

三対以上の肢をもつ昆虫

市 川 信 一

Nobukazu Itikawa

(I) 緒 言

生物の体制は簡単なものから次第に複雑なものに進化してきたことは、化石その他の研究から多くの人びとに肯定されている事実である。その簡単から複雑へのメカニズムはどのような経過をたどるのだろうか。

本来、生物は卵子と精子とが合体した一個の受精卵からスタートしたものであることも、ほとんどの高等生物で支持されている考え方である。生命の宿っている最小単位が細胞で、その有機的集合体が一個の生物であることも一般の常識である。

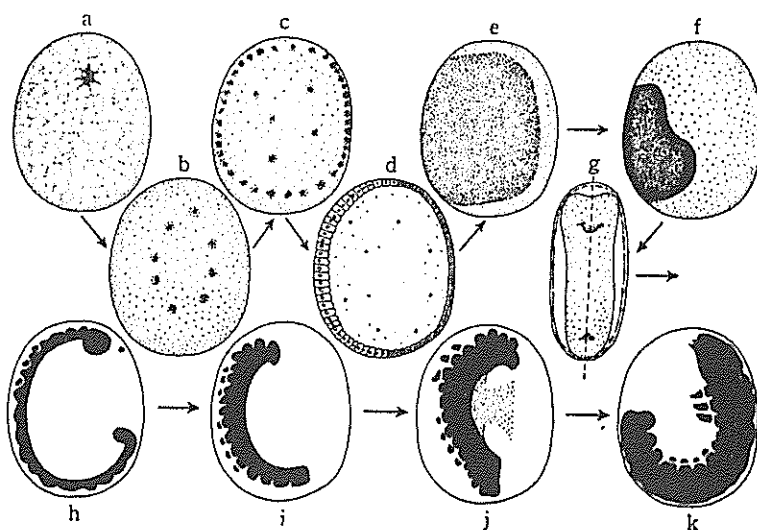
親から子へのもっとも細い連絡は卵子と精子であるから、それらの中には生命の情報が伝えられ将来に向かって体制が展開してゆく何物かが入っていなければならない。その結果としてよくいわれるように「カエルの子はカエル」になるのである。ところが地球上に生育している無数の生物は、その起源をたどれば祖先は一つになるという。それを肯定すれば「カエルの子がカエル」になるだけでは理論的には説明できない。その矛盾を解くためには、生命は発生から個体形成に展開する過程で時間と共に変異が起るという考え方を導入しなければならない。

一個の受精卵が卵割をくりかえして次第に複雑な体制を形成してゆく場合、それぞれの細胞は遺伝子構成が全く同じものである。質的に全く同じ細胞が頭・胸・腹・肢などの体の各部を形成し、その結果として「カエルの子がカエル」になるのである。同じ細胞というレンガを使って昆虫という家をつくる職人の役割を果しているものは何であろうか。その疑問にもふれながら、ここでは昆虫の重要な特徴である三対の肢以上に多くの肢・その他をもつ突然変異を材料にして、遺伝子と発生分化との関係を論ずることにする。

(II) カイコのE遺伝子群

昆虫一般の発生段階としてカイコ卵の模式図を示す。

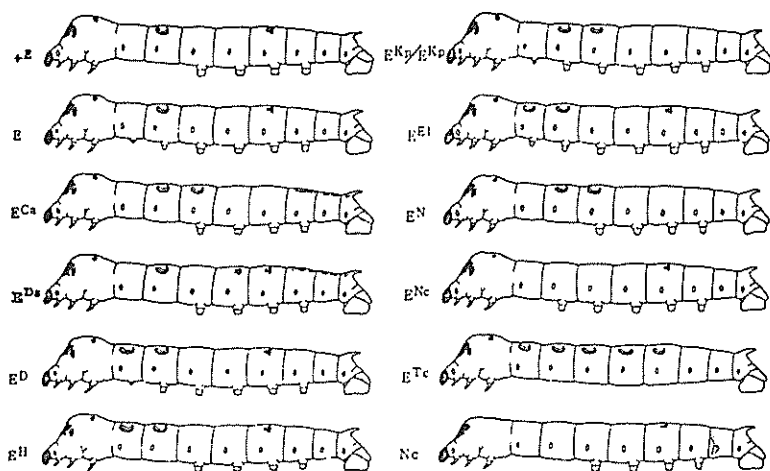
第1図で明らかなように図a→kに従って、一個の受精核が等質の遺伝子を分割して卵細胞質の周辺に分散し、特定の場所に達して完成した細胞だけが頭・胸・腹・肢の各体制を形成するわけである。



