

Eye-antennal disc of head abnormal character in *Drosophila melanogaster*.

YOSHIKO USHIODA

Morphogenesis of abnormal eye-antennal discs produced from Shioya wild type in *Drosophila melanogaster* have been investigated.

The highest grade of deficient eyes and duplicated antennae brought about by means of selection. An abnormal eye-antennal discs isolated from a mature larvae are examined.

It was shown that the eye part regenerate whereas the antennal part duplicates to form two or three antennal centers produced by selection.

Histological examination showed that sizes of the head and the brain in the abnormal fly are smaller than those of the normal wild type one.

Microscopical observation showed that the brain are also formed irregular in the several ganglions.

ショウジョウバエの頭部異常形質の 触角・複眼原基

潮 田 嘉 子

キイロショウジョウバエ、*Drosophila melanogaster* の野生型の Shioya, kirishima および Bochu 系統のハエは、集団培養下で稀に複眼異常を伴った個体が生じる。これらの個体を対交配により毎代選抜を続けると、代を重ねるにつれて異常の程度が著しくなり無眼のハエが生じた。さらに、複眼異常が著しい個体では、触角異常を伴い、その異常の程度は、複眼の小眼数の減少と反比例することを見出した（潮田、1991）。

このような触角・複眼異常を伴った個体は、突然変異種の *Notch-deformed* で低温処理によってその表現が著しくなること（Hillman, 1961）、また、*spineless-aristapedia* という温度感受性の Homeotic mutant（異形化突然変異体）で触角の重複にともない複眼の大きさが減少することが報告されている。（Shubinger and Alpert, 1975）。

本研究では、野生型の Shioya 系統を用い選抜によって、複眼の大きさが減少し、それに伴って触角の重複の程度が増大するという逆の関係を明らかにするため、選抜の過程での幼虫末期（成熟幼虫）の触角・複眼原基をとり出し、その構造、とくに、両原基内のパターンを調べることにより、触角・複眼形成の関係について考察を行なった。

材料および方法

キイロショウジョウバエの野生型の Shioya（塩谷）系統は、これまで用いてきた標準培地の yeast-molasses medium を飼料として25℃で飼育した。実験に用いた触角・複眼原基は孵化後95時間の成熟幼虫から Insect Tyrode 液（Ushioda, 1976）内で摘出した。

触角・複眼異常個体の幼虫期における触角・複眼原基および脳神経球、羽化個体の触角、複眼および中枢神経系の構造は、それぞれ組織標本によってしらべた。

組織標本作成の方法は、Kaji（1960）および Hirose（Ushioda）（1968）の方法に基づき、幼虫及び成虫頭部ともそれぞれ Carnoy 液で固定し、ethyl, buthyl alcohol で脱水後、5～10 μ の厚さの parafin section を行ない Mayer の Haematoxyline および eosin の二重染色を行なった。

実験結果

1. 選抜により生じた触角・複眼原基の構造の変異

Shioya 系統の野生型集団から生じた複眼異常個体を対交配によって選抜を続けると、代を重ねるにつれてその異常の程度は著しくなり、 F_{16} で無眼のハエを生じた（潮田、1991）。しかもその選抜の過程で複眼の小眼数の減少に逆比例して触角の重複個体が生じた。

本実験では選抜開始前の Shioya 系統のハエの正常な触角・複眼原基（Plate 1-a）から、選抜後複眼を構成している小眼数が100～50（正常のハエの複眼の小眼数は約700）に減少した F_{15} にいたる過程（Plate 1-b～e）、さらに選抜を続け小眼数が10以下あるいは複眼が欠除し触角の重複が見られる F_{19} にいたる過程（Plate 1-f～g）の触角・複眼原基をそれぞれ孵化後95時間の成熟幼虫からとり出し、その構造、とくに原基内でのパターンについて比較検討した。触角・複眼原基はそれぞれ Plate 1（a～g）で示されるがわかりやすくするため Plate 2 で Plate 1 の概略図を a～g までそれぞれ対比させて描写したものを示した。

