

异色瓢虫 *Harmonia axyridis* “单生雌” 异常性比的母系遗传¹⁾

胡 楷

(西北大学生物系, 西安)

前 言

异色瓢虫是一种分布在亚洲的鞘翅色斑类型表现多态现象的物种。根据谈家桢等^[2-4]的早期工作, 色斑类型可分为黄底型和黑底型两大系统。不同类型的杂交试验证明, 它们是由一个单个基因的一系列复等位基因所决定, 杂交子代按孟德尔式规律遗传, 黑色部分为显性, 黄色部分为隐性, 所以双亲的黑色部分均能在杂交子代的同一个体上显现。这种独特的遗传现象称为嵌镶显性遗传, 但其发育遗传迄未搞清。异色瓢虫各型色斑的频率依地理分布区域的不同而变化^[5,6]; 其色斑各型的频率尚存在有季节性的改变^[7], 因此对进化遗传研究也具有一定的意义^[8]。

异色瓢虫的第一性比是由X、Y染色体决定的, 其正常性比为1:1。我们在研究中发现一个很特殊的现象, 即“单生雌”异常性比的母系遗传(SR)²⁾。实际上, 这种现象早为谈家桢等^[9]在贵州湄潭首次发现, 从1只SR♀繁殖到F₄, 产“单生雌”SR子代247♀♀:0♂。在繁殖过的8只雌体中, 有1只产恢复正常性比子代(用rSR表示“恢复正常性比”一词)。

本文着重报道我们再次(1964)在西安重新发现异色瓢虫的“单生雌”异常性比母系遗传的实验结果。

材料与方法

1964年5月10日在西安南郊大雁塔附近麦地里, 采得1只鞘翅色斑非常罕见的类型, 即均色型(equicolor S^E)的雌体。由这只雌体得F₁共计21只, 其鞘翅色斑类型与所预期的一样, 为黄底型及均色型两型, 比率为1:1。但奇怪的是它们都是雌性。我们将保留下来的7只F₁, 全部繁殖, 进行系统的试验研究。

瓢虫的饲养方法采取亲体成对置于玻璃指管内, 并编号; 待产后, 立即将卵块移出孵化。为避免同类自相残食, 每一只幼虫单独置一指管内饲养。日饲新鲜活蚜虫, 以麦蚜虫为主。

本文于1978年12月11日收到。

1) 本工作是在复旦大学谈家桢教授亲切指导下完成的, 并承他和刘祖洞、盛祖嘉教授对本文提出不少宝贵意见, 谨表谢意。

2) “单生雌”异常性比母系遗传, 在果蝇研究中, 用SR代表“异常性比”一词, 本文也采用这种表示方法。

鉴于雄亲的色斑在子代中按嵌镶显性一定比率出现,故可作为父方的标记基因,以证明“单生雌”SR不是孤雌生殖。

本文涉及的异色瓢虫鞘翅色斑类型的名称及其基因符号列于表1,以便检查。

表1 异色瓢虫鞘翅色斑类型的名称及其基因符号

Table 1 The name and the gene's symbol of the type of the color pattern on the elytra of *Harmonia axyridis*

鞘翅色斑类型 The type of the color pattern	色斑简图 The sketch of the color pattern	基因符号 ¹⁾ Gene's symbol
黄底型 <i>Succinea</i>		s
四窗型 <i>Spectabilis</i>		ss
二窗型 <i>Conspicua</i>		sc
黑缘型 <i>Aulica</i>		s ^A
居间型 <i>Intermedia</i>		s ^I
均色型 <i>Equicolor</i>		s ^B
横条型 <i>Transversifascia</i>		s ^T
条点型 <i>Interduo</i>		s ^{Id}

1) 在遗传上黑色部分对黄色部分,黑色为显性,故黑底型基因型以s表示,黄底型以s表示。

试验结果

(一) “单生雌”SR♀的1—6代试验结果

从表2可知,由1只“单生雌”SR♀繁殖到F₆,得SR♀子代460♀♀;恢复正常性比之后(表3),又得“单生雌”的SR♀,计113♀♀,前后共计573♀♀:0♂。

除原始SR♀外,在试验过程中共繁殖了30只SR♀,恢复正常性比的有5只,它们是F₃中的202、203、205、206及F₅中的421。而202、203在产过恢复正常性比子代以后,更换了1只雄配偶,又“单生雌”,其余3只因死去而未能继续繁殖。因此同一只SR♀所产正常性比子代,还是“单生雌”,这与雄配偶的更换有关。