第1図 カイコの胚子発生模式図

- a. 受精後2時間 b. 産卵後8時間 c. 卵割後期
 d. 胚盤形成 e. 産卵後15時間 f, g. 産卵後24時間
 h. 産卵後2日 i. 産卵後3日 j. 産卵後4日
 k. 産卵後8~10日

1964: Y. TAZIMA原図



カイコ幼虫

第2図 E遺伝子群によるいろいろな突然変異

+Eは正常幼虫

1964: Y. TAZIMA原図

1943年著者は第2図の記号 E^N に示すような半月紋がダブル突然変異のカイコの幼虫（第2図の記号 $+^E$ は正常な幼虫）について、その遺伝学的研究を発表した。

この突然変異は幼虫の斑紋については優性で、同時に劣性の致死作用をもちカイコの第6染色体の左端E座位に起った遺伝子であることがわかった。その遺伝子を E^N と命名し第2図に示すような他の多くのE遺伝子群と共にさらに研究した。

(i) 胚子時代

第1表交配型式(ア)から明らかなように E^N 遺伝子についてホモの個体 (E^N/E^N) は全体の25%あらわれ、孵化直前の状態まで発育するが卵殻を破って外界に出ることができない、人為的に卵殻を切り開いてやっても食桑能力は全くないのでその時点で致死する。致死する胚子の形態は第3図Aに示すようにはなはだしい奇形である。その奇形の主なるものを列記すれば、

第1表 表現形質別分離比(%)

交配型式	致死型(ホモ)	ヘテロ型	正常型(+/+)
(ア) $E^N/+ \times E^N/+$	25(E^N/E^N)	50($E^N/+$)	25
(イ) $E^{Ca}/+ \times E^{Ca}/+$	25(E^{Ca}/E^{Ca})	50($E^{Ca}/+$)	25
(ウ) $E^N/+ \times E^{Ca}/+$	25(E^{Ca}/E^{Ca})	50($E^N/+ \cdot E^{Ca}/+$)	25
(エ) $E^{Ca}/+ \times E^N/+$	25(E^{Ca}/E^{Ca})	50($E^{Ca}/+ \cdot E^N/+$)	25
(オ) $E^N/+ \times +/+$	0	50($E^N/+$)	50
(カ) $E^{Ca}/+ \times +/+$	0	50($E^{Ca}/+$)	50
(キ) $+/+ \times +/+$	0	0	100

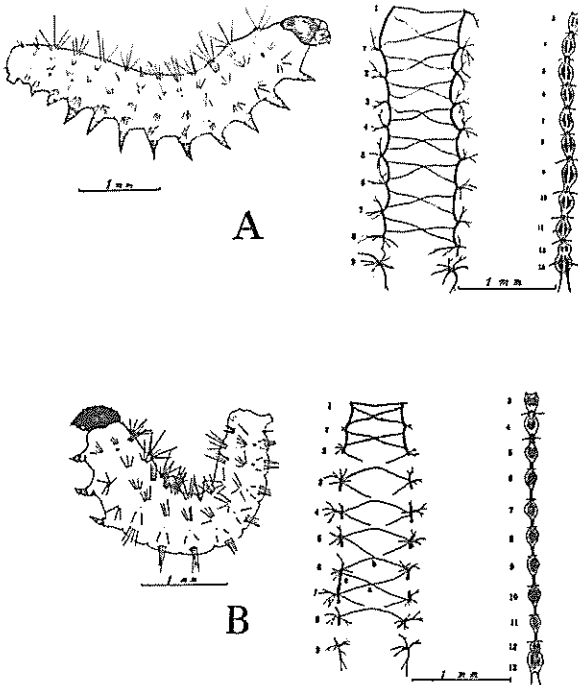
注：解説本文中にあり

- a) 腹部環節に胸部様肢の存在。 b) 表皮剛毛数異常。 c) 気門退化。
d) 尾角異常。 e) 気管異常。 f) 神経系異常。 g) 生殖巣欠除。 h) 反転困難。などである。

