

# 家蚕幼虫の發育に伴う斑紋の形成について

長島榮一\*・田中茂光\*・清水隆三\*

Eiichi NAGASHIMA, Shigemitsu TANAKA and Ryuzo SHIMIZU : On the Development of Larval Markings in the Silkworm, *Bombyx mori* L.

(1957年9月20日受理)

家蚕幼虫斑紋の形成について、有賀・長島(1952a)及び有賀・吉武・長島(1954)は、一つの斑紋形成には、ただ単にそれに対応する1個の遺伝子ばかりでなく、他の別個の遺伝子も積極的に関与する場合があること、及び一つの斑紋の発現機構を究明するには、生体の全発生段階にわたつて、この斑紋遺伝子とは別の各種遺伝子の関連についても研究の必要があることを述べた。本研究は各種の家蚕幼虫斑紋の突然変異個体を供試して、幼虫各齡期の斑紋形成の状態を調べ、卵内胚子発生の初期の分化及び發育に伴つて生ずる真皮細胞の分化が、斑紋の形成に関して重要な影響をあたえることを知つたので報告する。

なお本研究の一部は、長島・田中・清水(1956)が第12回蚕系学会中部支部講演会で発表したものである。

また本稿を草するにあつて、種々御指導を賜つた東京大学有賀久雄教授に感謝の意を表する。

## 材料並びに方法

本実験に供試した幼虫斑紋の突然変異は第1表に示す通りである。これら各種系統の蠶蚕から第5齡期にいたる各齡期の幼虫を用いて、第1齡期においては双眼顕微鏡下で観察したが、第2齡乃至第5齡期は幼虫の腹側を切開し、真皮細胞に傷をつけないように注意して内臓諸器官を取除き、十分水洗した後瀝紙に貼附した皮膚標本について、斑紋の形状、形成されるメラニン色素の濃淡及び色調等を観察した。また各体節ごとに氣門を基点として、各特有の斑紋の模様迄の距離をマイクロメーターを用いて測定し、この数値を氣門間の距離で除した値をもつて、トレーシングペーパー上に各種斑紋の模様を画き、それらの模様から斑紋形成の状態及び各斑紋の関連

第1表 供試材料

系統並びに交雜型式	遺 伝 子 記 号
黒 縞	$ps$
黒 縞 × 形 蚕	$ps / +$
黒 縞 × 暗 色	$ps / p^M$
虎 蚕	$Z_e$
ひ の で	$U$
ひ の で × 形 蚕	$U / +$
褐 円	$L$
黒縞, ひので, 褐円	$ps UL$
形 蚕	$+p$

性について観察した。また必要に応じて外皮と真皮細胞とを剝離し、それぞれに形成される色素の状態を顕微鏡下で観察した。

## 実験結果並びに考察

蠶蚕の時期に形成される斑紋はすでに長島(1952)が明かにしているように  $ps$ ,  $L$  及びこれらの結合型を除いて、いわゆる幼虫斑紋遺伝子の発現による斑紋の形成は認められない。毛振期になると、 $Z_e$  遺伝子の働きによる特有の斑紋が認められるようになるが、他の系統では特有の斑紋は認められず、供試全系統にわたつて、亜背線上に黒褐色斑が認められるようになる。(写真1~6)  $Z_e$  遺伝子の作用発現については、此の時期における幼虫の胸部環節に認められる黒色带状斑紋から明らかであるが、他の系統においても第5~第10環節にわたつて、 $Z_e$  の斑紋の形成される部分とほぼ同一の位置に特に強く黒色メラニンが形成されている。このような事実から、極めて初期の発生段階において、この部分が  $Z_e$  遺伝子の発現に好条件を具備した細胞の状態に分化して

