

黒縞劣性赤蟻における “くびれ蚕”の出現について*

長島栄一**・清水隆三**・高沼重義***

Eiichi NAGASHIMA, Ryuzo SHIMIZU and Shigeyoshi KONUMA: On the
Manifestation of “Constricted” in the Larvae with *Striped* and
Chocolate ($p^s ch$) in the Silkworm, *Bombyx mori*.

(1960年9月1日受理)

田中(1916)は黒縞(p^s)と劣性赤蟻(ch)の交雑 F_2 に現われる p^sch 個体の幼虫において、環節間膜部が膨み、環節が細くなつてくびれ状を呈する特異な形質を発見して、“くびれ蚕”と命名するとともに、この形質に co 遺伝子を対応させ、遺伝学的見地から詳細な研究を行ったが、その後このくびれ蚕について研究されたものはない。くびれ蚕出現の状態を観察すると、この形質の発現には p^s 及び ch 遺伝子の作用が必要条件であるが、十分条件ではないように思われる。著者等はくびれ蚕が如何なる機作によつて出現するものであるかについて、研究を行つているが、2・3の知見を得ることが出来たので報告する。

くびれ蚕の性状

くびれ蚕の出現は系統によつて相違はあるが、幼虫の第3～第5令期に認められ、最も顕著にその特徴を現わすのは第5令期である。くびれ蚕の形状は写真1・2に示すように、幼虫の環節部が正常蚕のそれに比べて細くなり、しかもこの部位の皮膚は明かに硬くなつている。またくびれの生ずる個体の外皮には、一見煤を塗つたような黒色素が沈積する場合が多く、その色素の沈積範囲は幼虫背部全面にわたるものから、微小な点状のものまで区々である。環節間膜部は膨んだように見え、“くびれ蚕”という命名が適切である形状を示す。くびれは第5～第8環節に多く現われ、第9・10環節ではほとんど起らない。

第1表 第4・5令期における“くびれ蚕”
のはじめて認められる時期

系 統	4 令	5 令	備 考
$p^s/p^s ch/ch$	一日一時	2日7時	春蚕期
$p^s w_2ch$ 濃	2・11	2・17	“
“ 淡	2・5	3・10	“
$p^s ch(p^s ch \times \text{日} 1F_2 \text{より分離})$	1・20	2・3	晩秋期
“ (日122× $p^s ch$ “)	1・1	1・14	“
“ (支108× “ “)	1・1	1・14	“
“ (スペイン× “ “)	1・4	1・3	“
“ (大造× “ “)	1・20	2・14	“

各令期におけるくびれ蚕の認められ始める時期は、第1表に示すように起蚕時から暫くたつて、皮膚のある程度伸長する頃であり、くびれが強くなるのは令末である。くびれ蚕としての特徴は幼虫期に顕著にあらわれるものであるが、化蛹後も体がやや細くなり、環節間膜部が白く割れたような形状を示すものが多く、蛾

* 本研究の概要は、第30回日本蚕糸学会研究発表会で発表した。

** 信州大学繊維学部遺伝学研究室

*** 現在岐阜県稲葉蚕業指導所

の時期にも腹部が細くなつていて、交尾行動が困難になるようである。

幼虫期くびれの状態が強くなると、脱皮が困難となつて、写真3に示すようになり、完全に化蛹するものも少く、生理的に不利な形質である。しかし繭重及び繭層重についてみると、正常の繭重及び繭層重がそれぞれ1.34g, 17.5cgを示すに対し、くびれ蚕のそれらは1.31g, 16.5cg程度で(夏蚕, 日1系 $p^s ch$)後者がややおとるような傾向を認めるが、大差はないように思われる。