成熟幼虫の正常な触角・複眼原基は一对あって2個の脳神経球の上部に位置している（Plate 1-a）。前方のやや円形をした部分が将来触角となる触角原基で、後方のやや広い部分が複眼および頭部表皮が形成される複眼原基で、両原基は周縁膜でとりかこまれている。つまり両原基は幼虫期では融合した状態をしているが蛹期に入って分化がおきるとそれぞれ独自に分化する。前方部の触角原基の中心部（円形の部分）からハエの触角の先端部の所謂触角剛毛 arista（触角の第5、第6節）が形成される。中心部をとりまく環状構造が見られるが、これらは触角の第1～第4節（いわば触角の本体）に分化する。

Plate 1-b は選抜開始後 F_5 までの原基で複眼原基は 1-a と比べると底辺の部分がやや狭くなっている（羽化個体の小眼数は約 $\frac{1}{2}$ に減少）。Plate 1-c では $F_6 \sim F_7$ に選抜した個体の原基で複眼原基部分がさらに減少しているのが見られる。これに反して、この原基の触角原基の部分はやや増大の傾向が見られる（小眼数は約 $\frac{1}{3}$ 減少）。

Plate 1-d は $F_8 \sim F_{12}$ に選抜された個体の原基で、複眼原基は著しく小さくなっている（小眼数約100）。Plate 1-e は F_{15} に選抜された個体の原基で、複眼原基はさらに縮小しているのが見られる（小眼数約50）。一方、この原基の触角原基は、ひだの部分が肥厚しているのが見られる。Plate 1-f は F_{16} に選抜された個体の原基で、複眼原基は著しく縮小（小眼数20程度）しているのに反して、触角原基の肥厚が進んでいることが認められる（羽化個体の触角は不完全な重複が見られる）。