\* 信州大学繊維学部 遺伝学研究室

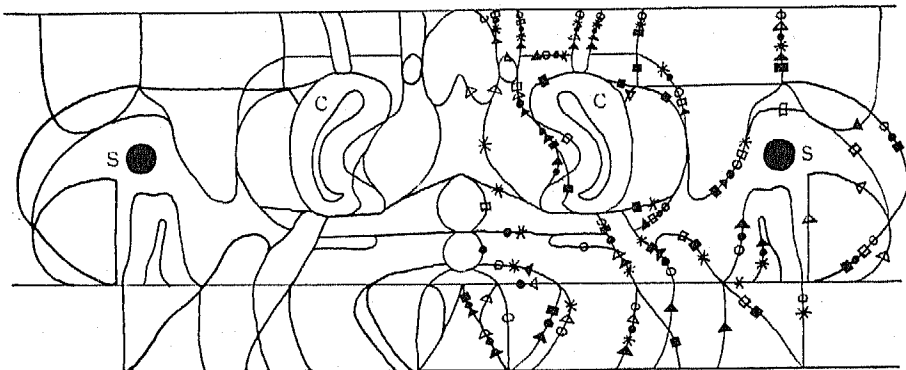
いることが考えられる。

また上述の亜背線上の黒色斑は特に第5及び第8環節において明瞭である(写真4~6)。この斑紋の発現に対しては、先に有賀・吉武・長島(1954)が半月紋の発現機構の研究で述べた、特殊な真皮細胞の分化、即ちいわゆる“invisible anlage”が各体節のこの部分に生ずる結果、外皮にある程度メラニンを形成し易い細胞原形質になっているとすれば、蟻蚕斑紋遺伝子の発現によつて、上述の黒色斑が形成されることが理解出来るように思われる。第5及び第8環節の黒色斑が特に強く形成せられるのは、 $+E$ 等の遺伝子の作用によつて、この“invisible anlage”の部分に“visible anlage”が形成され、外皮におけるメラニンの形成がさらに活潑に行われる結果であると思われる。また  $L$  遺伝子の作用も  $+E$

の作用と同様な働きを持つものであり、 $L$  個体における斑紋形成の状態(写真5)に見られる通り、各環節ともこの黒色斑紋の形成が強い。このような現象も上述の説明から理解されるものと思われる。

第2齡期の斑紋については  $ps$  ホモ及び  $Z_e$  個体において、それら遺伝子の発現による斑紋を認めることが出来るが、他の系統においては遺伝子の発現が不完全であるか、またはほとんど認めることが出来ない(写真7~15)。 $ps$  ホモ個体についてみると、他の系統では正中線の部分に色素の形成が行われ難いものに対して、この部分に黒色メラニンの形式が認められる。 $ps$  ヘテロの場合は  $+p$  及び  $p$  とほとんど区別することが困難である。供試系統について、各斑紋の関係図を第1図に示す。この図からも判るように、各系統とも極めて著しい斑紋模様

第1図 第2齡期における各種斑紋の関係図(第5環節)



備考;  $ps$ —○  $ps/+$ —●  $ps/p^M$ —▲  $U/+$ —■  $Z_e$ —△  $L$ —□  $psUL$ —\*  
S: 気門 C: 半月紋

類似性を示しており、若干のものを除いて特異な模様を認め難い。即ちこのような類似性を示すことは、個体の発生初期の段階における細胞の分化に起因する原形質の相違によつて、斑紋遺伝子(蟻蚕及び幼虫斑紋)の発現が大きく左右されることを示すものであろう。

第3齡期になると、それぞれの斑紋遺伝子の働きによつて形成される特有の斑紋(第4及び第5齡期における斑紋)に近い形状を示すようになるものが多いが、完全な幼虫斑紋ではない(写真16~24)。供試系統個々についてみると、 $ps$  ホモ型においては外皮のメラニン形成も相当活潑で、ほぼ第4齡及び第5齡期の斑紋に近い形状を示している。 $ps$  ヘテロ型の場合は外皮の色素形成が少く、斑紋の形状も  $ps$  個有の特徴を僅かに表わすに過ぎ