由表2还可看到,1965年5月同期繁殖10只SR♀,有4只表现恢复正常性比(rSR);1965年6—7月,同期繁殖6只SR♀,其中1只恢复正常性比。SR系的产卵时期相近,SR系的恢复与环境温度的影响无关。

(二) 对SR系中恢复正常性比子代的试验

对SR系中的rSR的研究(表3),虽然数据较少,但从以上实验中可以看到,SR系的性比为1♀:1♂。恢复之后能很好地体现1♀:1♂比率。因此数据虽略嫌小,但仍能说明问题。

表2 “单生雌”SR♀的1—6代

Table 2 Results of

代数 Generation	亲本 Parent			
	编号 No.	日/月, 年 Date	♀基因型(来源) ♀ Genotype (origin)	♂基因型(来源) ♂ Genotype (origin)
1	Ob	11/V, 1964	SE _s (野生, Wild)	ss (野生, wild)
2	101	13/VII-15/VIII	SE _s (06)	SI _s (实验室) (lab.)
	102	13/VII-15/VIII	SE _E (06)	SI _s "
	103	13/VII-15/VIII	SE _s (06)	SI _s "
	104	13/VII-15/VIII	SE _s (06)	SI _s "
	105	13/VII-15/VIII	SE _E (06)	SI _s "
	106	13/VII-15/VIII	SE _E (06)	SI _s "
	107	13/VII-15/VIII	SE _s (06)	SC _s , ST _{S^T} "
	108	13/VII-15/VIII	ss (06)	SI _s "
3	201	21-22/VIII	ST _s (101-106)	SSC _s "
	207	6/V, 1965	SES ^T (107)	SAS _A "
	204	5-14/VI	SE _E (101-106)	STS ^T "
	202a	3-10/V	SE _s (101-106)	{ S _s ^A "
	203a	3-10/V	SE _E (101-106)	
	205	3-17/V	SES ^T (107)	{ S _s ^A "
	206	3-17/V	SES ^T (107)	
	202b	VII	SE _s (101-106)	STS ^T "
	203b	VII	SE _s (101-106)	STS ^T "
4	305	V	SC _s (201)	S _s ^A "
	304	V	SC _s (201)	S _s ^A "
	301	V	SC _s (201)	S _s ^A "
	310	V	SC _s (201)	S _s ^A "
	314	V	SC _s (201)	S _s ^A "
	321	IX	STS ^A (207)	STS ^T "
	322	IX	STS ^A (207)	STS ^T "
5	404	23/VI-7/VII	SL (314)	S ^I S ^I "
	405	23/VI-7/VII	S _s ^A (305)	SES ^A "
	424	23/VI-7/VII	S _s ^A (304)	S _s ^A "
	410	23/VI-7/VII	S _s ^A (310)	S _s ^A SE "
	402	23/VI-7/VII	STS ^A (322)	STS ^T "
	421	20/VI-19/VII	S _s ^A (301)	S _s ^A "
6	525	20/VI-19/VII	SE _E (405)	SES ^E "
	524	20/VI-19/VII	S _s ^A (424)	S ^I dS ^T "
	510	20/VI-19/VII	S _s AS ^A (410)	S _s AS ^E "

