イエバエの成虫にみられる脂肪体の起源について¹⁾

桜 井 宏 紀

岐阜大学農学部昆虫学教室

(1977 年 6 月 16 日 受領)

Studies on the Origin of Fat Body in the Adult of Housefly, *Musca domestica vicina* MACQUART (Diptera: Muscidae). Hironori SAKURAI (Laboratory of Entomology, Faculty of Agriculture Gifu University, Kagamigahara Gifu 504). *Jap. J. appl. Ent. Zool.* **21**: 184~189 (1977)

Histological changes in the fat body of the housefly during metamorphosis were studied, with special reference to the origin of pupal and adult fat body. After pupation, the larval fat body was disorganized and each cell floated freely within the abdominal cavity. Histolized fragments of larval tissues were phagositized by granulocytes which subsequently turned into spherule cells. The granulocytes localized under the epidermis were organized and formed the adult fat body at the middle pupal stage. The larval fat body cells, having phagositized the spherule cells and nucleic droplets, were broken down completely after the middle pupal stage. Cell materials of larval fat body were aggregated around the chromatin and formed the pupal fat body in the late pupal stage. Consequently, the evidence suggests that both the pupal and adult fat body are the tissues generated during metamorphosis. Furthermore, the granulocytes appear to play an important role in the formation of the fat body.

緒 言

わが国で年間を通じて活動がみられるイエバエ *Musca domestica vicina* MACQUART のおおせいな繁殖力を理解する上で、卵巣の发育機構を解析することは興味深い事柄と思われる。このような観点から筆者は、イエバエの卵形成に関する諸問題を追究してきたが (SAKURAI, 1973, 1974 a, 1977; 桜井, 1976 a, 1977), 特に卵巣发育における脂肪体の機能に関して、蛹脂肪体 (pupal fat body) の貯蔵栄養を第 1 卵胞の卵黄形成に利用することにより、本種は屋外での不良環境下においても相当数の成熟卵の形成を可能にしていることが示唆された。

ハエ類の成虫は、蛹脂肪体と成虫脂肪体 (adult fat body) の 2 種類の脂肪体組織を有している。蛹脂肪体の起源について WIESMANN (1963) および BUTTERWORTH *et al.* (1965) は、蛹期において組織分離されなかった幼虫脂肪体 (larval fat body) の一部であるとの見解を示している。一方、成虫脂肪体の起源については蛹の真皮細胞 (BODENSTEIN, 1950), 蛹の血球 (WHITTEN, 1964), 幼虫体内の成虫芽細胞 (WIESMANN, 1963) などに由来することが述べられている。このように成虫脂肪体の起

源は不明確であり、また蛹脂肪体についても蛹期の組織変動の過程において新生されてくるのではなからうかとの疑問も感じられる。そこでこの点を明らかにする目的から、イエバエの変態過程を組織学的に観察することにより、脂肪体の起源を検討したのでその結果を報告する。

本文に入るに先立ち、研究のご便宜を与えられた名古屋大学医学部 熊田信夫教授、ならびにご鞭撻を賜った岐阜大学農学部 福島正三教授、名古屋大学農学部 斎藤哲夫教授の方々に厚くお礼申し上げる。

材料および方法

実験に用いたイエバエは、名古屋大学農学部害虫学教室より分譲された高槻系の個体である。幼虫は市販されている養鱒用の飼料 (オリエンタル酵母 K.K. 製) を水で練った培地で飼育し、成虫には 2% の蔗糖を含む 10% の脱脂ミルク液を与え果代飼育した。組織観察の方法は SAKURAI (1973) と同様であり、虫体を 10% 中性ホルマリンまたはブアン液で組織固定した後、ブタノール・エタノール系列で脱水しパラフィン包理を行なった。そして 5 μ の連続切片を作製し、DELAFIELD のヘマトキシ

1) 岐阜大学農学部昆虫学教室業績 No. 84.

Fig. 1. Histological changes of the fat body of housefly during metamorphosis. (Figs. A, B, I and N are photographs of living tissue, Figs. C-H, J-M and O-P are transverse sections stained with hematoxylin and eosin)

Fig. 1.

Fig. 1. A~P

A : Larval fat body of prepupa. Fat body was well organized.

