 組織には y 剛



第2図 雄左前肢第一附節上の標準剛毛分布図：特に性櫛各部と周辺剛毛列(1', 横列, 7,6,5.5 列域及び中央剛毛)との間の発生上の近縁関係を模式的に示す。

⊙：正常剛毛、円周の厚いものは性櫛剛毛

○：bractless 剛毛

点線で囲んだ区域は engrailed 個体の二次性櫛区域

数字：縦剛毛列

t：横剛毛列

c：中央剛毛

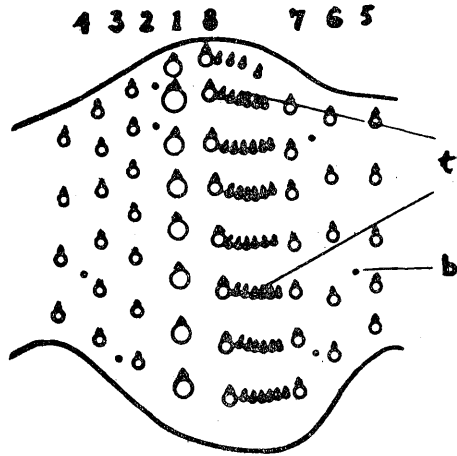
1~5 列剛毛域を除外した区域内の剛毛で同じ印をつけたもの間には発生的な近縁関係があることを示す。

毛をもっていた例である。これらのモザイク附節は二次性櫛域を含む1, 2, 3

剛毛列の区域内に  $\gamma$  部分をもつもの与其他の区域（一次性櫛域を含む）内に  $\gamma$  部分をもつものに大別される。同一附節でこの両区域内に別々に  $\gamma$  部分をもった例は2例あり（第1表参照）、これはX線により同時に2個所で  $\gamma$  細胞を生じた為と解釈された。これらの事実は一次性櫛域と二次性櫛域とが発生的には早くからその起源を異にすることを意味するものである点は既報の通りである（徳永, '60a）。今回はこの二つに大別される区域の夫々について更に内部の近縁関係を追及した。

### 1. 二次性櫛関係域内の近縁関係

この区域内に  $\gamma$  剛毛を生じたものは計69例でその内2例の他は全部  $\gamma$  表型の二次性櫛を生じていた。又この内で二次性櫛だけが  $\gamma$  であった場合は20例であったから残りの47例が二次性櫛と共に周辺剛毛に  $\gamma$  を伴っていたものである。この47例でその二次性櫛と周辺剛毛との関係を第1表に示した。この結果から、二次性櫛域は先ず1列剛毛域次に2列剛毛域と最も近い関係にあり、それらに比して3列剛毛域とはかなり関係がうすいことが判る。



第3図 雌左前肢第一附節上の標準剛毛分布図  
(Hannah-Alava '58 による)

上方は附節基部

1~8: 剛毛列番号

t : 横列剛毛

b : 5.5列の bractless 剛毛

尚二次性櫛を分化しなかった2例の内1例は1列下端剛毛1本が  $\gamma$  であっただけであるが、他の1例 (*en* 因子坐の右側で somatic crossing over が起った結果と推定されたもの) では  $\gamma$  区域は1列と2列剛毛域に亘っていた。

### 2. 一次性櫛関係域内の近縁関係

この区域には横列剛毛域が含まれている。横列剛毛は他の区域の剛毛よりや

や黄色が強い傾向があるので個体によってはこの横列区域内で  $y$  表型と + 表型剛毛間の区別が困難な場合があった。(後述するデナンドロモルフの場合には  $y$  の他に  $sm^3$  表型を伴うのでこの区別は比較的容易であった。) それでこの実験でえた一次性櫛のモザイクをもった附節例の内一次性櫛内にだけモザイ

第1表 二次性櫛域と周辺剛毛域との近縁関係:

X線法によるモザイク雄前肢第一附節に  $y$  の二次性櫛を分化した場合に周辺剛毛域に  $y$  を伴った47例についての結果

二次性櫛分化に伴う $y$ 剛毛域	例数
1 列 域	21
2 列 域	10
1 列及び 2 列域	13
2 列及び 3 列域	3

ックをもつ例とその他に横列剛毛域での  $y$  剛毛の存在が疑わしい少数例を除外した残りの30例\* で一次性櫛域と他の区域との近縁関係をみた。この中には一部に、無色素様の性櫛歯を生じた例も含まれている(徳永, '60a 参照)。便宜上一次性櫛を区別して先端歯2本を含む区域を Psc-d とし基部端歯2本を含む区域を Psc-p, 其他の区域即ち中間域を Psc-m とする。次に横列剛毛域はその剛毛が横方向に配列しているにも拘らず他の剛毛列に似て発生的にはその剛毛間には大体縦方向の近縁関係がみられたので、この横剛毛列域を更に縦方向に大ざっぱに分けて最も外側端を含む区域を t-o, 中間域を t-m, 内側端域(7列に隣接する区域)を t-i とする。このような便宜上の区分に基いて一次性櫛のモザイク区域とそれに伴う他の剛毛区域との関係を示したものが第2表である。ここで一般的にみられる附節上剛毛分布の変異性について述べると、各剛毛列間には原則的には縦方向の相同性がみられるが、時

