Fumie INABA 1944. Genetical studies on *Habrobracon pectinophorae*. I. Sex-linked inheritance and sex-determination. *Jap. Jour. Genet.* 20: 27-47. (With English résumé, p. 47).

コマユバチの遺傳學的研究

I. コマユバチの伴性遺傳と性の決定

稲 葉 文 枝

京都帝國大學理學部動物學教室

昭和 18 年 10 月 20 日受領

I 緒 言	IV <i>ebony</i> の遺傳現象
II コマユバチの種々なる性型	a <i>ebony</i> の伴性遺傳
a 二倍性雄と三倍性雌	b 異系交配に於ける伴性現象の消失
b 片親性雌と片親性倍數雄	c 異系交配直後の近親交配に於ける伴性現象の再現
c 其他の性異常型	V 論 議
d 擬雌雄モザイク	VI 摘 要
III 在來の性決定説	VII 参考文献
a 補足的性決定説	
b 補足的性決定説の補助説	

I. 緒 言

コマユバチ *Habrobracon juglandis* (Ashmead) の遺傳學的研究は 1916 年以來、米國の Whiting 夫妻及び其共同研究者に依つて行はれ、多方面に互る多數の研究報告が發表されてゐるが其等の研究の中心問題となつて來たものは常に性決定の機構である。此類の性決定機構の解明は一般に半數性の雄を有する類、延いては動物界の性決定の問題に少なからぬ貢獻をなすものと考へられ、極めて興味深い問題である。

既に Whiting ('33a, c, '34, '35b, '39a, c, '40a) 其他 (Snell '35, Bostian '39) に依り、此類の性決定に關する假説が提出せられ、説明が試みられたが、何れも未だ充分なる解明には至つてゐない事は之等の諸説に對し筆者が先に ('43) 紹介と考察を試みた通りである。

筆者は昭和 12 年以來、我國のコマユバチ *Habrobracon pectinophorae* Watanabe¹⁾ に於て、同じく性決定の機構を中心問題として、細胞學的、遺傳學的研究を續けて來たが、其結果自然の倍數性並にコルヒチン處理に依り誘起したる倍數性に就ては既に發表した (Inaba '39a, b, '40a, b, '41)。其後 X 線處理に依り伴性の體色突然變異形質 *ebony* を得て、其交配實驗より性決定説の批判に資すべき結果を得、本誌遺傳學會大會號に豫報を發表したが、茲に其詳報を發表すると共に、此類の性型一般を考察し、性決定の機構に論及したい。

本文に入るに先立ち、此研究の繼續中絶えず御懇篤なる御指導、御鞭撻を賜つた恩師 駒井 卓教授に謹んで感謝の意を表する。

1) 本種の同定に際しては 北海道大渡邊千尚博士の勞をわづらはした事を深謝する。同博士に依れば本種は *Habrobracon hebetor* Say (*H. juglandis* は之のシノニム) と極めて近縁のもので、或は同種として取扱つてよいかも知れぬが尙検討を要するといふ。

II. コマユバチの種々なる性型

a) 二倍性雄 (diploid males) と三倍性雌 (triploid females)

1916 年 P. W. Whiting に依り開始せられた螟蛾の寄生蜂 *Habrobracon juglandis* (Ashmead)²⁾ の初期の研究に依つて、此蜂は膜翅類一般に見られる様に任意的單爲生殖で不受受精卵から雄を生じ、受精卵から雌を生ずる事が分つた (Whiting '18)。1920 年に劣性眼色突然變異 *orange* (*o*) の出現するに及び、*orange* 雌 (*o/o*) に野生型黒眼雄 (+) を交配せる實驗中に、豫期の *o* 雄と + 雌の他に少數の + 雄を生じたが、當時雄は不受受精卵からのみ生ずると考へられてゐたのでモザイク雄と解された (P. W. Whiting '21a, c)。其後 A. R. Whiting ('25, '27, '28) や Torvik ('31) 等の研究に依り、此父系形質を有する雄は異系交配には生じないが、近縁交配には規則的に現れる事、此者は受精卵より生じた二倍體で、普通の雄よりも形態的異常を示す率が遙に多いが、間性的傾向はなく且大部分は生殖不能であるが、其内若干の可能なものより生じた野生型の娘は三倍體で、從て二倍性雄の精子は二倍性なる事、三倍性雌も亦高率の畸形を示し、殆ど完全に不妊である事等が分つた。少數の三倍性雌も二倍性雄の子として得られた (Whiting '35b に依る)。

コマユバチは細胞學的研究には困難な材料であるが、後に倍數性の細胞學的證明もなされた (M. M. Greb '33, M. Torvik-Greb '35)。此蜂の半數染色體數は 10 で、普通の雄は半數の 10、普通の雌と二倍性雄とは倍數の 20 を有する事が示されたが、此兩者の二倍數の染色體には何ら形態的差異が認められなかつた。又二倍性雄の精子形成は普通の雄と同様に、膜翅類一般に見られる様に經過し、染色體數の還元は起らない事が分つた。三倍性雌の染色體數は決定的に數へられなかつた。

其後の研究は更に二倍性雄の本性を究める事に集中され、異系交配の母に X 線照射しても二倍性雄を生ぜしめる事が出来ない事 (Stancati '33)、同系交配でも二倍性雄は時には 25% 以上に昇る事もあるが (Bostian '34)、一般には低く受精卵から生ずる個體の 1% 以下の事もあり、倍數子孫中の二倍性雄の割合と全子孫中の倍數個體の割合とが逆比例する事 (P. W. Whiting & Anderson '32, Bostian '35b)、然し X 線照射の場合に X 線の量が増すにつれ、倍數子孫は兩性共同様に減じてゆく事 (P. W. Whiting '38)、二倍性雄の生成には淘汰 (Bostian '34) や異系兩親の近縁化 (Wenstrup '31, Bostian '34) が有效なる事等が知られた。二倍性雄の生成に對する母の年齢 (Charles '30, Bostian '34, Anderson '35) や温度の影響 (P. W. Whiting & Anderson '32, Anderson '35, '36) に關しては結果は一致してゐるといへないが、兎に角二倍性雄の出現率には遺傳的並に環境的要因が影響する事が分る。

二倍性雄の出現は其後コマユバチの他の種でも知られた。即ち筆者が *H. pectinophorae* に於て (Inaba '39a)、B. R. 及び K. G. Speicher が *H. brevicornis* に於て報じた ('40)。

H. pectinophorae では劣性突然變異 *white* (*wh*, 眼色) と *curved* (*cu*, 觸角, 翅, 肢) を含む交配で二倍性雄の出現頻度は *H. juglandis* の *orange* の場合に比べると遙に少く、且含まれてゐる劣性因子に依つて差が認められ、*wh* の場合 (3.56%) には *cu* (0.97%) よりも多い。二倍性雄の生殖能力は之に反して *cu* の場合には高く (80%), *wh* の場合には低い (56%) が何れも *H. juglandis* の二倍性雄のそれに比べて (A. R. Whiting '27, '28 に依れば 25%, Torvik '31 に依れば 10%) 非常に高度の生殖能力を示す事が指摘された ('39)。其後他の因子を含む交配では二倍性雄の出現率の更に高いものが得られた (第 1 表。 *black* (*bl*), *ebony* (*eb*)) が其生殖能力は比

2) 初期の報告に於ては *Hadrobracon brevicornis* (Wesmael) と記されてゐる。

第 1 表 二倍性雄の出現頻度と生殖能力

親	交配数	二倍性雄を生じた交配数	半数性雄	二倍性雄	雄モザイク	雌	倍数字孫中の二倍性雄百分率	二倍性雄の生殖能力(百分率)
<i>eb</i> × +	63	18	542	24	1	602	3.83	18.75
<i>bl</i> × +	26	8	252	15	2*	267	5.63	44.44
<i>se</i> × +	4	1	39	1	1	49	2.00	0.00
<i>df</i> × +	6	0	17	0		48	0.00	—
<i>yb</i> × +	1	1	15	1		14	6.67	100.00
** <i>cu</i> × +	149	18	1819	25		1742	0.97	***79.17
** <i>wh</i> × +	16	10	387	20		333	3.56	***56.25