B : Larval fat body of 0-hr-old pupa. Each cell was decreased in size and separated from fat body.

C : Larval fat body of 0-hr-old pupa. Nucleus of each cell was enlarged and nucleoli were seen distinctly.

D : Haemocytes of 0-hr-old pupa. Granulocytes were distributed abundantly. (G : granulocyte, P : plasmacyte, O : oenocytoid).

E : Larval fat body of 24-hr-old pupa. Fat body cells floated freely and involved granules numerously.

F : Larval tissue fragments were phagositized by granulocytes of 24-hr-old pupa. (Arrow showing granulocyte).

G : Spherule cells were distributed abundantly among fat body and below integument of 48-hr-old pupa. (S : spherule cell).

H : Granulocytes and spherule cells of 48-hr-old pupa. (Arrow showing granulocyte, S : spherule cell).

I : Amoebic appearance of larval fat body cells of 48-hr-old pupa. (Phase-contrast micrograph).

J : Larval fat body of 72-hr-old pupa. Spherule cells were disappeared and basophilic granules distributed homogeneously within fat body cell.

K : Adult fat body arised from granulocytes of 72-hr-old pupa. Granulocytes beneath epidermis were organized and showed cell-division. (Arrows showing formation of adult fat body, G : granulocyte, S : spherule cell).

L : Cell-lysis of larval fat body of 84-hr-old pupa. Adult fat body was in string like appearance, lying among cell debris of larval fat body. (A : adult fat body).

M, N : Reforming process of fat body in 96-hr-old pupa. Cell components were aggregated around chromatin, and then pupal fat body cells were formed (A : adult fat body).

O : Pupal fat body cells were distributed within abdomen of 108-hr-old pupa.

P : Pupal and adult fat body of newly emerged female fly. Plasmacytes were distributed among both fat body cells (A : adult fat body, P : plasmacyte).

リンおよびエオシンで二重染色し形態観察に供した。また脂肪体の生体観察のため、ホールスライドガラス上で虫体を解剖し、0.9% 生理食塩水中に遊離する脂肪体の形態を顕微鏡観察した。

結果および考察

イェバエの変態にともない、第1図のような組織学的変化が脂肪体について観察された。それらの組織学的事項は下記の通りである。

前蛹期：幼虫脂肪体はよく組織化されており、細胞核は小型である（第1図A）。

蛹化直後：幼虫脂肪体の細胞は前蛹期に比べてかなり小型となるとともに、細胞は互いに分離する（第1図B）。細胞質内には好酸性の顆粒が多数みられ、核は肥大して仁が明瞭となり、細胞質内に染色体が侵入する組織像が示された（第1図C）。このことから WIESMANN (1963) が述べている如く、蛹化直後において幼虫脂肪体の核機能が活発化していることが暗示される。脂肪体の周囲および腹腔末端部に多数の血球の分布がみられたが、その大部分は granulocyte（顆粒状細胞）で、紡錘状の形態の plasmacyte（プラズマ細胞）と oenocytoid（エノシトイド）が少数存在した（第1図D）。

蛹化 24 時間後：幼虫脂肪体細胞は各々独立して体腔中に分布し、核は小型となり、細胞質内の顆粒数は著し

く増加する（第1図E）。そして、崩壊した幼虫組織の granulocyte による盛んな捕食を示唆する組織像が観察された（第1図F）。

蛹化 48 時間後：脂肪体の周囲および蛹皮下に spherule cell（小球細胞）と好塩基性の小滴（核片）がおびただしく分布し（第1図G）、spherule cell と granulocyte の大きさは類似していた（第1図H）。核片の起源としては、幼虫組織の細胞核に由来するものと推測される。位相差顕微鏡観察により、幼虫脂肪体細胞はアメーバ状の形態を呈し、細胞内への spherule cell および幼虫組織片の食細胞的な取込みを示唆する組織像がみられることから（第1図I）、WIESMANN (1963) が指摘しているように、脂肪体細胞が spherule cell および幼虫組織片を phagocytic に細胞内に取込むことが暗示される。また granulocyte についての観察結果より、WHITTEN (1964) が示唆している如く granulocyte は崩壊した幼虫組織を捕食・消化し、spherule cell にと変化するものと考えられる。