Plate 1-g は F_{17} に選抜された個体の原基で、複眼原基は著しく萎縮（羽化個体の複眼

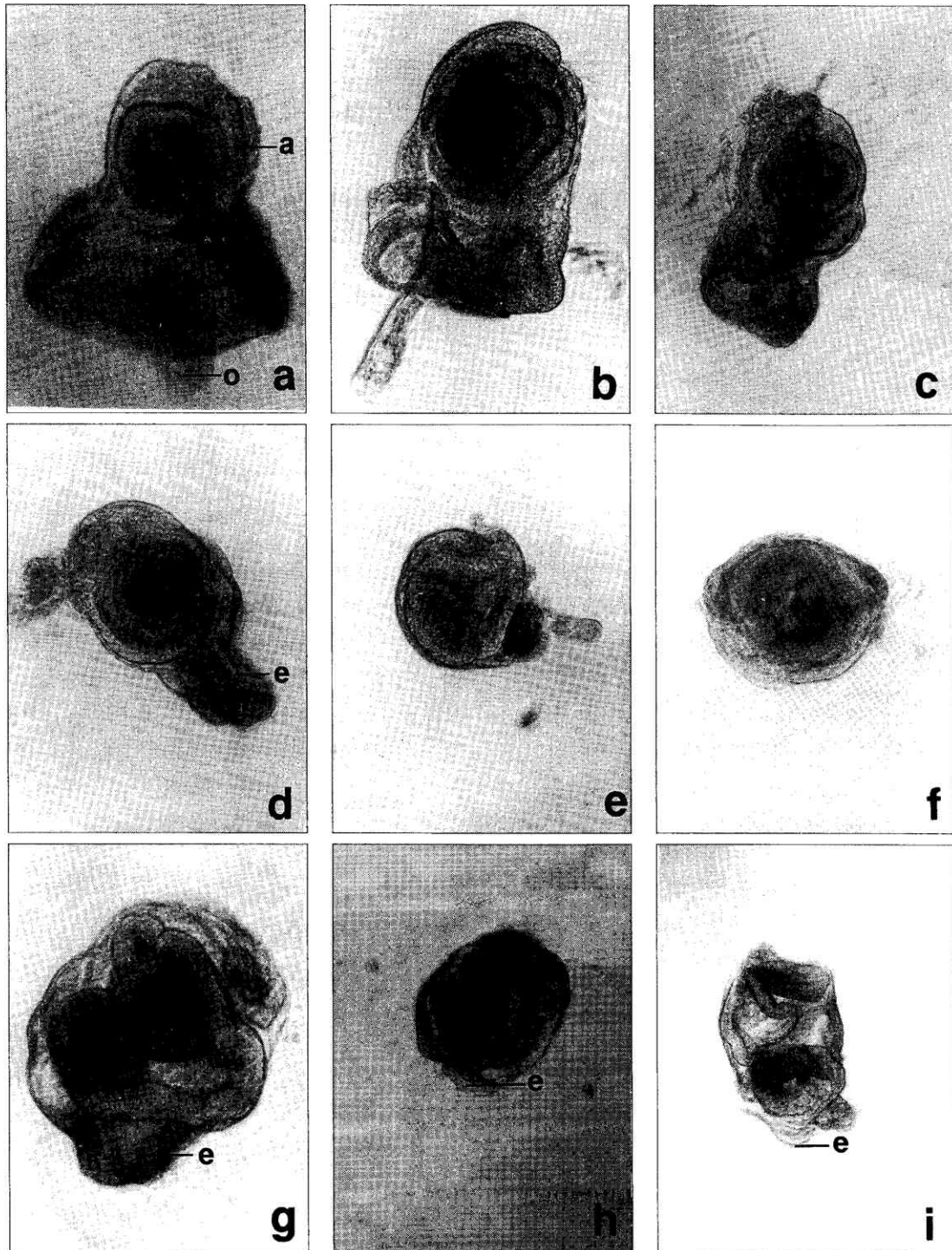


Plate 1.

Abnormal eye-antennal disc of mature larva produced by selection.

a. normal eye-antennal disc. Living unstained preparation. a : antennal disc, e : eye-disc, o : optic stalk.

Compound eye formed from the center of the posterior part of the disc. The presumptive segments of the antenna are arranged in the anterior part of the disc as concentric rings with the presumptive arista eccentrically located.

- b. eye-antennal disc after 5 generation of selection.
- c. eye-antennal disc after 6 to 7 generation of selection.
- d. eye-antennal disc after 8 to 12 generation of selection. Eye region is marked decreased.
- e. eye-antennal disc after 15 generation of selection.
- f. eye-antennal disc after 16 generation of selection.
- g. eye-antennal disc after 17 generation of selection. Antennal disc is duplicated.
- h. and i. eye-antennal disc after 18 and 19 generation of selection.