全部兄妹交配。

* 此内 1 は二倍性雄-雌のモザイク。 ** 既発表(39)の内兄妹交配のみを含む。 *** 同上の全近縁交配より得られた二倍性雄の生殖能力。

較的低かつた。斯く *H. pectinophorae* では高度の生殖能力を示す二倍性雄が生じた爲に比較的多数の娘が得られたが、之等は殆ど全部が不妊であつた。尙細胞學的研究に依り雄では半数の 10、雌と二倍性雄では倍数の 20、二倍性雄の娘に於ては 30 の染色體数を明らかに數へた。*H. pectinophorae* の半数染色體は大小の V 形又は L 形染色體から成り、最小の染色體も明らかに V 形である點が *H. juglandis* の最小の染色體が點狀なる事 (M. M. Torvik '35) と異なる(39)。

b) 片親性雌 (impaternate females) と片親性倍數雄 (impaternate diploid males)

H. juglandis に於ては時として交尾せぬ雌から單爲生殖的な雌(片親性雌)を生ずる事があり (P. W. Whiting '24, P. W. & A. R. Whiting '27), 特に或る因子 (*ta* 又は *reta*) を含むヘテロ雌が比較的高率の斯様な雌を生ずる (K. G. Speicher '34)。

此雌は表型的にも遺傳的にも何ら普通の雌と異なる。其起原は K. G. 及び B. R. Speicher ('38) の細胞學的研究に依り、四倍性の卵である事が分つた。

H. pectinophorae に於ては未だ偶發的な片親性雌の出現を見ないのであるが、筆者は之を人為的に誘起せしめた (40b, 41)。即ち未交尾の雌をコルヒチン處理後産卵せしめた所、若干のものが雌を産んだ。之等の雌は二倍性で正常のものと異らず、細胞學的検査に依り處理雌の卵巣には多數の四倍性又はそれ以上の染色體数を有する卵原細胞が見られたので、自然的の片親性雌と同様に四倍性卵から生じたものなる事が分つた。尙 *H. juglandis* に於ては片親性倍數雄は見られなかつたが (K. G. & B. R. Speicher '38), *H. pectinophorae* では處理雌の F₁ に片親性雌と混じて生ずる少數の生殖不能の雄は前後の事情から片親性倍數雄と考へられた('41)。

c) 其他の性異常型

H. juglandis に於ては半数性のモザイク雄 (P. W. Whiting '24, '28b, '32a, b, '33b, '34a, P. W. & A. R. Whiting '27), 半数-二倍數モザイク雄 (Whiting '32b), 雌雄モザイク (P. W. & A. R. Whiting '27, P. W. Whiting '28a, '32c, P. W. Whiting & Stancati '31, P. W. Whiting & Wenstrup '32, Greb '33c), モザイク雌 (Greb '33b), 片親性の雌雄モザイク (半数性雄-片親性雌) (P. W. Whiting '34a) 及び二倍性雌雄モザイク (二倍性雌-雌) (P. W. Whiting '31) 等が報告されてゐる。

H. pectinophorae に於ても種々の保存系統や交配實驗中に (1) 半数性モザイク雄 8 例, (2)

半數-二倍數モザイク雄 3 例, (3) モザイク雌 2 例, (4) 半數-二倍數雌雄モザイク 23 例, (5) 二倍性雌雄モザイク 4 例を見出した。

(1) 半數性モザイク雄 (haploid mosaic males) 8 例の内 4 は *curved* に對して, 2 例は *aciform* に對し, 1 例は右眼淡紅色, 左眼正常, 1 例は體色の濃淡に對し (濃色部は恐らく偶發的突然變異に依るものであらう), 何れも體の左右半分の全部又は一部のモザイクである。

(2) 半數-二倍數モザイク雄 (haploid-diploid mosaic males) 5 例の内 1 は先に ('39) 報告した。他の 2 例は何れも $\text{black} \varphi \times + \delta$ なる交配より生じたもので, 頭部は *black*, 胸腹部は + (二倍性雄) の前後モザイクである。

(3) モザイク雌 (mosaic females). 2 例は何れも觸角の一方が *curved*, 他は + である。體の他部は 1 例では正常なるも, 他は腹板の配列異常が見られた。

(4) 半數-二倍數雌雄モザイク (gynandromorphs) 23 例中 16 例は雄型頭部と雌型腹部及び外部生殖器を有するもので, 僅かに 3 例が反對に雌型頭部と雄型腹部及び外部生殖器を有する前後型雌雄モザイクで, 4 例は觸角の片方が雄型, 他方が雌型, 腹部及び外部生殖器は 3 は雌型, 1 は雄型で, 後者は雄として生殖可能であつた。

(5) 二倍性雌雄モザイク (diploid gynandromorphs) 4 例の内 1 は前に報告した ('39a)。他の 3 例は夫々 (a) $\text{white} \varphi \times + \delta$, (b) $\text{curved} \varphi \times + \delta$, (c) $\text{black} \varphi \times + \delta$ なる交配中に生じたもので, (a) は雄型觸角, 眼色は淡紅色 (之は野生型系統の中に時々現れるが非遺傳性のものである。故に此場合雄型の頭部は二倍性雄と考へられる), 雌型腹部及び外部生殖器。(b) は野生型雄 (二倍性雄) 觸角, 雌型腹部及び外部生殖器。(c) は體色は全體野生型で雌型頭部, 腹板は雌雄混合型, 外部生殖器は雄 (二倍性雄) である。

d) 擬雌雄モザイク (gynandroids)

A. R. Whiting ('33, '34) は非對立性の二つの眼色突然變異因子 (例へば *orange(o)* と *cantaloup(o)*) に對してヘテロの母から時にモザイクの眼をもつ半數性雄が生ずる事があり, 其眼の遺傳的に異なる二部分の接する所に黑色帯が生じ, 而もそれは *orange* の部に向つて次第に淡くなつてゐる事を見出し, 茲には二倍性の野生型の組織は存しない筈であるから, 此黑色帯は接觸部に於て *cantaloup(cO)* の部の *O* 因子と *orange(Co)* の部の *C* 因子が相互反應して, 生理的に二重優性の状態となり, 野生型の黑色を現したものと考へた。

尙モザイク雄には外部生殖器の異常例へば位置の異常, 部分的重複又は缺失や雌化構造が見られる事が比較的多いといふ (Whiting, Greb & Speicher '34)。此内雌化せる生殖器をもつモザイク雄は遺傳的に異なる二つの組織の境界線が外部生殖器の部を通過してゐる場合に見られ, 特に *honey* (體色), *miniature* (體の大きさ), *gynoid* (腹板異常) の如き形質に對してモザイクの場合に明らかである。之は雌雄モザイクに似て非なる所から擬雌雄モザイク (gynandroid) と名づけられた。雌雄モザイクと異り, 此者には二倍性の雌の組織は存せず, 且其雌化構造は常に境界線の一側のみに現れる。此現象は上述の眼色モザイクの場合の様に, 遺傳的に異なる二種の雄の組織が接する所で相互反應して, 二重優性の雌の組織を生じたものと解釋すれば説明がつき, 従て雌は二種の性因子の補足的作用に依り生ずるのであらうと考へた (Whiting, Greb & Speicher '34)。

以上の如く此類には半數性雄, 二倍性雌と雄, 三倍性雌と雄の他に種々の形質や倍數性に關するモザイク個體が比較的多く見られるが他の動物 (*Lymantria*, *Drosophila*, *Solenobia* 等) に見

られる様な間性が見られぬ事が注目される。擬雌雄モザイクは他の動物に於て今迄に見られぬ特殊な間性の一種である。而してコマユバチに於ても此間性が性決定機構の解決の手掛りとなつたのである。

III. 在來の性決定説

a) 補足的性決定説 (Complementary sex-factor theory)

コマユバチに於て半數性雄、二倍性雌の他に近縁交配では少數ではあるが二倍性雄が規則的に生ずる。然らば何故に倍數體の或るものが雌に、或るものが雄になるのであらうか。

Whiting ('33a, c) は補足的性決定説で之を説明しようとした。即ち雄の因子型には二通りあり、一は $1X+1A$ 、他は $1Y+1A$ で、 X には F と g なる性因子又は因子群が含まれ、 Y には其對立因子 f と G が含まれる。雌は二つの性因子をヘテロに有し、 $XY+2A$ であるが、二倍性雄は何れかの性因子に對しホモで、 $XX+2A$ 又は $YY+2A$ であるといふのである。此補足的性決定説は前述の擬雌雄モザイクに雌化構造の現れる事實に基いたものであるが、更に *fused* 因子が伴性遺傳をなす事により確かめられた。*fused* (*fu*) は觸角、肢、觸鬚に影響する劣性因子で、

