

## 家蚕における異常卵殻の遺伝学的研究

佐渡, 敏彦  
九州大学農学部蚕学教室

筑紫, 春生  
九州大学農学部蚕学教室

<https://doi.org/10.15017/21462>

---

出版情報：九州大学農学部学藝雑誌. 16 (4), pp.499-516, 1958-11. 九州大学農学部  
バージョン：  
権利関係：

# 家蚕における異常卵殻の遺伝学的研究

佐渡敏彦・筑紫春生<sup>1)</sup>

## Genetical studies on the abnormal egg shells in *Bombyx mori*

Toshihiko Sado and  
Haruo Chikushi

### 緒 言

家蚕における卵形質の遺伝学的研究の中で漿液膜の色素に由来する分野については長足の進歩を見ているにも拘らず、卵殻或は卵内容の生理的異常に関するものの遺伝学的研究には未だ探求すべき余地が極めて多い状態である。

著者等は外山灰色卵が他の灰色卵と異なり、特異卵形と密接な関係があることから、これを中心とし更に新たに発見した突然変異“潰れ卵”をも併せて、それらの遺伝的行動、卵殻の顕微鏡的異同等を手がかりとして、これら遺伝子の作用機構の解析を行つた。

本報では外山灰色卵の遺伝子記号として著者等が使つていた *Sp* が田中博士の *Gr* と同一のものであり、従つてこれを *Gr* に改めることを確認すると共に、*Gr* に関して従来解析の不充分であつた点を補足し、更に *Gr* の homo と hetero の表現型の差異、灰色性と紡錘形との関係並びに潰れ卵における形質発現機構等はこれら遺伝子の、包卵皮膜の発生活分化の面における作用として矛盾なく説明し得ることを述べる。

本論に入るに先立ち著者等の研究に対して懇篤なる御指導を戴き且つ本文校閲の勞をとられた林祐二郎教授に衷心より御礼申上げる。又本研究を始めるに際して灰色卵や紡錘形卵についての未発表の多くの知見を提供された蚕糸試験場熊本支場長高崎恒雄氏並びに研究上の種々の御援助を惜しまれなかつた教員各位に深謝する。

### I. 研 究 史

九大農学部蚕学教室に e6 系統として保存されている灰色卵は 1918 年に蚕糸試験場より導入された外山灰色卵で、その表型的特徴は、卵殻が乳白色不透明で漿液膜の暗色素が透けて見えるために灰白色を呈し、卵形は短紡錘形を示し、卵面隆起して不規則な縦皺が見られることである。これは 50 世代以上にも亘つて混合育による淘汰が続けられて今日に到つているが、未だに固定せず、灰色卵区相互交配の次代では正常卵、灰色卵（灰色紡錘形卵）及び紡錘形卵（非灰色紡錘形卵）を蛾区分離する。ここに分離する紡錘形卵というのは卵殻は幾分薄く透明で卵色は殆ど正常で側面に僅かに灰白色部分が見られる程度であるが形が短紡錘形を示すものであり、且つ遺伝的には容易に固定出来るので実際 1921 年以來

1) 本研究全般の指導は筑紫が行つたが、実験の全部は佐渡が行つたものである。

e63 系統として保存され、田中博士によつて従来“紡錘形卵”と呼ばれて来たものである。しかしこれは外山博士によつて名付けられた紡錘形卵ではなく、外山博士が B-灰色卵と呼んだ、灰色卵系統よりの変りものがこれに相当することは外山博士の記載している特徴との比較から明らかであるが、孵化歩合が極めて低く、孵化した蚕児も弱かつたために外山博士はその遺伝的關係を追求することが出来なかつた (Toyama 1912, 1913)。

田中博士 (1919, 1932) はこの様な形質が偽母性遺伝の様式に従うことを指摘し、更に正常卵系統と灰色卵系統との交雑  $F_1$  の雌蛾は全て灰色卵を産み、 $F_2$  では灰色卵を産むものと正常卵を産むものが 3:1 に分離すると述べ (1934)、その後灰色卵遺伝子 (*Gr*) の座位を第 II 染色体の 6.9 と決定したが、灰色卵と B-灰色卵との關係については何ら触れていない (1943)。

佐渡 (1955) はこの点を明らかにするために研究を行い、灰色卵と B-灰色卵 (非灰色紡錘形卵)<sup>1)</sup> とが同一遺伝子の homo と hetero による表現型の差に過ぎず、従つて外山灰色卵の場合には  $F_2$  で灰色卵と正常とを 3:1 に分離する様なことはないことを明らかにし、これを優性紡錘形卵遺伝子 (*Sp*) と名付けた。

筑紫 (1948, 1950, 1954) は卵殻の含有する硫黄の量の比較及び卵殻切片の観察から、灰色卵の発現が卵殻の含む白色色素によるものでなく、卵殻の異常構造に因るものであることを指摘した。

たまたま著者等は外山灰色卵の遺伝を研究しているうちに自然突然変異として紡錘形を示す潰れ卵を発見し (佐渡 1956, 1957a)、その遺伝様式及び遺伝子座位を明らかにしたが、これが外山灰色卵と密接な關係を有することが判つた。

