

家蚕における瘤(K)の発現に関する研究(1)

瘤の発現と各種突然変異との関係

長島 栄一*・田中 茂光*

Eiichi NAGASHIMA and Shigemitsu TANAKA; Studies on the Expression of *Knobbed* (*K*) in the Silkworm, *Bombyx mori*. (1) On the Size of Knobs combined with Several Mutants.

(1956年10月1日受理)

家蚕の瘤(*K*)について、田中(1916, 1943, 1951)は遺伝学的研究を行い、黒縞(*Ps*)と瘤と共存する個体においては瘤の隆起が極度に抑圧される事実を認め、*Ps*遺伝子の作用によつて皮膚中に多量の色素が蓄積される結果瘤が抑圧されるであろうと述べている。芦野(1940)は瘤に関する形態的研究において、瘤の隆起は瘤体原基部の真皮細胞が過多分裂を行うためであるとしている。有賀(1943)は瘤と各種幼虫斑紋との共存個体において、瘤の発現の状態を報告している。また有賀・吉武・長島(1954)は半月紋の形成に関する研究から、瘤は*E*複対立遺伝子、褐円(*L*)及び多星紋(*ms*)等の遺伝子によつて形成される斑紋原基の形成を前提として、発現する事実を指摘した。

著者等は瘤の発現について、実験遺伝学的、遺伝生化学的並びに組織学的見地から研究を行つているが、各種突然変異と瘤との共存個体における瘤の状態を比較検討し、2, 3の知見を得たので報告する。

本研究の一部は著者の一人長島が埼玉蚕業試験場に職中実験を行い、日本蚕糸学会関東支部講演会に発表したものである。なお本研究を行うにあつて、種々御指導を賜つた東大の有賀久雄教授、御協力をいただいた上原功技師、沼上里江氏、齊藤幸雄氏の各位に謝意を表す。

材料並びに方法

瘤と結合させた各種の突然変異は、*P*複対立遺伝子群、黒縞優性赤蟻(*PsIa*)、黒縞劣性赤蟻(*Psch*)、黄体色(*lem*)、*od* 油蚕(*od*)、第1白卵(*w*₁)及び黒蛹(優性の形質で *Bep* と仮称)等で、これら個体と*K*との交雑 *F*₁ 及び *F*₂ に分離する瘤の発現個体について、幼虫期から蛹期にわたつて瘤の状態を比較観察した。

実験結果並びに考察

瘤の発現の時期と5齡期の瘤の大きさ

K 遺伝子は家蚕のいかなる時期に発現を始めるものであろうか。勿論 *K* 遺伝子は *E* 複対立遺伝子、*L* 及び *ms* 等の働きによつて真皮細胞中に形成される *anlage* に作用して、その部分の細胞に特殊な肥大増殖を起させるものであるが(田中・長島未発表)、瘤として認められる時期を調査するために、蟻蚕の時期から外部形態を観察した。第1齡期においては、いずれの供試個体も瘤としては認められず、第1表に示すように、*+p* 及び *lem* と結

第1表 第2齡期における瘤の状態

系 統	第5 環 節 の 瘤 の 状 態
<i>+p/+pK/K</i>	半月紋部拡大、隆起を認める
<i>+p/+pK/+ps/+K/K</i>	" 稍々拡大? 稍々隆起?
<i>ps/+K/K</i>	" " "
<i>ps/psK/K</i>	" 拡大及び隆起を認めない
<i>lem/lemK/K</i>	" 拡大、隆起を認める
<i>odK/K</i>	" 拡大及び隆起を認めない

註 ビノキユラ使用

第2表 第5齡期における瘤の大きさ

(*+p/+pK/K*を100とした場合)