第 2 表 補足的性決定説

雌	卵	雄(精子)	受精卵
$XY+2A$	$\rightarrow$	$X+A$	$+ X+A = XX+2A$ (二倍性雄)
	$\rightarrow$	$Y+A$	$+ X+A = XY+2A$ (雌)
$XY+2A$	$\rightarrow$	$X+A$	$+ Y+A = XY+2A$ (雌)
	$\rightarrow$	$Y+A$	$+ Y+A = YY+2A$ (二倍性雄)

B. R. Speicher ('33, Whiting '35b による) の實驗に依れば、或る *fu* 雄 (*fu-X* #1) を正常ホモ雌に交配して得た一群の雌 (*Y/fu-X* #1) に其父 (*fu-X* #1) を退交雑すると、次代の雌に *fu* が著しく少くなり、他の *fu* 雄 (*fu-X* #2, *fu-Y*) を退交雑すると次代の雌に *fu* が著しく少くなる場合と、著しく多くなる場合と、*fu* と + とが略々等數生ずる場合 (以下夫々“少”, “多”, “等”と略記する) と三種ある。又一の *fu* 雄が或る *fu* 雄の娘なる一群のヘテロ雌と交配した時, “多”と“少”, “少”と“等”が生ずる事は決してないが, “多”と“等”とは生ずるといふ。此現象

第 3 表 *fused* の伴性遺傳

親		半數性雄		二倍性雄		雌		<i>fu</i> 雌の割合
		<i>fu</i>	+	<i>fu</i>	+	<i>fu</i>	+	
<i>fu-X/Y</i> × <i>fu-X</i>	非交叉型	<i>fu-X</i>	<i>Y</i>	<i>fu-X/fu-X</i>			<i>Y/fu-X</i>	少
	交叉型	<i>fu-Y</i>	<i>X</i>		<i>X/fu-X</i>	<i>fu-Y/fu-X</i>		
<i>fu-X/Y</i> × <i>fu-Y</i>	非交叉型	<i>fu-X</i>	<i>Y</i>		<i>Y/fu-Y</i>	<i>fu-X/fu-Y</i>		多
	交叉型	<i>fu-Y</i>	<i>X</i>	<i>fu-Y/fu-Y</i>			<i>X/fu-Y</i>	

は第 3 表に示す如く *fu* と性因子との聯關を示すものであるが“等”の場合はそれのみでは説明がつかず、Whiting ('35b) は轉座により *fu* と性因子との聯關がなくなつたのであらうと考へた。

更に Bostian ('35a) に依り、二倍性雄が區別出来る様な交配に於ては豫想の如く雌に於て *fu* が多い場合には二倍性雄には *fu* が少く、逆の場合には二倍性雄には + が多い事が分つた。尙二倍性雄を含め交配では *fu* と + が等數生ずる事が指摘された (Whiting '35b)。 *fu* と性因子との交叉率は 8.6-17.6% とされてゐる (Whiting '40a)。 *fu* 以外の因子に就ても 12 因子に對して伴性現象の有無が調べられたが、何れも *fu* の場合の様な現象を示すものはなかつた (Whiting '35b)。然し *fu* と關聯する因子には、*sk*, *r*, *gl*, *sb* が知られてゐる (Anderson & Whiting '39)。

b) 補足的性決定説の補助説。

補足的性決定説に依れば、受精卵から生ずる個體の半數は雌となり、半數は二倍性雄となる筈である (第 2 表)。然るに前述の如く二倍性雄は異系交配には全然現れず、同系交配に於ても一般に極めて少い。之は單に二倍性雄の生存力が低い事のみでは説明がつかない。何故なら全然二倍性雄を生じない異系交配では同系交配に比し、卵の孵化率高く、幼蟲や蛹の死亡率少く、子孫數多く、雌の割合は同系の場合の二倍もある事が知られてゐるからである (A. R. Whiting '25, Bostian '35b)。斯く異系交配に二倍性雄の出現せぬ事を説明するために提出された諸説には (1) 性轉換説 (Whiting '35b), (2) 選擇受精説 (Whiting '33a, c, '35a, b, c), (3) 同義因子説 (Snell '35), (4) 複對立因子説 (Bostian '39, Whiting '39a, c, '40a) があるが、(1) は當時證據不充分的爲、單なる暗示に留り、(2) は Dordick ('37) に依り示された異系交配に於ける *fu* の伴性現象の消失を説明し得ぬため放棄された (稻葉 '43 参照) から、茲に考慮を要するのは (3) (4) の二説である。(3) の同義因子説 (multiple-factor theory) は性決定に數對の互に獨立した同義因子 (*XY*, *ZW*, ...) が關與してゐると考へるもので、Bostian ('34) の實驗に依つて示された二倍性雄の出現率が淘汰に依り増大するといふ事實に基いたものである。此説によれば系統によつて異なる因子の對が、性決定の主因子となる事を假定するから、異系交配に於ける *fu* の伴性現象の消失する事實や、同系交配に於ても時として *fu* が伴性現象を示さぬ事がある事實をも説明するが、他方此説に従へば理論上 *fu* と別の關聯群にある他の伴性因子の出現が期待されるが、現在では斯様な因子は未だ發見されて居らず、又 *fu* が永久に伴性因子たる事を消失した系統を淘汰により作る事が可能な筈である。ところが Bostian ('39) に依れば *fu* の伴性現象の現れぬ交配から選んだ兄妹より始めて、以後近親交配をつゞけ淘汰を重ねて F_{20} にも及んだに拘らず、毎代 *fu* の伴性現象を示す交配が分離して現れ、永久に *fu* が伴性を脱した系統を作る事は不可能であつた事、又 *fu* が伴性現象を示す場合には必ず二倍性雄が現れ、然らざる場合には決して現れない事が強調され、之等の點は同義因子説では説明が困難であるから、同説の根據は薄弱なりと結論された。

而して之に代る説として提出されたのが (4) の複對立因子説 (multiple-allele theory) で、一對の性因子の代りに多數の複對立關係にある性因子 *xa*, *xb*, *xc* ... 等が性決定に與ると考へる。此説に依るとどんな交配でも同系型 (例へば *xa/xb* × *xa*) 即ち受精卵の半數が雌 (*xa/xb*) に、半數が二倍性雄 (*xa/xa*) になるものと、異系型 (*xa/xb* × *xc*) 即ち全部が雌 (*xa/xc*, *xb/xc*) になるものと何れかに分けられる。近縁系統間の交配は全部異系型となり、半近縁系統間のそれは半數が同系型、半數が異系型となる。*fu* は常に伴性因子であるが異系型交配では其伴性現象がかくされるのである。既知の事實を此説に照してみると、例へば Speicher ('33) の實驗は一群のヘテロ雌を *fu* 雄と共通交配するとき、其子の *fu* 雌が“少”となるのは父と祖父とが同じ性因子をもつ場合で父と祖父の性因子が異なる場合、母系の祖母のもつ性因子と父のそれとが同じなら

ば“多”と“等”とを生じ、異れば全部等となるが、“等”と“少”とは同時に生じ得ないわけであつて、Speicher の見た事實とよく合ふ。然るに同義因子説では之は説明の出来ぬ所である。

又 Bostjan ('39) の淘汰實驗は三つの複對立因子が關與してゐるものとすれば、淘汰の出發點では $xa/fu \cdot xb \times fu \cdot xc$ 、以後の近親交配に選ばれる組合は次の通りである。

(1) 伴性現象を示さぬ交配

(a) $xa/fu \cdot xc \times fu \cdot xb$ (非交叉型同志)

(b) $xb/fu \cdot xc \times fu \cdot xa$ (交叉型同志)

(2) 伴性現象を示す交配

(a) $xa/fu \cdot xc$ (非交叉型) $\times fu \cdot xa$ (交叉型)

(b) $xb/fu \cdot xc$ (交叉型) $\times fu \cdot xb$ (非交叉型)

故に毎代伴性現象を示さぬ交配を選んで淘汰を續ける限り、此關係がいつまでも保たれる事が分るが、同義因子説では近縁交配を重ねれば二倍性雄の割合は益々増加する筈で、斯く近縁交配を重ねた後でも二倍性雄の出ない交配が常に分離して現れる事は説明困難である (Whiting '40a)。

筆者は先に ('43) 此兩説の可否は異系交配の F_1 雌に其息子を退交雑する場合に fu の伴性現象が再現するか否かに依つて決定されるであらうといふ事を指摘した。即ちかかる退交雑に於て兩説に依る期待を比較すれば第 4 表の通りである。