その後更に著者等は各種異常卵における卵殻表面及び卵殻切片の位相差顕微鏡的観察並びに潰れ卵と正常卵との遠心機による卵内容の比較から、これら遺伝子の作用機構についても考察を進めるに至つた。

## II. 材料及び方法

本研究に用いた材料はいずれも九大農学部蚕学教室に保存されている系統であつて、その主要な特徴は Table 1 の通りである。

卵の遠心処理には羽化直後の雌蛾を用い、九大農学部設置されている冷凍遠心機で、14,500 g, 40 min. の処理条件で行つた。

卵殻表面の観察では卵の上面を切り取り、なるべく平らになる様に周囲の彎曲部を切除し、そのままアルコール、キシロールを通してバルサムで封じて永久プレパラートとなし、又一部のものは直接水或はグリセリンで封じたものを観察した<sup>2)</sup>

切片の場合には、化蛾直後の各種異常卵系及び正常卵系の雌蛾の卵管から完成した卵を取り出し、常法によりパラフィン切片 (4  $\mu$ ) とした。勿論この方法では連続切片は得られないが、数個のかなりはつきりした切片を得ることが出来た。従つて切片の位置的不一致

1) 本報では外山種紡錘形卵との混同を防ぐために、外山博士に従つて B-灰色卵と呼ぶことにする。

2) これは暗視野で行つた。明視野よりもコントラストが明瞭であるからである。但し、暗視野の場合には、隆起しているべき部分が凹んだ様に見える、高低が逆になつている。

Table 1. Characteristics of the stocks used in this study.

Stock No.	Egg characters	Larval characters		References & Remarks
		Marking	Blood color	
p22	+	p <sup>h</sup>	+	Japanese race, Yamato-Nishiki; established in 1924
p44	+	p	+	Chinese race, Shi. 101; established in 1925
e6	Segregate B-grey, grey, and normal	p <sup>h</sup>	+	Toyama's grey egg, introduced from Seric. Exp. Station in 1918; low hatchability
e63	B-grey egg	p	Y	Derived from e6 stock in 1921; lowest hatchability
mx42	+	p	Y	
E63	B-grey egg	p	+	Newly selected from e6 stock in 1954

は止むを得なかつたが、このことは当面の目的にはさして重要でないと考えられる。尚、卵の一端に孔をあけてパラフィンの誘導をよくする様にした。観察は無染色で位相差顕微鏡で行つた。<sup>1)</sup>

### III. 実験結果

#### 1. 外山灰色卵の遺伝

e6 系統は従来混合育によつて系統維持されているので、先ず正常卵、灰色卵及び B-灰色卵の分離様式を明らかにするため、1954 年から 1955 年にかけて e6 系統の 1 蛾育を行つた。元来灰色卵は産卵数少く、孵化歩合も非常に低い。その上この様な形質は雌蛾のみが現わすもので雄蛾は調査の対象となり得ないので、各蛾区について言えば分離比は必ずしも明瞭でないが、一年間に亘る観察結果を集計すると、e6 系統より生じた灰色卵区及び正常卵区からの分離には明らかに三つの型があることが判つた (Table 2)。

B-灰色卵は孵化歩合が極めて低く、その上産卵数も非常に少いために 1 蛾育による調査は殆ど不可能である。併し混合育で得た結果では、B-灰色卵から生じた雌蛾は全て B-灰色卵或は灰色卵を産み、正常卵を産むものは 1 頭もなかつた。

Table 2. Three types of segregation in the one batch rearing of e6 stock.

Hatched from	Types	Batches segregated			Total	Ratio
		B-grey	Grey	Normal		
Grey batches	I	104	127	0	231	1:1:0
	II	315	588	278	1,181	1:2:1
	III	0	403	347	750	0:1:1
Normal batches	I	0	23	0	23	All grey egg batches
	II	0	319	345	664	0:1:1
	III	0	0	203	203	All normal egg batches

1) この場合には三層を区別するためには明視野の方が効果的であつた。

この結果は B-灰色卵と灰色卵とが同一遺伝子の homo と hetero による差であると考えた場合に最もよく理解されるので、この点を確かめる為次に次の交雑を行つた (Table 3).

Table 3. Segregation in the test crosses between B-grey stock and normal stock;  $F_1$ ,  $F_2$  and backcross generations.