\* この内2例は別に二次性櫛域内に  $y$  剛毛をもっていた例である。

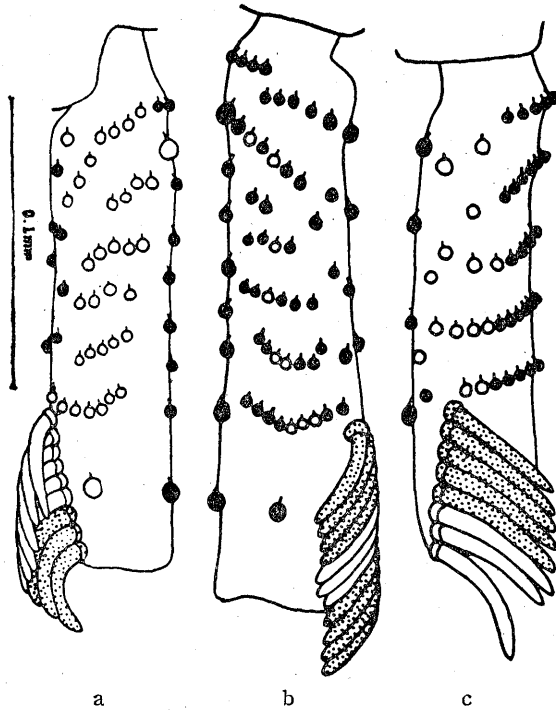
一次性櫛のモザイク		一次性櫛と近縁関係にある剛毛列域のモザイク										附節数		
性櫛の yellow 区域	y 歯数	剛毛列記号												
		3.5	4	5	5.5	6	7	t			1'		C	
								i	m	o				
I	Psc-p + Psc-m + Psc-d	8	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	1
		7	X	X	X	X	X	O	O	O	O	⊗	O	1 *7
II	Psc-p + Psc-m	7	X	X	X	X	X	O	O	O	O	⊗	O	1
		3	X	X	X	X	X	X	X	X	O	O	O	1
		6	X	X	X	X	X	X	O	O	O	⊗	O	1
		5	X	X	X	X	X	X	X	O	⊗	X	X	1 *1
III	Psc-m	3	X	X	X	X	X	X	O	O	X	X	X	1
		1-3	X	X	X	X	X	X	X	O	X	X	X	13
		2	X	X	X	⊗	X	X	X	X	X	X	X	2 *2
		4	X	X	⊗	X	X	X	X	X	X	X	X	1 *3
		1	O	X	X	X	X	X	X	O	X	X	X	欠
IV	Psc-m + Psc-d	2,4	X	X	X	X	X	O	O	X	X	X	X	2 *5
		4	X	X	X	X	X	O	O	X	X	X	X	1
		3	X	X	X	X	O	O	O	X	X	X	X	1
		4	X	X	X	⊗	O	O	X	X	X	X	X	1 *6
V	Psc-d	1	X	X	X	X	X	O	X	X	X	X	X	1

第2表 X線照射による雄前肢第一附節のモザイク例に於ける一次性櫛のモザイクと関係剛毛域のモザイクとの関係

X : 正常剛毛が存在する場合  
O : yellow 剛毛が存在する場合  
⊗ : 正常剛毛と yellow 剛毛が混在する場合  
Psc-p : 性櫛基部歯2本を含む区域  
Psc-d : 性櫛先端歯2本を含む区域  
Psc-m : Psc-p 及び Psc-d 以外の中間性櫛歯域  
1', 3.5, 4, 5, 5.5, 6, 7 : 剛毛列の番号  
C : 中央剛毛  
t-i : 横列剛毛の内側端域  
t-o : 横列剛毛の外側端域  
t-m : 横列剛毛の中間域

\*1 : 性櫛基部歯1本目は+表型, 2本目から6本目迄 yellow の例  
\*5 : 性櫛先端歯1本目は+表型, 2本目から yellow の例  
\*7 : 性櫛先端歯1本のみが+表型であった。  
\*2, \*3, \*4, \*6 : 本文参照





第4図 X線照射によるモザイク附節：性櫛のモザイクに伴う関係域のモザイク状態を示す（第2表参照）

- a. 性櫛基部及び中間域のモザイクを伴う例（2表Ⅱ項に属す）
- b. 性櫛中間域のモザイクを伴う例（2表Ⅲ項に属す）
- c. 性櫛先端部及び中間域のモザイクを伴う例（2表Ⅳ項に属す）

黒：正常剛毛

点：正常性櫛

白：yellow 剛毛及び yellow 性櫛歯

（第4図から第8図迄の図はすべて同じ倍率による camera lucida 転写図）

に個体によっては隣接剛毛列との境界が乱れる変異もあり、厳密なものではない（徳永'60a参照）。例えば1'列の2本の剛毛は原則的には横列剛毛列側と同じ表型をとるが、2本の内1本又は2本とも1列剛毛と同じ表型をとる場合がある。これに反して1'列に隣接する横列外端域(t-o)は1列剛毛とは附節基部以外では隣接しているが、距離的にはやや離れているので変異は少い。このよう

にモザイクの場合、発生的に遠縁の区域との境界域にある剛毛列にはかなりの変異がみられるのが普通である。第2表中でもこのような隣接剛毛列間の変異は+剛毛と y 剛毛の混在(表中⊗印)で示されている。但しこの表を作成するに当り7列、t-i, t-m 域内では各域に一部 y をもつ場合も全部が y の場合も共に O 印で表した。その理由は7列域から横列内端域へかけての剛毛配列は変異が多く境界が定め難いことと、横列を便宜上3分したのは明確な基準をもつ境界線を設定したわけではないことによる。このような事情を考慮に入れて第2表をみると大体次の事柄が推定される。即ち同一附節内では t-o から t-m, t-i, 7, 6列域に亘る横方向のモザイク状態が性櫛での Psc-p から Psc-m, Psc-d に亘る性櫛歯のモザイク状態と相応することである。換言すれば各区域間の大凡の近縁関係は次のようになる(第2, 4図参照)。

一次性櫛区域 : 左の区域と近縁関係にある剛毛域

性櫛先端域 (Psc-d) : 6列, 7列域

    » 中間域 (Psc-m) : 7列, t-i, t-m 域

    » 基部域 (Psc/p) : t-o 域

5.5列剛毛(3本の bractless 剛毛)については第2表Ⅲ項中の2例(表中\*2)とⅣ項中の1例(\*6)とで判断すると、後者は5.5列の1本と6, 7列域の y に伴い Psc-d 域から Psc-m 域に亘る4本の性櫛歯が y であった例で前者の2例は5.5列の1本だけが y で Psc-m 域に2本の y 性櫛歯を生じた例である。これらをⅣ項やⅤ項の他の例と比較してみると、5.5列剛毛域は Psc-m 即ち性櫛中間域と最も近い関係にあるらしい。

第2表Ⅲ項中の1例(\*3)では5列剛毛(基部の2本と1本の bractless 剛毛)の y に伴い Psc-m 域の性櫛歯4本が y であった。この関係はX線により2個所で別々に生じた y 細胞によるとも考えられるし或いは又5列剛毛域は性櫛域に隣接するからこのような相同関係は発生中たまたま5列側の組織が性櫛域に入る結果となった例かも知れないもので何れが正しいかはここでは決められない。同じⅢ項中の1例(\*4)は全般的に剛毛の色素が少く t-m 域の少数の剛毛と3.5列の1本の bractless 剛毛及び1列所属剛毛の傍に生じた1本の剛毛が殆んど無色素に近い状態で性櫛中間域に1本の色素の少い y 性櫛歯を生

