

q油蚕の遺伝学的研究

誌名	日本蠶絲學雜誌
ISSN	00372455
著者	土井, 良宏 木原, 始 中山, 光育
巻/号	56巻2号
掲載ページ	p. 120-123
発行年月	1987年4月

q 油蚕の遺伝学的研究

土井良 宏¹⁾・木原 始¹⁾・中山光育²⁾

1)福岡市東区・九州大学農学部 (〒 812)

2)福岡市南区・香蘭女子短期大学 (〒 816)

(1986年 8月14日 受領)

HIROSHI DOIRA¹⁾, HAJIME KIHARA¹⁾ and MITSUIKU NAKAYAMA²⁾ : Genetical studies on the q-translucent mutant of *Bombyx mori*

In a batch of F₄ hybrids of the cross between two inbred normal strains of silkworm, translucent larvae segregated in a ratio of approximately one to three normal individuals. This new character was associated with sterility in both sexes and was manifested by a single recessive gene. The mutant was designated as "q-translucent" with the gene symbol *og*. Mating experiments revealed that the *og* gene was linked with the genes *ms* and *C* which had been known to be located on the twelfth linkage group. A three-point experiment was performed using *C* (7.2 map units) and *Ng* (21.8 map units) to determine the map position of the *og* gene. The recombination value between *C* and *Ng* was 19.25%, *C* and *og* 24.77%, *Ng* and *og* 5.88%, respectively, based on the observation of 1683 individuals. Taking the correction factor into account, the locus of *og* was calculated to be 4.45 units to the right of *Ng*. Hence the *og* gene was localized at 26.3 map units on the twelfth linkage group. (^{1)Faculty of Agriculture, Kyushu University, Higashi-ku, Fukuoka 812; ^{2)Koran Women's Junior College, Minami-ku Fukuoka 816})}

カイコの幼虫皮膚の透明性に関して正常である系統間での交雑 F₄ 代にやや高度の油蚕を分離した。この油蚕は生理的に虚弱で、雌雄共にほとんど生殖不能であったが、同一区の正常蚕の相互交配により油蚕分離系統を確立することができた。交雑実験の結果、本油蚕形質は第12連関群に所属する未知の遺伝子により発現されることが判明したので、これをq油(遺伝子記号, *og*)と命名した。さらに *C*, *Ng* 両遺伝子を基準に用いて3点実験を行い、*og* 遺伝子の座位を第12連関群26.3と決定した。

カイコにおいては幼虫の皮膚は白色不透明であるのが正常形質と規定されているが、あたかも油紙のような半透明性を呈する油蚕が多数見出されており、これまでに遺伝子分析が行われ命名されたものだけでも約30種にも達している。油蚕の皮膚透明性には種々の段階があり、正常との識別も困難な低度のものから、内部器官が外面から透見され得るほど高度のものまである。一般に発育経過がやや長く、生理的に虚弱なものが多いが、ジャロアスコリ油 *og* では雌は不受精となり(佐々木, 1938), *og*^f(旧 *ot*)では雌雄ともほとんど生殖不能である(田中・松野, 1929)。

著者らは実験飼育中の1交雑区から幼虫皮膚透明

性がやや高度の油蚕を見出し、その淘汰を試みたが、油蚕個体の交配によっては受精卵を得ることはできなかった。しかし、同区の正常蚕を相互交配した後代において、生殖不能の油蚕を分離する系として確立することができた。次でこの油蚕の連関分析を行い、これまで知られていない新しい劣性遺伝子により発現されるものであることを認め、これをq油と命名し、その遺伝子座位を確定したのでここに報告する。

材料と方法

q油: 幼虫皮膚の透明度がやや高度に属する油蚕で、1齢後期から正常蚕と容易に識別することがで

きる。発育経過は正常蚕に比し約2日遅延し、生理的に虚弱で蛹期を中心として斃死率が高い。成虫は交尾、産卵しても不受精となるのが普通であるが、雄では稀に授精力を有することがある。後述するように九州大学保存のe10系統に生じた劣性の自然突然変異である。遺伝子記号は *og*。