蛹化 72 時間後：spherule cell は殆んど消失するとともに、幼虫脂肪体の細胞内には好塩基性の顆粒が均一に分布し、一部の脂肪体細胞の崩壊がみられる（第1図J）。蛹皮下に真皮が形成され、一群の granulocyte と spherule cell が真皮と接して分布し、granulocyte は組織化されるとともに、細胞分裂を起こすことにより成虫

脂肪体を形成する (第1図K)。

蛹化 84 時間後：すべての幼虫脂肪体細胞は崩壊し、その周囲にひも状に成虫脂肪体が分布する (第1図L)。

蛹化 96 時間後：脂肪体の再構築がみられ、濃密化したクロマチンを中心として幼虫脂肪体の細胞成分が集合することにより蛹脂肪体が形成される (第1図 M, N)。

蛹化 108 時間後：新生された球状の蛹脂肪体細胞が腹腔に一面に分布する (第1図O)。

羽化直後 (蛹化 120 時間後)：蛹脂肪体細胞が緊密に分布し、核内には染色体がみられ、成虫脂肪体において細胞の分裂像が示され、両脂肪体細胞の周囲には球状の Plasmacyte が多数分布する (第1図 P)。血球の組成が蛹化直後では granulocyte が大部分で、plasmacyte および oenocytoid が少数存在するのに対し、羽化直後では plasmacyte が多数みられたことについては、ハエ類に共通的な傾向を示すものと思われる (JONES, 1962; WHITTEN, 1964; GROSSLEY, 1964; NAPPI and STOFFOLANO, 1972; ARNOLD, 1974)。

イエバエの変態過程についての以上の観察結果から、

脂肪体の起源について第2図のような模式図が描かれた。すなわち、幼虫脂肪体の各細胞は、蛹化後次第に分離して単一の細胞となるとともに、崩壊した幼虫組織成分および spherule cell を細胞内に盛入に取込む。幼虫脂肪体は蛹期後半に細胞解離を起こして全て消失するが、その後脂肪体が再構築されることにより蛹末期において蛹脂肪体が新生される。一方、蛹化直後に多数みられた granulocyte は、幼虫の組織崩壊物を捕食して spherule cell へと変化し、また granulocyte の一部については、真皮下に集積して組織化されるとともに、細胞分裂を起こして成虫脂肪体を形成するものと考えられる。このように granulocyte は幼虫組織の崩壊に関与するとともに、成虫脂肪体の起源組織としての機能も有することから、イエバエの変態過程において granulocyte が重要な役割を果たしていることが理解される。

ハエ類の蛹脂肪体の起源について WIESMANN (1963) および BUTTERWORTH *et al.* (1965) は、蛹期において組織解離されなかった幼虫脂肪体の一部であることを示唆している。しかし本研究からは、このことについて否定的な見解が示された。

Fig. 2. Schematic representation of the formation process of pupal and adult fat body of housefly during metamorphosis.

AF: adult fat body, G: granulocyte, I: integument, LF: larval fat body, LT: larval tissue fragment, P: plasmacyte, PF: pupal fat body, S: spherule cell.

一方、成虫脂肪体の起源については、蛹の真皮細胞 (BODENSTEIN, 1950), 幼虫体内の成虫芽細胞 (WIESMANN, 1963) や血球 (WHITTEN, 1964) などに由来することがそれぞれ暗示されているが、本研究の結果からは WHITTEN (1964) の見解が支持された。成虫脂肪体は羽化後急激な発達を示すことから (桜井, 1877), 成虫の代謝機能の維持に関連した機能を成虫脂肪体は有するものと思われる。

脂肪体の起源と関連して、和久・住本 (1969) はカイコの変態過程を詳細に検討し、成虫脂肪体が組織解離されなかった幼虫脂肪体由来とし、雌に比べ雄蛾は多量の成虫脂肪体を有することを報告している。カイコ蛹では発育卵巣への物質供給が幼虫脂肪体の貯蔵栄養に全面的に依存するのに対し (SAKURAI, 1974b; 桜井, 1976b), イエバエでは蛹脂肪体の貯蔵栄養が第1卵胞の発育に密接に関係することから (桜井, 1977), 成虫期に卵巣発育を行なう昆虫と、蛹期に卵巣発育を行なう昆虫との間で、卵形成に関係する脂肪体の違いが示され興味深い。