第 4 表

異系交配 F_1 雌に息子を退交雑せる場合に伴性現象の有無の検討

(1) 同義因子説に依る期待

(最簡單な場合として二對の同義因子 XY, ZW が關與し、 fu は XY に聯關、交叉率 10% とす)。

(a) (b) (c) (d)
 $fu \cdot XY \cdot ZW \text{ ♀} \times \text{息子}$ $fu \cdot XZ$, $fu \cdot XW$, $fu \cdot YZ$, $fu \cdot YW$
 (交叉型) (交叉型)

息子 F_2	二 倍 性 雄		雌	
	fu	+	fu	+
(a)	9	1	11	19
(b)	9	1	11	19
(c)	1	9	19	11
(d)	1	9	19	11

(2) 複對立因子説に依る期待

(a) (b)
 $fu \cdot xa/xb \text{ ♀} \times \text{息子}$ $fu \cdot xa$, $fu \cdot xb$
 (交叉型)

息子 F_2	二 倍 性 雄		雌	
	fu	+	fu	+
(a)	9	1	1	9
(b)	1	9	9	1

即ち同義因子説に依れば退交雑に於ては伴性現象が不明瞭となるべく、之に反し複對立因子説に依れば同系内交配と同様の明らかな伴性現象が現れる筈である。

其後 *H. pectinophorae* に於て得られた劣性體色突然變異 *ebony* が伴性因子なる事が分り、之を用ひて上記の點を吟味する事が出来た。以下にそれを述べる。

IV. *ebony* の遺傳現象

a) *ebony* の伴性遺傳

H. pectinophorae に於て筆者は 9 劣性因子に就き、伴性現象の有無を検べた。即ち姉妹同志の一群のヘテロ雌を單一の劣性雄と共通交配した。結果は次表に示す通りである。

第 5 表 伴性現象の検査

因子名	親	交配數	雄		雌	
			<i>a</i>	+	<i>a</i>	+
<i>small eye</i>	<i>se/+ × se</i>	6	19	33	16	18
		4	86	90	64	47
<i>curved</i>	<i>cu/+ × cu</i>	12	49	41	54	39
		4	46	72	64	82
		6	80	81	91	77
		2	23	10	15	21
<i>white</i>	<i>wh/+ × wh</i>	6	13	24	21	25
		3	25	21	29	22
		3	7	7	11	9
<i>black</i>	<i>bl/+ × bl</i>	8	40	47	51	66
		2	54	39	19	19
		2	28	24	12	18
		2	54	41	32	28
<i>small wings</i>	<i>sw/+ × sw</i>	8	83	86	77	97
<i>bald</i>	<i>ba/+ × ba</i>	3	69	74	80	76
<i>yellow body</i>	<i>yb/+ × yb</i>	2	48	38	20	21
<i>deformed</i>	<i>df/+ × df</i>	3	43	41	107	106
<i>ebony</i>	<i>eb/+ × eb</i>	4	78	86	15	64
		5	54	69	65	20

即ち *ebony* (*eb*) 以外の因子では劣性雌と + 雌との數に明らかな差が認められず、性因子との聯關々係を暗示する様なものはないが、*ebony* の場合には兩者の數にかなりの著しい差が認められ、而も *eb* 雌の著しく多い場合と、少い場合とがある事が分る。*ebony* は體色が正常の黃褐色に對し、黒紫色を呈する極めて見分け易い形質である。

そこで此 *ebony* に就き多數の退交雜實驗を行つたところ、豫期の如く *eb* 雌の多い場合、少い場合、半數を占める場合が判然と區別出来た。即ち第 6 表に示す如く、斯様な共通交配群の總數 76 の内 34 (第 6 表 a) に於ては全部“少”となり、12 群 (第 6 表 b) では *eb* 雌の“少”と“等”

とが混ざるか、又は“等”のみ(稍“少”に偏する)となり、16群(第6表e)に於ては全部“多”，残りの14群(第6表d)に於ては“多”と“等”とが混ざるか、又は“等”のみ(稍“多”に偏する)となつた。而して“少”と“多”とが同一群に混ざる事はなかつた。

第 6 表 $eb/+$ 雌群 $\times$ eb 雄共通交配

	eb 雌の割合	群 数	交 配 数	雄		雌	
				eb	+	eb	+
a	少	34	109	549	684	234	1050
b	少 と 等	12	38	221	254	424	639
c	多	16	32	324	346	498	138
d	多 と 等	14	44	276	373	518	257

今一群内の個々の交配を分けて“少”のみ(第7表a)，“多”のみ(第7表b)，“等”のみ(第7表c, d)を夫々總括したものを第7表に示す。表に明らかなる如く，雄に於ては(a)(b)(c)

第 7 表 $ebony$ の 伴 性 現 象

	eb 雌割合	交配数	雄		雌		eb 雄 %	eb 雌 %
			eb	+	eb	+		
a	少	120	619	765	297	1249	44.72 ± 1.33	19.31 ± 1.00
b	多	53	485	576	802	204	45.71 ± 1.53	79.72 ± 1.27
c	等	28	141	173	365	440	44.90 ± 2.81	45.34 ± 1.75
d	等	23	119	143	214	191	45.42 ± 3.09	52.84 ± 2.48

(d)を通じ， eb の割合に差が認められない。然るに雌では著しい差を示す。(a)に於ては eb 雌は交叉に依り生じたもので，(b)に於ける eb 雌は非交叉型として現れたものと解せられ，此兩者より eb と+との生存力の差を考慮して eb と性因子との交叉率を求むれば， $\sqrt{297 \times 204} : \sqrt{1249 \times 802}$ 即ち $19.73 \pm 0.79\%$ となる。(c)は“少”と混じて現れた“等”，(d)は“多”と混じて現れた“等”であるが，一組の中に“等”と“多”又は“等”と“少”とが混ざる場合，一方が他の二倍に達しないものを“等”とみなしたから，子孫数の少数のため，(c)では“等”の中に“少”が入り，(d)では“多”が入つてゐるのは當然で(c)では50%より稍少く，(d)では稍多くなる。

第 8 表

雌番號	eb 雌の割合	雄		雌	
		eb	+	eb	+
1	等	6	7	22	16
2	多	4	6	7	0
3	等	4	2	3	2
4	少	9	8	2	13
5	多	8	9	11	4

同一交配群の内に“多”と“少”とは混じらないのであるが、今同一 *eb* 雄の娘なるヘテロ姉妹を夫々、別々に *eb* 雄と交配すると、次の例に示す如く“等”、“多”、“少”が現れる(第8表)。

又同一 *eb* 雄の娘なるヘテロ姉妹を二群に分け、一群は其兄弟の *eb* 雄に、他群は保存系統の *eb* 雄に交配したところ、前者は“少”を示し、後者は“多”を示した(第9表)。

第 9 表

群	<i>eb</i> 雌の割合	雌 番 號	雄		雌	
			<i>eb</i>	+	<i>eb</i>	+
I	少	1	4	9	2	14
		2	5	4	3	10
		3	11	11	5	19
		4	6	8	3	13
		計	26	22	13	56
II	多	1	9	12	16	9
		2	9	11	15	6
		3	4	1	4	0
		計	22	24	35	15

以上の事實から結論されるところは *ebony* も *fused* の様に性染色體上にある因子で、性因子との交叉率は略々 20% である。同一 *eb* 雄の娘なるヘテロ雌群に配しても、“多”を生ずる雄と“少”を生ずる雄と二種ある事、同一交配群内には“多”と“少”とは生ぜず、“多”と“等”、“少”と“等”とは生ずる。*ebony* に於て見られた之等の現象は *fused* に於て既に知らるゝ事實と殆ど一致するが、只“等”と“少”とは混じらない事が Speicher の實驗('33)に於て特記される事實であつたのに反し、*ebony* の場合には之が起る。第10表に其二例を示す。

第 10 表 *eb/+* 雌群 × *eb* 雄共通交配内に“等”と“少”の出現

	雌 番 號	<i>eb</i> 雌の割合	雄		雌	
			<i>eb</i>	+	<i>eb</i>	+
例 1	1	等	11	4	13	19
	2	少	7	5	5	17
	3	少	0	2	2	17
	4	等	6	15	16	12
	5	等	2	0	5	6
例 2	1	等	1	4	7	8
	2	少	4	3	4	12

b) 異系交配に於ける伴性現象の消失

異系交配に於て *ebony* の伴性現象が現れぬか否かを検べるために、或る *eb* 雄の娘なる一群のヘテロ雌を二つ以上の群に分け、其一には兄弟の + 雄を、他には異系統の + 雄を共通交配し