遺 伝 子 組 成	瘤 の 大 き さ			体 長
	a	b	c	
<i>+p/+pK/K</i>	100.0	100.0	100.0	100.0
<i>ps/psK/K</i>	84.0	72.2	54.7	80.1
<i>ps/+K/K</i>	96.2	97.6	80.3	99.7
<i>Ia/+K/K</i>	98.3	96.7	99.4	102.2
<i>od K/K</i>	86.9	81.7	52.9	112.5
<i>lem/lemK/K</i>	97.4	99.3	92.9	103.9
<i>+p/+pK/+ps/+K/+</i>	80.5	84.0	56.3	104.3
<i>ps/psK/+</i>	54.4	50.0	13.5	85.1
<i>ps/+K/+</i>	78.9	75.4	42.9	100.0
<i>Bep/BepK/+</i>	98.7	97.7	59.7	123.7
<i>Em/BmK/+</i>	90.7	92.6	59.4	118.6

註 測定は第5環節の瘤、a:瘤の長さ b:瘤の巾
c:瘤の高さ、*Bep*:優性の黒蛹(仮称)

*信州大学繊維学部 遺伝学研究室

合した*K*ホモ型では第2齢期になつて、明らかに半月紋部が拡大し、しかも隆起するようになる。一方各種の突然変異との結合によつて生ずる瘤については、相当の差異を認め、第4～5齢期に瘤の発現が顕著でない *odK* 及び *P^sK* 等ではこの時期にも、ほとんど瘤として認められない。これらの結果は組織学的観察からも認められる(未発表)。

次に第5齢期の瘤の状態について観察した結果を第2表に示す。この表から明らかのように、系統によつて相当な差異が認められる。また*K*ホモ型とヘテロ型との間においても瘤の発現に明瞭な差異があり、この現象は *P^s* と *K* との結合個体において特に顕著である。蛹期においては更に著しい差異が認められるが、この点については後に述べる(Photo, 参照)。

黒縞(*P^s*)の瘤に対する抑圧現象

すでに幼虫斑紋の色素形成に関与する *P^s*, 黒蚕(*PB*) 及びヒノデ(*U*)等の遺伝子が、瘤の発現に対して抑圧的に働く事実が認められている(田中, 有賀, 有賀・吉武・長島)。田中(1951)はこの現象の説明に幼虫皮膚に多量のメラニン形成するという *P^s* の作用が、この抑圧の原因であろうと述べているがこれらの点を明らかにするために *P^s* のメラニン色素の形成に関して、抑圧的に働く優性赤蟻(*Ia*)及びメラニン色素の色調を淡くする劣性赤蟻(*ch*)と *P^sK* との交雑 F_2 に分離する *P^s/P^s K/K Ia/Ia*, *P^s/+ K/+ Ia/Ia*, *P^s/P^sK/Kch/ch*, *P^s/+K/+ch/ch*等の結合型と *P^s/P^s K/K*, *P^s/+ K/+*等の結合型との間で、瘤の大きさを比較した(第3表及び Photo, 参照)。この結果から見て、*Ia* 遺伝子の作用によつて皮膚に *P^s* のメラニン色素の形成が少くなつた個体においては、*Ia* 遺伝子を持たない個体に比べて若干瘤が肥大しているが、その差異は顕著ではない。また *ch* の結合型についてはかえつて逆の現象が認められる。すなわちこの色素の形成と瘤の発現とは関係は

第3表 *P^sIa*及び*P^sch*と*K*との結合による瘤の大きさ

遺伝子組成	瘤の大きさ			
	a	b	c	
$\begin{matrix} P^s Ia \\ \times \\ K \\ F_2 \end{matrix}$	<i>P^s/+ K/K</i>	100.0	100.0	100.0
	<i>IaP^s/+ K/K</i>	100.0	107.4	116.3
	<i>P^s/P^s K/K</i>	69.8	63.3	42.9
	<i>IaP^s/P^s K/K</i>	65.9	69.7	46.9
$\begin{matrix} P^s ch \\ \times \\ K \\ F_2 \end{matrix}$	<i>P^s/+ K/K</i>	100.0	100.0	100.0
	<i>chP^s/+ K/K</i>	96.3	97.7	92.1