的试验结果

the 1-6 generations of the “Sonless” SR♀

子代(♀) Progeny		子代(♂) Progeny		备注 Notes
总数 Total	基因型(个体数) Genotype (number)	总数 Total	基因型(个体数) Genotype (number)	
21	S ^E (10) ss(11)	0		
88	S ^E (15) ss(23) S ^E S ^I (20) S ^I (13) S ^C (2) S ^T (1) S ^S (12) S ^E S ^T (2)	0		将子代混在一起计数 (Mixed together)
17		0		
22		0		
9		0		
28		23	S ^E (3) S ^A (11) S ^E S ^A (7) ss(2)	此 2 ♀ 共配 1 ♂, 置同一只指管内, 皆恢复正常性比 (These 2 ♀ which were both mated with the same male all produced bisexual progeny)
13		18	S ^E S ^A (3) S ^E (7) S ^I + S ^T S ^A (8)	同上 (Ditto)
25		0		
20		0		
16	S ^E (18) S ^A (8)	0		
6	S ^S (2) S ^A (4)	0		
9	S ^S (4) S ^A (5)	0		
7	S ^C (4) S ^A (3)	0		
12	S ^I (10) S ^C (2)	0		
34	—	0		
25	—	0		
15	S ^I (15)	0		
14	S ^A (9) S ^E (5)	0		
54	S ^A (54)	0		
15	S ^A (8) S ^E (7)	0		
25	S ^A S ^T (12) S ^T S ^T (13)	0		
20	S ^A (20)	16	S ^A (16)	
2	S ^E (2)	0		
14	S ^I (3) S ^T (7) S ^A (4)	0		
10	S ^A (5) S ^A S ^E (5)	0		

表 3 “单生雌” SR ♀ 恢复正常性比子代后的试验结果

Table 3 Results of the progeny of the “sonless” SR ♀ which restored normal sex-ratio

恢复代数 Restored generation	总代数 Total generations	亲 体 Parent			子代 Progeny	
		编 号 ¹⁾ No.	♀ 性比型(来源) ♀ Type of sex ratio (origin)	♂ 性比型(来源) ♂ Type of sex-ratio (origin)	总数 (♀) Total	总数 (♂) Total
rSR 1	3	303	rSR (202+203 的 rSR 子代)	正常系(实验室 STST)	32	0
		304	rSR (202+203 的 rSR 子代)	rSR (202+203 的 rSR 子代)	22	0
		305	rSR (202+203 的 rSR 子代)	rSR (202+203 的 rSR 子代)	11	11
		306	rSR (202+203 的 rSR 子代)	rSR (202+203 的 rSR 子代)	6	3
		307	正常系(实验室 STST)	rSR (202+203 的 rSR 子代)	8	3
		301	rSR (205+206 的 rSR 子代)	正常系(实验室 STST)	15	0
		302	rSR (205+206 的 rSR 子代)	rSR (205+206 的 rSR 子代)	25	0
rSR 2	4	405	rSR (305)	rSR (305)	4	6
		406	rSR (306)	rSR (306)	28	33
		403	rSR-SR (303)	rSR (307)	10	0
		401	rSR-SR (301)	rSR (-)	9	0

1) 此表编号为 rSR 系的编号与上表无关。

注: rSR 表示恢复正常性比子代, rSR-SR 表示恢复正常子代后又“单生雌”。

Note: The numbers in this table stand for the rSR strain only, rSR-SR show progeny becoming “sonless” again after having restored normal sex-ratio.

1. 以 rSR 中的雄性个体 (307) 与正常系雌体交配, 产正常性比子代, 故 SR 系中的 rSR ♂ 并不传递 SR 状况。

2. 以 rSR 中的雌性个体 (303、301) 与正常系雄体交配, 这种 rSR ♀ 都仍持有 SR 状况的遗传, 产“单生雌”子代, 并且还能继续传递给下一代(见 403、401)。

3. rSR 中的雌性个体与 rSR 中的雄性个体交配, 结果有两种: 有的产“单生雌”(304、302、403、401); 有的产正常性比 (305、306), 比数近似 1:1。似乎在 rSR ♂ 中的恢复能力, 在子代中是分离的部分。

SR ♀ 恢复正常性比的原因, 主要是与雄配偶的基因型有关。由于雄性个体中有恢复者基因型和保持者基因型, 可使同一只 SR ♀ 表现 SR 状况或暂时恢复正常性比, 而在恢复正常性比子代中的雌体仍然持有 SR 状况的遗传, 所以雄性的恢复者基因型可以传递给雄性子代, 但是是分离的。