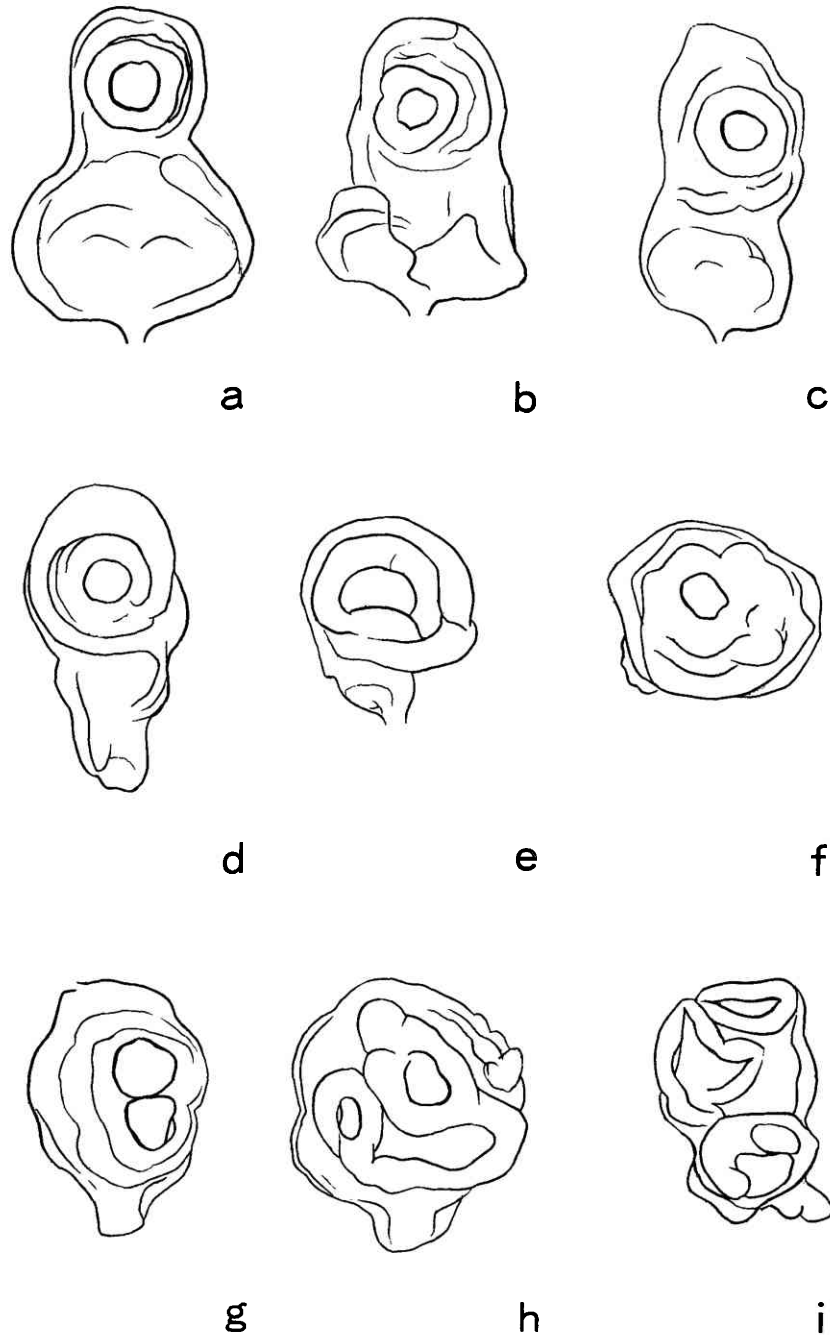


Plate 2.
Schematic drawing of abnormal eye-antennal discs.

は欠除)し、触角原基の予定 arista 形成域の重複が見られる。Plate 1-h は F_{18} の個体の原基で、触角原基の部域はさらに増大して重複しているのが見られる。Plate 1-i は F_{19} の個体の触角・複眼原基で原基は重複した触角原基の部域で占められ (3ヶ所の重複部が見られる)、複眼原基の部分は痕跡的に残っているにすぎない。Plate 1-f~i の羽化個体は、複眼を欠除し、左右とも触角が重複し、頭部の大きさは正常のものに比べて $\frac{1}{2} \sim \frac{1}{3}$ 程度である (Fig. 1)。

2. 触角複眼原基および頭部異常個体の組織像

Fig. 2-A は正常な成熟幼虫の縦方向の切片による組織像である。一对の触角・複眼原基は脳神経球の上部に位置している。Fig. 2-B は、脳神経球および触角・複眼原基の部分を拡大したものである。複眼原基の後端部は、神経繊維が束になった視神経によって、脳神経球と結合している。複眼原基は折れ曲って、ひだ状になり、その上部に触角原基が位置している。

Fig. 2-C は選抜によって生じた複眼を欠除した個体の成熟幼虫の組織像である。この組織像は Fig. 2-B とほぼ同じ倍率で示されているが、脳神経球は正常の約 $\frac{1}{3}$ 程度の大きさであり、触角・複眼原基とくに複眼原基の部分が紐状になり、著しく縮小されていることが認められる。

Fig. 3-A は正常個体のハエの頭部構造を示すものである。中枢神経系である脳神経球の左右の外側に複眼構造が見られ、脳神経球の前方部に一对の触角が見られる。これに対して、Fig. 3-B は頭部異常個体の組織像で脳神経球は、神経球それ自体が小さく、著しく変形している。頭部左側の触角は重複している。

考 察

キイロショウジョウバエ *Drosophila melanogaster* の野生型の Shioya 系のハエの集団内では、稀に複眼異常を伴う個体が現われる。この個体を対交配によって選抜を続けると、複眼異常が著しくなり、やがて複眼を欠除した個体が現われる。複眼異常の著しい個体では、触角にも異常を生じ、選抜によって重複した個体が現われる。とくに、選抜によって複眼の大きさが減少すると、それに反比例して触角の重複の程度が著しくなることが見出された (潮田、1991)。

本研究ではその成因を解明するため、幼虫期の触角・複眼原基の構造、とくに両原基のパターン形成の状態などについて比較検討した。

実験 1 で示されたように、選抜を続けることによって、複眼原基の部域が減少し、逆に触角原基の部域が肥厚増大するとともに、触角原基の分化中心と考えられる中心部の円形構造の重複がおきることが見出された (Plate 1~f~i)。この時期の複眼原基は萎縮



Fig. 1. Abnormal head produced by selection.
Duplicated antennae and compound eyes
are disappeared.

