

C. Tokunaga : 1955. A possible explanation concerning the sex determination mechanism in *Aphiochaeta xanthina* Speiser. Studies No.4 : 65~75 Kobe College Press.

ノミバエの性決定機構に関する一考察

徳永千代子

緒 言

沖縄産ノミバエ *Aphiochaeta xanthina* Speiser で著者が偶発的にえた突然変異 *short arista* (*sa*) は第Ⅲ染色体上劣性因子であるがこの因子が発見後間もなく復帰突然変異を起し実に複雑な遺伝現象を示した。この復帰現象を研究している間に復帰野生型雄が奇妙な遺伝現象の原因となることを発見したのである。即ちこの雄と交配をすると伴性因子は常染色体因子様の分離をするし第Ⅲ染色体因子は伴性遺伝をするようになる。この遺伝現象を理解するためには猩々蠅等で明らかにされているようにX染色体と常染色体との *balance* で性が決定されるという概念では説明不可能である。著者はこれを説明する為にノミバエではY染色体上に強力な雄性決定因子(又は部分)Mがあると仮定し、このMの存在で雄が決定されると考えた。復帰野生型雄ではこの部分が何等かの原因で第Ⅲ染色体上に転座してMが第Ⅲ染色体に関連するようになったと考え又X(I)染色体はこの雄には1対存在すると仮定したのである。このように仮定してはじめて復帰野生型雄との交配で示される伴性因子と第Ⅲ染色体因子との遺伝行動の逆転が一応説明出来る。さてその後この仮定を実証するために研究を続けているがその一段階として*sa*の他に既知第Ⅲ染色体因子 *Delta* (*D*), *brown* (*bw*), *coarse* (*c*) を標識に用いて、これらをもつ第Ⅲ染色体と、復帰野生型雄のMが関連している第Ⅲ染色体Ⅲ-Y(この転座したY染色体部分にMを含む)とをもつ雄をつくりこの雄のⅢとⅢ-Y間の交叉で第Ⅲ染色体上の因子がⅢ-Y染色体のY部分に関連するようになることを証明した。

註：本研究は昭和29年度文部省科学研究費による。

本論文に示した実験の交配はすべて *pair mating* である。

このような特殊な性決定をするようになった系統は *sa* の復帰野生型系統で発見したのみであつたがこれと同様な性決定をする系統を昨年入手した Napoli 産同種の *occhi chiari* 突然変異でも発見したので本論文ではその報告とともにノミバエの性決定機構について更に考察をすすめてみたい。

沖縄産と Napoli 産ノミバエ

第二次世界大戦中日本と欧州で全く独立に同一種を遺伝研究材料としていたことは驚くべき偶然の一致である。沖縄産の系統は 1941 年沖縄本島国頭郡安和の地面で京都大学中村健児教授により採集されたものでその研究は専ら著者により行われてきた。Napoli 産ノミバエに関する研究は Wien 大学 F. Mainx 教授, H. Ondraschek 博士と Milano 大学 C. Barigozzi 教授及び L. Semenza 氏によつて行われた報告がある。両系統とも Paris の E. Séguéy 博士の同定で分類学上では同種と決定されたものである。しかし Barigozzi 等が Napoli 系統は染色体の数や形が沖縄産のものと異なることを公表したので両系統間に亜種程度の相違でもあるかと想像していたがその後 Ondraschek 女史が体細胞染色体を調査してその染色体は著者が沖縄系統でみたのと全く同じであることを認めた。それで Napoli 系統の減数分裂像で染色体を確かめる必要が起つたのである。幸い Mainx 教授と著者との間に両系統の交換が実現し著者は Napoli 系統の野生型と *occhi chiari* (*oc*) 突然変異の分譲をうけ直接調査をすることが出来るようになった。

両系統を比較してみると形態的には何等の相異をも認めることが出来ないし、両系統間の交配も容易である。形態変異の調査の 1 例として翅の巾と長さとの比を沖縄系統, Napoli 系統の野生型及び両系統を交配した F₁ 個体夫々 100 匹につき測定してその変異状態を比較してみたが結果は何れも統計的に意味のある相違はみられなかつた。

染色体についても Napoli 産野生型と *oc* とについて夫々幼虫神経節細胞で体細胞分裂像を、雄の生殖細胞で減数分裂像を調査した。研究方法は専ら Aceto-orcein smear 法を用いた。その結果は沖縄産同種で著者がみた