(三) 野生群体及实验室繁殖的正常系子代性比的统计

我们随机地采集了大量的自然界野生群体, 统计其雌雄比率。从表 4 可以看出, 在异色瓢虫野生群体中, 雌雄比率与理论预期的 1:1 有很大的偏离。不论是 5—6 月或 11 月的样本, 皆以雌性所占比率为多。若将 5—6 月及 11 月的样本分为两组, 作异质性测验, 则 5—6 月的样本, 其雌性比率更为大些。

$$\text{各组 } \chi^2 \text{ 之和} = 37.37 + 58.66 = 96.83 \quad \text{自由度 2}$$

$$\text{总 } \chi^2 \text{ 值} = (1319 + 875)^2 / 2194 = 89.83 \quad \text{自由度 1}$$

$$0.025 > P > 0.010 \text{ (差异显著)}$$

除统计野生群体的雌雄性比外, 我们将实验室所繁殖的正常系子代进一步作雌雄性

表4 野生群体的雌雄性比

Table 4 Sex-ratio of natural Population

年/月 Year/Month	♀		♂		总计 Total	χ^2	p
	个体数 Number	%	个体数 Number	%			
1964—65/5—6	238	66.11	122	33.89	360	37.37	<0.005
1964—65/11	1081	58.11	753	41.06	1834	58.66	<0.005
Total	1319		875		2194	96.03	

表5 实验室繁殖的正常系的雌雄性比

Table 5 Sex-ratio of normal strain were raised in laboratory

亲代对数 Parant pairs	雌性子代 Female progeny		雄性子代 Male progeny		总计 Total
	个体数 Number	%	个体数 Number	%	
16	298	51.03	286	48.97	584

$\chi^2 = 0.2466$ $0.50 < p < 0.75$, 符合 1:1 比率。

比的统计。由表 5 可以看出, 雌性子代占 51.03%, 符合理论预期 1:1 比率。

总结比较野生群体和实验室繁殖记录, 可以认为野生群体中性比的偏离, 可能是“单生雌”异常性比状况所造成的。

(四) 造成 SR 状况原因的分析

1. 不是孤雌生殖造成的。SR 及其雄配偶的鞘翅色斑, 在它们的子代中按孟德尔比率正常分离。雄亲的色斑正常传递给所有子代, 不可能是孤雌生殖, 这在遗传学上已被证明。另外, 我们还作了处女雌繁殖实验。处女雌产的卵绝不孵化, 只有雄配偶存在的条件下才能使雌性有正常的产卵率。

2. 不是 SR 因子将雄性子代转变为不孕雌。在实验过程中, 先后繁殖过 30 多只 SR ♀, 从未发现有不孕或不产卵的情况, 而且受精卵都能正常孵化。

3. 不是由于 SR 子代中雄性子代孵化时间较长, 孵出迟而被早孵化的雌性子代幼虫食去的选择性致死之故。这方面曾作了专门的观察, 即控制早孵化的雌性子代幼虫食卵, 结果所有子代仍然都是雌性。

4. 由上述试验仔细饲养的子代, 从幼虫期到蛹期个个都能成活, 说明不是由于幼虫—蛹期雄性致死造成的。

表6 SR 系及正常系卵的孵化率

Table 6 The hatchability of the eggs of the SR strain and the normal strain

类别 Kind	亲代对数 Parent pairs	产卵数(粒) Eggs (number)	孵化数(只) Hatched (number)	孵化率 Hatchability (%)
SR 系 SR strain	9	229	108	47.1
正常系 Normal strain	3	547	371	67.8

5. SR♀ 所产的卵,比正常性比所产的卵孵化率为低(表6),前者为47.1%,后者为67.8%,SR系与正常系的孵化率的差别是显著的。

在实验中还发现同一个SR♀,在产SR子代时,其孵化率在47%左右;在产恢复正常子代时,其孵化率上升到65—68.33%,因此较低的孵化率显然与SR状况有联系。但为什么SR系卵的孵化率未降到正常子代的一半呢?因而“单生雌”是否为雄性在卵期致死所造成的,尚待进一步证实。