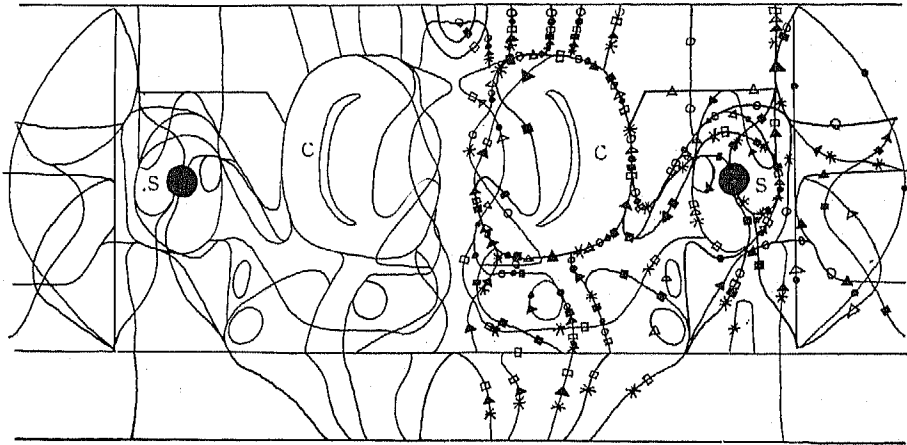
ず、 $+p$  個体と区別することが一見困難である。このような現象は  $U$  の場合においてもほぼ同様である。 $ps/p^M$  個体の斑紋も不完全であるが、節間膜部には  $p^M$  特有の斑紋に近い模様が認められる。 $L$  についても特有の褐色斑紋が認められるようになるが、その色調は第4及び第5齡のそれに比べると、極めて淡く完全な斑紋とは云い難い。 $psUL$  個体における褐円斑紋の発現について観察すると、この時期の  $L$  個体における斑紋とは若干異り、1対の褐円斑紋が正中線の方角に向つて少々拡大されるが、第5齡期に見られるような1対の斑紋が完全に接合する状態にはいたらない。第5齡期において褐円斑紋の接合が行われることについては、すでに有賀・長島(1952b)も述べている通りで、褐円斑紋の形成には  $ps$  及び

$U$  遺伝子の働きが密接な関係を持つものであり、 $ps$  及び  $U$  等の遺伝子の働きによつて  $L$  の色素発現に対して、好都合な条件が他の場合より広い範囲にわたつて真皮細胞に附与されるものである。第3齡期における上述の現象

は、 $ps$  及び  $U$  遺伝子の発現がまだ完全でないために、 $ps$   $UL$  個体の褐色斑紋が不完全な形状をとるものであろう。

これら種々の斑紋の関係図は第2図に示す通りである

第2図 第3齡期における各種斑紋の関係図（第5環節）



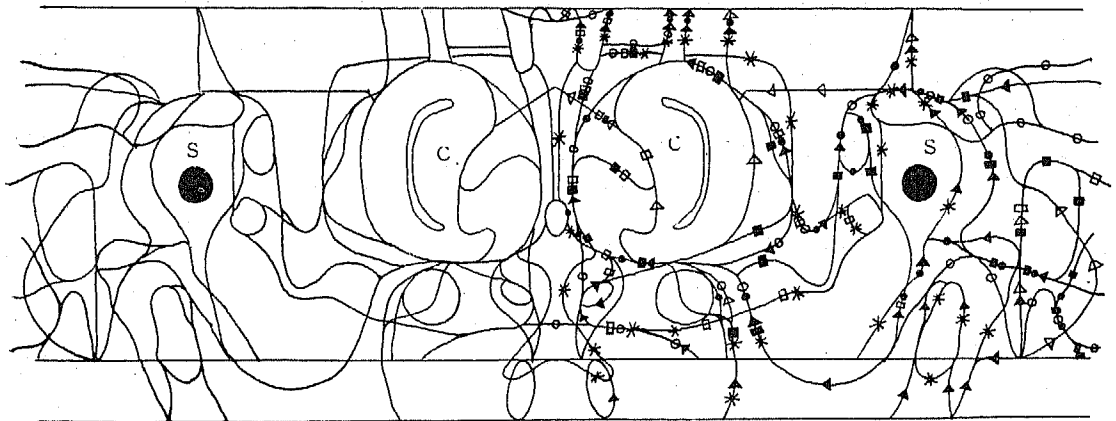
備考；記号は第1図と同じ

が、第2齡期の場合に比べて更に複雑な模様を示している。しかし次に述べる第4及び第5齡の複雑さに比べると、各斑紋の示す類似性が極めて多い。即ち斑紋遺伝子の発現に好都合な真皮細胞の分化が、第1及び第2齡に比較して相当に進んでいるため、或る程度特有な幼虫斑紋が形成されるようになることが考えられる。また第3齡期の幼虫は、供試全系統とも外皮全体にわたつて稍々

