

# キイロシヨウジヨウバエのメラニン性腫瘍 形成系統における性モザイク

小須田 和 彦

**要 約** キイロシヨウジヨウバエの雌の貯精嚢に特異的に形成されるメラニン性腫瘍形成系統, C-104 系統に多くの雌雄モザイクが見出された。この雌限性的に発現されるメラニン性腫瘍の突然変異系統における性モザイクの存在は, 雌雄モザイクにおける雌と雄の免疫的対立の結果であることを強く暗示する。

Bridges (1916) によってはじめてキイロシヨウジヨウバエ *D. melanogaster* で見出されてから, 多くのメラニン性腫瘍形成系統がシヨウジヨウバエや他の昆虫で報告されてきた。

一般に, メラニン性腫瘍 melanotic tumor は幼虫期, 特に蛹化直前の第3令幼虫に出現する (Sparrow, 1978)。メラニン性腫瘍は通常, 幼虫の体内に不規則な黒色の物体として見出される。それらは普通体腔中に1個または数個浮遊した状態で存在する。メラニン性腫瘍の形成はメラニン形成 melanization と血球細胞による囲胞化 encapsulation を伴う血球細胞が集合したものであることが受け入れられている (Salt, 1970; Rizki and Rizki, 1984; Nappi and Carton, 1986; Ratcliffe, 1993)。

この現象は昆虫や他の無脊椎動物における一つの自己防御反応であると考えられている。バクテリアのような小さい感染物体は食細胞 phagocyte によって貪食されるが, 寄生虫とか異質の組織や器官などの比較的大きな外来性侵入物は, 非生物的物体を含めて囲胞化される。近年, 哺乳動物を含めて, 種々の生物の免疫防御機構が驚くほど類似性を持っていることが明らかになってきた (Hoffman *et al.*, 1996)。

ハンガリー, センテンドレ Szentendre 近郊におけるキイロシヨウジヨウバエ自然集団から抽出された C-104 近交系統から非常に変わったメラニン性腫瘍形成突然変異が見出されたことは以前に報告した (Kosuda, 1990; 1992; 1996)。この突然変異系統では, メラニン性腫瘍は幼虫期ではなく, 成虫期に発現される。充分発達したときには, しばしば, 雌バエの腹部に肉眼によっても観察される。しかしながら, 普通は, 顕微鏡を用いることにより, もっぱら雌の貯精嚢

spermathecae 近辺にだけ発生するのが観察できる (図 1)。メラニン性腫瘍は一对の貯精囊のどちらか一方もしくは両方に付着し、その後、それらを囲胞化する (図 2)。言い換えると、このメラニン性腫瘍の発現は限性的 (sex-limited) かつ器官特異的 (organ-specific) である。このメラニン性腫瘍が何故雌の貯精囊近辺だけに特異的に発生するのか理由はいまだはっきりとはしない。しかしながら、これらの貯精囊の表面構造にある種の異常が起こっていることが疑われている。腫瘍形成に加齢が影響している事、すなわち、雌バエの加齢と共にメラニン性腫瘍の頻度が増加することが報告されている (Kosuda, 1990)。C-104 突然変異系統において、羽化直後の若い雌にはメラニン性腫瘍の発生がまったく見られないのに反して、羽化後 4~5 週の年若い雌の 28~29% の個体にメラニン性腫瘍が形成される (Kosuda, 1990)。

この短報において、メラニン性腫瘍形成突然変異系統、C-104 に殆ど完全な左右対称の性モザイクから部分的モザイクまでさまざまな性モザイク (sex mosaic) が見出されたことが報告される (図 3, 4)。

図 3 に示される性モザイク個体の右半分は雄である。雄に特有の性節 (sex comb), すなわち第 1 肢における濃い黒い剛毛の一行が右の第 1 肢に見られることから、右半分は雄である事がわかる。一方、左半分の第 1 肢には明らかに性節が欠けている。さらに、左半分の羽は著しく右のものより長く大きい。腹部も左右非対称になっており、左から右へ雄側へと曲がっている。一般にショウジョウバエでは雌の体のサイズは雄より大きいためにこのような左右非対称が生じたものと考えられる。この性モザイク個体では、第 5 並びに第 6 腹部体節の腹側にみられる白黒の模様もまた左右非対称で生殖器も異常な形態を呈している。