じていたものであるが、これには中央剛毛を欠き、最下列の横列剛毛に所属する横列内端剛毛1本が他の同種剛毛に比しかなり大きく色素もかなり形成されていた異常例であった。

第2表の例で中央剛毛が  $y$  の時は  $t-o$  域に  $y$  を伴う関係がみられた (II項中の1例[\*1]) だけは性櫛基部端歯1本目が+、2本目から6本目迄が  $y$  であったがこれは  $t-o$  域に正常剛毛をもち  $y$  剛毛が少数混在していた例であり、この  $t-o$  域の正常剛毛と Psc-p の先端歯1本が+表型であったことが相応する例である) ので両者の間に近縁関係があるらしいことが推測された。

ここでえた一次性櫛や中央剛毛と近縁関係をもつ区域についての推定や問題点については更にいろいろな大きさの同種モザイクを多数えて比較検討するのもよい方法であるが、本研究では多数のゼナンドロモルフのモザイク状態を調べることにより、次に述べるように更に興味のある裏付けをすることが出来た。

#### B. ゼナンドロモルフの観察\*

既述の方法により、双眼解剖顕微鏡の約15倍率で容易に見分けられる程度のかなりモザイク範囲の大きいゼナンドロモルフを175匹集めた。その内前肢を調べた159匹では第一跗節が純粋雌の場合157例、雄の場合93例、モザイクの場合68例であった。後者の内各剛毛間のモザイク状態を明らかにしえた65例について述べる。この場合のモザイクはXX細胞からXO細胞を生じた性モザイクである点は明瞭であるが、同一個体内でのXO細胞の新生は一度とは限らず発生中何回か起りうるので跗節上のモザイク状態を判断する場合にこのことを考慮に入れねばならぬ。跗節上剛毛はXX組織では+表型、XO組織では  $y sn^3$  表型をとるが性櫛域にXO組織があるものはそこに性櫛を分化する。この場合XO組織はたとえ僅かでも少数乍ら性櫛歯を分化するが性櫛域にXX組織がある場合は性櫛を生じない。即ち雄組織の性櫛分化に関する自律作用は65例のモザイク中、性櫛を生じた53例及び性櫛を生じなかった12例に

---

\* この項では一次性櫛と二次性櫛と区別する必要がないので、単に性櫛として記述する。

ついて確められた。これらの例について主として一次性櫛と発生上近縁関係にある区域との関係を調べた。

1. 性櫛を分化したデナンドロモルフ附節

性櫛をもつ53例のモザイク附節を便宜上性櫛の正常な場合（一応、性櫛歯の位置、配列状態及び数が正常性櫛にみられる変異内にある場合）と性櫛に何等かの異常を伴った場合とに分けて述べる。

a. 正常性櫛を分化した場合：34例がこれに該当する。これらの第一附節

第3表 正常性櫛を分化したデナンドロモルフ前肢第一附節34例に於ける1~3剛毛列以外の区域のモザイク状態

X : XX 組織、即ち正常剛毛が存在する場合

O : XO 組織、即ち *yellow singed*<sup>3</sup> 剛毛が存在する場合

⊗ : XX と XO 組織の混在を示す

その他の記号は第2表の場合と同じ

\* この1例については本文中の第5表I項aの説明を参照のこと

剛毛列域のモザイク状態									附節数
4	5	5.5	6	7	t			C	
					i	m	o		
O	O	O	O	O	O	O	O	O	13
O	X	O	O	O	O	O	O	O	1
X	⊗	O	O	O	O	O	O	O	1
X	X	O	O	O	O	O	O	O	8
X	X	⊗	O	O	O	O	O	O	1
O	O	O	⊗	O	O	O	O	O	2
X	⊗	O	⊗	O	O	O	O	O	1
X	X	O	⊗	O	O	O	O	O	2
X	X	X	⊗	O	O	O	O	O	1
O	⊗	O	X	O	O	O	O	O	1
X	X	X	X	O	O	O	O	O	2
O	⊗	O	X	O	O	O	X	X	1 *

第4表 性櫛と周辺剛毛域との近縁関係：

正常性櫛（XO）をもつデナンドロモルフ34例の附節で性櫛域がXOの場合に各剛毛域のとる遺伝的組成

剛毛列域	遺 伝 的 組 成		
	XO	XOとXX	XX
4 列	18	0	16
5 列	15	4	15
5.5 列	30	1	3
6 列	24	6	4
7 列 横列全域、中央剛毛	33	1	0

について中央剛毛及び横列から4列剛毛域迄の区域のモザイク状態を第3表に示す。この表から性櫛域と他の剛毛域との近縁関係をまとめると第4表に示したようになる。この結果から次のことが言える。当該区域内では一次性櫛との発生的な近縁関係は、4列及び5列域は遠く、それに比し残りの区域はよほど近い関係にあるが、その内では6列域に最も変異が多く、5.5列域がこれに次ぐ。これは5.5列や6列域が5列域に隣接している関係であろう。この結果は前項のX線によるモザイクで推定した“一次性櫛と近縁関係にある区域は6列から横列に互る区域及び中央剛毛域である”ことを確実にし更にこれに5.5列域を追加するものである。又中央剛毛は常に横列剛毛外端域（t-o）と同じ表型をとる点も確められた（第3表）。

さてここでこれ迄に明らかにした雄での一次性櫛とその周辺域との相同関係と（第2図）雌の該当区域での剛毛分布状態（第3図）とを比較してみると興味のあることが推定される。即ち、前肢第一附節の形態形成の過程で将来腹側先端近くの横列剛毛域になる区域が雌では基部区域と同様な分化を続けて8列内外の横列剛毛域の一部を形成するが雄ではその区域が5.5, 6, 7列剛毛域側の区域も含めて6列側を先頭に垂直方向に移動をして将来の性櫛域に達し、ここで性櫛を分化することを暗示していることである。この雄での性櫛域への移動には中央剛毛域も含まれていて将来の性櫛寄りにいくらか移動することは中

第5表 異常性櫛を分化したデナンドロモルフ前肢第一附節19例に於ける性櫛域の状態とその関係域のモザイク状態

X = XX組織 (正常表型)

O = XO組織 ( $y^{sn^8}$  表型)