a) に関しては、第3図Aのように第1・2・3各環節本来の肢以外に第4環節以降にも肢をもっており、あたかも胸部環節が連続しているようにみえる。この異常さは第1図kの正常形態と対比すればよくわかる。

b・c・d) に関しては、腹部気門が退化しており、それによってもその部の剛毛数が多い。最後部環節背面に、正常ではツノ状の尾角があるはずなのに、この胚子では二個のコブ状突起になっている。

e・f) に関しては、胚子を背面から



第3図 $E^N/E^N(A) \cdot E^{Ca}/E^{Ca}(B)$ のホモ胚子

1952: N. ITIKAWA 原図

解剖してみると第3図Aのように気管枝が十文字に交差して分布している、これは胸部と同

じである。また神経連鎖・球も胸部のそれと極めてよく似ている。

h) に関しては、正常胚子は第1図j→kに示すように背腹の湾曲が反転するのに、異常胚子はjの状態にとどまる。

以上のような異常形態を要約すれば、 E^N/E^N 遺伝子によって、腹部環節に該当する各付属器官が胸部様に変化し、その結果、卵殻外に出ること、食桑することも不可能で致死するものと考えられる。

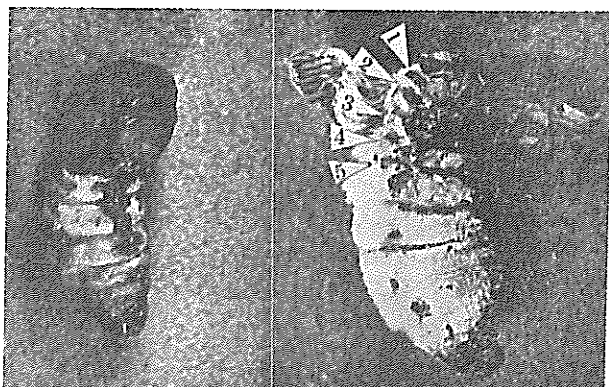
(ii) 幼虫時代

第1表交配型式(a)からでてくるヘテロ型 ($E^N/+$) の幼虫は、第2図の記号 E^N に示すように半月紋がダブルのので正常のカイコ (第2図記号 $+^E$) と明らかに区別できる。

これと幼虫斑紋では区別できないものに第2図の記号 E^{ca} がある。ところが第3図Bに示したように E^{ca} 遺伝子に関してホモ (E^{ca}/E^{ca}) の胚子は致死作用があり、腹肢四対が全くなく、気門・気管の異常、生殖巣の欠除、反転不能などの諸形質が、著者の研究によって明らかになった。その結果、両者は別の遺伝子であることが証明された。

第1表(w)(x)の交配実験から E^N 遺伝子は E^{ca} 遺伝子に対して劣性で、 $E^N < E^{ca} < +^E$ の優劣関係にあることがわかった。

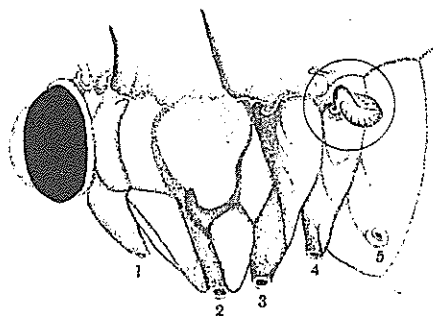
E 遺伝子群に属する遺伝子は第2図に示したほかにも数多く発見されており、いずれも個体発生と分化に関して重要な役割を果している。



(iii) 蛹・蛾時代

E 遺伝子群の中には、時には単独でも、この時代に、過剰肢を腹部環節に生じたり、生殖巣の室 (follicle) 数の異常、翅の異常などを生ずるものがある(1952:市川)。ところが、各遺伝子の組合わせいかんによっては、はなはだしい異常を示すものがある。

その一つとして、 $E^{Gd}E^{Nc}/E^N+$ の遺伝子構成をもった例を示す。このカイコの幼虫時代は斑紋に異



第4図 $E^{Gd}E^{Nc}/E^N+$ の蛹・蛾

(1...5の数字は肢または環節番号)