註 第5齢期調査, a, b, c, は第2表と同様

あるものであろうが、その作用はあまり大きくないのではなかろうか。また長島(1952)が行つた蠶蚕斑紋の形成における *P^s* 遺伝子の作用についてみても、蠶蚕の時期にすでに *P^s* 遺伝子を持つ個体は、第5環節が他の系統に比べて色調が淡い。すなわち第5環節の色調は半月紋の *anlage* の形成と関係があり、*anlage* の形成の完全なものは蠶蚕斑紋の色調が強い。このような点から考えると、*P^s* 遺伝子は半月紋の *anlage* の形成に関して抑圧的に働いていると考えられる。すなわち *P^sK* 個体において瘤の発現が抑圧されるのは、*P^s* 遺伝子の多面的作用によつて *anlage* の形成が抑圧される結果であつて、色素形成の作用と直接結びつけることは困難のように考えられる。さらにこの点については蛹期の観察結果からも考察してみたい。

*od*油蚕の瘤に対する抑圧現象

*od*油蚕(*od*)と*K*と結合した場合の瘤の状態について述べる。第2表(及び Photo, 19, 20)に見られる通り *odK* 個体の瘤は *+odK* 個体のそれに比べて非常に小さい。このような現象は如何にして起るものかについて考察してみたい。*od* 遺伝子は多くの研究者によつて遺伝学的、遺伝生化学的及び生理学的に研究が進められ、家蚕においては極めて重要な働きをする遺伝子である。特に *od* 油蚕はトリプトファン系色素の形成に対して極めて密接な関係をもっている。瘤の発現には半月紋の *anlage* 等の形成が第1条件になることはすでに述べたが、この部分の真皮細胞にはトリプトファン系の色素が多量に蓄積される。この色素は *od* 遺伝子によつて抑圧されることが認められているので(有賀1951)、このような現象が瘤の発現に対して影響するのではないかということが一応考えられる。そこでこの点を確かめるために、トリプトファン系色素が形成されない第1白卵(*w₁*)と瘤との結合型を作つて瘤の大きさを検討した結果は第4表(及び Photo, 17, 18)の如くであつて、*w₁K* は *+w₁K* に比べて若干小さい。しかしこの瘤の抑圧される状態はそれ程顕著ではないので、先に述べた *odK* における瘤の抑圧

第4表 *w₁*と*K*との結合による瘤の大きさ

遺伝子組成	瘤の大きさ			
	a	b	c	
同系統分離	<i>+/+K/K</i>	100.0	100.0	100.0
	<i>w₁/w₁K/K</i>	91.3	92.7	90.5
	<i>+/+K/+</i>	80.0	84.9	66.4
	<i>w₁/w₁K/+</i>	80.0	78.4	64.7

註 第5齢期調査, a, b, c は第2表と同様

が、このトリプトファン系色素の形成と多少関係はあるにしても、これがod油蚕における瘤の抑圧作用の原因であるとの断定を下すことはできない。すなわちod油蚕の持つ特殊な生理学的及び生化学的性質が影響してこのような現象を示すものと思われる。この原因については更に検討を加える必要がある。

黄体色、黒蛹及び黒蛾と瘤の大きさ

さらに黄体色(*lem*)、黒蛹(優性の形質で *Bep* と仮称)及び黒蛾(*Bm*)と瘤との結合型を用いて瘤の大きさを調査したが、正常瘤との間に明瞭な差異を認めることができなかった。すなわちこれら諸形質は瘤の発現に対して大きな影響を持たないもののように思われる。