遺伝的分析：q油蚕は生殖不能であるため、まず油蚕を分離する系統として育成して遺伝子分析を行い、次で連関検索、3点実験による遺伝子座位の決定を行った。q油蚕の連関検索に際して、他系統と交雑するためにはヘテロ個体を用いなければならないが、これを正常ホモと表現型によって識別することはできない。そこで再交検定法(土井良ら, 1973)によりq油蚕に関しヘテロ型の雄が交配されたことを確認し得た交雑蛾区を所期の F_1 として爾後の調査を行った。連関検索に用いた標識遺伝子を所属連関群別に示せば、*Y*(2), *Ze*(3), *L*(4), *re*(5), *E^{ca}*(6), *q*(7), *st*(8), *Ia*(9), *w-1*(10), *K*(11), *ms*(12), *C'*(12), *ch*(13), *U*(14), *bl*(15), *cts*(16), *bts*(17), *mln*(18), *nb*(19), *b-4*(20), *rb*(21), *mw*(22), *Nd*(25) 及び所属連関群未知の *Ym*, *so*, *ge* である。標識形質が劣性の場合には F_1 の相互交配による F_2 , 優性の場合には交雑 F_1 の雌にq油蚕系統の正常雄を戻し交雑して、それぞれ8~12区を1蛾育て1齢後期でq油蚕の分離を確認し得た区を残し、形質分離を調べて連関の有無を判定した。その他、3点実験における交配形式の詳細などについては必要な個所に記述する。

結 果

1. q油蚕の系統育成と遺伝

著者らが他の目的で1969年第2飼育期に1蛾育てを行ったp22系統とe10系統との交雑 F_4 の1区において、正常蚕192頭に対し56頭の油蚕が分離した。この油蚕は幼虫皮膚の透明度がやや高度に属し、虚弱で特に蛹期に多く斃死した。しかも羽化後に交配、採種を試みたが、油蚕同士の交配では勿論、正常蚕と交配した場合にも受精卵は全く得られなかった。そこで同区の正常蚕の相互交配による次代10蛾区を検定したところ、その6区においては正常蚕のみを生じたが、4区においてはTable 1に示すように合計で正常蚕647頭に対し油蚕185頭が分離した。この数比は3.5:1であり、本油蚕形質

Table 1. Pedigree test by sib-mating of normal individuals of an F_4 hybrid batch, p22 \times e 10, in which the infertile translucent larval skin mutant was segregated

Batch No.	1	2	3	4
Normal	144	191	195	117
Translucent	41	61	54	29

(In the remaining six batches tested, all the larvae were normal)

が単一の劣性遺伝子により発現されると仮定した場合の理論数よりも油蚕がやや少ないが、その差は有意と言えるほどではない ($\chi^2=3.391$)。また、4区のいずれにおいても正常蚕、油蚕の双方とも雌雄はほぼ同数ずつであった。この F_5 代で再び得られた油蚕の成虫を雌雄それぞれ30蛾とり正常蚕と交配したが、雌はすべて不受精卵を産下し、雄蛾も授精力を有していたのは1蛾のみに過ぎなかった。このように本油蚕はほとんど生殖不能とみなされるので、No.2蛾区の正常蚕の相互交配による次代を10蛾区とり、油蚕の有無を検定した結果、その5区で正常蚕:油蚕=3:1の比に分離した。かくして生理的に虚弱な生殖不能のやや高度の油蚕を分離する系統として確立することができた。

上述の蛾区間ならびに蛾区内における油蚕の分離状況からして、本油蚕形質は常染色体上の1劣性遺伝子により発現されるものと言える。ここにp22 \times e10の F_4 代において見出した本油蚕を仮にq油と呼び記号を *og* として、既知の油蚕遺伝子との異同を中心に連関検索を試みた。

2. q油蚕の連関検索

q油蚕にみられる高度の皮膚透明性、発育経過遅延、生理的虚弱性、生殖能力の欠除などの形質的特徴は、第9連関群に所属するジャロアスコリ油 *og* 或いは *og^t* に類似している。そこでまず *og* と第9連関群との関係を検定するため、優性赤蛾 *Ia* を標識に用いて、*Ia*/+, +/*og* の F_1 雌に *og*/+ のヘテロ雄を戻し交雑した次代での形質分離を調査した。その結果は *Ia*+165頭:*Ia og* 55頭:++163頭:+*og* 46頭であった。したがって *og* は第9連関群とは独立であり、*og* とは異なる染色体上に座を占めていることになる。さらに広く連関検索を行ったが、*og* は第2~11, 13~22, 25連関群及び *Ym*,

Table 2. Linkage-test of *oq*

Mating	Segregation	
	+	<i>oq</i>
<i>ge</i> +/+ <i>oq</i> × <i>ge</i> +/+ <i>oq</i>	+154 : <i>ge</i> 60	+63 : <i>ge</i> 0
<i>ms</i> +/+ <i>oq</i> × <i>ms</i> +/+ <i>oq</i>	+175 : <i>ms</i> 77	+75 : <i>ms</i> 1*
++/ <i>C</i> ¹ <i>oq</i> × ++/ <i>C</i> ¹ <i>oq</i>	<i>C</i> ¹ 144 : +73	<i>C</i> ¹ 73 : +0
	130 : 67	71 : 0
	103 : 63	52 : 0
	100 : 40	53 : 0