Mating	Number of batches tested	Batches segregated			Total	Ratio
		B-grey	Grey	Normal		
Normal × B-grey, (reciprocal cross) $F_1$	19	0	1,868	0	1,868	All grey
" " $F_2$	10	117	209	100	426	1:2:1
Normal × (Normal × B-grey), backcross	22	0	1,198	1,265	2,463	0:1:1
(Normal × B-grey) × B-grey, backcross	5	56	50	0	106	1:1:0

即ち、B-灰色卵の固定系統と正常卵系統との交雑  $F_1$  は相反交雑のいずれにおいても例外なく灰色卵を産み、 $F_2$  では B-灰色卵、灰色卵及び正常卵をほぼ 1:2:1 に蛾区分離し、他の分離の型は見られない。又この  $F_1$  と正常卵系との戻し交雑では例外なく灰色卵と正常卵とを 1:1 に蛾区分離し、B-灰色卵との戻し交雑では B-灰色卵と灰色卵とを 1:1 に蛾区分離した。

以上の結果から B-灰色卵と灰色卵とは単一遺伝子の homo と hetero による表型的差異に過ぎないことが明らかである。即ち homo のものは灰色性には関係なく紡錘形のみによつて特徴づけられており、而もこの homo の系統は従来紡錘形卵と呼ばれて来たので、この遺伝子を優性紡錘形卵遺伝子 ( $Sp$ ) と称することにする。

次に、 $Sp$  の座位を決定するために第 II 染色体の  $p$  と  $Y$  とを用いて三点実験を行つた。その結果は Table 4 (1~2) に示す如くである。この二つの系列において得られた組換価にはかなりの差異を示してはいるが、それらの値を  $p \sim Y = 25.6$  とした場合に補正すると

Table 4. Recombination values between  $p$ ,  $Sp$  and  $Y$  loci by means of three points experiments.

(1) 552  $p44 p^{++}/p^{++} \text{♀} \times (\text{E63} \times \text{mx42}) F_1 p^s Sp^+ / p^+ Y \text{♂}$

Number of batches		$p^s Sp^+$	$p^+ Y$	$p^s Sp Y$	$p^{++}$	$p Sp Y$	$p^{++}$	$p Sp^+$	$p^+ Y$	Total
		553 M11-M18 (Sum of 8 batches)	Observed number	401	31	82	0	0	83	
	R.V. *	$p-Sp=4.85, Sp-Y=16.03, p-Y=20.90$								
	R.V. (Correct.)	$p-Sp=6.0, Sp-Y=19.6, p-Y=25.6$								

(2) 552  $p44 p^{++}/p^{++} \text{♀} \times (p22 \times c63) F_1 p^{++} / p Sp Y \text{♂}$

Number of batches		$p^{++}$	$p^s Sp Y$	$p^+ Y$	$p^s Sp^+$	$p^+ Y$	$p Sp^+$	$p^{++}$	$p Sp Y$	Total
		553 E11-E18 (Sum of 8 batches)	Observed number	286	26	97	2	1	81	
	R.V.	$p-Sp=8.41, Sp-Y=22.73, p-Y=31.14$								
	R.V. (Correct.)	$p-Sp=6.9, Sp-Y=18.2, p-Y=25.6$								

\* R. V. means recombination value.

両者の値が非常に近くなり、平均して 6.45 の値が得られる。

### 2. 自然突然変異潰れ卵の遺伝

1956 年第 1 期に灰色卵を得る目的で p22 系統 ( $p^+$ , 白血, 正常卵, 日本種日本錦) と e63 系統 (p, 黄血, B-灰色卵) との交雑を行い, その F<sub>1</sub> を第 2 期に飼育したところ (混合育), 得られた F<sub>1</sub> 雌蛾 118 頭のうち, 115 頭は予期通り灰色卵を産んだが, 残りの 3 頭が新しい変異型卵を産んだ。この変異型卵は卵殻は概して透明であるが周辺に灰白色部を有し僅かに縦皺が見られ, 卵形は外山灰色卵や B-灰色卵の様に紡錘に近い形を示す (Pl. 21, 4~5)。それにも拘わらず孵化歩合は良好で 90% を超すものも多く, 低いものでも 50% は下らない。この変異型卵は遺伝的であつてその後代に至つて更にもう一つの新しい型を蛾区分離した。これは産下直後は明らかに紡錘形を示す (Pl. 21, 6) が, 30~40 分もすれば完全に潰れてしまつて着色するものはない (Pl. 21, 7)。前者を変異型卵 (Variant egg), 後者を潰れ卵 (collapsing egg) と呼ぶことにする。今これらの関係を判り易く schema で示すと Fig. 1 の様になる。