ものと同じであつたので Barigozzi 等の報告は観察の誤りであり，両系統は全く同一種に属することは疑ない。

Abrupt と *occhi chiari* の連関関係

上述の調査の結果沖繩系統と Napoli 系統は全く同一種であるとの結論に達したので次に Napoli 系統の伴性因子 *oc* と沖繩系統の伴性因子 *Ab* との連関関係を調べる目的で実験を行つた。*Ab* は homo で致死， $0.112 \pm 0.031\%$ の頻度で X から Y に移る部分伴性因子である。*oc* は Ondraschek 女史によれば部分伴性因子で $1.13 \pm 0.25\%$ の頻度で X から Y に移るといふ。分譲をうけたのは *oc* の純粋 stock であつたから X にも Y にも *oc* 因子をもつと推定して実験を行つた。

Ab ♀ に *oc* ♂ を交配した場合の F₁ 分離を第 1 表に示すがこの場合 F₁ に ♀ ♂ とも *Ab* 形質のものが正常個体に比し少いこと，♂ に片翅正常片翅

第 1 表 *Ab* ♀ × *oc* ♂ の F₁ 分離

交 配 例	F ₁ 分 離			
		+	<i>Ab</i> 性異常	翅 Mosaic (<i>Ab</i> と +)
35	♀	568	507	
	♂	653	498	1 1

Ab 形質の Mosaic 1 匹と性異常個体 1 匹を生じていることが注目される。この逆交配即ち *oc* ♀ × *Ab* ♂ の F₁ 分離は第 2 表に示すように *Ab* は伴

第 2 表 *oc* ♀ × *Ab* ♂ の F₁ 分離

交 配 例	F ₁ 分 離					
	♀			♂		
18	+	<i>Ab</i>	<i>Ab</i> 頭部畸型	+	性異常	<i>oc</i>
	1	636	1	638	3	1

性遺伝をしているが例外個体として ♀ に野生型 1 匹と翅は *Ab* 形質であるが頭部の畸型を伴う個体を 1 匹生じ ♂ には *oc* 1 匹と性異常個体 3 匹を生じている。第 1 表と第 2 表に示した交配の F₁ *Ab* ♀ は何れも片方の X

に Ab 因子, 他方の X に oc 因子をもつからこの $F_1 Ab \text{ ♀}$ に $oc \text{ ♂}$ を戻し交配して次代の分離をみた。その結果を第3表に示す。ここでも性異常個体

第3表 $Ab \text{ ♀} \times oc \text{ ♂}$ 又はその逆交配の $F_1 Ab \text{ ♀}$ に $oc \text{ ♂}$ を戻し交配した場合の F_2 分離

交配例	F ₂ 分離						
		oc	oc 頭部畸型	Ab	Ab 性異常	+	$Ab \cdot oc$
103	♀	1606	1	1865	1	175	184
	♂	1632	1	1795		274	184

や頭部の畸型を伴う個体を少数生じている。ここにえた+と $Ab \cdot oc$ 個体は $F_1 \text{ ♀}$ の Ab と oc 因子間の交叉の結果と考えられその組換え率は $10.58 \pm 0.35\%$ となる。

ノミバエでは X と Y 染色体間の交叉で X 上の Ab や oc 因子が Y 上に移ることが判つているので♂での Ab と oc 間の組換え率を調べる目的でさきの $Ab \text{ ♀} \times oc \text{ ♂}$ 交配の $F_1 Ab \text{ ♂}$ (第1表) に $oc \text{ ♀}$ を戻し交配したところ第4表に示すような結果をえた。ここでも性異常個体や頭部や

第4表 $Ab \text{ ♀} \times oc \text{ ♂}$ の $F_1 Ab \text{ ♂}$ に $oc \text{ ♀}$ を戻し交配した場合の F_2 分離

交配例	F ₂ 分離									
		oc	oc 翅畸型	oc 頭部畸型	oc 性異常	Ab	Ab 頭部畸型	Ab 性異常	翅Mosaic (Ab と+)	+
122	♀	1690	1	2	3	1860	2		18	1
	♀							1	1	
	♂	1698	4		1	1940	5	1	48	1