黒色化して見えるが、これは蠶斑紋遺伝子が発現している結果であつて、第3齡期は蚕の生理機能の面からは稚蚕と壯蚕の轉換する時期といわれるが、斑紋形成の面から見ても、蠶斑紋及び幼虫斑紋の両方が形成されており、興味ある時期である。

第4齡期になると、明瞭にそれぞれ特有の斑紋の模様を示すようになり、形状及び色調等も第5齡期のそれに

第3図 第4齡期における各種斑紋の関係図（第5環節）



備考；記号は第1図と同じ

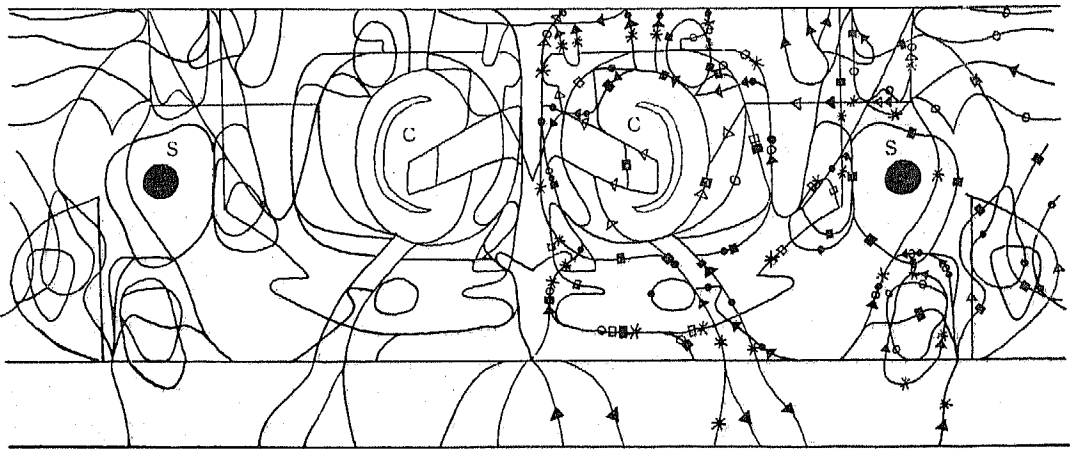
近い。それらの関係図を第3図に示す。この関係図から明らかなように、それぞれの遺伝子による複雑な斑紋の模様を示しているが、ほぼ同一の位置に同様な模様を形成している場合が多い。これらについては第5齢期の斑紋についても云えることであるので後で述べる。

第5齢期になると幼虫斑紋は完成され、各斑紋とも極めて複雑な分化を示している(写真25~33)。一つの斑紋系で極めて複雑な模様を現わす $U$ について、その1例を述べるならば、正中線部に色素形成の行われないうツクリ状の部分、環節後方の皿をふせたような形状の同様に色素を形成しない部分に連つている。この部分と亜背線迄の間は淡黒褐色メラニンの形成される模様があるが、色調その他の点から上下4つの部分に規則正しく分

ける事が出来る。さらに気門の部分にはほとんど色素の形成されない半月形の部分があり、その部分を中心にして亜背線から腹側にかけて、極めて濃色の黒褐色メラニンが形成される。 $U$ -ヘテロの個体についても、 $U$ -ホモの斑紋の分布とはほぼ同様であるが、上述の $U$ -ホモに見られた区分が極めて明瞭となり、形成されるメラニンの色調が淡色となつていたので、一見異なる斑紋系のように思われる。このような斑紋形成における複雑な分化は、他の系統についても、詳細に斑紋を観察することによつて認めることが出来る。一見黒色メラニン帯状斑紋を形成する $gs$ においても、そのメラニン形成の状態は複雑な分化を示していることが判る。

各斑紋模様の関係を第4図に示す。第4齢期同様それ

第4図 第5齢期における各種斑紋の関係図(第5環節)