実験材料並びに方法

観察の対照とした系統は、当研究室で保存している黒縞劣性赤蟻コブ($p^s chK$)、黒縞劣性赤蟻($p^s ch$)($p^s chK$ に正常蚕を交雑して得られた $p^s ch$ の兄妹交配による後代)、黒縞第2白卵劣性赤蟻($p^s w_2 ch$)並びに $p^s ch$ と各種正常系統、 od 油蚕(od)及び褐円(L)との交雑 F_2 に分離した $p^s ch$, $od p^s ch$ 及び $L p^s ch$ 等である。なお $p^s w_2 ch$ の系統においては、幼虫外皮の着色性に差異が認められる2区が分離したが、それらをそれぞれ $p^s w_2 ch$ 濃、淡として観察を行った。この濃淡2系の分離する原因については、検討の結果ほぼその原因が明らかにされているが、別の機会に報告することとしたい。上記各系統におけるくびれ蚕の出現について、各令期の幼虫を肉眼並びに双眼顕微鏡下で観察し、さらにくびれ蚕外皮の状態を顕微鏡下で調べた。

またくびれと正常との半身モザイク及び第5令期幼虫の背部に蛹皮状の硬化皮膚が形成された個体(いわゆる半化蛹とは異なる)を得たので、これらについても観察と検討を行い、くびれ蚕出現の原因について考察する資料とした。

実験結果並びに考察

当研究室保在の $p^s ch$ 並びに $p^s ch$ と正常蚕との交雑後代の $p^s/+ch/ch$ より分離した $p^s/p^s ch/ch$ 並びに $p^s/+ch/ch$ を供試して、くびれ蚕の出現を調査した結果を第2表に示す。くび

第2表 $p^s ch$ における“くびれ蚕”出現の状態

系 統	くびれの状態				くびれ蚕 合 計	総個体数	くびれ蚕 割 合
	強	中	弱	極弱			
$p^s/p^s ch/ch$	25	22	0	43	90	218	41.3
$p^s/+ch/ch$ { $p^s/p^s ch/ch$	20	7	0	36	63	63	100.0
sib { $p^s/+ch/ch$	0	0	0	36	36	115	31.3

れ蚕は $p^s/p^s ch/ch$ に多く現われ、 $p^s/+ch/ch$ に少い。この結果は後で示す第3表からもうかがう事が出来る。本実験中 $p^s/p^s ch/ch$ と $p^s/+ch/ch$ の現われる試験区においては、いずれの場合もくびれ蚕は前者に多く、後者で少なかつた。また第2表からもわかるように、同一の遺伝子構成である $p^s/p^s ch/ch$ でも、くびれ蚕出現の割合に相当な差異が認められ、くびれ蚕の出現が、 p^s 及び ch 遺伝子以外の要因によつて動かされるものであることが考えられる。この点について考慮される環境の影響特に細胞原形質の性状及び皮膚構造の変異が、くびれ蚕の出現にどのような影響を及ぼすものであるかについて調査するために、系統及び化性の異なる数種正常系統並びに p^s 遺伝子の作用と密接な関係をもつ褐円(L)及び特殊な皮膚構造をもつ od 油蚕(od)等と $p^s ch$ とを交雑して、その F_2 に分離する $p^s ch$, $L p^s ch$ 及び $od p^s ch$ について、くびれ蚕出現の状態を調査した。その結果は第3表に示すとおりである。

第3表 各種交雑系統の後代に現われる“くびれ蚕”数

系	統	2 令	3 令	4 令	5 令	くびれ蚕 合 計	総個体数	くびれ蚕 割 合
<i>psch</i> (<i>psch</i> × 日 1 F ₂ より 分離)		0	1	3	48(1)	52	210	24.8%
“ (日122 × <i>psch</i> “)		0	8	26	23(3)	60	199	30.2
“ (支108 × “ “)		0	15	43	22(4)	84	199	42.2
“ (スペイン × “ “)		0	1	2	16(1)	20	111	18.0
“ (“ <i>psch</i> × 大造 “ “)		0	0	8	29(0)	37	221	16.7
“ (大造 × <i>psch</i> “ “)		0	0	4	18(0)	22	155	14.2
“ (<i>od</i> × “ “ “)		0	3	1	22(0)	26	143	18.2
<i>odpsch</i> (“ × “ “ “)		0	0	0	0	0	22	0
<i>psch</i> (<i>psch</i> × <i>L</i> “ “)		0	0	1	5(0)	6	81	7.4
<i>Lpsch</i> (“ × “ “ “)		0	0	0	46(0)	46	155	29.7