翅の畸型を伴う個体を少数えているが最も予想外なことはこの分離をみると Ab も oc も伴性遺伝の特長を示していないことである。若しこれらが予想通りの伴性遺伝をすれば次代の♀は全部 Ab であり oc に関しては hetero の筈であり, ♂はすべて oc になる筈である。但し X 上の Ab 因子と Y 上の oc 因子間の交叉で少数の例外個体を生ずる可能性があることは言うまでもない。ところが実験の結果は予期に反して, あたかも Ab や

oc が常染色体因子であるかのような分離を示している。このことは直ちに緒言で言及した *sa* の復帰野生型雄の遺伝行動を連想させる。 P_1 交配に用いた *oc* ♂では正常Y染色体にあつた雄性決定部分Mが他の染色体に移つており、この雄では第I染色体が1対あるのではないかと想像されるのである。この想定で第4表の *oc* と *Ab* の分離結果を判断すれば F_1 *Ab* ♂における第I染色体上の *Ab* と *oc* 間の交叉の結果 F_2 に+や *Ab.oc* 個体を生じたと考えられ、その組換率は $2.03 \pm 0.16\%$ となる。

さて、第3表や第4表に示した F_2 分離の+や *Ab.oc* 個体はすべて *Ab* と *oc* 間の交叉結果であるとして組換率を計算したのを示したが念のためにこれら F_2 の+や *Ab.oc* 個体の遺伝調査をしたところ+個体の中に次代に *Ab* を生じたものが少数あつた。このような+個体は *Ab* の表現度が低くて+表型をとつたものであろう。実験に使つた *Ab stock* は表現度も浸透度も高い因子であるからこのようなことは予期していなかつた。従つて F_2 に生じた+個体のすべてを遺伝的に調べていないので正確な数字は言えないがとにかく上述の組換率は何れも実際の数よりもいくらか高いものである。

oc stock の雄における雄性決定部分の位置

Ab と *oc* の交配結果から沖縄系統の *Ab* ♂は正常のYをもつのに Napoli 系統の *oc* ♂の雄性決定部分Mは正常のY位置にないことが推定されたのでこのMを含むY部分がどの染色体に移っているかが問題になる。このことは次の実験結果からMが第III染色体に関連していることを推定した。即ち *y.sa* ♀ {*yellow* (*y*) は部分伴性因子, homoで約半数は死ぬ} に *oc* ♂を交配した16例で F_1 に+♀424匹と+♂478匹の他に性異常♂1匹をえた。

第5表 *y.sa* ♀ × *oc* ♂交配の F_1 +♀ × F_1 +♂の F_2 分離

交配例	F ₂ 分 離									
		+	+	oc	y	sa	oc.y	oc.sa	y.sa	oc.y.sa
50	♀	478		187	216	289	1	104	130	8
	♂	1035	1	439	347	24		13	14	

この $F_1 + \text{♀}$ と $F_1 + \text{♂}$ の交配50例での F_2 分離を第5表に示す。この結果をみると *oc* や *y* が部分伴性遺伝をし *sa* が常染色体因子の遺伝をしてみるとは説明がつかず、この場合、突然変異の浸透度其他に問題点もあるがとにかく *sa* が部分伴性、X染色体上の *oc* や *y* が常染色体因子様の遺伝ををするとして一応は説明される。従つてこのことから *oc* 系統の♂ではY染色体のMを含む部分は第Ⅲ染色体に移っていることが推測されるのである。

論 議

沖繩産ノミバエからえた突然変異は大部分が不規則な遺伝をすることはこれ迄に公にしたがこれらの遺伝現象には未解決のものが多い。例えば表現度や浸透度の低い所謂 rank の低い因子が多い他に rank の高いものでも安定である筈の因子が突然野生型に復帰した例が先ず *sa* で発見され其後 *D* や *Ab* にもみられたり、或因子が時々予期に反した異常分離をしたりする場合等があり、これら、因子の遺伝の異常現象の他にも Mosaic 個体や畸型を生じたり或は性異常個体（間性や Gynandromorph）を生じたりする場合に遭遇している。

前述の沖繩系統 *Ab* や *y* (X) と *sa* (Ⅲ) 因子を Napoli 系統 *oc* と交配した実験で少数の性異常個体や畸型を生じ遺伝的にも例外個体を生じている。特に *Ab* と *oc* を交配した場合、 F_1 や F_2 に生じた頭部畸型個体は何れも顔面がなくなり両複眼が体の正中線の位置で癒合したもので、従つてハエの頭部は癒合した複眼と触角と口器のみとなつたものである。これが更に極端になつて触角も口器も失ひ極めて小さく痕跡的となつた複眼のみが頭部の代りに存在しているので一見して頭部を失つたような外観を呈する個体も1匹あつた。この個体は交配に成功しなかつたが他の交配に成功したものでは F_1 や F_2 にはこのような畸型はみえていない。このような畸型の成因は沖繩と Napoli 系統間の生理的な不調和と考えるよりも