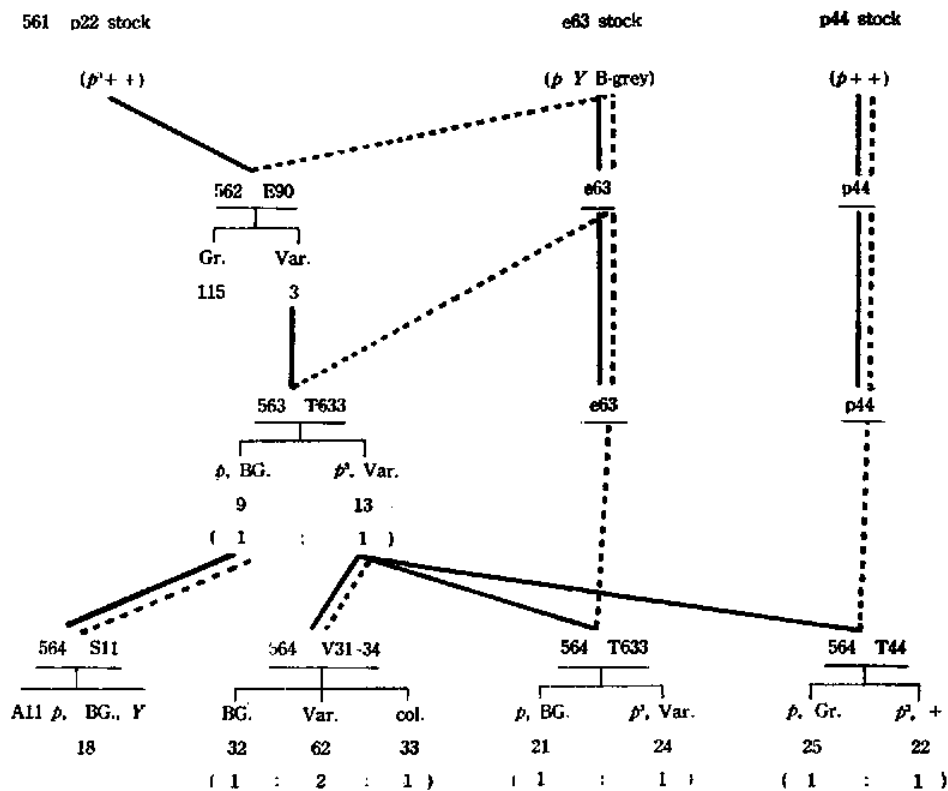


Fig. 1. Pedigree of the variant and collapsing eggs.

Remarks: BG.=B-grey egg batches; Gr.=Grey egg batches; Var.=Variant egg batches; col.=collapsing egg batches; +=Normal egg batches; — means female parent; ---- represents male parent.

ここで興味あるのは  $p^s$  と変異型卵との間の行動的關係である。即ち, Fig. 1 から明らかな様に変異型卵は  $p^s$  に伴つて現われている。次に変異型相互交配 (563T633 において  $p^s$  雌は全て変異型卵を産んでいるので,  $p^s$  の雄も同じ genotype をもっていると考えられる) の次代では, B-灰色卵, 変異型卵及び潰れ卵をほぼ 1:2:1 に蛾区分離している。ところが  $p^s$  変異型卵雌に p44 系統 ( $p$ , 正常卵) 雄を配した次代では  $p^s$  正常卵と  $p$  灰色卵とを 1:1 に蛾区分離した (564T44)。ここで  $p^s$  個体は変異型卵を生ぜしめる様な遺伝子を hetero で持つていていると考えられるのであるが, 表型的には全く正常である。そこで今度はこの  $p^s$  個体の相互交配,  $p^s$  雌  $\times$   $p$ , B-灰色卵系雄及び変異型卵雌  $\times$  灰色卵 ( $Sp/+$ ) 雄の交雑を行つて Table 5 に示す結果を得た。

以上の結果から, p22 系統に由来する第 II 染色体には homo で潰れ卵を生ぜしめる様な劣性突然変異が生じ, 遺伝的には恐らく  $Sp$  及び  $+^{sp}$  と, multiple allelic に行動し (Fig. 1, 564V31~34; Table 5-(3)),  $Sp$  と共存する時は両遺伝子の相互作用によつて変

Table 5. Results from the test crosses about the variant and the collapsing eggs.

(1) 564 T44  $p^s$ -sibmating

Number of batches	$p^s$		$p$		Total
	Normal	Collapsing	Normal	Collapsing	
565 T441-T444 (Sum of 4 batches)	191	99	96	0	386
Expected number (2:1:1:0)	193	96.5	96.5	0	386

$\chi^2=0.0899 \quad 0.975 > P > 0.950$

(2) 564 T44  $p^s$ , phenotypically normal egg ♀  $\times$  e63  $p$ , B-grey ♂

Number of batches	$p^s$		$p$		Total
	Variant	Grey	Variant	Grey	
565 A11-A14 (Sum of 4 batches)	294	0	0	304	598
Expected number (1:0:0:1)	299	0	0	299	598

$\chi^2=0.1672 \quad 0.7 > P > 0.5$

(3) Variant egg ♀  $\times$   $Sp/+$  ♂

Number of batches	B-grey	Variant	Grey	Normal	Total
565 V11-V14 (Sum of 4 batches)	61	56	64	49	230
Expected number (1:1:1:1)	57.5	57.5	57.5	57.5	230

$\chi^2=2.2472 \quad 0.7 > P > 0.5$

異型卵を生ぜしめるものであると結論される。依つてこの遺伝子を仮に潰れ卵遺伝子 collapsing egg gene ( $col$ ) とする。

次に  $col$  homo の雌蛾が産んだ卵は全部潰れてしまうので, 二重劣性 (三点実験の場合は三重劣性) 雌による test cross を行うことは出来ない。処が  $col$  は  $Sp$  と共存する時は変異型卵を生ずることが判つていたので,  $pSp/pSp \Omega \times pcol/p+ \Omega$  の交配によつて  $p^s$

~col 間の組換価を算出することが出来る。1956年第5期及び1957年第2期に行つた結果(混合育による)は Table 6 の如くである。

Table 6. Recombination value between  $p^s$ -col loci calculated after mixed rearing batches ( $p Sp/p Sp \times p^s col/p+$ ).