図 4 はペニスと雌特有の貯精囊とが共存している事がはっきり示され、この個体が性モザイクであることを明確に示している。さらに、一对ある貯精囊の一方がメラニン性腫瘍に完全に囲胞化されていることに特に注目しなければならないだろう。これらの写真は C-104 系統に性的モザイク個体が出現したことを明確に物語っている。しかしながら、メラニン性腫瘍が必ずしも全ての性モザイク個体に形成されていた証拠は得られなかった。キイロショウジョウバエ、または同じショウジョウバエで多くの性モザイクを生じる系統にメラニン性腫瘍が形成されたという報告は、この報告を除いてこれまでにない。

C-104 系統に多くの性モザイク個体が見出されたことは、この特異的なメラニン性腫瘍形成が性モザイクの結果であることを強く示唆する。雄にとっては異物である貯精囊を外からの侵入者である事を認識し、雄部分の血球細胞が凝集し雌部分の貯精囊を囲胞化することは容易と考えられることである。性モザイク個体では雌と雄が免疫学的に対立することは理解されやすい。もし性モザイクがメラニン性腫瘍形成の原因であるなら、このメラニン性腫瘍が成虫期に形成される



図1 雌バエの腹部に発生するメラニン性腫瘍

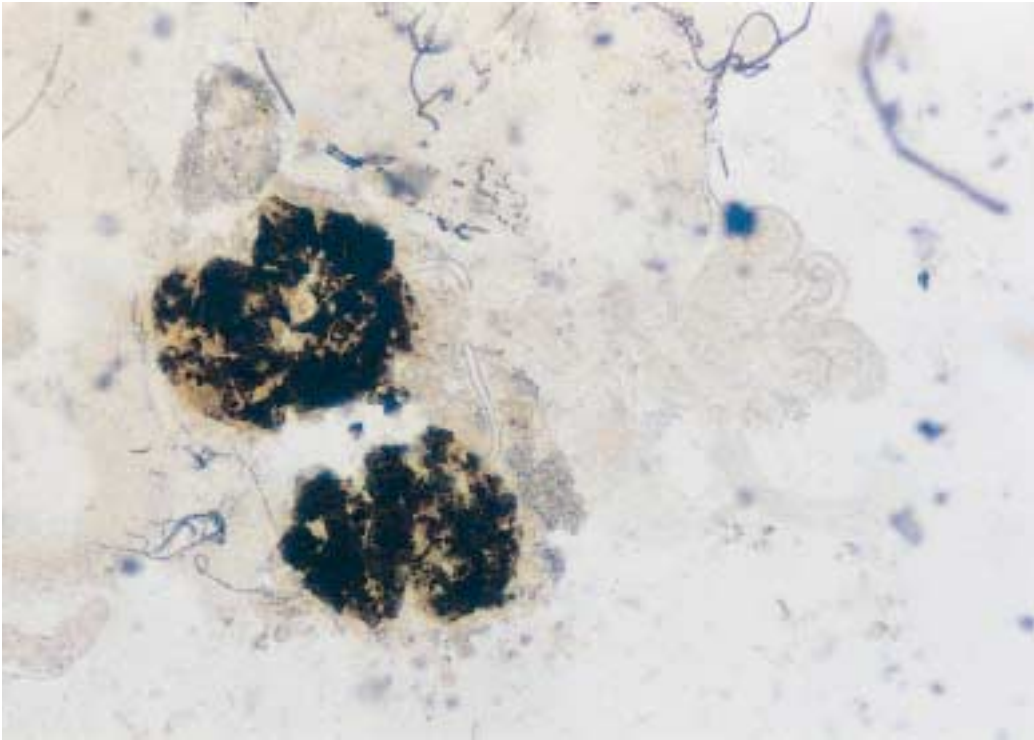


図2 メラニン性腫瘍に困胞化された両方の貯精囊



図3 メラニン性腫瘍突然変異系統に見出された雌雄モザイク

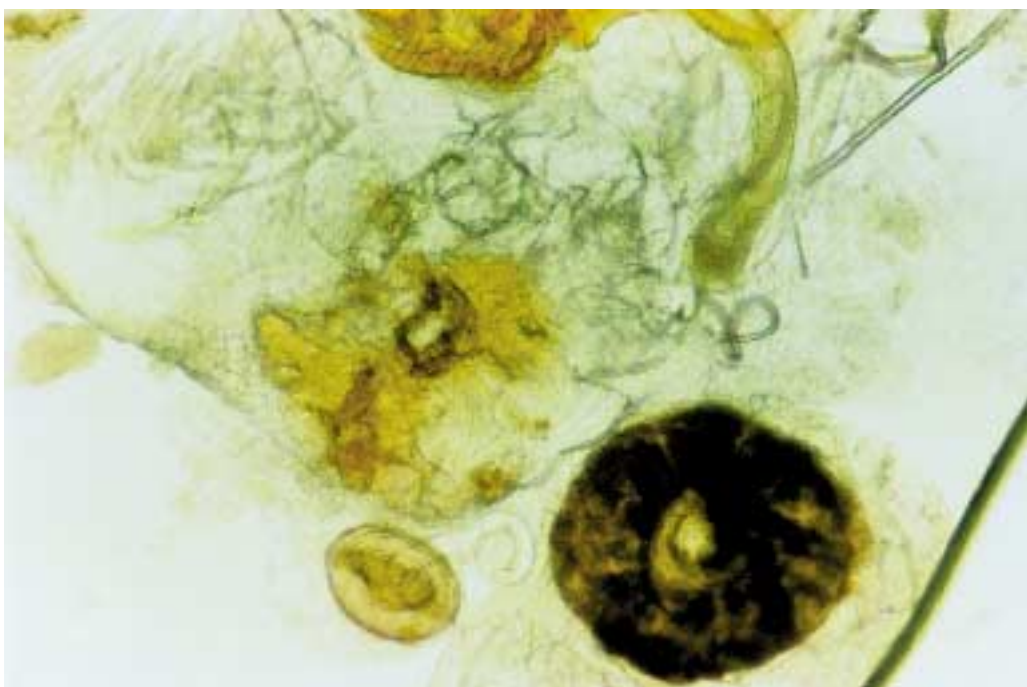


図4 雌雄モザイクに共存する雌の貯精囊と雄のペニス

こと並びに雌の加齢と共に発達することが理解されよう (Kosuda, 1990)。メラニン性腫瘍形成と性モザイク発生という二つの非常に稀な現象が C-104 系統に同時に出現した事から、これらの現象がお互いに無関係であるとは考えにくい。免疫学的観点から、性モザイクによるメラニン性腫瘍形成は、ヒトにおける母親と胎児間における血液型不適合による erythroblastosis fetalis (or hemolytic disease) と非常に似たものと考えられる。

#### 参考文献

- Bridges, C. B. (1916) Non-disjunction as a proof of the chromosome theory of inheritance. *Genetics* 1: 1-52
- Hoffman, J. A., Reichhart, J. M., Hetru, C. (1996) Innate immunity in higher insects. *Cur. Opin. Immunol.* 8: 8-13
- Kosuda, K. (1990) Aging and temperature effects on tumor development in *Drosophila melanogaster* females. *Gerontology* 36: 121-125
- Kosuda, K. (1992) Chromosomal assignment of the genetic factor, *tu-91k*, responsible for a melanotic tumour in the *Drosophila melanogaster* adult females. *Genet. Sel. Evol.* 24: 561-565