讨 论

本文报道并证实了在异色瓢虫的野生群体中存在着一种“单生雌”异常性比的母系遗传。由母传女的方式相传,为典型的非染色体、细胞质的遗传。而这种状况的持续和表现,除与母体细胞质因子有主要关系外,还与雄配偶的基因型有关。雄性基因型可分为恢复者和保持者。恢复者的情况又可分为两种,一种是永久性恢复,另一种是暂时性恢复。暂时性恢复即持有传递“单生雌”状况而本身暂不表现。

在昆虫中,除了Skull^[10]在十三星瓢虫属*Hippodamia quinquesignata*和Lanier等^[11]在齿小蠹科*Orthotomicus latidens*(即IPS属)中简单报道过“单生雌”异常性比母系遗传外,只有果蝇属*Drosophila*中“单生雌”异常性比母系遗传作过详细的遗传分析(Poulson等^[14]),前后曾在7个不同物种的野生果蝇群体中报道过,其方式与异色瓢虫相似,只生一种性别为雌性的子代。但是在果蝇属“单生雌”异常性比母系遗传中*D. equinoxialis*和*D. bifasciata*是温度敏感的^[12];在基因da决定的“单生雄”突变,在*D. melanogaster*中也表现出温度影响^[13]。而在异色瓢虫方面,我们没有观察到有温度敏感或受温度影响的表现。

果蝇这种“单生雌”SR母系遗传,可通过种内种间人工注射SR系血淋巴等^[14],而使正常系感染到这种状况,并能稳定地遗传下去;存在着易感染及不易感染的基因型之分,即同样是感染了这种状况的雌体,有表现和不表现SR的基因型之分^[15]。而在异色瓢虫“单生雌”SR试验中,我们发现可有保持者基因型及恢复者基因型。这与植物细胞质雄性不育的不育系、保持系和恢复系的情况相类似。其实,SR状况如能在群体中持有,必然要在群体中伴随有恢复基因的存在,因为繁殖需要两性,否则整个物种就要灭绝。

在植物细胞质雄性不育中,在矮牵牛(*Petunia*)和甜菜(*Beta*)中已有证明。细胞质雄性不育可通过人工嫁接作无性传递^[16,17],并能稳定地传递给子代,故有“病毒”假说^[18,19];近年来更发展为质粒、附加体假说^[20]。

果蝇“单生雌”SR形成原因的分析是与果蝇体内存在一种螺旋体(spirochaeta)^[21],后来有人认为是与枝原体^[22](mycoplasmic-like organism)或叫螺旋原菌体(spiroplasmas)有关。除此而外,果蝇属对CO₂的敏感型和sigma病毒的关系^[23],亦能作注射感染;草履虫(*Paramecium*)的放毒型(killer)体内的Kappa等物^[24],已被证明属细菌性质。异色瓢虫尚未作过这类检查。作者认为可能所有的细胞质遗传都是“遗传感染”和“遗传共生”进化中的不同发展阶段,它们是昆虫、原生动物及植物中具有本质上相似的机理。在人类中Lienhart等^[25]曾报道过一例:一个妇女的前后三代共计生了72个女儿,没有一个儿子。似属上述性质的遗传。