むしろ両系統に共通の特性から来るものと考えたい。例えばこの種の突然変異には染色体異常のようなことが伴う場合が多いという推定をすれば、或突然変異と他の突然変異を交配した場合、両突然変異のもつ染色体異常間の作用で或特定の異常個体を生じやすい結果となるとの考えも可能であろう。*Ab* と *oc* 間の種々の交配で頭部畸型をいくらか生じているのに *y.sa* と *oc* との交配では 1 匹もこの種の畸型をえていないこともこの考えの間接的証拠と考えられよう。性異常個体を生じた原因に関しては沖繩系統からも既に多数の間性或数匹の *Gynandromorph* をえて研究中であるが *Napoli* 系統からもここに示した実験交配以外に間性をえている。これらの成因にも何等かの染色体異常が関与している疑いをもっているが未だ確証をえたわけではなく、何れにしてもこれら性異常個体や畸型の成因に関しては未だ憶測の範囲を出ない。

ここで著者が強調したいことは Y 染色体上の雄性決定部分 M が *sa* 復帰野生型でも *oc* 雄の場合でも等しく第Ⅲ染色体に移つていることについてである。この事実はこのような系統の成因に何か共通の原因があることを想像させる。この点に関して次の様な推測を試みた。即ち、ノミバエの Y 染色体と第Ⅲ染色体には相同な部分が存在する。この部分は真正染色質であるかも知れないが恐らく *heterochromatin* のような性質のものであろう。或は仁物質のようなものかも知れない。Ⅲと Y は時にその部分で接合して Y 染色体のこの相同部分の片方にあつた M を含む部分がⅢに転座するようになるとする推定である。Y の M 部分がⅢに転座することはこれで一応説明はつくとしてもまだ転座した Y 部分以外の Y や、X 染色体の性決定に関する役割についての重要問題が残されている。

現在迄に発見された伴性因子は沖繩系統で 3 因子 (*Ab*, *y*, *tiu*), *Napoli* 系統で 2 因子 (*oc*, *r₄-red*) でこれら因子の存在する X 部分と相同な部分が Y 染色体にあり、しかも X Y 間交叉でこれらの因子は Y 染色体に移ることが判つている。即ちこれら 5 因子はすべて部分伴性因子であり X 染色体特有の部分にある因子は未発見である。細胞学的調査からもノミバエの核型は雌雄同型で未だ性染色体と常染色体の区別さえ明らかでないし、復帰

野生型雄や *oc* 雄の染色体を調べた結果からも正常個体との間の相違を発見していない。従つてX染色体のX特有の部分に関する手掛りは遺伝学的調査からも細胞学的調査からも未だ全然えられていない状態である。著者はノミバエの性決定に関しY染色体に強力な雄性決定因子又は部分が存在しこの部分の存在で雄性が決定されるとする仮説を提唱し、次々に実証的な data をえているがこの雄性決定部分の存在を強調するあまりX染色体の性決定に関する役割の存在を忘れていたものではない。むしろその存在の証拠をえる為の努力を続けているが今述べたように現在の研究段階ではこれを論ずる手掛りをえていないからこの問題に関しては全く未知の状態である。

要 約

1. 沖縄産と Napoli 産のノミバエは全く同一種に属し形態的にも細胞学的にも両者の間に相違がみられない。
2. 沖縄系統伴性因子 *Abrupt* と Napoli 系統伴性因子 *occhi chiari* との連鎖関係を調査した。両因子間の組換え率は雌で $10.58 \pm 0.35\%$ 、雄で $2.03 \pm 0.16\%$ であつたがこの価は *Ab* の表現度が *oc* との交配で低下して+表型をとる場合があるので実際の価より少し高い。
3. *Ab* と *oc* 間の交配で生じた少数の性異常個体や畸型の成因には何等かの形で染色体異常が関与しているらしい。
4. *sa* 復帰野生型系統と同様に *oc* stockの雄との交配では *Ab* も *y* も *oc* も常染色体因子様に分離し第Ⅲ染色体因子 *sa* が部分伴性遺伝を示した。このことから *oc* stock では正常Y染色体の雄性決定部分が第Ⅲ染色体上に移つていることが推定された。
5. 雄性決定部分が正常Y染色体から第Ⅲ染色体に移つた系統を沖縄や Napoli の両系統から発見したのでその成因についてノミバエでは正常Y染色体と第Ⅲ染色体に相同な部分が存在し、時にこの部分でY染色体と第Ⅲ染色体が接合して稀に両者の間で転座が起る結果としてY染色体上の強力な雄性決定部分が第Ⅲ染色体上に移るのではないかと推定した。