⊗ = XX剛毛とXO剛毛の混在を示す

※1: この欄での数字は性櫛歯数を示すが○で囲んだ数字は性櫛域に分化した正常剛毛の数を示す

性櫛歯数の { 左側の○印内の数字は性櫛先端側 } に隣接して正常剛毛がある場  
 { 右側 // 基部側 } 合を示す  
 { 中間 // 中間域 }

※2: 中央剛毛域に存在した剛毛の数と表型を示す。例えばXXXXは雌の正常剛毛が4本あることを意味し○はXO剛毛が1本あることを意味する。

	附節番号	性櫛域に於ける性櫛歯及び正常剛毛の数と配置状態	性櫛関係域のモザイク状態									
			4	5	5.5	6	7	t			中央剛毛域	
								i	m	o		
I	a	107	9	O	O	O	O	O	O	O	⊗	OX
		1	8	X	⊗	O	O	O	O	O	X	X
		111	8	O	O	O	O	O	O	O	X	XX
	b	135	5 + ①	O	O	O	O	⊗	X	X	X	XX
		134	6	X	O	O	⊗	⊗	X	X	X	X
		74	6	X	X	⊗	⊗	O	O	X	X	XX
		128	4	O	O	O	O	⊗	X	X	X	X
		138	4	O	O	O	O	O	O	X	X	XX
		89	3	X	X	O	O	X	X	X	⊗	XXXXXX
		93	1	O	O	O	O	X	X	X	X	XXXXX
141	1	O	O	⊗	X	X	X	X	X	XXXXX		
II	133	② + 5	X	X	X	X	X	X	X	O	O	
	139	② + 2	X	X	X	X	X	X	⊗	O	O	
	85L	② + 8	X	X	X	X	⊗	O	O	O	O	
	122	② + 1 + 2	X	X	X	X	X	⊗	O	O	O	
	152	① + 6	X	X	X	X	X	⊗	O	O	O	
III	51	2 + ③ + 2	X	X	⊗	O	⊗	X	X	O	O	
	85R	1 + ③ + 2	X	X	⊗	X	X	X	X	⊗	O	
	18	1 + ② + 4	X	⊗	O	⊗	X	X	X	O	O	

中央剛毛と t-o 域との近縁関係から推定される。正常雄での横列剛毛の配列状態をみると、各横列は横方向に平行に配列するのが原則であるが多くの例で横列の t-i 側へかけての剛毛の位置が跗節先端方向へ流れる傾向があり、この傾向は跗節基部から遠い横列ほど著しくなるが、性櫛に近い横列では逆になり、性櫛に最も近い最下列の横列ではその t-i 側は跗節基部方向に向って押し上げら

第5図から第8図迄：性櫛を分化したデナンドロモルフ前肢第一跗節（第5表参照）

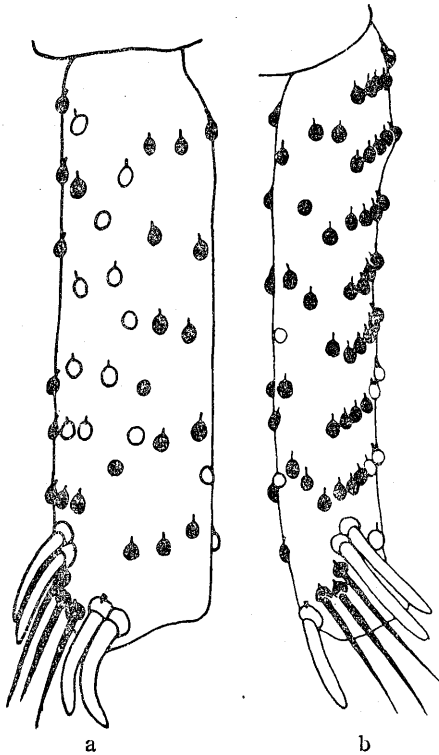
黒：正常剛毛

白： $y sn^3$  剛毛（性櫛歯を含む）

性櫛歯の bract は示さなかったが性櫛歯とその bract の表型が違う場合に限り bract を描いた。

特に必要と認めた剛毛は全体を描いたが多くの場合はその位置と表型のみを示した。

第5図



第5図（5表Ⅲ項参照）

a 跗節番号 51

b // 85R

第6図（5表Ⅱ項参照）

a 跗節番号 133

b // 139

c // 85L

d // 122

e // 152

第7図（5表Ⅰ項 b 参照）

a 跗節番号 134

b // 74

c // 135

d // 128

第8図（5表Ⅰ項 b 参照）

a 跗節番号 138

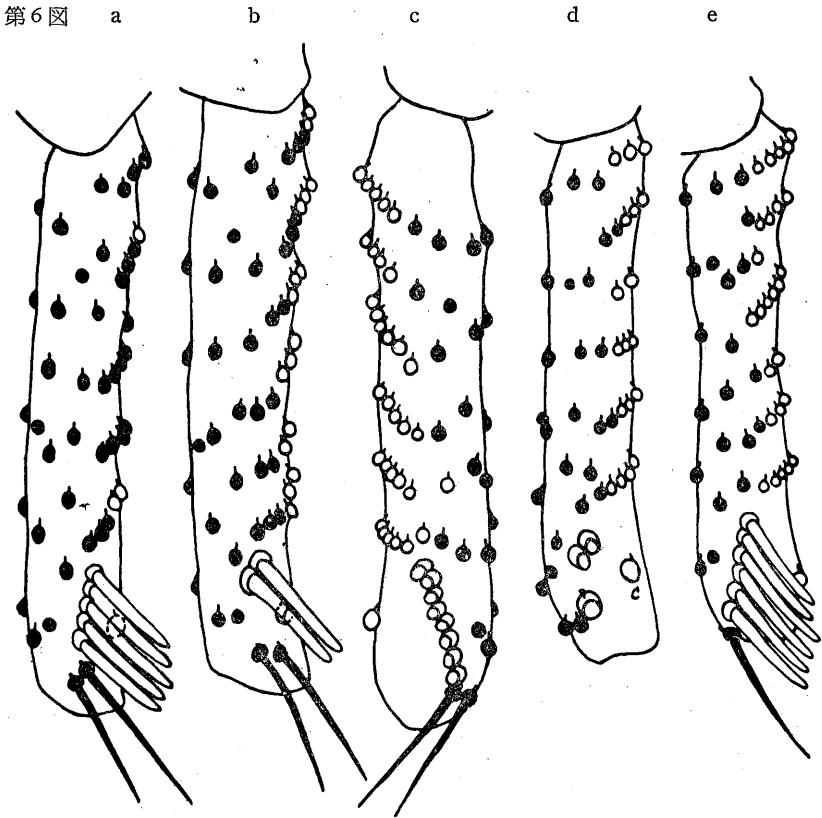
b // 89

c // 93

d // 141

れたような状態がみられる。更に雄では横列剛毛の列数は平均して雌より少ないことも判っている (Hannah-Alava '58)。このような正常肢にみられる腹側剛毛の状態も又、発生中の性櫛域に関係のある区域の雌雄での形態形成の相違を暗示するものであり、雄での性櫛関係域の組織の移動が雌では起らないとする推定を裏付けるものであろう。