摘 要

イエバエの成虫にみられる蛹脂肪体と成虫脂肪体の起源を明らかにするため、変態にともなう脂肪体の組織学的変化を検討した。

幼虫期においてよく組織化されている幼虫脂肪体の各細胞は、蛹化にともない遊離し単独の細胞として存在し、細胞中に spherule cell や核片を phagocytic に取込むが、蛹期後半に入ると幼虫脂肪体は細胞崩壊を起こして完全に消失した。その後クロマチンの周囲に幼虫脂肪体の細胞成分が集合することにより、蛹末期に蛹脂肪体が形成された。

一方、蛹化直後に多数みられた granulocyte は、幼虫組織残物を捕食して spherule cell に変化し、また granulocyte の一部は真皮下に集積して組織化され、細胞分裂を起こすことにより成虫脂肪体を形成した。

これらの結果より、イエバエの蛹脂肪体および成虫脂肪体の両組織とも蛹期において新生された組織であり、また脂肪体の形成の過程には granulocyte が密接に関係していることが示唆された。

引 用 文 献

ARNOLD, J. W. (1974) The haemocytes of insects. The Physiology of Insecta. **2**: 202~254.
BODENSTEIN, D. (1950) The postembryonic development

of *Drosophila*. In "Biology of *Drosophila*" (M. DEMERER ed), John Wiley and Sons, New York: 275~367.
BUTTERWORTH, F. M., D. BODENSTEIN and R. C. KING (1965) Adipose tissue of *Drosophila melanogaster*. I. An experimental study of larval fat body. J. exp. Zool. **158**: 141~154.
GROSSLEY, A. C. S. (1964) An experimental analysis of the origins and physiology of haemocytes in the blue blowfly *Calliphora erythrocephala* (MEIG.). J. exp. Zool. **157**: 61~64.
JONES, J. C. (1962) Current concepts concerning insect haemocytes. Am. Zoologist **2**: 209~246.
NAPPI, A. J. and J. F. STOFFOLANO, Jr. (1972) Distribution of haemocytes in larvae of *Musca domestica* and *Musca autumnalis* and possible chemotaxis during parasitization. J. Insect Physiol. **18**: 169~179.
SAKURAI, H. (1973) Studies on the ovarian development in the housefly, *Musca domestica vicina* MACQUART. I. Stages of oogenesis and the function of the follicle. Jap. J. med. Sci. Biol. **26**: 239~248.
SAKURAI, H. (1974a) Studies on the ovarian development in the housefly, *Musca domestica vicina* MACQUART. II. Effect of a chemosterilant, hempa, on the ovarian development. Jap. J. sanit. Zool. **25**: 57~64.
SAKURAI, H. (1974b) Studies on the role and sexual dimorphism of lipid during metamorphosis of the silkworm, *Bombyx mori* L. (Lepidoptera: Bombycidae). Appl. Ent. Zool. **9**: 231~237.
SAKURAI, H. (1977) Endocrine control of oögenesis in the housefly, *Musca demestica vicina*. J. Insect Physiol. (In press).
桜井宏紀 (1976 a) イエバエの卵巣発育に関する研究 III. 卵巣発育における幼若ホルモンの役割. 衛動 **27**: 355~359.
桜井宏紀 (1976 b) カイコ蛹の成虫化にともなう呼吸量の変化と ecdysone の作用. 岐阜大農研報 **39**: 39~46.
桜井宏紀 (1977) イエバエの卵巣発育に関する研究 IV. 卵巣発育における脂肪体の機能. 衛動 **28**: 99~104.
和久義夫・住本憲一 (1969) カイコの脂肪体細胞の変態: 光学および電子顕微鏡による細胞学的研究. 京都工繊大報 **5**: 256~287.
WHITTEN, J. M. (1964) Haemocytes and the metamorphosing tissues in *Sarcophaga bullata*, *Drosophila melanogaster* and other cyclorrhaphous diptera. J. Insect Physiol. **10**: 447~469.
WIESMANN, R. (1963) Untersuchungen über den larvalen und imaginalen Fettkörper der Imago von *Musca domestica*. Mitt. schweiz. ent Ges. **35**: 185~210.