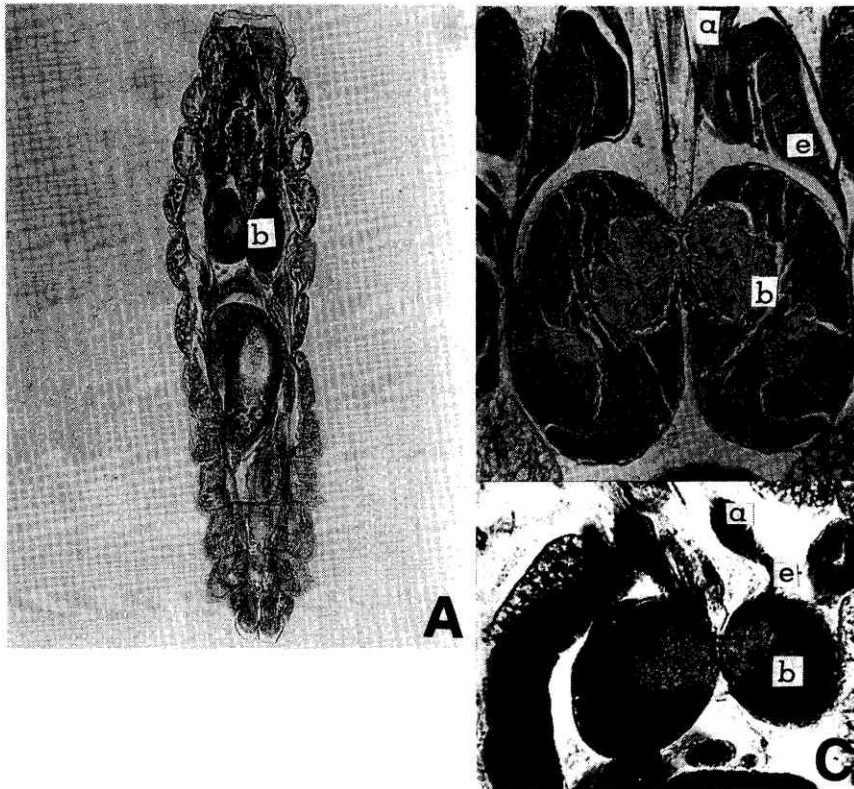


Fig. 2-A Longitudinal section of normal mature larva.

Fig. 2-B Enlargement of cephalic complex of normal mature larva. a : antennal disc,
e : eye-disc, b : brain lobe.

Fig. 2-C Cephalic complex of mature larva produced by selection.
Degenerated eye discs and brain lobes are marked decreased.



Fig. 3-A Head structure of normal wild type fly. A : antenna, C : compound eye, B : brain.

Fig. 3-B Structure of abnormal head produced by selection. Duplicated antennae and irregular form of brain are observed.

し、著しいものは痕跡的に残る程度にすぎない。

正常の複眼原基内での予定小眼形成域は、はじめ原基の腹側部で、発生にともなって予定個眼細胞は増殖をしながら、腹側から前方部に移行し、複眼のパターンが形成される(加地, 1978)。本研究での選抜により生じた萎縮した複眼原基は、おそらく退化によって、小眼形成域の縮少、さらには欠除によって羽化個体の複眼の小眼数が著しく減少するか、あるいは全く小眼形成がおきなくなったものといえる。

触角原基の方は、部域の肥厚増大にともなって、中心部の円形構造の重複がおき、完全あるいは不完全な構造へと分化し、種々の程度の触角の重複が生じたわけではあるが、原基の増大が触角の重複を何故ひきおこしたか不明の点が多い。突然変異種の Notch-deformed は同じく頭部異常とくに、触角・複眼異常をもったハエが現われ、その表現は低温によって著しくなるといわれている(Hillman, 1961)。また突然変異種の Homeotic mutant (異形化突然変異体)の中にはいくつかの触角異常をもつ突然変異種が知られている。spineless aristapedia は触角が肢(跗節)に変化する突然変異であるが(Deak, 1976)、この系統はまた温度感受性の突然変異で低温処理(17℃)によって触角の重複がおき、かつ複眼の大きさが減少することが見出されている(Schubinger and Alpert, 1975)。この突然変異種以外でも Antennapedia は触角が中肢に変更(Postlethwait and Schneiderman, 1969), tumorous head は触角剛毛が肢(跗節)に変更(Gardner, 1970, Postlethwait et al, 1972), aristapedia は触角が肢に変更(Postlethwait and Girton, 1974)などが見出されている。しかしながらこれらの Homeotic mutant でも現象のみの記載でその成因については未だ明らかにされていない。