第 11 表 異系交配に於ける *ebony* の伴性現象の消失

實驗 番號	組番號	父(+)	母 (<i>eb</i> /+)	<i>eb</i> 雄	+雄	<i>eb</i> %	<i>eb</i> /+雌	+/+雌	<i>eb</i> %	+/?雌*
I	a	東京系	1	43	46		80	84		26
			2	2	1		6	5		0
			3	27	45		46	54		24
			計	72	92	43.9±3.87	132	143	48.00±3.01	50
	b	東京系	1	3	16		7	16		4
			2	8	12		21	21		0
			計	11	28	28.2±7.20 ⁸⁾	28	37	43.08±6.14	4
	c	公主嶺系	1	26	34		45	45		56
			2	15	30		37	16		49
			3	18	29		37	24		46
			4	20	24		25	18		24
			計	79	117	40.31±3.50	144	103	58.30±3.14	175
	d	同系 (兄弟)	1	7	12		10	9		7
			2	45	47		53	12		17
			3	38	62		45	14		24
			計	90	121	42.65±3.40	108	35	75.52±3.59	48
II	a	東京系 (<i>cu</i>)	1	35	55		58	55		52
			2	15	7		10	11		4
			計	50	62	44.64±4.69	68	66	50.76±4.32	56
	b	同系 (兄弟)	1	32	40		13	4		10
			2	27	40		11	8		12
			計	59	80	35.25±4.05	24	12	66.67±7.85	22
III	a	臺北系 (近縁)	1	8	19		16	6		5
			2	6	8		6	1		2
			3	9	9		9	2		1
			4	11	9		9	4		2
			計	34	45	43.04±5.57	40	13	73.58±6.05	10
	b	同系 (兄弟)	1	11	6		3	15		3
			2	10	10		4	31		3
			3	4	13		4	15		5
			計	25	29	46.30±6.64	11	61	15.28±4.72	11
IV	a	公主嶺系	1	4	9		16	14		11
			2	7	15		16	25		10
			計	11	24	31.43±7.84	32	39	45.07±5.90	21
	b	同系	1	4	5		27	1		1
			2	2	3		6	12		1
			3	7	8		8	11		2
			4	2	3		10	1		0
			計	15	19	44.12±8.51	51	25	67.10±5.39	4
	c	同系 (兄弟)	1	8	10		24	3		8
			2	16	14		11	3		2
			3	4	7		13	4		1
			4	7	17		23	3		4
			計	35	48	42.17±5.42	71	13	84.52±3.94	15

* 不妊又は子孫數僅少(十雄4以下を生じたもの)のため因子型不明なるもの。

た。*ebony* は X 線処理せる水原系雄と臺北/水原ヘテロ雌との F_2 に出現し、以後水原系統内で傳へたものであるから、異系雄としては東京系 (+ 及び *cu*)、公主嶺系 (+) を選び、比較のため初期以後分離せる臺北系 (+) 雄を交配した。此 F_1 雌には *eb*/+ と +/+ とが混ざる筈であるが表型的に區別が出来ぬため、次代の雄を調査する事に依り其因子型を決定した。其結果は第 11 表に示す通りである。即ち豫期の如く同系交配即ち兄弟又は近縁(臺北系も含まる)雄との交配 6 の内 5 (第 11 表 Id, IIb, IIIa, IVb, IVc) に於ては *eb* を含む雌の割合が多く ($75.00 \pm 2.18\%$), 1 (IIIb) に於ては少くなつてゐる ($15.28 \pm 4.72\%$)。然るに異系交配 5 に於ては何れも *eb* を含む雌の割合は略半数に近いが、半数より少いもののみ (Ia, Ib, IVa) を集めると $46.71 \pm 2.46\%$ となり、半数より多いもののみ (Ic, IIa) を集めると $55.64 \pm 2.54\%$ となり、同系交配との差は“多”群に於ては $19.36 \pm 3.35\%$ 、“少”群に於ては $31.43 \pm 5.32\%$ である。之に反し雄に於ては少數の例外を除き³⁾、何れも *eb* の割合は略々同じである。以上の結果より異系交配に於ては *ebony* の伴性現象は完全に消失する事が明らかである。

c) 異系交配直後の近親交配に於ける伴性現象の再現

先に述べた如く同義因子説に従へば異系交配の F_1 雌にそれ自身の息子 *eb* を退交雑すれば、伴性現象は明瞭にならない筈である。今第 4 表に於て *fu* の代りに *eb* が關聯し、性因子との交叉率を 20% とするとき、かゝる退交雑に於ける *eb* 雌の割合は同義因子説に依れば 60% か 40% となる。之に反し複對立因子説に依れば *eb* 雌は 20% 又は 80% となる筈である。

かゝる二つの期待に基づき前述の異系交配 (第 11 表 Ia) に於ける F_1 ヘテロ雌にそれ自身の産んだ *eb* 雄を交配した。其結果は第 12 表に示す如く、斯様な退交雑 21 の内 18 では *eb* 雌が著しく少くなり、3 交配では著しく多くなり、同系内に於けると同様明らかな伴性現象が現れた。之等の交配中“少”を示すものは非交叉型の息子により、“多”を示すものは交叉型雄により退交雑されたものであるから、それより交叉率を求むれば $14.28 \pm 7.63\%$ となる。以上の結果は同義因子説よりも複對立因子説に有利である。

第 12 表 異系交配直後の近親交配に於ける伴性現象

<i>eb</i> 雌の割合	交配數	雄		<i>eb</i> 雄 %	雌		<i>eb</i> 雌 %
		<i>eb</i>	+		<i>eb</i>	+	
少	18	210	209	50.12 ± 2.44	69	487	13.37 ± 1.49
多	3	27	47	$*36.49 \pm 5.59$	61	13	82.43 ± 4.64

* 註 3 参照

V. 論 議

膜翅類の性決定は古くより興味をもたれた問題であるが、半数性が雄を、倍数性が雌を決定するとして一應解決されたかに見えた。處が一般の性決定に關して Goldschmidt や Bridges より因子平衡説が提唱せられ、之が動、植物界に遍く適用される様になつて以來、半数性の雄の問題は謎となつてゐたのである。更に コマユバチ に於て近親交配に二倍性雄が規則的に出現する

3) ,第 11 表 Ib, IIb, IVa, 特に Ib に於て *eb* 雄の割合が少い理由は明らかに分らないが、此系統には *eb* 雄の生存率を低める變更因子が含まれてゐる事が想像される。何故なら次の F_1 退交雑實驗に於て此系統 (Ia) の或る雌が同様著しき *eb* 雄の低率を息子と交配前に示した (第 12 表*)。

事が知られるに及び、雌の染色體が單に雄のその倍加でない事が明らかとなり、從來最も簡單と考へられてゐた此類の性の決定は、實はもつと複雑なものである事が分つた。

Bridges ('25) の因子平衡説だけでは半數性の雄の問題は解釋が出来ないので、Goldschmidt ('20), Schrader & Sturtevant ('23), Castle ('30, '34) は夫々之に此問題に當て嵌まるやうな變更を加へた (Schraders '31 参照)。然し何れもコマユバチで知られた多くの事實を具體的に説明するには甚しく不十分である。

Whiting ('33) は始めて此類の性決定に對し補足説を提唱した。即ち半數性の雄に性因子に關して二種ある事が假定されたのである。此各々は其まゝ重複しても雄を生ずるが、別種のものが出會へば相補足して雌を生ずると云ふのである。此説はコマユバチの擬雌雄モザイク及び fused 因子の伴性遺傳に根據を有する。尙 アラムシコバチ (*Pteromalus puparum*) (Dozorzeva '36a) の red 因子及び本文に示した如く、*H. pectinophorae* に於ける ebony 因子も同様な伴性遺傳をする事が知られてゐる。又 *Pteromalus* (Dozorzeva '36b) では細胞學的に二種の雄が區別せられる。即ち半數性雄の一は J 型、他は V 型の染色體を含み、二倍性雌の染色體中には此兩者が含まれてゐる。故にこの補足的性決定説に於ける半數性雄に二型ありとする考へは遺傳的のみならず、細胞學的證據も具へてゐるといへる。