備考； () 内数字は *psch* におけるくびれ蚕の数である。

これからもわかるように、*psch* と交雑する相手の相違によつて、くびれ蚕の出現にかなりの差異が生ずるのである。特に *od* との交雑 F₂ に分離した *odpsch* においては、1頭もくびれ蚕をみつける事が出来ないのである。この事実は再三の実験においても例外がなかつた。また *psch* と日 1、日 122 及びスペインとの交雑から分離された *psch* においては、その色調が濃く（濃茶褐色）、出現するくびれ蚕も比較的強度のものが多いのに反し、支 108 及び大造との交雑から得られた *psch* においては、軽度のくびれ蚕が多く現われる傾向がある。日本種及び欧州種の幼虫皮膚と支那種幼虫皮膚の外皮の構造が異なっていることは、乳嘴突起（表面小突起）の形状、第 1 次及び第 2 次外皮（内外角皮）の厚さ等の差異（有賀，1943，高橋，1959）からも想像されるところであり、これらとの交雑 F₂ に分離する *psch* においても皮膚構造の差異を来すことと、さらにまたそれぞれの真皮細胞原形質等の性状に差異が生ずる結果、くびれ蚕の出現割合及びくびれ蚕の度合に差異が現われるのではないかと考えられるのである。*odpsch* においてはくびれ蚕の出現が認められないことも、*od* 油蚕のもつ特異な皮膚の諸性状のためであろうと思われる。

次に *L* と *psch* との交雑によつて得られる *Lpsch* についてくびれ蚕の出現状況を見ると、同蛾区から分離された *psch* に比べその割合が高くなっている（第 3 表）。また煤状の黒色素の沈積が褐円斑紋の現われる部位に認められ、その状態は +*Lpsch* に見られるものとほとんど差異がないようである。くびれ蚕は *ps* と *ch* 両遺伝子の作用がなければ出現しないが、一見 *ps* 遺伝子のメラニン形成の作用が認められない褐円斑紋部位にも、くびれ蚕特有の黒色素の沈積を見ることは興味がある。*ps* と *L* との交雑によつて出来る *psL* 個体においては、*L* 遺伝子の働きによつて形成される斑紋の形状が拡大されるが、この原因についてはすでに有賀・長島（1952）の述べたとおり、*ps* 遺伝子の作用によつて真皮細胞原形質が正常褐円（+*L*）の場合と異なり、*L* 遺伝子の作用発現に好都合な状態になつたためであろうと考えられるが、当然褐円斑紋部位における *ps* 遺伝子のメラニン形成に関する作用——チロシナーゼ作用力——も強いと考えてよいであろう。この点はくびれ蚕出現の機構究明に対して、一示唆をあたえるものと思われる。

既述のように当研究室保存中の *psw₂ch* のうちに、メラニン形成に強弱が認められる 2 系を

第4表 $p^s w_2ch$ 濃淡両系における“くびれ蚕”出現の状態

系	統	くびれの状態				くびれ蚕 合 計	総個体数	くびれ蚕 割 合
		強	中	弱	極弱			
$p^s w_2ch$	濃	0	0	0	23	23	266	8.6
	淡	0	0	40	0	40	103	38.8
$p^s w_2ch$ 濃 × $p^s w_2ch$ 淡	濃	0	0	7	0	7	104	6.7
	淡	0	0	38	0	38	114	33.3