b. 異常性櫛を分化した場合：17例がこれに該当するがこの他に性櫛周辺に僅かな異常を伴う2例を加えた19例を性櫛の状態により整理して関係域のモザイク状態を示したのが第5表である。これを通覧すると次のような興味のある関係が判る。1) これら19例はすべて 5, 5, 6 列から横列域に亘る区域及び中





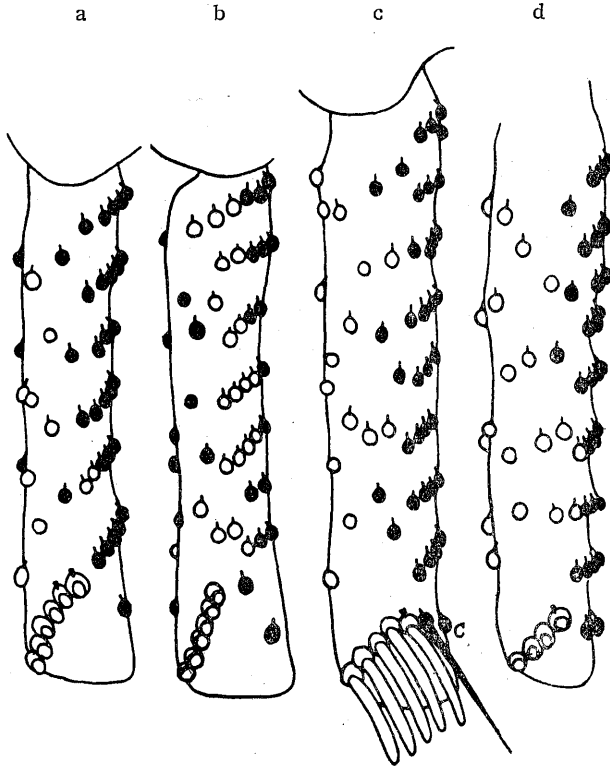
中央剛毛域のどこかに XX 組織をもつ。これは性櫛の異常と関係のあることを暗示するもので先の第3及び第4表からえた結果とともに、これらの区域と性櫛域との密接な関係を裏付けるものである。2) 5.5, 6列から t-o 域側へかけての区域内で XX と XO 組織の配置状態をみると、6列 (5.5も含む) 側に XO, t-o 側に (中央剛毛域も含む) XX 組織がある場合 (第5表Ⅰ項) と逆に6列側に XX, t-o 側に XO 組織がある場合 (Ⅱ項) 及び両側に XO, 中間に XX 組織がある場合 (Ⅲ項) の三種類に分けられる。これら三種類のちがいと性櫛の異常状態との間には次のような共通した関係がある。先ず第5表Ⅲ項の2例は性櫛の中間位置に性櫛歯の代りに正常剛毛を生じておりこの区域が XX 組織であることを示している (第5図 a, b) がこれらは性櫛関係域の6列又は5.5列側と t-o 側に XO 組織を、中間に XX 組織をもった例である。Ⅱ項の5例ではすべて性櫛は跗節先端に迄は達せず性櫛先端歯と跗節末端縁との間の性櫛域に1~2本の正常剛毛を生じている (第6図) がこれらは性櫛関係域の t-o 側に XO 組織をもった場合である。又Ⅰ項では1例で性櫛基部に接して正常剛毛を1本生じたが (第7図 c) 残りの10例では性櫛に接した正常剛毛を伴わず、11例とも性櫛は跗節末端に接して分化しているがこれらは性櫛関係域の6列側に XO 組織をもつ場合である。

このような関係域での雌と雄組織の三種類の配列状態に応じた三種類の性櫛の異常については既に明らかにした性櫛各域とその関係域との相同関係及びこれらの区域での雌組織と雄組織との形態形成の相違を推定することにより説明可能であり以下具体的に解釈をする。

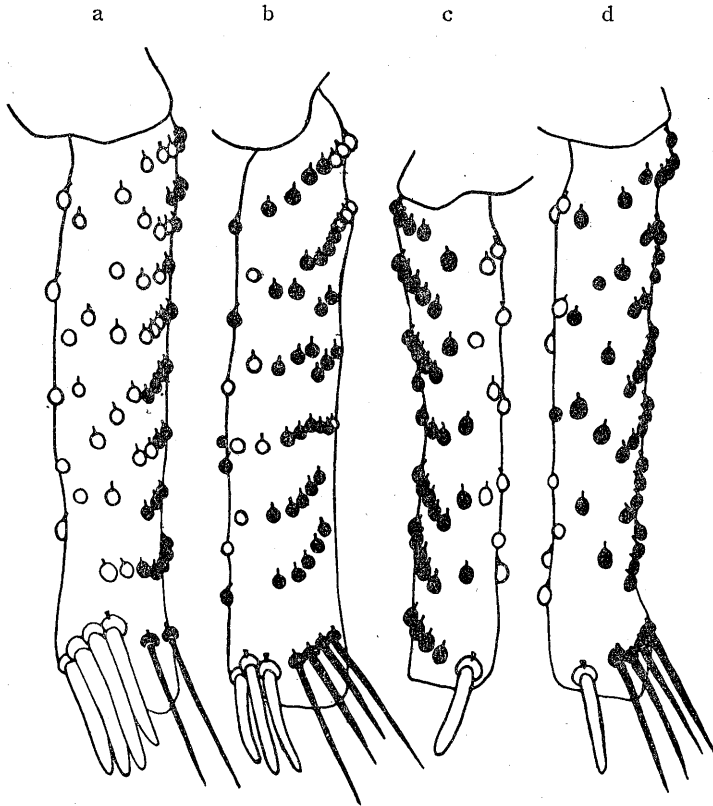
第5表Ⅱ項の5例は中央剛毛、t-o 例が雄組織である。性櫛の位置や配列状態から推察すると形態形成中の雄組織の性櫛域への移動は性櫛歯数の比較的多い (5~8本) 3例 (第6図 a, c, e) では正常又は正常に近いが残りの2例 (第6図 b, d,) ではやや異常であったと思われる。何れも性櫛下端域に正常剛毛を生じているがこれは1例 (第6図 b) 以外では6列剛毛域に関係があると思われる、この正常剛毛域が若し雄組織であればここにも性櫛歯を生じた筈である。先の1例 (第6図 b) での問題の正常剛毛は、位置、配列から推察する