No. of batches	$p^s$		$p$		Total	$p^s$ -col R.V. (%)
	Variant	Grey	Variant	Grey		
565 A01-A20 (20)	62	18	12	57	149	20.1
527 B01-B20 (20)	198	32	28	191	449	13.4
Total (mean)	260	50	40	248	598	15.1

前述の様に col は  $Sp$  と allelic の様に見えるが, Table 6 の結果は, 混合育ではあるが,  $p^s$ ~col 間に約 15% の組換が起つてゐることを示している。

以上の事実から  $Sp$  と col との allelism を再検討する必要が生じたので, 1957年第2期及び第3期に,  $p^s$  と  $Y$  の markers を用いて  $Sp$ /col の相互交配を行つた。この際, i) もし  $Sp$ ~col 間で組換が起れば(従つて  $Sp$  と col とが allelic でなければ), 灰色卵或は正常卵を産む蛾が少数生じ得る筈である。又 ii)  $Sp$ ~col 間で組換が起らなければ(従つて  $Sp$  と col が allelic であれば), B-灰色卵, 変異型卵及び潰れ卵を 1:2:1 に蛾区分離する筈である。而して実験結果は Table 7 に示す如く灰色卵や正常卵を1蛾区も生じないことを示した。従つて少くも現在までの結果から判断すれば  $Sp$  と col とは allelic であると言える。

Table 7. Reexamination of allelic relation between  $Sp$  and col genes by means of  $Sp$ /col sib-mating ( $p Sp+/p col+♀ \times p^s col+/p Sp Y♂$ ).

No. of batches	Batches segregated			Total
	B-grey	Variant	Collapsing	
572 A41-A410 (10)	231	463	238	932
573 A41-A47 (7)	152	288	139	579
Total (17 batches)	383	751	377	1,511
Expected number	377.75	755.5	377.75	1,511

$$\chi^2=0.1012 \quad P>0.9$$

Table 8. Determination of col locus after three points test  $p col+/p Sp+♀ \times p^s col+/p+Y♂$  (Sum of 9 batches).

Sperm Eggcell	$p^s col+$	$p^s col Y$	$p^s + Y$	$p col+$	$p + +$	$p + Y$	Total
$p Sp+$	$p^s$ , Variant, + 130	$p^s$ , Variant, Y 49	$p^s$ , Grey, Y 14	$p$ , Variant, + 10	$p$ , Grey, + 34	$p$ , Grey, Y 156	393
$p col+$	$p^s$ , collap., + 148	$p^s$ , collap., Y 47	$p$ , +, + 8	$p$ , collap., + 9	$p$ , +, + 35	$p$ , +, Y 140	387
Total	278	96	22	19	69	296	780

Recombination values:  $p^s$ -col=5.26 (5.1)\*, col-Y=21.15 (20.5)\*, p-Y=26.41 (25.6)\*

\* ( ) represent corrected values.

この点を一層確かめるために, 1957年第4期及び第5期に  $p$ ~col~Y 間の組換価につ



いて三点実験を行った。その結果を Table 8 に示す。従来設定されている家蚕の染色体地図では、 $p\sim Y$  は 25.6 とされているので、この値をもつて上の結果より得られた  $p\sim col$  の組換価を補正すると  $p\sim col=5.1$  の値を得る。

### 3. 遠心機による潰れ卵内容物の分離

既に述べた様に、潰れ卵は産下後数十分にして完全に潰れてしまうが、その原因として先ず考えられることは卵内容の異常である。林及び大槻 (1955) 及び大槻 (1956) は超遠心機によつて卵内容物を分離し、正常卵で 4~5 層に分離するのを見ている。そこでもし潰れ卵の内容容に大きな変化があるとすれば、遠心卵の分離状況に顕著な差が見られる筈である。

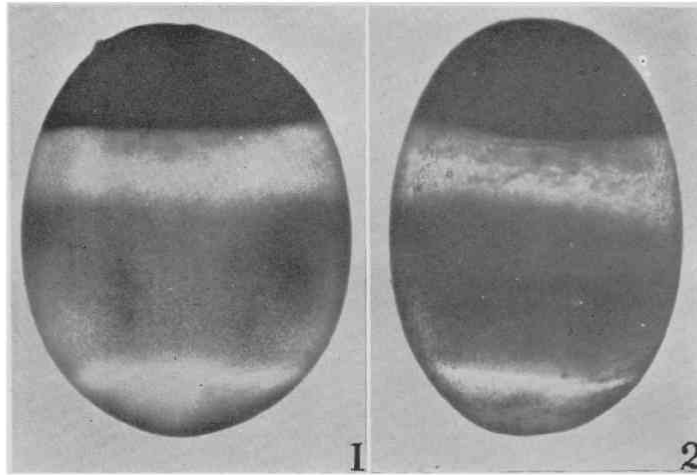


Fig. 2. Comparative examination of the separation of egg components in normal and collapsing eggs by centrifugation (14,500 g, 40 min.).  
1. Normal egg 2. Collapsing egg