本実験で示されたように、選抜によって複眼原基の部域が減少しそれとともに、触角原基の部域が増大してその結果として複眼は小さくなり触角が重複したわけである。少くとも、発生運命的に未決定の複眼原基を構成する材料が触角形成に用いられたものであると考えられる。選抜によって複眼を欠くか著しく小さくなった個体の複眼原基をしらべると、萎縮しているか、あるいは痕跡的に残っているにすぎない。この部域の細胞に細胞死がおきているかどうか、さらにしらべないと断定できないが、おそらく細胞死がおきて複眼原基が退化したものと推定することができる。

実験2の組織像の観察結果から、脳神経球は選抜により、正常個体のそれと比べて成熟幼虫では約 $\frac{1}{2}$ 程度になり、羽化後のハエの頭部の組織像からは脳神経球は小さくなるだけではなく著しく変形していることが明らかにされた。つまり、選抜によって触角・複眼の異常だけではなく中枢神経系の脳神経球を構成しているいくつかの神経球にも著しい変化が見られた。これら脳神経球の構造と触角・複眼形成との関係についてはあらためて報告する予定である。

摘 要

1. キイロショウジョウバエの野生型 Shioya 系統のハエの集団内で生じた複眼異常個体を、対交配により選抜を続けるとその異常の程度は著しくなり無眼のハエを生じ、同時にまた触角の重複個体を生じる。

2. 選抜の過程で成熟幼虫の触角・複眼をとり出し、原基の構造、とくに両原基のパターン形成が、選抜によってどのように変化するかをしらべた。

3. 選抜を重ねることによって、複眼原基部域は減少し、やがて萎縮して痕跡的になった。これに反して、触角原基は肥厚増大し、触角形成中心の重複が見られた。

4. 成熟幼虫および羽化個体の脳神経球の構造を組織像によってしらべた結果、脳神経球は小さくなりしかも著しく変形していることが分った。つまり選抜によって中枢神経形成にも著しい影響があったと見做すことができる。

参 考 文 献

- Deak, I. I., 1976: development of sensory neurons in the ectopic cuticle of spineless-aristapedia, a homeotic mutant of *Drosophila*. *Nature London* 260, 252-254
 Gardner, E. J., 1970: Tumorous head in *Drosophila*. *Advan. Genet.*, 15:116-146
 Hillman, R., 1961: Genetically controlled head abnormality in *Drosophila melanogaster*. I. Origin, description, and genetic analysis. *Genetics* 46, 1395-1409
 Hirose, Y., 1968: Autoradiographic studies of antibiotic effect on the larval tissue in

- Drosophila melanogaster*. *Mem. Konan Univ. Sci. Ser.*, 11, 29-41
- Kaji, S., 1960: Experimental studies on the developmental mechanism of the Bar eye in *Drosophila melanogaster*. V1. Further investigation on the facet-increasing substances of the Bar-eyed mutant. *Mem. Konan Univ. Sci. Ser.*, 4, 1-17
- 加地 早苗、: ショウジョウバエの複眼の発生と分化、遺伝32、36-42
- Postlethwait, J. H. and Schneiderman, H. A., 1969: A clonal analysis of determination in Antennapedia, a homeotic mutant of *Drosophila melanogaster*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 64, 176-183
- , Bryant, P. J. and Schubinger, G., 1972: The homeotic effect of “tumorous head” in *Drosophila melanogaster*. *Devl. Biol.* 29, 337-342
- and Girton, J., 1974 Development in genetic mosaics of aristapedia, a homeotic mutant of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 76, 767-774
- Schubinger, G., and Alpert, G. D., 1975: Regeneration and duplication in a temperature sensitive homeotic mutant of *Drosophila melanogaster*.
- Ushioda, Y., 1976: Acetamide incorporation into the developing imaginal Bar eye discs in *Drosophila melanogaster*.
- 潮田 嘉子、1991: 選抜により生じたショウジョウバエの頭部異常形質、大手前女子大学論集 25、149-161