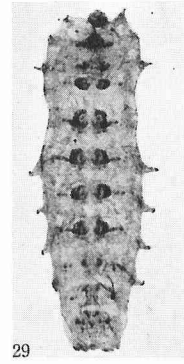
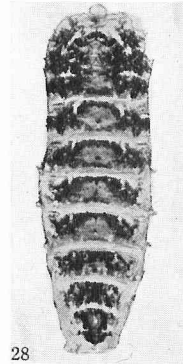
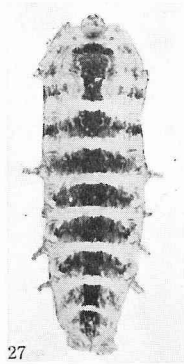
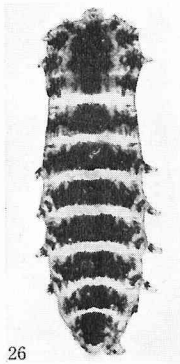
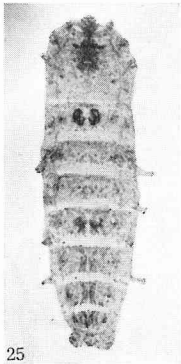
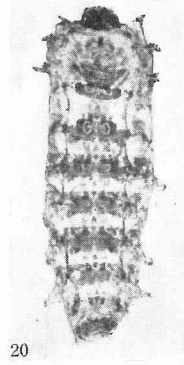
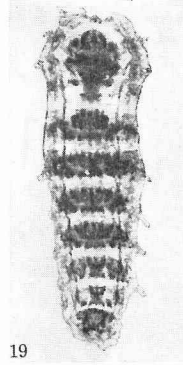
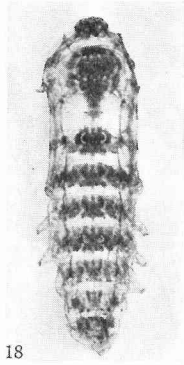
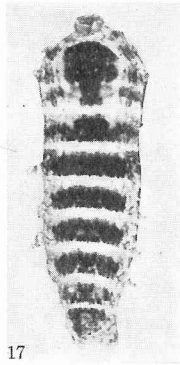
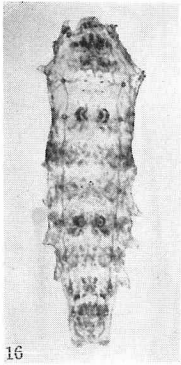
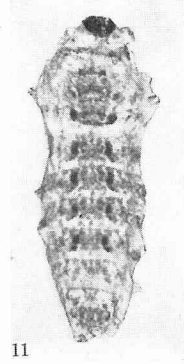
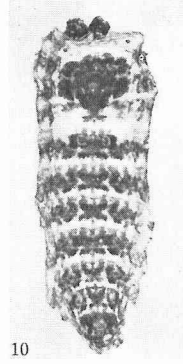
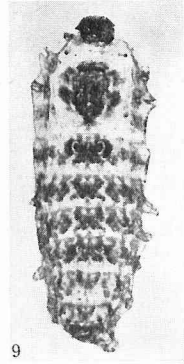
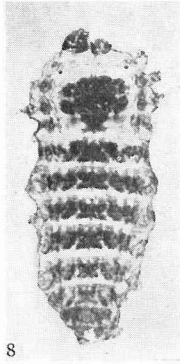
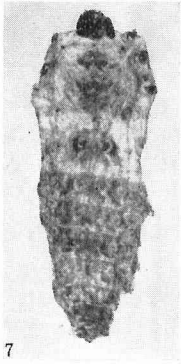
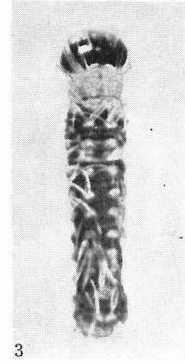
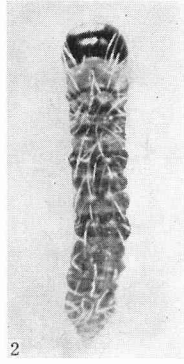
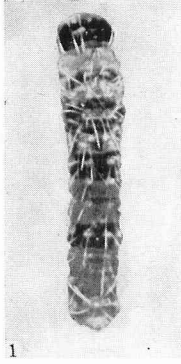