と t-i 又は 7 列域に関係があるらしい。第 6 図 d に示した例では性櫛中間域に雌組織がはさまった例と思われるが、ここに第 5 図の 2 例のように正常剛毛を生じていない点は興味がある点でこれはこの雌組織が横列域の組織でなく 6 列側から入り込んだことから起るちがいかもしれないことを暗示している。次に 6, 7 列側に雄組織のある I 項の例をみると、ここでは中央剛毛域や t-o 側が雌の発生をするから雌組織側の範囲\*が大きければ雄組織特有の性櫛域への移動範囲は小さくなる。逆にこの雌組織の範囲が小さければ性櫛も正常に近いものを分化する筈でそのような場合でも性櫛歯の数は雌組織の代りに雄組織がある場合より少い筈である。第 3 表の 1 例 (第 3 表

第 7 図



第 8 図



中\*) や第5表I項の3例はこのような例で、これらの性腺での位置や歯数は正常の変異内に入れられる程度のものであった。しかし、この内の1例(跗節番号107)で基部性腺歯2本の配列に異常がみられたがそれはt-o側の雌組織に関係のある変異と思われる。第5表I項bの8例(第7,8図)ではt-o側の雌組織の存在で6列側の雄区域の小さいものほどその形態形成中の移動が妨げら

\* 中央剛毛域周辺がどの程度XX組織に占められているかについてはこの区域に生じた+表型剛毛(中央剛毛も含め)の位置や数で推定した。この数は第5表の該当欄にXの数で示してある。

れる結果として、性櫛の歯数の少ないものほど性櫛の方向は本来の横列に垂直に近い方向から離れて横列剛毛のとり方向に近くなっている（第7, 8図）。ここに生じた性櫛はすべて先端歯が附節末端縁に接している点は6, 7列側が雄組織であったことに原因する。性櫛基部に正常剛毛を伴わないのはt-o側の雌組織が雄組織にみられるような移動をしないから当然であるが1例（第7図c）で性櫛基部に接して正常剛毛を1本生じたのは解釈が難かしい。たまたまこの位置の雌組織が横列剛毛の一つとして正常剛毛を分化した例であろうか。第8図bに示した例の性櫛歯3本は6列域辺の雄組織に関連して分化したものと考えられる例である。6列域では形態形成中の性櫛域への雄組織の移動は大體雌組織と同様縦方向と推定されるが雌と異なる点はこの区域が附節先端域で腹側横列域の雄組織の大きな移動に伴って方向を変えるからその為にそこに分化する性櫛歯は附節縦軸方向に対し或角度（90度に近い）斜方向をとる結果となるのが普通であると考えられる。しかしこの例では腹側横列域がすべて雌組織であり、これは性櫛域への移動をしないから6列域の雄組織に関係のある3本の性櫛歯はその正常な移動を妨げられた結果として近くの横列剛毛と似た配置と方向をとると解釈される。性櫛歯が正常方向を離れて附節縦軸方向をとるようになるのはこの例のように腹側に雌組織があって形態形成中その部での性櫛域への移動が妨げられた時に限っている。第8図cとdに示した例での1本の性櫛歯の状態についても同じことが言える。前者は3列から6列域迄が雄組織で他は全部雌、性櫛は6列域の雄組織に関連して生じたものであり後者は5, 5列域関係の僅かな雄組織が性櫛域に来た為に分化した性櫛をもつ例であると考えられる。次にⅢ項で性櫛関係域の両端に雄組織があった場合（第5図a, b）は両端の雄組織と中間の雌組織との形態形成の相違から雄組織の性櫛域への移動も不十分になるし、又中間雌組織もその本来の横列剛毛の一部としての正常位置を乱されたものであろう。性櫛中間位置に生じた正常剛毛が性櫛歯のならばより腹側にずれている点はこの物語るものと思われるし、又性櫛の位置が正常位置よりかなりずれて腹側へ傾いている点（第5図b）は雄区域の性櫛域への移動が不完全であったことを暗示するものである。この2例の内85R附節（第

5 図 b) や第 8 図 d) の例では 5.5 列の雄組織が性櫛先端歯 1 本に相応すると思われる例である。これはさきに X 線モザイク調査で 5.5 列域は Psc-m 域の性櫛歯に近い関係がある結果が出ているのでこの矛盾はこの種のデナンドロモルフでの特性によるのか或は隣接剛毛列間の変異によるのか何れかであろう。

第 5 表 III の 3 例や既述の幾つかの例 (第 7 図 c, 第 8 図 b, c,) でみられる雄域の性櫛歯と雌域の横列剛毛とが連続的な配列関係にあるらしいことを暗示している点は、既述の性櫛の中間に正常剛毛を生じなかった例 (第 6 図 d) での考察とともに、性櫛が雌の 6 列から 7 列, 横列, 8 列剛毛域に互る横方向の一剛毛列と相同な器官であることを暗示していて面白い。

## 2. 性櫛を分化しなかったデナンドロモルフ附節

性櫛をもたないデナンドロモルフ附節は 12 例であったが、これらはすべて性櫛域以外に小範囲の雄組織をもっていた例である。その内 7 例は 1~3 列剛毛域の一部に、2 例は 4, 5 列域の一部に  $y\ sn^3$  剛毛を生じた例であり、残りの 3 例が性櫛域以外でその近縁関係にある区域に極めて小範囲の  $y\ sn^3$  剛毛域即ち雄組織をもっていた例であった。このような雌組織中に小範囲の雄組織をもつ例は先の 1 本の性櫛歯をもっていた例等も含めて、この種のデナンドロモルフでは発生のかなり後期にも雄細胞を新生することを示すものである。