*Exceptional manifestation of *ms*/+ heterozygote

so の諸遺伝子に対してはすべて独立であると判定される分離が得られた。一方、連関未知の1染色体を代表するとされてきた尺蠖蚕 *ge* との交雑 F₂ においては Table 2 上段に示すように, ++ : +*oq* : *ge* + : *ge oq* = 2 : 1 : 1 : 0 に分離した。したがって *oq* は *ge* と連関していることが確実である。ところが、第12連関群所属の多星紋 *ms* との交雑 F₂ においても、同表中段に掲げるように ++ : +*oq* : *ms* + = 2 : 1 : 1 に分離し、*oq* で *ms* となったものは1頭のみであった。それ故、*oq* は第12連関群の *ms* とも連関している可能性が高い。この点を確認するため、*oq* 系統に第2連関群所属の黄血遺伝子 *Y* を導入し、本系統が第12連関群の繭色遺伝子 *C* 座に関して内層黄繭 *C*¹ を有することを確認して、黄血白繭 +^c と交配後、F₂ における分離を調べた。その4区における調査結果は Table 2 下段に示すように、いずれにおいても *C*¹ + : ++ : *C*¹ *oq* : +*oq* = 2 : 1 : 1 : 0 であって、4区合計の分離数は 477 頭 : 243 頭 : 249 頭 : 0 頭である。*C*¹ : +, + : *oq* の比はいずれも 3 : 1 であって、しかも二重劣性の +^c *oq* は1頭も生じていないので、*oq* は *C*¹ と連関し、第12連関群に所属することが明確である。これまで第12連関群には油蚕遺伝子は知られていないので、仮称 *oq* は新しい座に生じた油蚕突然変異であることになる。ここにあらためて本油蚕を *q* 油 (*q*-translucent) と命名し、遺伝子記号を *oq* とする。

3. *q* 油遺伝子の座位

第12連関群に所属することが判明した *oq* 遺伝子の座位を決定するため、使用上の便宜性、形質発現の完全度を考慮して、座位既知の遺伝子の中から外

Table 3. Crossing over experiment between *C*, *Ng* and *oq* (segregation in +^{oq} individuals obtained by sib-mating of *C Ng* +/+ +*oq*)

<i>C</i>		+		Total
<i>Ng</i>	+	<i>Ng</i>	+	
1543	1	107	32	1683

層黄繭 (*C*, 座位 7.2) 及び非膠着卵 (*Ng*, 座位 21.8) を基準に選び3点実験を行った。*C* 複対立遺伝子群の発現は第2連関群の黄血 (*Y*) 遺伝子との共存下において認知され得るものであるもので、基準系統には育成済みの *Y; C Ng* 系統を用いた。一方、*oq* 系統は *C*¹ 遺伝子を有しているが、*C/C* 個体の繭と *C/C*¹ 個体の作る繭とを確実に識別することは困難であり、また、原系統は白血 (+^Y) であるので、Table 2 下段の交雑区から *Y; +^c oq* 系統を育成して3点実験に供用した。以下、表示を簡略にするため、第2連関群の *Y* は省略して記述するが、いずれも幼虫時に腹脚色により黄血であることを確認している。前述のように *oq* は生殖不能であるため、交叉実験においても戻し交雑によることはできない。そこで遺伝子型 *C Ng* +/+ +*oq* の F₁ 個体間の相互交配を飼育調査した。さらに *oq* は蛹期を中心に斃死率が高く、雌蛾は産卵困難をも伴っているため、上記の F₂ における形質分離調査は +^{oq} 個体のみを対象として実施した。

C Ng +/+ +*oq* × *C Ng* +/+ +*oq* の F₂ 20 蛾区について、+^{oq} 雌蛾の産下卵の膠着性の有無を繭色別に調査した結果を一括して表示すれば Table 3 の如くである。

合計 1,683 頭の雌蛾における分離結果からこれら 3 遺伝子間の組換え価を求めれば、標準地図上 7.2 位を占める *C* 座と 21.8 位を占めている *Ng* 座の間は 19.25% であるのに対し、*C*-*oq* 間 24.77%, *Ng*-*oq* 間 5.88% となる。したがって、第12連関群における 3 遺伝子の配列は *C*, *Ng*, *oq* の順であることが確実である。

考 察

q 油蚕を分離した交雑区の原系統は p 22 及び e 10 である。両系統は九州大学においてそれぞれ 1924

年、1922年以來、内交系として維持保存されてきたものであるが、交雑 F_4 において oq を見出した1969年までの間、油蚕を生じた記録はない。そこで翌1970年の春蚕期にそれぞれ15蛾区卵の混合育による系統保存育区のほか、20蛾区を1蛾育して油蚕の分離の有無を調べた。その結果、p22系統では油蚕は全く見出されなかったが、e10系統の保存育区の約1,500頭中から16頭の油蚕を得た。この油蚕も oq と同様に皮膚透明度がやや高度で、雌雄とも生殖不能であった。したがって oq 遺伝子はe10系統において、p22系統との間で交雑系を作成した1968年以前に自然突然変異として生じていたものが、ヘテロの形で導入されたものと推定される。