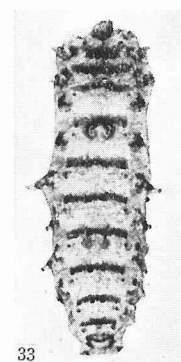
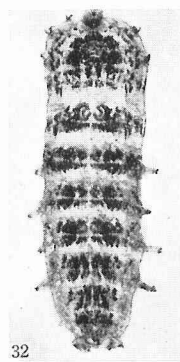
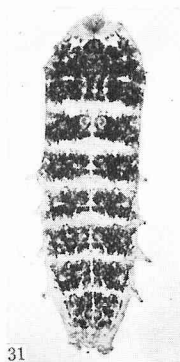
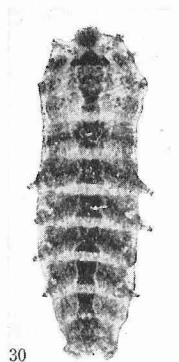
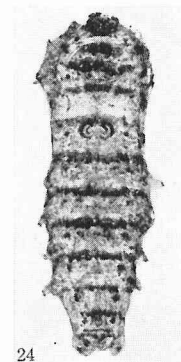
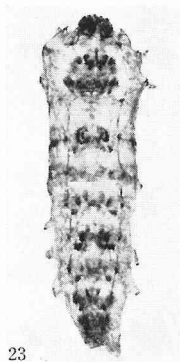
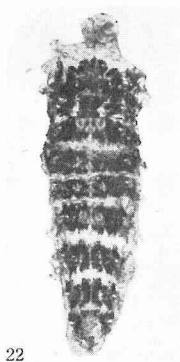
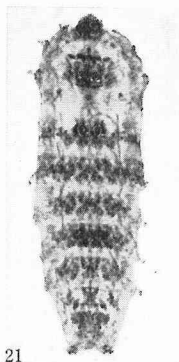
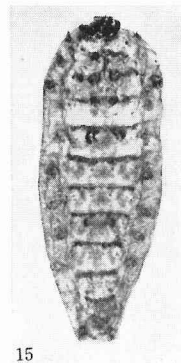
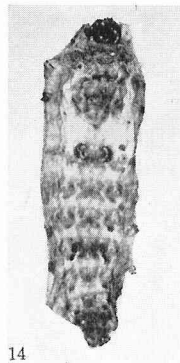
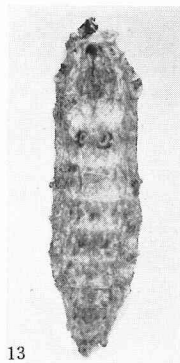
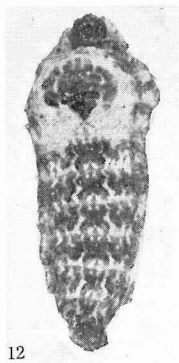
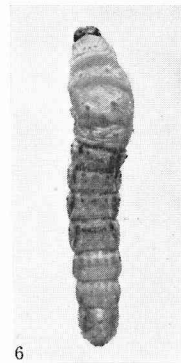
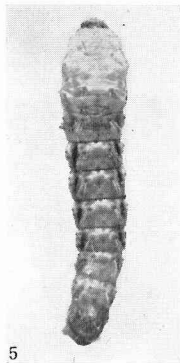
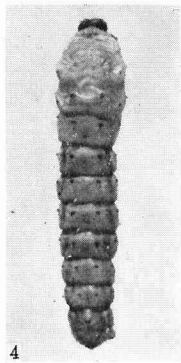
備考; 記号は第1図と同じ

ぞれの斑紋に固有な模様の形成と、異なる斑紋系個体においても同様の模様を示すことが多く、類似性が認められる。もち論これらの斑紋については、同一の位置に同様な模様が形成されても、メラニン色素の色調及び濃淡等は異なる場合が多い。これらの関係について、供試材料中の $gs$ 、 $U$ 、 $L$ 及びこれらの結合型について述べることにする。

先に述べたように $U$ においては、正中線部に色素の形成されない部分があるが、 $gs$ の斑紋を詳細に観察すると、この部分に相当する場所の黒色メラニンの形成の程度は弱く、 $U$ において淡黒褐色メラニンを形成した亜背線と節間膜で包まれる部分は、極めて濃い黒色メラニンが形成されている。この関係は $gs$ -ヘテロにおいて特に

明瞭である。また $L$ の斑紋については、 $U$ において色素の形成されない正中線部の模様に沿つて、特有の褐色斑紋の一部が形成されている。これら遺伝子の結合した $gsUL$ 個体の $L$ 遺伝子による斑紋は、普通の $L$ の斑紋と異なり、1対の褐色斑が相互に接合して、正中線から気門上線白条部にいたる間に中折帽子状の褐色斑紋(上部周辺は黒色)となつて現われるが、先に述べた $U$ における正中線のうツクリ状下部に相当する場所には、褐色メラニンが形成されずに黒色メラニンが形成されている場合があり、あたかも帽子のリボンのような形状を示している。このような斑紋の形状をとることについては、第3齢期における斑紋形成のところで述べたが、黒色リボン状の斑紋は $gs$ 遺伝子の作用(色素形成以外の)による