## IV 論 議

Stern & Hannah ('50) のデナンドロモルフの研究によりキイロシヨウジヨウバエの性櫛分化に関しては前肢第一附節の大部分が雌組織で占められている場合でも性櫛域に該当する位置に雄の組織が存在する場合にはそこに性櫛を分化することが明らかにされた。このことは前肢の胚盤には雌雄ともにその性櫛域には性櫛の *prepattern* が存在しているが雄細胞はこれに自律的に反応して性櫛を分化し雌細胞はこれに反応しないから性櫛を分化しないという Stern の *prepattern* 説の一つの根拠となっている事実である。二次性櫛分化に関しても *engrailed* 因子を用いた実験で同様に二次性櫛域に *prepattern* が存在することを徳永 ('60 a) は証明したが何れの場合も雄細胞 (1X) と雌細胞 (2X)

との間に性櫛の prepattern に対する反応に相違があることが現在迄に明らかにされている。

さて Stern & Hannah ('50) はデナンドロモルフの性櫛域に小範囲の雄組織があってそこに少数の性櫛歯を分化した場合にその性櫛歯の位置や方向に異常があったことに注目したがこの異常が何故起ったかという点については疑問を残し、多分デナンドロモルフ肢内で両性組織が夫々特有の形態形成を行った結果起る異常であろうとした。本研究では細胞追跡の観点からモザイク附節を調べて雄の性櫛域と 5, 5, 6, 7, 横列剛毛を含む横方向の剛毛域との間の相同関係を明らかにしたがこの関係と雌雄での関係域の形態の相違とから性櫛分化に関連して、関係区域での形態形成が雌雄で著しく異なる点を新たに明らかに指摘することが出来た。即ち雌では将来の腹側末端域で横列剛毛域になる部分 (6, 7, 8 列域も含め) が、雄では性櫛域へ移動をすることである。従って雄の性櫛分化は先ず 1. 性櫛域への関係域の移動が行われること。2. 性櫛の prepattern に雄細胞が反応をして性櫛を分化すること、の2段階に分けられる。そこでデナンドロモルフでの性櫛分化については肢の形態形成中に 1 X 細胞と 2 X 細胞との間にこの二つの点での相異があることを考慮すれば先の Stern 等の注目した異常例も含めて本研究でえた多数のデナンドロモルフでの各種の性櫛の状態について充分説明が出来ることは本論文中で示した通りである。更にデナンドロモルフの性櫛異常例の研究で雄の一次性櫛と雌の 6, 7, 横列から 8 列剛毛域へかけての横方向に並ぶ剛毛列とが相同な器官であることを示す例がいくらかみられたことは興味がある点であり、又雄の中央剛毛が横列外端域即ち雌の 8 列剛毛域の下方の剛毛と相同器官であることが推定出来たが、更に進んで性櫛と中央剛毛とが発生中どのような関係にあるかについては今後に残された問題である。

*D. melanogaster* では前述のように X 線照射法によるモザイクの細胞追跡の研究で性櫛と腹側の横列剛毛域を中心とする区域との相同関係を明らかにし、デナンドロモルフの研究で 1 X 組織と 2 X 組織との間に発生中の性櫛域の移動と性櫛歯を分化する能力とに相違がある点を明らかにした。ところで同じ *Drosophila* 属内で *D. lutea* や *D. helvetica* では雄前肢第一附節先端

域の横列剛毛がそのまま性櫛に分化している状態がみられる。(Kikkawa, H., & R.T. Peng, '38, Stern, C., '54b)。このことは本研究で明らかにした *melanogaster* での性櫛と相同関係にある剛毛域についての結論を裏付けるものであると同時に、これらの種では性櫛の prepattern が *melanogaster* の雄におけるような位置にはないことを明示している。そこで当然考えられることは、*melanogaster* の性櫛の prepattern は雌では *D. lutea* や *D. helvetica* の雄の prepattern と同じように第一跗節の腹側先端の横列剛毛域辺にあるが雄では形態形成中に将来の性櫛域の組織の移動に伴い同じく移動をするらしいということである。このことは本研究で示したゼナンドロモルフの異常性櫛を分化した諸例での性櫛の位置が、性櫛を含めた雄組織が発生中十分な移動をした場合には正常位置にあり、移動が不充分であった場合にはかなり正常の性櫛位置をはずれて腹側に片寄っていた点を思い合せると充分考えられることである。先に筆者(徳永, '60a)は *engrailed* 因子を用いた研究で雄の二次性櫛の prepattern の範囲がかなり広範囲にわたることを推定した(本論文第2図の点で囲んだ区域)がこれも実は雄では二次性櫛の prepattern にも一次性櫛のそれと同様な(但し鏡像の方向に)形態形成中の移動があり、この移動の程度に変異があった為にいかにも二次性櫛の prepattern の範囲が広範囲にわたるように思えたと解釈するのが正しいであろう。

## V 要 約

1. X線照射法でえた雄前肢のモザイク75例で第一跗節上各剛毛域間の近縁関係を調べた。その結果を更に ring X chromosome を利用してえたゼナンドロモルフ跗節65例で確めた。剛毛の標識因子としては前者で *yellow* 及び *engrailed* を後者で *yellow* 及び *singed*<sup>3</sup> を用いた。

2. 当該跗節は発生的には二次性櫛域を含む1, 2, 3列剛毛域と一次性櫛域を含む他の区域との二つに大別され両者はかなり早くからその起原を異にする。二次性櫛を含む区域では二次性櫛域と最も近い関係をもつのは1列剛毛域次いで2列剛毛域で3列剛毛域は前二者に比しかなり遠い関係にある。一次性

櫛を含む区域は更に 4, 5 列剛毛域と残りの一次性櫛域を含む区域とに細分される。後者の区域内では一次性櫛とそれ以外の剛毛域との間に近縁関係がみられる。

3. 各剛毛列には横列剛毛域も含めて縦方向の分化がみられるが、一次性櫛はこれらと異り性櫛の先端歯から基部歯にかけてのモザイクの配列状態が 5.5 列域を含めた 6, 7 列から横列外側端域にかけての横方向のモザイク配列状態と相同な関係にある。即ち性櫛先端域は 6 列剛毛域から 7 列域にかけて、性櫛中間域は 7 列、横列内端及び中間域に (5.5 列域もここに含まれる)、性櫛基部域は横列外側端域の組織と同じ表型をとる。中央剛毛は横列外側端域と同じ表型をとる。