このq油蚕は雌では完全に不妊であり、雄もほとんど授精能力を欠いている。数多い油蚕の中でも生殖不能を伴うものは og (雌)及び og^t があるに過ぎない。しかもほとんどの油蚕が皮膚細胞における尿酸蓄積系の異常による(清水, 1943; 土井良・筑紫1963; 田村・坂手, 1983)ものであるのに対し、 oq と og 複対立遺伝子群のみがキサンチン脱水素酵素(XDH)の活性を欠く尿酸生成系の異常による油蚕である(Tamura, 1983)。この生理的形質上の相関が単に遺伝子の多面的作用によるものであるのか、或いはXDH活性と生殖能との間に何らかの関係があるものなのか、今後究明を要する問題である。

q油蚕の性状及び形質発現機構は第9連関群に所属する og と類似しているため、まず、両者の遺伝子の異同を調べたが、結果は独立であった。さらに oq の連関検索を行ったところ、尺蠖蚕 ge との交雑 F_2 において $++:ge+:+oq=2:1:1$ に分離し、 $ge oq$ の二重劣性個体は1頭も分離せず、両遺伝子が連関関係にあることが明確に認められた。 ge は1955年田中義磨博士、1957年田島弥太郎博士をそれぞれ代表者として結成された文部省助成による総合研究班により、当時判明していた連関群のすべてに対して独立であり、連関未知群の一つを代表するとされたものである。それ故、 oq 、 ge の両遺伝子が新しい連関群を形成するものと推定した。しかし新連関群設定のためには、1)複数遺伝子の連関、2)既知連関群との独立性、の2条件を満していなければならない。そこで次に oq が果してこの第2条件を満しているかを確認することとしたのである。

広範な連関検索を行った結果、 oq は第12連関群所属の ms との交雑 F_2 において、総数328頭の中でただ1頭の二重劣性 $oq ms$ 個体を生じたが、これを除けば $++:+ms:oq+=2:1:1$ の比に分離した。 ms は本来劣性であるが、他系統との交雑後代において往々にしてヘテロ型でも発現されることがあるので、この場合もそのような例外表型個体である可能性が高い。一方、 oq 系統は同連関群のC座に関しては C^t をもつが、 $+^c$ との交雑 F_2 においては $C^t+:++:C^t oq:+oq=2:1:1:0$ に分離した。すなわち、形質発現が明瞭で例外型を生じることはないこの交雑 F_2 においては二重劣性個体を全く分離せず、 C^t 、 oq 両遺伝子が連関関係にあることに疑問の余地はない。なお、 ge についても再調査を行い、第12連関群に所属することを確認した(未発表)。したがって oq 遺伝子は第12連関群に属することが確実である。

次に oq 遺伝子の座位を決定するため、第12連関群所属の既知遺伝子の中からC及びNgを基準に選び、 $CNg+/+oq$ の相互交配区に分離する $+^{oq}$ 個体につき、蘭色別に産下卵の膠着性の有無を調べた。20区合計1,683頭の雌蛾における分離結果から得られた組換価は、C—Ng間19.25%、C— oq 間24.77%、Ng— oq 間5.88%で、3遺伝子の配列はC、Ng、 oq の順であることになる。

現在、第12連関群の標準地図上、C座位は7.2、Ng座位は21.8と決定されている(蜷木ら, 1981)。本3点実験におけるC、Ng間の組換価は標準距離14.6よりも若干高いが、これを基準として補正すれば oq 遺伝子の座位としてNgの右側4.45を得る。したがって oq 遺伝子の座位は第12連関群26.3であることになる。

文 献

- 土井良宏・筑紫春生 (1963) : 九大農学芸誌, 20, 301-308.
 土井良宏・筑紫春生・木原 始 (1973) : 日蚕雑, 42, 411-416.
 蜷木 理・土井良宏・筑紫春生・国分次雄 (1981) : 日蚕雑, 50, 10-15.
 佐々木静 (1938) : 遺雑, 13, 285-288.
 清水 滋 (1943) : 蚕試報, 11, 379-385.
 TAMURA, T. (1983) : Jpn. J. Genet., 58, 165-168.
 田村俊樹・坂手 栄 (1983) : 蚕試報, 28, 719-740.
 田中義磨・松野正一 (1929) : 蚕試報, 7, 305-423.