複對立因子説の批判 補足的性決定説は異系交配の生殖現象を説明するために補助説を必要とした事は前述の通りで、選擇受精説 (Whiting), 同義因子説 (Snell), 複對立因子説 (Whiting, Bostian) が其主なるものである。このうち選擇受精説は異系交配に於ける *fu* の伴性現象の消失 (Dordick '37) が知らるゝに及んで、不適當なる事が分つた。同義因子説は *fu* が性因子と獨立遺傳をなす様な系統を純粹に作る事が出来ぬ事、近親交配を重ねても二倍性雄の現れぬ場合がある事 (Bostian '39), 及び筆者が本文中に示した様に異系交配の直後の近親交配に於ける *ebony* の伴性現象の再現を説明する事が出来ぬ、從て現在では複對立因子説が最もよく既知の事實を説明する様であるが、此説に關しても次の諸點を吟味する要がある。

(1) 性因子の概念 性決定に關する因子の數や其座に就ては様々の意見があるが、一般に個體の性が雄性決定因子と雌性決定因子の量的平衡に依つて決定されるといふ事は誰しも認めてゐる所である。

Whiting ('33a, c, '34b, '35b, c) は其補足的性決定説に於て、一對の染色體 XY 上にある性因子 (sex-factor) *F*, *g* と *f*, *G* (或は *F* と *g* は完全に聯關するから單に一對の性因子 XY) を假定し、優性因子 *F* と *G* (或は *X* と *Y*) はヘテロの場合に補足的作用により雌を生ずるとし、*Fg* 又は *fG* 及び *FgFg* 又は *fGfG* は雄を生ずるとした。後この一對は *xa*, *xb* と書改められ (Whiting '40a), 更に *xa*, *xb*, *xc* なる複對立因子に改められた (Whiting '39a, c, '40a)。しかし何れにしても茲にいふ“性因子”なる概念は漠然としたもので雄性因子か雌性因子かも明らかでない。假に此優性因子が雌性決定因子としても、雄性決定因子は何處にあるか示されてゐない。

又 Sturtevant ('41) が批判した如く、此“性因子”の作用を考へるとき、互に相手の生じない補足的物質を生じ、之等の物質の相互反應に依り雌が生ずる様な二つの對立因子の存在を假定する事は可能であらうが、更に之等の各々に補足的に働いて雌を生ずる第三の對立因子を考へる事は困難である。況や Whiting の説から豫想される多數の複對立因子の存在を認めるとするならば、今迄考へられてゐた様な因子の作用では理解が困難で、新しい説明が考へられねばならぬ。

(2) 性因子と伴性因子との交叉率に就て Whiting に依れば所謂“性因子”は性染色体上に略々其座が決定せられてゐて、伴性因子 fu との交叉率は 15% 内外とされてをり、 fu と同一聯關群にある sb と fu との交叉率は $33\frac{1}{8}\%$ で性因子は sb と fu との間にあるといふ (R. J. & M. T. Greb '40) が、茲に注意すべきは fu と性因子との交叉率が實は實驗者に依つて様々の異なる値を示してゐる事で、筆者が先に ('43) 指摘した如くその値は 3.8% から 27.5% 迄の開きを示すが、その理由は少しも説明されてゐない。之亦普通の交叉に於て見られぬ現象として説明を要する。

複合性因子説 (compound sex-factor theory) Whiting の複對立因子説に依つて解明せられてゐない以上の點を考慮して、筆者は此類の性決定を次の様に考へたい。

コミュバチに於て性染色体 (X) にある性因子は雄性を決定する因子で fu 又は eb は之と聯關するものである。雌性決定因子は他の染色体 (常染色体) 上に分布してゐるものと考へられ、それらは強さを異にするものが多數にあり、累積的效果をもつものとする。勿論これらのほかに常染色体にある雄性決定因子、性染色体上にある雌性決定因子も假定出来るが、上記のものが主因子で他は變更因子に過ぎないと考へる。

而して X 染色体上の比較的廣い範圍を占める部分が、雄性決定作用をもつのであつて (第 1

第 1 圖 X-染色体地圖

第 2 圖 雄性決定因子の配列

圖), 而も此雄性決定の主なる作用は系統によりそれぞれ固有の小區域に偏在してゐると考へられる。今これら小區域に偏在する雄性決定小因子をそれぞれ $xa, xb, xc, \dots$ 等と名づけるならば、之等の因子は互に雄性決定作用に於て共通部を有するものもあり、然らざるものもあるが、一聯の複對立關係を有し全體として雄性決定複合因子となるものである (第 2 圖)。

半數の状態では X の雄性因子の強さが常に常染色体 (A) の雌性決定力に打勝つて雄となる。倍數の状態

では異系の雄性決定小因子同志ならば共通部がなく (例へば xa, xe) ヘテロになり其雄性決定力は A の累積的な雌性決定力に劣り雌が生ずる。同系交配に於ける受精卵では雄性決定小因子の間に多くの共通部があるか (xa, xb), 又は完全にホモ (xa, xa) となるから、其雄性決定力は A の雌性決定力に勝り、二倍性雄となる。然し雄性決定小因子がホモではないが、可成り多くの共通部を有する場合 (例へば xa, xb) A に強い雌性因子が存在すれば雌となり、弱い雌性因子がホモになつた場合に限り二倍性雄となる。斯く假定すればヘテロ姉妹から成る同一交配群内に eb 雌の“少”と“等”とを生じた事が説明出来る (第 3 圖)。之は複對立因子説では説明が出来ない。勿論此説に依つても“多”と“少”とは同時に生じ得ない。

常染色体にある種々の形質因子 (例へば *H. pectinophorae* に於ける *black, white, curved*) は異なる強さの雌性決定因子を標づけるもので、*black* や *white* と聯關する雌性決定因子は弱く、*curved* のそれは強いと考へられる。即ち *black* 系統では弱い雌性因子がホモになつてゐると考

へられ、此系統の近親交配には二倍性雄を生ずる率が多いが、*curved* 系統では比較的強い雌性因子が存するため二倍性雄を生ずる率が少い、而して此類の雄性決定は *Drosophila* や *Lymantria* の場合と異り雄性因子と雌性因子の平衡がある閾域に達する事が必要で、それ以下では雌となり中間の間性は現れない。

雄性決定複合因子がかなりの擴がりを有し、複對立小因子の遺傳的な意味での線狀配列を假定すれば *fu* と“性因子”との交叉率が場合により異なる事も説明せられる。又 Sturtevant の抱いた多數の複對立因子の作用の方法に對する疑問にも答へ得られる。

斯様な複合因子の考へは最近 (1935 以來) Muller 一派の *scute* 因子の研究に依り進められて來た因子の新しい概念に一致するものである。即ち今まで單一の考へられてゐたものが更に切斷、増殖の單位となる小部分に區別出來、又個々の獨立の因子と考へられてゐた近接因子の間に明らかな限界がなく、因子間の共同作用や作用範圍の重複が見られる様に

第 3 圖 $eb-xa/xc$ 雌群 × $eb-xb$ 雄共通交配内に eb 雌の少と等の出現を示す模式圖。
 圖中 A_1, A_2 は常染色体、垂直線の長さは雌性決定因子の強さを示す。

性決定が単一因子に依るか、多数の同義因子に依るかは最も永く論ぜられた問題であり、今も尙解決されてはゐない。*Drosophila* に於て X 染色体の一部に性因子の存在を暗示する Patterson ('31) の研究と、X 染色体に性因子の単一な位置を認めぬ Dobzhansky & Schultz ('31, '34) の研究との対立は有名であるが、斯様な性決定単因子對多因子の論争には最近に至るも互に相反する證據が提出せられてをり、Patterson ('38) の如きは單因子の決定と多因子の決定と何れの機構も働くのであつて、個々の場合が何れに屬するかは實驗的に決定しなければならぬとさへ考へてゐる。Muller 一派とは別に Goldschmidt (1937 年以來) は更に強く因子の舊概念即ち染色体の上に珠數玉のやうにならぬ因子の概念を捨て去り、染色体全體の物質の正常な配列が其生物の正常の状態を決定するものであり、若しそこに物質の配列換へが起つたらそれが突然變異として現れるもので、或る座の配列換への表型的影響を我々は因子と呼び、同時に起つた他の座の變化を變更因子と呼んでゐるのであるといふ (Goldschmidt '39)。斯る考へに依れば性決定の因子の單一か多數かを考へる事も意味を失ふわけである。此説は今後の研究に依つて検討されねばならないが、コマユバチの伴性因子が廣範圍に互る交叉率を示す事は X 染色体のかなり廣い範圍が性決定に關係してゐる事を示し、これは粒子的な因子の概念に依るよりもむしろ Goldschmidt の考へる如く、染色体全體としての作用を考へ、其或る區域が性に關係した部分であるとみなす事に依り理解されるのではなからうか。