以上の見地から、正常卵と潰れ卵とを 14,500 g. 40 min の条件で遠心処理した結果は Fig. 2 で見る様にいずれの場合にも 4 層が認められ、且つその割合にも大した差は認められなかつた。従つて潰れ卵における所謂‘潰れ’の原因は卵内容の異常に起因すると考えるよりもむしろ卵殻の異常構造を問題にすべきであると考えた。

### 4. 各種異常卵卵殻の位相差顕微鏡的観察

ここで扱つている異常卵は全て卵殻の異常構造に関係あると考えられ、 $Sp/Sp$  は B-灰色卵、 $Sp/+$  は灰色卵、 $Sp/col$  は変異型卵、 $col/col$  は潰れ卵を生ずる。卵形は包卵皮膜の発生活分化の型によつて決定されると考えられ、卵殻は包卵細胞によつて形成分泌（或は変成）されるものであるから、 $Sp$  或は  $col$  の遺伝子作用或は両遺伝子の相互作用を知るためには、これら異常卵母蛾における包卵皮膜細胞の発生活分化についての組織生理学的観察或は卵殻形成機構についての知見が必要となる。これらの点については現在未だ緒のたばかりであるが、既に行つて来たところの、卵殻表面或は一切片の観察によつても包卵細胞の形或は卵殻分泌の状況を或る程度推測することが出来る。

## A: 卵殻表面の観察

(1) 正常卵 (+/+ ) では卵殻表面の pattern<sup>1)</sup> が規則的であつて 10 個内外の小塊が集つて一区劃を構成し他の区劃との間には明瞭な隔壁が認められる (Fig. 3, 1). 区劃の形

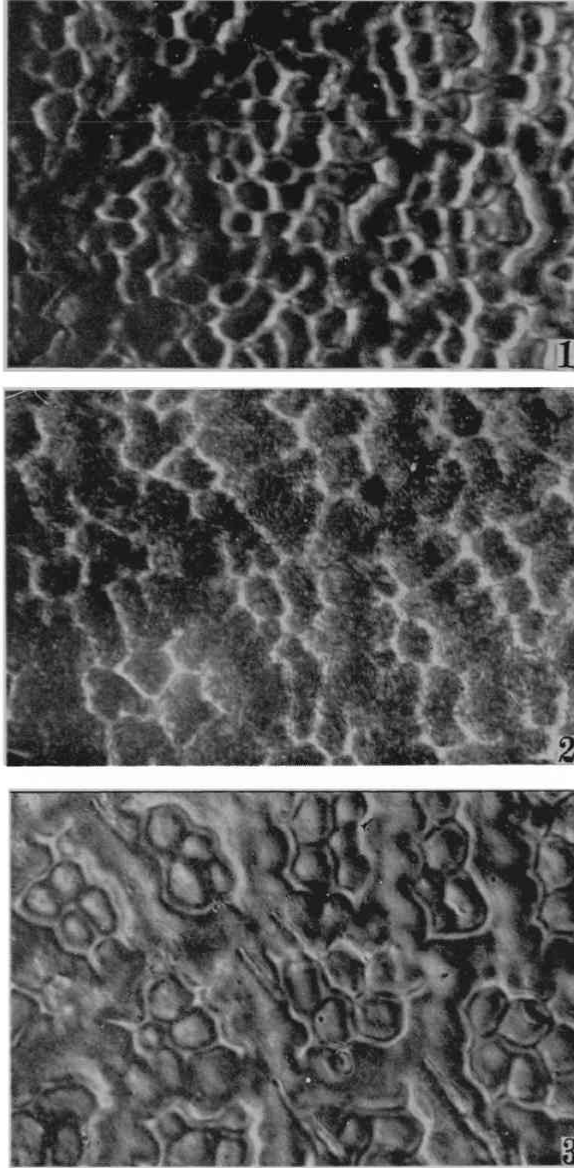


Fig. 3. Phase contrast microscopic features of the egg shell surfaces (Dark contrast).  
1. Normal egg, 2. Grey egg, 3. B-grey egg.

1) 正常卵でも品種によつてその pattern にいくつかの型があることは既に古くから知られている (小泉 1932; 佐藤・杉浦 1934; 大村・片岡 1943).

は五角形或は六角形で、これは1個の包卵細胞の外形がそのまま写されているものと考えられる。町田(1940)によれば外卵殻は細胞質の一部か少くとも分泌物が一旦細胞質内に集つて塊状をなし、それが内卵殻の表面に移り茲に堆積して出来るものである。従つて上に小塊と称したものは、実はこの塊りの大きさ或は形を示すものと考えられる

(2) 灰色卵 ( $Sp/+$ ) では全面に網目状の細かい構造が認められ、その上に正常卵で見られた様な小塊や大きい区劃が認められるが、小塊は正常卵に比べて概して大きくその数は少い。区劃間の隔壁も明瞭でなく、小さくかつ細長い (Fig. 3, 2).