Literature

Barigozzi, C. B. & L. Semenza: 1952. A preliminary note on the biology and chromosome cycle of *Aphiochaeta xanthina* Sp.. Amer. Nat., 96 : 123—124

Mainx, F.: 1949. D.I.S., 23 : 69

Ondraschek, H.: 1953. Vererbungsstudien an *Aphiochaeta xanthina* Speis (*Phoridae*). Zeitschr. fur indukt. Abst.-und Vererb., 85 : 347—353

Tokunaga, C. : 1949. Genetic studies on *Aphiochaeta* sp. I. Mutant characters and their mode of inheritance. Jap. Jour. Genet. Sup. 2 : 69—74

.... : 1949. Genetic studies on *Aphiochaeta* Sp. II. The genetic variability of *truncate* mutation. Jap. Jour. Genet. 24 : 128—138

.... : Genetic studies on *Aphiochaeta* sp. III. Reverse mutation found in *short arista* mutant.

a) Jap. Jour. Genet., 26 : 31—40. 1951

b) ibid. 26 : 119—124. 1951

c) ibid. 26 : 125—128. 1951

d) ibid. 27 : 38—47. 1952

.... : 1952. Genetic studies on *Aphiochaeta* sp. IV. Genetic analysis of the peculiar Y chromosome derived from a reversion of the *short arista* mutant. Jap. Jour. Genet. 27 : 100—106

.... : 1953. Lifecycle and Chromosome of *Aphiochaeta xanthina* Speiser from Okinawa. Studies No. 1 : 23—28, Kobe College Press.

.... : 1954. Genetic studies on *Aphiochaeta xanthina* Speiser : The Genetic behaviour of three sex-linked mutants. Studies No. 3: 31—44, Kobe College Press.

Tokunaga, Chiyoko

A possible explanation concerning the sex
determination mechanism in *Aphiochaeta*
Xanthina Speiser.

Résumé

Any morphological and cytological differences could not be detected in a study comparing the Okinawa and Naples strain of *Aphiochaeta xanthina* Speiser. The Linkage tests have been done between two sex-linked genes, *Abrupt* (*Ab*, obtained from Okinawa strain) and *occhi chiari* (*oc*, obtained from Naples strain). The recombination value is $10.58 \pm 0.35\%$ in the female, $2.03 \pm 0.16\%$ in the male, but these values should be corrected because of the lowered expressivity of the *Ab* gene in the cross with *oc* gene. Several deformed and abnormally sexed individuals appeared in the cross between *Ab* and *oc* gene. For an explanation of the appearance of these individuals, the author suggests that, in the mutant of this species there might be some chromosomal aberrations which have some connections with the gene. By the cross between these mutants, such chromosomal aberrations react on each other in some complicated manner, and such specific abnormal individuals occurred as the results.

In the course of these experiments it becomes clear that the male of *oc* stock has a peculiar Y chromosome. In the cross with this male, sex-linked genes *Ab* and *oc* behave as if they are autosomal genes. Therefore the author tried to cross this male with a female which has *yellow* (*y*) genes on each X chromosome and *short arista* (*sa*) genes on each third chromosome. Then it was found that the *oc* and *y* gene segregated like an autosomal gene and *sa* like a sex-linked gene. By these facts the author concluded that this phenomena can be explained by the same hypothesis which was already proposed to explain the similar peculiar genetic phen-

omena which occurred in the reverted wild male from *sa* stock. The hypothesis is that in this species there is a strong male determining part (M) in the normal Y chromosome, and by the presence of this part the male sex is determined. In the male of the reverted wild or *oc*, this part came to be attached to one of the third chromosomes, and have one pair of X chromosomes instead of having one X and one Y chromosome as is normal.

To explain the repeated occurrences of the same translocation from Y to the third chromosome, the author proposes the following assumption. In this species there is a homologous part in the normal Y and the third chromosome. The nature of this part may be euchromatic, but perhaps it is more likely to be heterochromatic or like as an nucleolus substance. Occasionally, normal Y and the third chromosome pair at this homologous part, and then at times, a part of the Y chromosome which contains M becomes translocated to one of the third chromosomes.