明かに淡色系の方に多くのくびれ蚕が出現している。この現象は $p^s/p^s ch/ch$ にくびれが多く現われ $p^s/+ch/ch$ に少い事実と矛盾しているように思われるが、著者等は次のように説明出来るのではないかと考えている。くびれ蚕の性状の処で述べたように、くびれ蚕はその幼虫外皮が正常のそれより硬くなっているために、環節部が細くなり環節間膜部が膨んだように見えるために生起するものである。ここでその考え方を述べる前に、説明の都合上家蚕における皮膚の硬化現象について述べてみたい。

家蚕幼虫外皮は蛹皮と異なつて、元来 soft なものであるが、その原因として伊藤 (1951, a. b) は次のように考えている。昆虫外皮の硬化着色はフェノール類を基質として進行するものであるが、家蚕の幼虫においてもこのフェノール類が外皮に蓄積される。しかしいわゆる tanning が起らないために硬化しないのであるとしている。一方高橋 (1959) は幼虫角皮(外皮)にはポリフェノール類が存在し、しかもポリフェノールオキシダーゼが存在する以上、tanning は起るものと考えた方がよく、蛹皮ではこの程度が強く、幼虫外皮では弱いために両者に差異が生ずるのであらうと述べている。さらに同氏はこの作用の強弱について、フェノールオキシダーゼの強弱に原因をもとめ、酸化還元電位の高低が大きく影響するとしている。また川瀬 (1958, a. b. c) は4眠期と化蛹期における皮膚中のチロシナーゼ分布に相違を認めたと、幼虫皮膚形式と蛹皮の硬化着色との相違は、むしろフェノール物質自体の質的相違が両者の形成機構の差異を来す原因であらうと述べ、化蛹期におけるフェノール物質として、4眠期に存在するフェノール物質とは異なる p_3 (フェノール酸と推定) 及び p_4 (protocatechuic acid) を証明している。

このように家蚕皮膚の硬化現象については十分に説明されているとはいえないようであるが、いずれにしても幼虫皮膚における硬化現象は起る可能性があるように思われ、くびれ蚕皮膚の硬化は特異な例かもしれないが、興味ある問題を提示しているように思われる。

くびれ蚕生成に関与する p^s 及び ch 遺伝子のそれぞれの作用を考えると、 p^s 遺伝子は強力な黒色メラニン形成の作用があり、 ch 遺伝子はこの色素の形成を抑圧する方向に働く作用がある(長島, 1954)。 $p^s/p^s ch/ch$ 個体におけるくびれ蚕出現が、 $p^s/+ch/ch$ に比べて著しく多く、 $p^s w_2ch$ 濃色系が淡色系に比べて少いことは、くびれ蚕生成の過程にメラニン形成が関与していることは明かな事のように思われる。昆虫における硬化の現象とメラニン形成とは同様にフェノール類を基質としてフェノラーゼの作用によつて進行するものであると考えられるが、MALEK (1957) は Desert locust を用いた実験から、硬化とメラニン形成がそれぞれ独立の酵素によつて支配されると考えている。MALEK の報告によれば、硬化とメラニン形成とはそれぞれ独立した過程で行われ、いずれも copper-protein phenolase をもち、同一の基質に対して働くが、その能力の強さに差異があるととも、一般のフェノラーゼ抑圧物質による抑

分離するものがあり、それぞれについてくびれ蚕出現の状態を調べた。その結果を第4表に示す。この両系統に現われるくびれ蚕のくびれの状態は軽微なものが多いが、濃淡2系についてみると、