蛹期における瘤の状態

蛹期における瘤の発現について観察した結果を第5表(及び Photo. 2, 4) に示す。この表から明らかなよう

第5表 蛹期における瘤の状態

遺 伝 子 組 成	第 2 環 節	第 3 環 節	第 5 環 節	第 8 環 節
$K \times +$				
$F_2 \begin{cases} K/K \\ K/+ \\ +/+ \end{cases}$	$\begin{matrix} + \\ - \\ - \end{matrix}$	$\begin{matrix} + \\ \Delta \\ - \end{matrix}$	$\begin{matrix} + \\ \pm \\ - \end{matrix}$	$\begin{matrix} + \\ \pm \\ - \end{matrix}$
$K \times P^s$				
$F_2 \begin{cases} P^s/P^s K/K \\ P^s/+ K/K \\ P^s/P^s K/+ \\ P^s/+ K/+ \end{cases}$	$\begin{matrix} \pm \\ \Delta \\ - \\ - \end{matrix}$	$\begin{matrix} + \\ + \\ \Delta \\ \Delta \end{matrix}$	$\begin{matrix} \oplus \\ + \\ \Delta \\ \oplus \end{matrix}$	$\begin{matrix} \oplus \\ + \\ \Delta \\ \oplus \end{matrix}$

註 瘤の大きさ $+\Delta>\oplus>\pm>\Delta$

に蛹期においても瘤は明瞭に認められるが、先にも述べた通りKホモ型とKヘテロ型とで著しい差異が観察された。すなわちKヘテロの個体においては、蛹を一見したところでは正常の蛹と区別し難い程度に小さく、特に第2環節の瘤はほとんど認められない。第5及び第8環節のそれも極めて小さいが、第3環節の瘤は比較的明瞭である。すなわち蛹期においてはKのホモとヘテロとが明らかに区別されるわけである。

さらに P^s と K との結合個体について観察した結果は第5表に見られる通りである。もちろん蛹期における瘤の状態は、幼虫期におけるその発現の after effect とも考えられるが、幼虫期における $P^s/P^s K/K$ の瘤の大きさは、 $P^s/+ K/+$ よりも小さいのに、蛹期においてはむしろ $P^s/P^s K/K$ の方が $P^s/+ K/+$ より大きくなることから考えて、蛹期においても K 遺伝子の作用が働いているものであろう。また蛹期の $P^s/P^s K/K$ 及び $P^s/+ K/K$ と $+/+ K/K$ との間で瘤の大きさを

比較すると、若干後者の方が大きく、幼虫期の場合と大差は認められないが、 P^s の結合型の瘤と正常の瘤との差が幼虫期よりも少くなっていることが認められた。すなわち蛹期におけるこのような現象は幼虫期のように P^s 遺伝子の作用によつて、皮膚に多量のメラニン色素が形成されないから、そのために起つた現象であろうと一応考えられるが、蛹期においては P^s 遺伝子の anlage (半月紋等の) に対する抑圧作用が少くなつたとも考えられることであろう。

摘 要

瘤(K)と各種突然変異との結合個体を供試して、瘤の発現の状態を観察し、2, 3の知見を得た。

1) K ホモ型においては瘤は第2齢期から認められるが $P^s K$ 及び odK 等では不明瞭である。

2) K ホモと K ヘテロの個体の間では、瘤の発現に相当の差異があり、特に蛹期においてはホモ型では瘤が明瞭に認められるが、ヘテロ型ではほとんど認められない。

3) $P^s K$ の場合、瘤の発現が顕著に抑圧されるが、この現象の主な原因は、 P^s 遺伝子の多面的作用によつて半月紋等の anlage の形成が抑圧されるからであろうと考えられる。

4) odK の場合、瘤の発現が相当抑圧されるが、これは恐らく od 油蚕のもつ特殊な生理学的及び生化学的条件に影響された結果であろう。

5) $P^s K$ 及び odK を除いて、本研究で供試した各種の突然変異と瘤との結合体においては、正常瘤との間に顕著な差異を認めなかつた。

Summary

The characteristics of *Knobbed* are as follows; the protuberances appear on the 2nd, 3rd, 5th and 8th segments of the silkworm larva, and are visible also in the pupa and moth. But when *Knobbed* is combined with *Striped* (P^s) the knobs are reduced markedly (TANAKA, 1916, 1943, ARUGA, 1943). Moreover ARUGA, YOSHITAKE and NAGASHIMA (1954) reported on the mechanisms of *Knobbed* gene action. Owing to that it acts on the special epidermal anlagen which are formed by E allele, *Multi-lunmar* (L) and *multi-starspot* (ms). Therefore the knobs appear on upper mentioned segments.