1955: N. ITIKAWA 原図

常を示し、生活力が弱く、人為的に脱皮を手伝ってやる必要がある。その表現型はあたかも第3図Aに示した胚子が生存した場合に見られるであろうような過剰肢をもつ。第4図は蛹・蛾時代の写真と模式図である。図によって明らかなように付属肢は明瞭な五対のほかにも過剰に生じ、後部にいたって次第に痕跡的になる。さらに模式図の円内に示したように腹部第1環節背面に翅様突起が出現している。

このことについてはE・B・Lewisのショウジョウバエと平行的現象であるので後述する。

(iv) 発生学的実験

すでにのべたように、昆虫の体制は卵細胞質の中にモザイク状に前決定されている。それは母体の全遺伝子の総合作用の結果と考えられる。

そのことを第1図に従って考えてみよう。まず一個の受精核が $a \rightarrow b \rightarrow c$ のように分裂核となり卵細胞質の周辺に分散する、そこで核を中心に形成された細胞は、卵子がもっていた場の作用を受けて $d \rightarrow e \rightarrow f \rightarrow g$ のように特殊な部分が肥厚し、さらに $h \rightarrow i \rightarrow j \rightarrow k$ のように頭・胸・腹・肢の各体制に分化する。

カイコの第6染色体の左端に座位するE遺伝子群が、前決定しているはずの腹部を胸部環節様に変化させているとすれば、遺伝子と細胞質の前決定との関係を明らかにする必要がある。

その目的で第2表の実験を行なった。

カイコでは一個の卵子に十数匹の精子が侵入できる(1926:川口)。また産卵直後(0~60分)高温(40℃)室に60分間入れられた後に孵化してくる幼虫の中には、二精子核が合体して、卵核とは無関係に、発生してくる雄核発生(androgenesis)の現象がある(1934:橋本)。

この現象を利用すれば、前述の遺伝子と細胞質との相互作用を明らかにする手がかりがえられるかもしれない。

第2表の交配型式(7)(8)(9)(10)の四区において常温区では E^N/E^N 、 E^{ca}/E^{ca} 型の胚子が全く出ないのに、高温区では(8)(9)の二区に限ってアンダーラインを引いた16%の E^{ca}/E^{ca} と8%の E^N/E^N が現れ、また(10)の高温区に限って6%の E^N/E^N が出ている。

アンダーラインの数字が雄核発生の結果であることは、父親が $E^N/+$ また $E^{ca}/+$ であった場合に限っていることで明らかである。

この実験からカイコのE遺伝群は、卵細胞がもっている細胞質の前決定を腹部を胸部の方向へ変化させるということができる。

第2表 雄核発生(Androgenesis)実験(%)

交配型式	常温区 (25℃)		高温区 (40℃-60℃)	
	E^N/E^N 型胚子	E^{ca}/E^{ca} 型胚子	E^N/E^N 型胚子	E^{ca}/E^{ca} 型胚子
(7) $E^N/+ \times E^N/+$	25	0	10	0
(8) $E^{ca}/+ \times E^{ca}/+$	0	25	0	15
(9) $E^N/+ \times E^{ca}/+$	0	25	0	10
(10) $E^{ca}/+ \times E^N/+$	0	25	<u>6</u>	9
(11) $+/+ \times E^{ca}/+$	0	0	0	<u>16</u>
(12) $E^{ca}/+ \times +/+$	0	0	0	0
(13) $+/+ \times E^N/+$	0	0	<u>8</u>	0
(14) $E^N/+ \times +/+$	0	0	0	0

注：解説本文中にあり

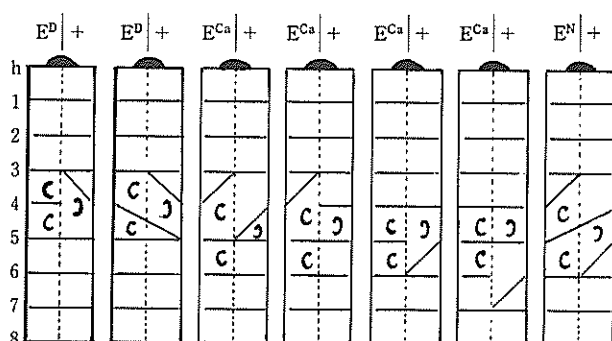
この異常胚子が、外部形態的に光学顕微鏡で正常胚子と区別できるのは産卵後100時間ごろであるから、両遺伝子の作用発現の時期もそれより少し前であろう。