4. 一次性櫛関係域の近縁関係から、雌では将来の腹側末端域の横列剛毛域を形成する組織が雄では性櫛域に移動するという形態形成中の雌雄の相異を推定した。又雄では性櫛の *prepattern* も発生中同様な性櫛域への移動をすることが推察された。

5. デナンドロモルフでは性櫛域に雄組織がある場合はすべて性櫛を分化したので雄組織の性櫛分化に対する自律作用が確かめられたがこの内、性櫛歯の数や位置及び方向にみられた異常例についてはその原因を性櫛関係域における 1X 組織と 2X 組織の形態形成の相違に基いて説明した。



## VI 文 献

- Beadle, G. W., and B. Ephrussi: 1936. The differentiation of eye pigments in *Drosophila* as studied by transplantation. *Genetics*, 21: 225-247.
- Becker, H. J.: 1957. Über Röntgenmosaikflecken und Defektmutationen am Auge von *Drosophila* und die Entwicklungsphysiologie des Auges. *Z. indukt. Abstamm. -u. Vererb-Lehre*, 88: 333-373.
- Bonnier, G.: 1951. Gynandromorph sex combs in *Drosophila melanogaster*. *Archiv for Zoologi*, 3: 53-58.
- Bonnier, G., K. G. Luning and A. M. Perje: 1949. Studies on X-ray mutations in the white and forked loci of *Drosophila melanogaster*. II. A study of the formation of gynandromorphs and other kinds of mosaics. *Hereditas*, 35: 301-336.
- Brown, S. W., and A. Hannah: 1952. An induced maternal effect on the stability of the ring-X-chromosome of *Drosophila melanogaster*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 38: 687-693.
- Griffin, A. B., and D. L. Lindsley: 1946. The production of gynandromorphs through the use of unstable ring chromosomes in *Drosophila melanogaster*. *Anat. Record*, 96: 59-60.
- Hannah, A.: 1953. Non-autonomy of yellow in gynandromorphs of *Drosophila melanogaster*. *J. Exp. Zool.*, 123: 523-560.
- : 1955. Environmental factors affecting elimination of the ring X chromosome in *Drosophila melanogaster*. *Z. indukt. Abstamm. -u. Vererb-Lehre*, 86: 600-621.
- Hannah-Alava, A.: 1958. Developmental genetics of the posterior legs in *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, 43: 878-905.
- Kikkawa, H., and R. T. Peng.: 1938. *Drosophila* species of Japan and adjacent localities. *Jap. J. Zool.*, 8: 507-552.
- Morgan, T. H., and C. B. Bridges: 1919. Contributions to the genetics of *Drosophila melanogaster*. I. The origin of gynandromorphs. *Publ. Carneg. Inst.*, 278: 1-122.
- 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.: 1936. Somatic crossing over and segregation in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 21: 625-730.
- : 1954b. Genes and developmental patterns. *Caryologia (Suppl.)* 6: 355-369.

- : 1956b. The genetic control of developmental competence and morphogenetic tissue interactions in genetic mosaics. Wilhelm Roux' Arch. Entwicklungsmech. Organ., 149: 1-25.
- Stern, C., and A. M. Hannah: 1950. The sex combs in gynanders of *Drosophila melanogaster*. Portugaliae Acta Biologica (A), R. B. Goldschmidt vol.,: 798-812.
- Sturtevant, A. H.: 1920. The vermilion gene and gynandromorphism. Proc. Soc. exp. Biol., 17: 70-71.
- : 1929. The claret mutant type of *Drosophila simulans*: a study of chromosome elimination and of cell-lineage. Zeit. f. wiss. Zool., 135: 323-356.
- : 1932. The use of mosaics in the study of the developmental effect of genes. Proc, 6th Intern. Congr. Genetics, 1: 304-307.
- Tokunaga, C.: 1960a. The engrailed gene action on the differentiation of the secondary sex comb in *Drosophila melanogaster*. Kobe College Publ., Studies 6: 91-119.

Tokunaga, Chiyoko :

## A Cellineage Study of Cheatae on the First Tarsal Segment of the Male Foreleg in *Drosophila melanogaster*

### Résumé

Cellineage study of the total seventy five cases of the X-ray induced mosaic tarsi marked with yellow and engrailed genes revealed the developmental relations among the cheatae on the first tarsus of the male foreleg. From the standpoint of developmental homology, the data show that the tarsus area can be divided into two parts: one is the area including the bristle rows 1, 2, and 3, in which the secondary sex comb area is located, showing the closest relation between the first and the second bristle rows, the other is the area including the rest of the bristle rows together with the central bristle and the primary sex comb. Furthermore, the latter area can be subdivided into two parts: one is the area including the fourth and fifth bristle rows, the other is the rest of the area. On the latter area the following relations were seen: 1. The longitudinal differntitation was seen among the transverse rows as in the other longitudinal bristle rows except for the sex comb teeth arrangement. 2. By checking the variegated sex comb teeth and the corresponding yellow bristle part on the same tarsus, the developmental homology was seen between the sex comb teeth and the area including the rows 5.5, 6, 7, transverse rows and the central bristle. That is, the distal part of the sex comb shows the same genetic constitution as that of the row 6, and sometimes of 7, and the same relation was seen between the proximal part of the sex comb and the outer part of the transverse rows together with the central bristle, and also between the middle part of the sex comb and the area from row 7 through the middle part

of the transverse rows.

These relations suggest the morphogenetic difference at the relevant area between the male and female tarsus. During the development, in the male tarsus, the prospective sex comb tissue migrates toward the sex comb area and differentiates the sex comb at the sex comb site, while in the female tarsus, the corresponding tissue remains as it was and differentiates some of the transverse bristle row area at the distal part of the first tarsus.

The above results from the study of the X-ray induced mosaics were confirmed by the study of the sixty five gynandric tarsi which were obtained by means of the unstable ring X chromosome. The data from the gynanders also confirmed the autonomy of the male tissue for differentiation of the sex comb teeth at the sex comb area. Furthermore, the abnormalities in location and direction of the differentiated sex comb teeth in some cases were explained by the assumption of the differential morphogenesis between the 1X and 2X tissue at the distal part of the inner-ventral side of the same tarsus.