庄の程度が異なるものであるとしている。著者等もくびれ蚕における皮膚硬化の説明にこの考え方を採用すれば好都合ではないかと考えている。

そこで正常の p^s 幼虫外皮についてみると、他系統のそれに比べて強靱であり、若干硬化しているのではないかと思われ、 p^s 遺伝子の作用によつて硬化の方向に働く酵素も少しく強くなるのではないかと想像される。この点から $p^s/p^s ch/ch$ においても $p^s/+ch/ch$ に比べてこの酵素作用も強いことが考えられる。この場合 ch 遺伝子の働きによつて、メラニン形成に關与する酵素の作用力が弱くさせられるわけであるが、硬化に關する酵素の作用力はそのようには弱化されず、かえつて硬化現象が認められるようになるのではないかと思われるのである。 $p^s w_2ch$ における淡色系の方が濃色系に比べてくびれ蚕が多いことは、淡色系におけるメラニン形成がより強く抑圧される結果、より硬化が起り易いためであろう。

またくびれ蚕外皮における煤状の黒色色素の沈積について、それらの外皮のみを剝離して顕微鏡下で観察したところ、黒色部位の外皮は生活力を失つてしまつてゐるごとくで、メラノシスを起した結果このようになったものと思われる。くびれ蚕のように外皮が硬化の方向に進む場合に、もともと soft であるべき幼虫外皮においては生理的な不自然さが伴うために、生起する現象のように考えられる。なおこの硬化現象がスムーズに進行する場合は、蛹皮状硬化皮膚が形成されてもよいように思われるが、事実写真4に示すように幼虫背部の1部皮膚が硬化着色し、蛹皮と全く同じ形状を示す個体が発見された。この個体は晩秋蚕期飼育の支108 × p^sch F₂ より分離された p^sch 中から、第5令2日に発見されたものであり、いわゆる半化蛹とは異なるものである。この個体は正常蚕と同様に食桑を続けたが、上簇間際に斃死した。

さらにくびれ蚕の性状に關連して述べておきたいことは、第5令期前のくびれが第5令期にはどのようなことになるかということである。第4令期にあらわれたくびれ蚕を特別に拾い出して、

第5表 第4令期くびれ蚕の第5令期における状態

系 統	4令期くびれ	5令期くびれ
$p^s ch$ (目1系)	100	45
$p^s ch$ (支108系)	51	0
$p^s w_2ch$ 淡	100	30

第5令期の状態を調査したところ、第5表及び写真第5に示すような結果となり、第4令期にくびれた個体が必ずしも第5令期にくびれ蚕となるとは限らないのである。ここで注意したいのは、第4令期に黒色色素の沈積した個体の第5令期におけるその相当部位の外皮には、メラニン色素はほとんど形成されず、あたかも色素を洗い落したように白色～淡褐色になる。またこれらいずれの個体においても、白色～淡褐色となつた部位には、くびれ蚕特有の黒色色素の沈積が認められない。この事実は新外皮形成に際して、旧外皮が関連性をもつてゐるのではないかということをお知らせする。

最後に初秋蚕期飼育の $p^s/p^s ch/ch$ 幼虫から、左側にくびれ蚕特有の黒色色素の沈積が見られ、右側が正常の $p^s ch$ である半身モザイク(写真6)を発見したので、この個体の出現について述べる。この個体を詳細に観察すると、左右両側における p^s 遺伝子の作用によるメラニン形成の状態も、 ch 遺伝子または他メラニン形成抑圧の作用も全く同様であるように思われ、 p^s 及び ch 遺伝子等の異常、またはそれぞれ遺伝子の座位する染色体の異常によるものとは考えられない。またくびれ蚕に關する特別な遺伝子の存在を仮定し、この遺伝子が ch 遺伝子座の極く近くに位置しており、しかもこの遺伝子に異常を来したとすれば、説明可能のようにも思われるが、幼虫皮膚構造の差異並びに細胞原形質の性状等によつて、くびれ蚕の出現が異

なることを考え併せると、第1卵割においてこれらに關与する遺伝子等に變異が起つて出現した半身モザイクではないかと思われるのである。

摘 要

黒縞劣性赤蟻に現われるくびれ蚕について、その出現の状態を遺伝学的に調べ、次のような結果を得た。

1 くびれ蚕は幼虫の第3～第5令期に出現するが、その特徴は第5令期において最も顕著である。各令期ともくびれ蚕は起蚕では認められず、皮膚の伸長に従つて現われ、令末には著しいくびれ状を呈する。