第1図のh・i・jなどでも明らかなように胚子の腹面と背面とでは完成の時期が異っていて、当然のことながら腹面の方が早いはずである。E遺伝子群に時どきあらわれる幼虫背面環節のひきつりは、そのことが原因かもしれない。そのことを実験的に明らかにする目的で次の第5図の実験を行なった。

昆虫では、自然に雌雄同体やモザイクが現われることがある、カイコでは遺伝的にそれを出しやすい系統がある(1935:勝木)。

その系統にE遺伝子群を交配して、背面正中線を境にして左右別々の遺伝子構成をもつ幼虫を探した。第5図はその結果現れた環節のひきつり幼虫で特定の斑紋の環節がひきつりを示した。図のE^D遺伝子と+遺伝子とのモザイク幼虫は、E^D遺伝子によって第4環節があたかも第5環節に半身だけ分化したためのひきつりであり、反対にE^{Ca}遺伝子と+遺伝子または

E^N遺伝子と+遺伝子とのモザイクは第6環節があたかも第5環節に分化したために起ったひきつりと考えれば納得できる。



第5図 モザイク発現系統♀にE遺伝子群♂を交雑したF₁に現れる環節ひきつり

h. 頭部 数字は環節番号, 9以下略 点線は正中線
Cは半月斑紋

1952: N. ITIKAWA原図

(II) ショウジョウバエのBX-C遺伝子群

E・B・Lewis^{*}はショウジョウバエ(以下ハエと略称する)のBX-C遺伝子群の研究から、著者のE遺伝子群に注目し、この30年来多数の論文を贈りつづけてくれて今日にいたっている。

以下関係深い論文を紹介する。

第6図はハエの幼虫写真で、(b)(d)が正常型で(a)(c)がBX-C遺伝子が関与する異常型である。その異常形態は前述のカイコ(第3図A・B)と致死作用、胸部様剛毛、気管その他の点で相同的変異を示している。

第7図はハエの成虫写真であるが、Aは正常型で翅・平均棍(haltere)をそれぞれ一対もっている。それに対してBでは二対の翅をもち、当然のことながら後胸部が中胸部環節様に変形している。このハエの遺伝子構成はBX-C遺伝子群に所属するabx, bx, pbxの三遺

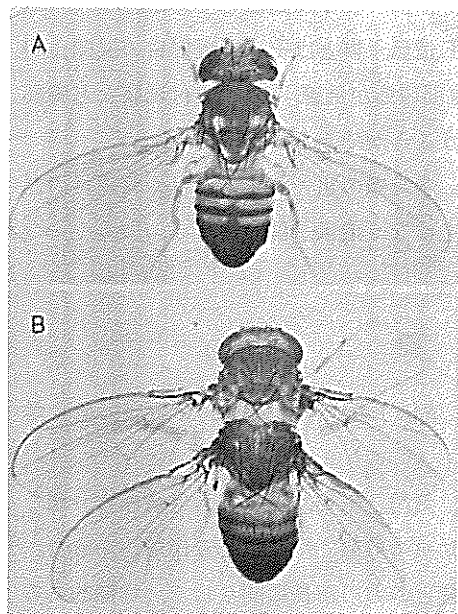
※ California Institute of Technology

伝子が半接合体になったものである。第8図の矢印の部分は平均棍が次第に変形して小さな翅様に移行しさらにその付近の胸腹部の環節も変形していることを示している。

これら第7・8両図の現象も著者がすでにのべたカイコ（第4図）の E^{Gd} , E^{Nc} , E^N の遺伝子構成の場合とよく似た相同的現象である。

(IV) 論 議

カイコとハエで遺伝学的・発生学的に極めてよく似た平行的現象が研究された。それによるとカイコではE遺伝子群、ハエではBX-C遺伝子群がそれぞれ個体発生の

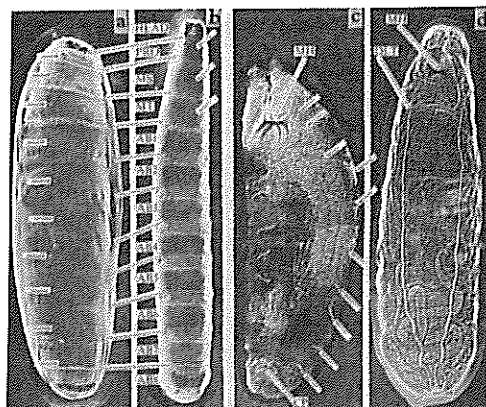


第7図 ショウジョウバエ成虫

A…正常成虫(+)