参 考 文 献

- [1] 胡 楷：1978. 细胞质遗传研究上的新进展——瓢虫、果蝇等昆虫性比异常的母系遗传, 生物科学动态, 5:1。
- [2] Tan, C. C. and J. C. Li., 1932. *Peking Nat. Hist. Bull.*, 7: 175—193.
- [3] Tan, C. C., 1942. *Chinese J. Exptl. Biol.*, 2: Abstract.
- [4] Tan, C. C., 1946. *Genetics*, 31: 195—210.
- [5] Dobzhansky, Th., 1933. *Am. Naturalist*, 67: 97—126.
- [6] Komai, T., M. Chino and Y. Hoshino, 1946. *Japan. J. Genet.*, 21: 11—14.
- [7] Tan, C. C., 1948. *Proc. VIII Interna. Congr. Genetics*, pp. 669.
- [8] Dobzhansky, Th., 1953. *Genetics and the Origin of Species*. Columbia Univ. Press, New York, pp. 364.
- [9] Tan, C. C. et al., 1948. A Case of Male Lethality in *Harmonia axyridis*. (unpublish).
- [10] Shull, A. F., 1948. *Am. Naturalist*, V. LXXXII, 241—251.
- [11] Lanier, G. N. and J. H. Oliver, 1966. *Science*, 153: 208—209.
- [12] Malgowski, C., 1959. *Am. Naturelist*, 93: 365—368.
- [13] Cline, T. W., 1976. *Genetics*, 84: 723—742.
- [14] Poulson, D. F. and B. Sakaguchi, 1963. *Genetics Today*, 1: 206—207.
- [15] Sakaguchi, B. and D. F. Poulson, 1963. *Genetics*, 48: 841—861.
- [16] Edwardson, J. R. and M. K. Corbett, 1961. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 47: 390—396.
- [17] Curtis, G. J., 1967. *Euphytica*, 16: 419—424.
- [18] Edwardson, J. R., 1970. *Bot. Rev.*, 36: 341—420.
- [19] Laser, K. D. and N. R. Lertern, 1972. *Bot. Rev.*, 38: 425—454.
- [20] Pring, D. R., C. S. Levings III, W. W. L. Hu, and D. H. Timothy, 1977. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 74: 2904—2908.
- [21] Oishi, K., 1971. *Genetical Res.*, 18: 45—56.
- [22] Williamson, D. L. and R. F. Whitecombe, 1974. Helical, wall free prokaryotes in *Drosophila*, laek-happers and plants. (Quoted from *Cytoplasmic Genetics*. Beale, G. H., 1976).
- [23] I'Heritier, P., 1970. *Evol. Biol.*, 4: 185—290.
- [24] Preer, J. R., L. B. Preer and A. Jurand, 1974. *Bacteriol. Rev.*, 38: 113—163.
- [25] Lienhart and Vermelin, 1946. *C. R. Soc. Biol.*, Paris, P. 140. (Quoted from *Cytoplasmic Genetics and Evolution*. Grun, P. 1976).

MATERNALLY INHERITED "SONLESS" ABNORMAL SEX-RATIO (SR) CONDITION IN THE LADY-BEETLE (*HARMONIA AXYRIDIS*)

Hu Kai

(*Department of Biology, Northwestern University, Xian*)

ABSTRACT

The maternally inherited "sonless" abnormal sex-ratio (SR) condition of the lady-beetle reported here was first discovered in Meitan of Quizhou, province (Tan, C. C., 1943) and later again in Xian, 1964. The original female caught from the field at Meitan produced 33♀♀ and no male, and continued to produce only females up to the F₄ generation, totalling 247♀♀. Crosses had been made with 9 of these females, one of which recovered to produce normal bisexual offspring.

The SR female collected in a Xian suburb produced 21♀♀ and 0♂. This SR strain ran through six generations producing only females with a total of 573♀♀. Among the 30 females that were raised to produce offspring, 5 were found to reproduce normal sex-ratio offspring.

It has been found that such SR condition can be further maintained in two different ways. Either the SR female, after having produced a number of bisexual offspring, when mated to a different male, can again give no male. Or certain females among the bisexual offspring can persist on transmitting its SR condition to their own progenies. Some SR females, however, can never return to SR condition in subsequent generations.

As an explanation for the occurrence of the SR condition, parthenogenesis could be excluded, for no single egg laid by virgin females hatches out this was further substantiated by the genetic evidence that the specific color pattern borne by the male parent is shown among the progenies in the regular Mendelian ratio.

The hatchability of the eggs of this SR strain is comparatively lower than that of the normal strain being 47.1% and 67.8% respectively. Further observations indicate that the "sonless" condition is neither due to death occurring in larval or pupal stages nor a result from delayed hatched eggs that might have been eaten up by the larvae hatched earlier.

The maternally inberited "sonless" abnormal sex-ratio condition of the lady-beetle bears close resemblance to the similar condition previously reported in *Drosophila*, both being apparently involved in certain cytoplasmic factors. In this connection, the cytoplasmic male-sterility widely found in plants may provide useful comparisons.