VI. 摘 要

1. コマユバチには普通の半數性雄、二倍性雌の他に近親交配に生ずる少數の二倍性雄、三倍性雌、極く稀に三倍性雄、片親性雌があり、又性異常型として半數性モザイク雄、半數-二倍數モザイク雄、モザイク雌、雌雄モザイク、片親性雌雄モザイク、二倍性雌雄モザイク、擬雌雄モザイク

なつた (Raffel & Muller '40)。かかる因子の新概念を肯定する様な例は次第に追加せられてゐるのであつて、蠶の過剩肢重複對立因子群 (橋本 '41, 市川 '43) に見られる因子間の部分的な相同性や、又テントウムシの翅鞘斑紋因子群 (星野 '43) に於ける從來一因子の形質とみなされてゐたものの中の亜型や、それらの間の部分的な相同性の如きは其例であらう。

ク等の性型があり、尙人爲的に誘起せられた片親性雌、片親性倍數雄がある。

2. コマユバチの性決定説には補足的性決定説 (Whiting) があり、異系交配の生殖現象を説明する補助説の主なるものに同義因子説 (Snell) 及び複対立因子説 (Whiting) がある。

3. 我國のコマユバチ *Habrobracon pectinophorae* Watanabe の *ebony* 因子は *H. juglandis* の *fused* 因子と同様な伴性遺傳をし、性因子との交叉率は 13-33% である。

4. 異系交配に於ては *ebony* の伴性現象は消失する。

5. 異系交配の F_1 雌にそれ自身の息子の *eb* を退交雑すれば再び明らかなる伴性現象が現れる。之は Snell の同義因子説に反證を與へる。

6. Whiting の複対立因子説は性因子の概念の不明な點及び性因子と伴性因子との交叉率の變異の大なる點に對し説明を要する。

7. 以上の點を解明する爲に此類の性決定に對し複合性因子説が提示され、性の決定は次の如く考へられる。

雄性決定因子は X 染色體上にあり、*xa*, *xb*, *xc* ... の如く部分的相同性を有する複対立小因子群から成る複合因子である。*eb* 又は *fu* は之と聯關する。雌性決定因子群は常染色體上にあり、強さを異にするものが種々の形質因子との聯關により標づけられてゐる。半數では常に雄性決定因子が雌性決定因子群に打勝ち雄となる。倍數では雄性決定小因子が、ホモ又は多くの相同部を有する時には二倍性雄となり、相同部が少いか又は全くヘテロの場合には其力は雌性決定因子群に劣り雌となる。

VII. 参 考 文 献

- Anderson, R. L. 1935. Offspring obtained from males reared at different temperatures in *Habrobracon*. Amer. Nat. 69: 183-187.
 — 1936. Effects of temperature on fertilization in *Habrobracon*. Genetics 21: 467-472.
 Anderson, R. L. & Whiting, P. W. 1939. Present status of linkage groups in *Habrobracon*. Genetics 24: 65.
 Benkert, L. H. 1933. The chromosome map of *Habrobracon*. Proc. Penn. Acad. Sci. 7: 120.
 Bishop, D. W. 1937. Induction of dominant lethal effects by X-radiation in *Habrobracon*. Genetics 22: 452-456.
 Bostian, C. H. 1934. Biparental males and biparental ratios in *Habrobracon*. Biol. Bull. 66: 166-181.
 — 1935a. Sex-linkage as shown by biparental males in *Habrobracon*. Amer. Nat. 69: 57-58.
 — 1935b. Biparental males and hatchability of eggs in *Habrobracon*. Genetics 20: 280-285.
 — 1939. Multiple alleles and sex determination in *Habrobracon*. Genetics 24: 770-776.
 Bridges, C. B. 1925a. Sex relation to chromosomes and genes. Amer. Nat. 59: 127-137.
 — 1925b. Haploidy in *Drosophila melanogaster*. Proc. Nat. Acad. Sci. 11: 706-710.
 — 1939. Cytological and genetic basis of sex. Sex and internal secretions. Second edition. 15-63.
 Castle, W. E. 1930. The quantitative theory of sex and the genetic character of haploid males. Proc. Nat. Acad. Sci. 16: 783-791.

- 1934. Possible cytoplasmic as well as chromosomal control of sex in haploid males. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **20**: 101-102.
- Charles, D. R. 1930. Selection for biparental males. *Proc. Penn. Acad. Sci.* **4**: 85-86.
- Dobzhansky, Th. & Schultz, J. 1931. Evidence for multiple sex factors in the X-chromosome of *Drosophila melanogaster*. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **17**: 513-518.
- & —— 1934. The distribution of sex-factors in the X-chromosome of *Drosophila melanogaster*. *Jour. Genet.* **28**: 349-386.
- Dordick, I. 1937. Multiple chromosomes versus differential maturation in *Habrobracon*. *Genetics* **22**: 191.
- Dozorzeva, R. L. 1936a. Sex-linked heredity in *Pteromalus puparum*. *C. R. Acad. Sci. U.S.S.R.* **3**: 335-338.
- 1936b. The morphology of chromosomes in the ichneumon *Pteromalus puparum*. *C. R. Acad. Sci. U.S.S.R.* **3**: 339-342.
- Dunning, W. F. 1931. A study of the effect of X-ray radiation on occurrence of abnormal individuals, mutation rate, viability and fertility of the parasitic wasp, *Habrobracon juglandis* (Ashmead). *Genetics* **16**: 505-531.
- Goldschmidt, R. 1920. Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Gebr. Bornträger, Berlin.
- 1939. Chromosomes and genes. *Amer. Ass. Adv. Sci. Publ.* **14**: 56-66.
- Greb, R. J. 1933a. Effects of X-radiation on production of mosaic males and on sex ratio in *Habrobracon*. *Amer. Nat.* **67**: 88-93.
- 1933b. Effects of temperature on production of mosaics in *Habrobracon*. *Biol. Bull.* **65**: 179.
- 1933c. Production of gynandromorphs in *Habrobracon*. *Proc. Penn. Acad. Sci.* **7**: 117-118.
- Greb, R. J. & Greb, M. T. 1940. The linkage relations of sex factors to two adjacent mutant factors (in *Habrobracon*). *Proc. S. Dakota Acad. Sci.* **20**: 79-83.
- Greenshields, F. 1939. Whiting's hypothesis and *Pteromalus*. A critique of Dozorzeva's study. *Amer. Nat.* **73**: 89-91.
- 橋本春雄 1941. 蠶に於ける聯關の研究 III 過剩肢重複對立遺傳子群. 蠶絲試驗場報告 **10**: 327-346.
- 星野安吾 1943. テントウムシ *Harmonia axyridis* Pallas の遺傳學的研究, VII. 遺傳雜 **19**: 167-181.
- 市川信一 1943. 新重「い形」蠶の遺傳と異常胚子に就て, I. 遺傳雜 **19**: 182-188.
- Inaba, F. 1939a. Diploid males and triploid females of the parasitic wasp, *Habrobracon pectinophorae* Watanabe. *Cytologia* **9**: 517-523.
- 稻葉文枝 1939b. コルヒチン處理に依つて誘起せられたるコマユバチの染色體倍加に就いて. 遺傳雜 **15**: 344-347.
- 1940a. コルヒチン處理に依るコマユバチの染色體倍加に就いて. 第II報 片親性雌の生成. 遺傳雜 **16**: 270-272.
- Inaba, F. 1940b. Impaternate females of the parasitic wasp, *Habrobracon* produced by colchicine treatment. *Proc. Imp. Acad. Tokyo* **16**: 411-413.
- 1941. Polyploidy in *Habrobracon* induced by colchicine treatment. *Cytologia* **12**: 66-78.
- 稻葉文枝 1943. 膜翅類の性決定. 植動 **11**: 394-400.
- Patterson, J. T. 1931. The production of gynandromorphs in *Drosophila melanogaster* by X-rays. *J. Exp. Zool.* **60**: 173-211.
- 1938. Aberrant forms in *Drosophila* and sex differentiation. *Amer. Nat.* **72**: 193-206.
- Raffel, D. & Muller, H. T. 1940. Position effect and gene divisibility considered in