(3) B-灰色卵 ( $Sp/Sp$ ) では、その pattern は明瞭に認められるが、網目構造が見られないことを除けば概して灰色卵の場合に似ている (Fig. 3, 3).

(4) 変異型卵 ( $Sp/col$ ) では小塊の境界は不明瞭であり、従つてその形は概ね不規則である。隔壁は明瞭であるが、その形は四角形或いは五角形で大きさは正常卵と大差ない (Fig. 4, 1).

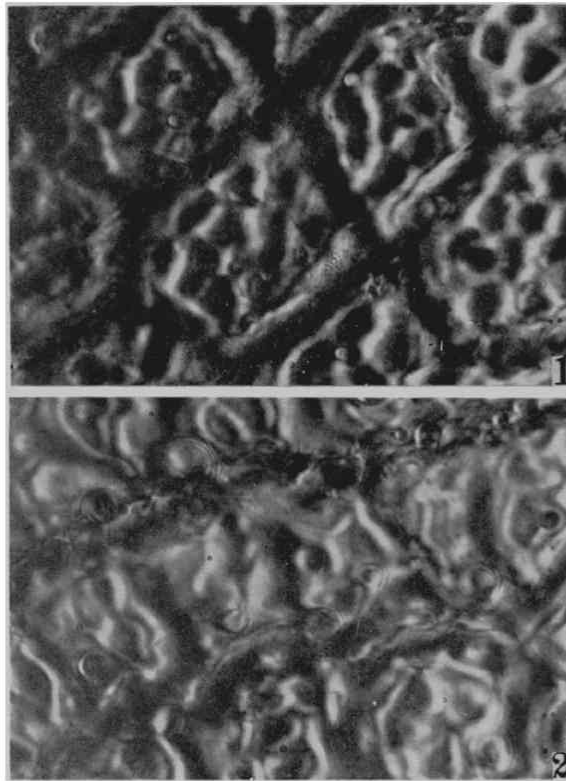


Fig. 4. Phase contrast microscopic features of the egg shell surfaces (Dark contrast).  
1. Variant egg, 2. Collapsing egg.

(5) 潰れ卵 ( $col/col$ ) でも小塊の境界は極めて不明瞭で形は不規則になつている。区劃の形は概ね四角形で、正常卵の場合よりも幾分小さい。隔壁は明瞭であるが、極めて異常

を呈し、しばしば傷痕状乃至亀裂状を呈しており、卵殻表面の異常な潰れ卵の場合に最も著しい (Fig. 4, 2).

#### B. 卵殻切片の観察

異常卵における卵殻切片の観察については既に筑紫 (1954) が報告しているが、ここでは変異型卵及び潰れ卵を加えて、B-灰色卵、灰色卵及び正常卵の追試的観察を行った。

(1) 正常卵では明瞭に外層、中層、内層に区分され、外層の切れ込みは規則的で、外層そのものは位相差顕微鏡では白く光つて見え、その厚さもほぼ一定している。中層は非常に均一であつて全体の厚さの約半分以上を占めている。内層は外層と同じ位かやや薄い位である (Pl. 22. 1).

(2) 灰色卵の著しい特異性は卵殻全体が膨れ上つた様に厚くなつていて、外層、中層、内層は明瞭に区分されるが、外層の切れ込みは概して不規則である。中層は特に厚く全体の3分の2以上を占め、その間に大小の不規則な孔隙状の構造を認める (Pl. 22. 2).

(3) B-灰色卵では各層の区分は他の場合の様に明瞭でない。かつ外層の切れ込みは不規則で厚さも薄い。中層はどちらかと言えば前の灰色卵のそれに似て微細な孔隙状の構造が全面に分布しているが、灰色卵程著しくはない。卵殻の厚さは正常卵より少し薄い程度である (Pl. 22. 3).

(4) 変異型卵は大体において灰色卵とB-灰色卵との中間的様相を呈する。厚さはB-灰色卵位で外層の切れ込みも不規則であり、内層と中層との境界辺りには大小の孔隙状のものが認められる場合がある。これは卵殻の乳白色部と関係があるものと考えられる (Pl. 22. 4).

(5) 潰れ卵の異常は極端で、卵殻の厚さは一定せず、各層の区分も殆ど認められず、外層の切れ込みの不規則性は前述の異常卵の場合よりも更に著しい。卵殻の内表面に接してかなりの数の大きな孔隙が認められる。そしてこの様な孔隙の存する部分では、卵殻は極めて薄くなつており、潰れる原因が卵殻の異常構造にあることは疑ない (Pl. 22. 5).