The present authors have investigated the manife-

station of *Knobbed* from the newly hatched larva to the pupa using the knob individuals combined with several mutants, and results obtained are as follows;

1. In the case of the homozygous *Knobbed* individual combined with normal ($+b/+bK/K$) the knobs are recognized from the 2nd instar to the pupa. But in the case of the heterozygous ($+b/+bK/+$) they are not clear in the 2nd instar and the pupa, but are recognized from the 3rd to the 5th instar larva. Especially there is remarkable difference in the size of knobs between the homozygous and the heterozygous in the pupal stage.

2. As above mentioned, *Striped* markedly reduces the size of knobs. From the results of the experiments carried out to make clear the mechanisms of this phenomenon, it can be concluded that the reducing is mainly due to the suppression which is caused by the pleiotropic action of *Ps* gene when the special epidermal anlagen are formed.

3. In the case of *Knobbed* combined with *od translucent* (*od*) the knobs are partially suppressed, and this phenomenon may be caused by the special biochemical and physiological conditions in the *od translucent* individual.

4. When *Knobbed* is combined with any of characters which are used in this experiment except both *Striped* and *od translucent*, the knobs develop fully.

文 献

- 有賀久雄：蚕試報告，11 (4) (1943)
 ————：日蚕誌，20 (1) (1951)
 ————その他：家蚕遺伝子の研究，
 ————・吉武成美・長島栄一：日蚕誌，23(1) (1954)
 芦野道夫：日蚕誌，11 (3) (1940)
 長島栄一：日蚕誌，21 (2, 3)
 ————：埼玉蚕試研究要報，29 (1955)

田中義啓：東北大学紀要 (家蚕遺伝学引用)，7 (3) (1916)

———：国立遺伝研年報，1 (1951)

———：家蚕遺伝学，(1952)

Y. TANAKA：Adv. Gen. 5 (1953)

写 真 説 明

- Photo 1. 形蚕瘤ホモ ($+b/+bK/K$)，5 齡期幼虫。
 2. " " " " ，蛹
 3. 形蚕瘤ヘテロ ($+b/+bK/+$)，5 齡期幼虫
 4. " " " " ，蛹
 5. 黒縞ヘテロ，瘤ホモ ($Ps/+ K/K$)，以下5 齡期幼虫
 6. 黒縞ヘテロ，瘤ヘテロ ($Ps/+ K/+$)，
 7. 黒縞ホモ，瘤ホモ ($Ps/Ps K/K$)
 8. 黒縞ホモ，瘤ヘテロ ($Ps/Ps K/+$)
 9. 優性赤蟻，黒縞ヘテロ，瘤ホモ ($Ia/IaPs/+ K/K$)
 10. " " " " ，瘤ヘテロ ($Ia/IaPs/+ K/+$)
 11. " " " " ，黒縞ホモ，瘤ホモ ($Ia/Ia Ps/Ps K/K$)
 12. " " " " ，瘤ヘテロ ($Ia/Ia Ps/Ps K/+$)
 13. 劣性赤蟻，黒縞ヘテロ，瘤ホモ ($ch/ch Ps/+ K/K$)
 14. " " " " ，瘤ヘテロ ($ch/ch Ps/+ K/+$)
 15. " " " " ，黒縞ホモ，瘤ホモ ($ch/ch Ps/Ps K/K$)
 16. " " " " ，瘤ヘテロ ($ch/ch Ps/Ps K/+$)
 17. 第1白卵，瘤ホモ ($w_1/w_1 K/K$)
 18. " " " " ，瘤ヘテロ ($w_1/w_1 K/+$)
 19. *od* 油蚕，瘤ホモ ($od K/K$)
 20. " " " " ，瘤ヘテロ ($od K/+$)