真皮細胞の分化——*L* 遺伝子の発現に好都合な——が不十分なため、*g* 遺伝子による色素の形成は出来ても、*L* 遺伝子による褐色メラニン形成されないものであろう。

MARKERT 及び SILVER (1956) は家蚕の種々な組織におけるメラノサイトの発生及び特性について研究し、黒色及び褐色等のメラニンの形成には、細胞環境を通しての遺伝子の作用が重要であることを述べているが、家蚕における幼虫斑紋の形式には、それぞれの斑紋に対応する遺伝子の作用が重要であることはもち論、真皮細胞の複雑な分化が斑紋模様形成に大きな影響を与えることを考える必要がある。さらにこの真皮細胞の分化については、第1第2齡期における各種斑紋の類似性が著しいこと等から、発生の極めて初期における細胞の分化と、壯蚕期の斑紋の形状等から、その後の発生段階における遺伝子と細胞質との働き合いによる分化とが考えられる。

摘 要

各種幼虫斑紋の突然変異及びそれらの結合型を供試し、第1齡から第5齡期にいたる斑紋形成の状態を観察して、次の結果を得た。

1 第1～第3齡期においては、蟻蚕斑紋及び幼虫斑紋の発現があり、第4齡及び第5齡期には幼虫斑紋のみの発現が認められる。

2 齡の進むに従つて、各班紋系特有の模様が形成されて来るが、異なる斑紋系においても斑紋の模様に類似性が認められる。この類似性は第1及び第2齡が最も顕著であり、第3齡期はこれに次いでいるが、第4及び第5齡期においても相当の類似性を認めることが出来る。

3 斑紋の形成には、卵発生初期における細胞の分化及びその後の發育段階における細胞質と各種斑紋遺伝子の相互作用によつて生ずる複雑な真皮細胞の分化が、重要な関係を持つことがわかつた。

引用文献

1. 有賀久雄・長島栄一：育種誌., 2(1), 51~54(1952a)  
 2. ————・—————：日蚕誌., 21 (2, 3), 159 (1952b)  
 3. ————・吉武成美・長島栄一：日蚕誌., 23(1),

19~26 (1954)

4. MARKERT C. L. & W. C. SILVER: Genet., 41(3), 429~450 (1956)  
 5. 長島栄一：日蚕誌., 21 (2, 3), 67~73 (1953)

Summary

The analyses on the formation of some larval markings accompanying with the development of the silkworm larva have been carried out making use of several marking mutants.

The similar pattern which is especially apparent at the first and second instars is formed at the same portion of different kinds of markings controlled by different genes.

It has been ascertained that the differentiations of the cells at embryonal stage and of the epidermal cells which characteristics are controlled by the mutual action of the cytoplasm and genes have important effects upon the formation of larval markings.

写真説明

1—3	蟻蚕	1, 4, 7, 16, 25, 形蚕 (+ <sup>u</sup> )
4—6	毛振期幼虫	2, 6, 15, 24, 33, 虎蚕 ( <i>Z<sub>e</sub></i> ) 3, 5, 11, 20, 29, 褐円 ( <i>L</i> )
7—15	第2齡期幼虫 (瀧紙貼附)	8, 17, 26, 黒縞ホモ ( <i>p<sup>s</sup>/p<sup>s</sup></i> )
16—24	第3齡期幼虫 (瀧紙貼附)	9, 18, 27, 黒縞ヘテロ ( <i>p<sup>s</sup>/+</i> )
25—33	第5齡期幼虫 (瀧紙貼附)	10, 19, 28, 黒縞・ひので・褐円 ( <i>p<sup>s</sup>UL</i> ) 12, 21, 30, 黒縞・暗色 ( <i>p<sup>s</sup>/p<sup>M</sup></i> ) 13, 22, 31, ひのでホモ ( <i>U/U</i> ) 14, 23, 32, ひのでヘテロ ( <i>U/+</i> )