2 くびれ蚕は $p^s/p^s ch/ch$ に多く現われ、 $p^s/+ch/ch$ では少い。しかも p^s 遺伝子の作用による幼虫外皮のメラニン形成が、強く抑圧されるものに多く認められる。

3 くびれ蚕の出現には、 p^s 及び ch 両遺伝子の作用が必要であるが、皮膚構造の差異並びに細胞原形質を含む環境諸条件によつて、その度合が異なるように思われる。とくに od 油蚕と結合した p^sch 個体においては、くびれ蚕は出現しない。

4 くびれ蚕生成の機構について考察し、幼虫外皮におけるメラニン形成とその抑圧作用並びにこれらと関連する皮膚の硬化現象とが、くびれ蚕の出現に対して重要な要因となることを推論した。

5 本研究中、くびれ蚕と正常との半身モザイク個体及び幼虫背部の外皮の1部に、蛹皮状の硬化皮膚が形成される個体を発見し、これらの生成について考察を行つた。

引 用 文 献

- 有賀久雄：蚕試報，11，387～425（1943）
 ——・長島栄一：育種雑，2，51～54（1952）
 伊藤智夫：蚕試報，13，305～328（1951，a）
 ：同 上，13，585～611（1951，b）
 川瀬茂実：日蚕雑，27，321～326（1958，a）
 ——：同 上，27，327～332（1958，b）
 ——：Nature，181，1350～1351（1958，c）
 MALEK, S. R. A.：同 上，180，237（1957）
 長島栄一：日蚕雑，23，76～82（1954）
 高橋保雄：長野蚕試報，58，1～77（1959）
 田中義磨：蚕の遺伝講話，第4版，東京，明文堂，（1924）

Summary

“*Constricted*” which was discovered by TANAKA (1916) is manifested only in the larvae with striped and chocolate (p^sch). This characteristics are that the transverse grooves are formed on the dorsal side, the intersegmental joints become swelling, and the sooty pigment is sedimented in grooves. The larval body is compact and hard like stony (*st*).

Authors investigated the manifestation of this character from the viewpoint of genetics, and results obtained are summarized as follows;

1. The constricted larvae are observable from the 3rd to the 5th larval instar, but the character is distinguishable at full grown larva. Although the constriction can not be recognized at the early stage of every larval instar, it becomes apparently at the last stage.

2. A number of *constricted* is more in $p^s/p^s\ ch/ch$ than in $p^s/+ch/ch$ type. Moreover the number increases accompanied with the intensity of inhibiting action for the melanin formation of p^s gene.

3. It is thought that the manifestation of the constricted larvae is due to the intraction of p^s and ch gene, but the appearance ratio is changed by the structural differences of integument and the environmental conditions. Especially, *od*-translucent (*od*) completely suppresses this manifestation.

4. From the results of the discussion for the manifestation of *constricted*, it can be thought that the melanin formation and hardning of cuticle are two independent processes in the silkworm as was reported by MALEK (1957) in the desert locust. The constriction is due to the hardning of larval cuticle which derived from the inhibition of melanin formation by ch gene.

5. In this experiment, authors discover a bilateral mosaic (*constricted* and normal) and the peculiar larva which forms hard skin like a pupa on the dorsal side. For these individuals, the observations are carried out, and the causes of these appearances are discussed.

写 真 説 明

1. 第5令期のくびれ蚕, 背面
2. 同 上 , 側面
3. 脱皮困難なくびれ蚕
4. 背面に蛹皮状硬化皮膚の形成されたくびれ蚕
5. 第4令のくびれ蚕が第5令になつた状態
6. くびれ蚕と正常との半身モザイク