- Kosuda, K. (1996) Deleterious effect of the melanotic tumour on the survival rate of *Drosophila melanogaster* female flies. *Zool. Sci.* 13: 821-824
- Nappi, A. J., Carton, Y. (1986) Cellular immune responses of *Drosophila*. In: *Immunity in invertebrates* (Brehelin M., ed.) Springer-Verlag, Berlin, 171-187
- Ratcliffe, N. A. (1993) Cellular defense responses of insects: unresolved problems. In: *Parasites and Pathogens of Insects* (Beckage N., Thompson E., Thompson S. E., eds.) Academic Press, San Diego, vol. 1: 267-304
- Rizki, T. M., Rizki, R. M. (1984) The cellular defense system of *Drosophila melanogaster*. In: *Insect ultrastructure* (King R. C., Akai H., eds.) Plenum Press, New York, vol. 2: 579-604
- Salt, G. (1970) The cellular defense reaction of insects. Cambridge Monographs in Experimental Biology No. 16.
- Sparrow, J. C. (1978) Melanotic 'tumors'. In: *The Genetics and Biology of Drosophila* (Ashburner M., Wright T. R. F., eds.) Academic Press, New York, vol. 2b: 277-313

Gynandromorphs in a melanotic tumorous strain of  
*Drosophila melanogaster*

Kazuhiko KOSUDA

**Abstract**

Lots of gynandromorphs are found in the C-104 strain of *Drosophila melanogaster*, in which melanotic tumors develop exclusively in the vicinity of spermatheca of female flies. The appearance of sex mosaics in the melanotic tumorous strain strongly suggests that the formation of this unique sex-limited melanotic tumor is the results of the immunological conflict between male and female in gynandromorphs.