- connection with three strikingly similar scute mutations. *Genetics* **25**: 541-583.
- Schrader, F. & Schrader, S. H. 1931. Haploidy in Metazoa. *Quart. Rev. Biol.* **6**: 411-438.
- Schrader, F. & Sturtevant, A. H. 1923. A note on the theory of sex determination. *Amer. Nat.* **57**: 379-381.
- Snell, G. D. 1935. The determination of sex in *Habrobracon*. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **21**: 446-453.
- Speicher, B. R. & Speicher, K. G. 1940. The occurrence of diploid males in *Habrobracon brevicornis*. *Amer. Nat.* **74**: 379-382.
- Speicher, K. G. 1934. Impaternate females in *Habrobracon*. *Biol. Bull.* **67**: 277-293.
- Speicher, K. G. & Speicher, B. R. 1938. Diploids from unfertilized eggs in *Habrobracon*. *Biol. Bull.* **74**: 247-252.
- Stancati, M. F. 1933. X-radiation and sex ratio in *Habrobracon*. *Proc. Penn. Acad. Sci.* **7**.
- Sturtevant, A. H. 1941. Physiological aspects of genetics. *Annual Review of Physiology* **3**: 41-56.
- Torvik, M. M. 1931. Genetic evidence for diploidism of biparental males in *Habrobracon*. *Biol. Bull.* **61**: 139-156.
- 1933. Chromosomes of *Habrobracon*. *Proc. Penn. Acad. Sci.* **7**: 119-120.
- Torvik-Greb, M. 1935. The chromosomes of *Habrobracon*. *Biol. Bull.* **68**: 25-34.
- Wenstrup, E. J. 1931. Male biparentalism and reciprocal crosses in *Habrobracon*. *Univ. Pittsburgh Bull.* **28**: 1-8.
- Whiting, A. R. 1925. The inheritance of sterility and of other defects induced by abnormal fertilization in the parasitic wasp, *Habrobracon juglandis* (Ashmead). *Genetics* **10**: 33-58.
- 1927. Genetic evidence for diploid males in *Habrobracon*. *Biol. Bull.* **58**: 438-449.
- 1928. Genetic evidence for diploid males in *Habrobracon*. *Amer. Nat.* **62**: 55-58.
- 1933. Eye colors in the parasitic wasp, *Habrobracon* and their behavior in mosaics and in multiple recessives. *Collecting Net* **8**.
- 1934. Eye colors in the parasitic wasp, *Habrobracon* and their behavior in multiple recessives and in mosaics. *Jour. Genet.* **29**: 99-107.
- Whiting, A. R. & Bostian, C. H. 1931. The effects of X-radiation of larvae in *Habrobracon*. *Genetics* **16**: 659-680.
- Whiting, P. W. 1918. Sex-determination and biology of a parasitic wasp, *Hadrobracon brevicornis* (Wesmael). *Biol. Bull.* **34**: 250-256.
- 1921a. Studies on the parasitic wasp, *Hadrobracon brevicornis* (Wesmael). I. Genetics of an orange-eyed mutation and the production of mosaic males from fertilized eggs. *Biol. Bull.* **41**: 42-54.
- 1921b. Studies on the parasitic wasp, *Hadrobracon brevicornis* (Wesmael). II. A lethal factor linked with orange. *Biol. Bull.* **41**: 153-155.
- 1921c. Heredity in wasps. *Jour. Hered.* **12**: 262-266.
- 1922. Genetic mosaics and ontogenetic abnormalities in the parasitic wasp, *Hadrobracon*. *Anat. Rec.* **23**: 94, *Proc. Amer. Soc. Zool. Abstract* **10**.
- 1923a. Conflict of instincts in gynandromorphs of *Habrobracon*. *Proc. Amer. Soc. Zool. Abstract* **140**, *Anat. Rec.* **26**: 5.
- 1923b. The analysis of genetic differences through haploid parthenogenesis. *Eugenics, Genetics and the Family* **1**: 102-105.
- 1924. Some anomalies in *Habrobracon* and their bearing on maturation, fertilization, and cleavage. *Anat. Rec.* **29**: 146.
- 1928a. The relation between gynandromorphism and mutation in *Habrobracon*. *Amer. Nat.* **62**: 59-62.

- 1928b. Mosaicism and mutation in *Habrobracon*. Biol. Bull. 54: 289-307.
- 1931. Diploid male parts in gynandromorphs of *Habrobracon*. Biol. Bull. 61: 478-480.
- 1932a. Asymmetry of wild type traits and of secondary sexual characters in mosaics of *Habrobracon*. J. Exp. Zool. 62: 259-267.
- 1932b. Modification of traits in mosaics from binucleate eggs of *Habrobracon*. Biol. Bull. 63: 296.
- 1932c. Reproductive reactions of sex mosaics of a parasitic wasp, *Habrobracon juglandis*. Jour. Comparative Psychology 14: 345-363.
- 1933a. Sex determination in Hymenoptera. Collecting Net 8: 113-121, 122.
- 1933b. Egg-trinuclearity in *Habrobracon*. Collecting Net 8.
- 1933c. Selective fertilization and sex-determination in Hymenoptera. Science 78: 537-538.
- 1933d. The parasitic wasp, *Habrobracon juglandis* (Ashm.) as laboratory class material. Proc. Penn. Acad. Sci. 7: 116.
- 1933e. Reproductive reactions of gynandromorphs. Ibid. 117.
- 1934a. Egg-trinuclearity in *Habrobracon*. Biol. Bull. 66: 145-151.
- 1934b. Sex-determination in bees and wasps. Proc. Penn. Acad. Sci. 8.
- 1935a. Selective fertilization. Jour. Hered. 26: 17-22.
- 1935b. Sex determination in bees and wasps. Jour. Hered. 26: 263-272.
- 1935c. Genic balance, sex-determination and selective fertilization in Hymenoptera. Proc. Amer. Philo. Soc. 75: 517-520.
- 1938. Decrease in biparental males by X-raying sperm in *Habrobracon*. Proc. Penn. Acad. Sci. 12: 74-76.
- 1939a. Sex-determination and reproductive economy in *Habrobracon*. Genetics 24: 110-111.
- 1939b. The cytogenetics of sex-determination. Proc. 7th. Internat. Cong. Gen. 314-315.
- 1939c. Sex-determination in *Habrobracon*. Ibid. 315-316.
- 1940a. Multiple alleles in sex determination of *Habrobracon*. J. Morph. 66: 323-355.
- 1940b. Sex-linkage in *Pteromalus*. Amer. Nat. 74: 377-379.
- Whiting, P. W. & Anderson, R. L. 1932. Temperature and other factors concerned in male biparentalism in *Habrobracon*. Amer. Nat. 66: 420-432.
- & — 1939. Red, rd (eyes), a second non-autonomous locus in *Habrobracon*. Genetics 24: 90.
- Whiting, P. W. & Benkert, L. H. 1934. Azygotie ratios in *Habrobracon*. Genetics 19: 237-267.
- Whiting, P. W. & Speicher, K. G. 1935. Impaternate daughters of females heterozygous for sex-linked gene in *Habrobracon*. Amer. Nat. 69: 82-83.
- Whiting, P. W. & Stancati, M. F. 1931. A gynandromorph of *Habrobracon* from a post-reduced binucleate egg. Biol. Bull. 16: 481.
- Whiting, P. W. & Wenstrup, E. J. 1932. Fertile gynandromorphs in *Habrobracon*. Jour. Hered. 23: 31-38.
- Whiting, P. W. & Whiting, A. R. 1925. Diploid males from fertilized eggs in Hymenoptera. Science 62: 437-438.
- & — 1927. Gynandromorphs and other irregular types in *Habrobracon*. Biol. Bull. 52: 89-120.
- & — 1930. Genetic studies on the parasitic wasp, *Habrobracon juglandis* (Ashm.). Proc. Penn. Acad. Sci. 4.

Whiting, P. W., Greb, R. J. & Speicher, B. R. 1934. A new type of sex-intergrade. Biol. Bull. 66: 152-165.

Résumé

1. The recessive mutant gene, *ebony* (body color), is sex-linked like *fused* in *H. juglandis*, worked on by Whiting and others, with the crossing-over value between *ebony* and the sex-determining factor ranging from 13 to 33 percent.

2. The sex-linkage of *ebony* entirely disappears in out-crosses, but distinctly reappears by inbreeding even directly after out-crossing. This favors the multiple-allele theory suggested by Whiting more than Snell's multiple-factor theory of sex-determination in this material.

3. These theories are discussed, and a new 'compound sex-factor' theory is proposed.