B…突然変異 (abx, bx, pbx)

1982 : E. B. LEWIS原図



ショウジョウバエ幼虫

第6図 BX-C突然変異と正常との形態比較

a, c…BX-C突然変異, b, d…正常(+).

矢印(胸部と腹部)が突然変異と正常とで異なる部位

1978 : E. B. LEWIS原図

特定な時期に作用を発現し、致死作用ともなう極端な奇形個体をつくった。

その表現型を、体制分化における動物極と植物極との力関係の消長として分類すると次の四群に分けることができる。

第1群…動物極→植物極。腹部環節が胸部様に変化する。

第2群…植物極→動物極。胸部環節が腹部様に変化する。

第3群…背面では動物極→植物極、腹面では植物極→動物極。

第4群…第3群と全く反対のもの。

このような遺伝子の働きは、個体発生の初期において分化途上にある細胞のその後大きな影響を与える結果、「体節分化の形成」に異常をもたらし、いわゆる遺伝子作用の多面的発現をともなうものと考えられる。

その異常の範囲は、主として外胚葉起源の器官に限られている。その考え方の根拠にもなりうる実験として、前述の雄核発生の実験がある。この場合、卵細胞質は正常体制になるべきであるが、精子核が持ちこんだ遺伝子だけで腹が胸様に変化した胚子を形成した。

E 遺伝子群の作用発現の時期は受精後 100 時間ごろであるから、基本的な体制が卵細胞質によって形成された後にその末端の展開を修飾している程度であろう。また幼虫斑紋部位の皮膚のひきつり実験もそのことを追証している。

E^N/E^N にみられる胸部環節の連続した奇形、BX-C にみられる翅と肢の奇形などの事実は、昆虫の個体発生とその祖先の系統発生を推測させ、生物進化のメカニズムを見る心持がする。

1980 年第 16 回国際昆虫学会の席上で E・B・Lewis は次のように講演している。

「ショウジョウバエの BX-C 遺伝子群とカイコの E 遺伝子群とはその表現形質の展開が明らかに相同である。特に ITIKAWA の E^N 遺伝子は腹部環節が気管、神経系、付属肢など胸部様に変化して致死作用をもっていることからそういうことができる。

ハエの BX-C 遺伝子群とカイコの E 遺伝子群とは、多足類の祖先から鱗翅目や双翅目の昆虫へ進化する以前からすでに持っていた大きな役割をになう遺伝子群であろう。」と。

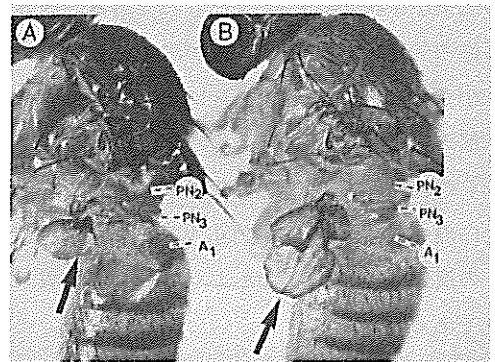
(V) 摘 要

カイコの E 遺伝子群とショウジョウバエの BX-C 遺伝子群とを遺伝学的ならびに発生学的手法によって比較検討した。

両遺伝子群とも個体発生の初期から付属肢、剛毛、気門、気管、神経系、生殖器官、翅など広範囲な部分に異常を起し、卵内胚子または初期幼虫の形態で致死させる作用があった。

それらの作用は、体制形成に際して動物極と植物極との力の消長に関与して、胸部的あるいは腹部的環節の形態に移行させる、と考える。

各環節に肢・翅などを生ずる奇形は、多足類から昆虫への進化と遺伝子の関係を考察させる。



第 8 図 翅に移行しつつある平均棍(矢印)

胸、腹部環節も変形している。本来の翅はとり除いてある。

1982 : E. B. LEWIS 原図