## IV. 考 察

灰色卵については、田中博士の灰色卵 *Gr* の他に、桂灰色卵 *Grk* (桂 1937, 1943)、腹白卵 *Se* (桂 1934, 1937, 1943)、輪月縮卵 *we* (桂 1934, 1937)、歐-16灰色卵 *Gr-16* 及び淡灰色卵 *Grl* (高崎 1947) 或は *Gr-1, Gr-2, Gr-6* (高崎他 1955) 等が記載され、これらの他に遺伝子の設定までに至らずして絶滅した筑紫 (1948, 1950) の超短波突然変異灰色卵、或は佐々木 (1953) が記載した *Gr* の反覆突然変異2種があり、又有賀 (1944) 及び佐渡 (1957b) の記載しているまだら灰色卵2種がある。これらのうち *Gr, Grk, Gr-16* はいずれも第II染色体の5~7%附近に座位し、*Grl, Gr-1, Gr-2, Gr-6* 等も第II染色体に占位すると考えられるのに対し、*Se* は第XV染色体に占位することが知られている。*we* も第XV染色体或は第VII染色体に占位する様であるが確定的でない (桂 1937, 田中 1941).

さて、田中博士の *Gr* は明らかに外山灰色卵を指すものと考えられるが、i) 田中 (1943) は *Gr* の座位の記載に当つて、その遺伝的特徴には何ら言及していないし、ii) それより以前 (1934) に灰色卵系統と正常卵系統との交雑  $F_1$  は全て灰色卵を産み、 $F_2$  では灰色卵

と正常卵とを 3:1 に検区分離すると述べているが、外山灰色卵の場合は実際にこの法則に従うのは卵形のみである。iii) 家蚕遺伝学 (1951) では *Gr* は *Gr-16* と共に完全優性とされているが、外山灰色卵の場合少くも灰色卵性については必ずしも完全優性とは言えない現象を見る。而もこれから分離固定されたものとして「紡錘形卵」(e63 系統) があり、この系統は家蚕遺伝子の研究 (1951) によると *sp* なる遺伝子記号が与えられている (同書 152 頁)。今一つ iv) 遺伝子の名称を考える場合に homo lethal の場合は別として本来該遺伝子の homo 型の特徴によるのが常道であるのに、この場合 homo 型と考え難い灰色卵という形質を以て命名している。以上の諸点から外山灰色卵は田中博士の *Gr* と考えられるにも拘らず、これまでの記載と不一致の点も多いので著者等は外山灰色卵の場合には一応優性紡錘形卵遺伝子 *Sp* と称することにしたのである。

処が、昨年 4 月幸いにも *Gr* と *Sp* との関係について田中博士と検討する機会を得、著者等の *Sp* が系統的に田中博士の *Gr* と同一のものであること、及び外山灰色卵における灰色性と紡錘形性との遺伝学的関係がまだ充分明らかでなかつたことが判つた。著者等の交雑実験から推測すれば、i) 単一遺伝子によると考えた場合、hetero で現われる形質 (灰色性) が homo では何故現われぬか、ii) 元来色と形とは異なつたカテゴリーに属する形質である。この様な二つの形質に対しては本来ならば二元的に、従つて二個の遺伝子を考えるのが普通である。iii) 田中博士 (未発表) のデータによると、B-灰色卵系雌と正常卵系雄との交雑 F<sub>1</sub> において正常卵を分離した例や B-灰色卵を分離した例が記録されている。この事実は単遺伝子による解釈では説明し難い、といつた事から田中博士は灰色性と紡錘形性 (従つて単一遺伝子の homo と hetero の表現型の差異) について明言することを控えておられたものと思う。

著者等は混入という点には特別の注意を払つて飼育から採種に至る一切を行つたが、(iii) に述べた様な例が一つも見られないことを確認した。その後も著者等は B-灰色卵系と正常卵系との交雑或は灰色卵と正常卵系との戻し交雑をしばしば行つてゐるが、先に示した様な単遺伝子的解釈と矛盾する様な例は一つもない。従つて田中博士の場合には、たまたま分離すべきでない型の卵を産むものが混入したか、両親の miss-crossing によると考えざるを得ない。従つて *Gr* は homo では灰色卵とならないにも拘わらず、既に古くから灰色卵の遺伝子記号として用いられており、教種の灰色卵複対立遺伝子の基本的な記号となつてゐるので、著者等が外山灰色卵について与えた *Sp* なる遺伝子記号はこの際廃止し、現在までの報告 (佐渡 1955, 1956, 1957a, 1957b) の中で用いて来た *Sp* は *Gr* と改めることを確認することにする。また潰れ卵は *Sp* と allelic であることが証明されているから、その遺伝子記号を *Gr<sup>rot</sup>* と改め、以下これに従ふことにする。

ところで、外山灰色卵における homo と hetero の表現型の差異はどの様にして生じるのか、又灰色性と紡錘形性との関係はどうかという二つの重要な問題が残されている。

周知の如く、卵殻は母蛾の包卵細胞によつて形成分泌されるので、卵殻の異常は結局包卵細胞の形態的或は生理的異常に起因する。一方、この灰色性は卵殻の含む色素に由来するものでなく卵殻の異常構造に基くものであることを既に筑紫 (1948, 1950, 1954) が指摘している。このことは B-灰色卵、灰色卵<sup>1)</sup> については同様であるが、更に新しく生じた

1) 筑紫 (1954) は前者を正常色紡錘形卵、後者を灰色紡錘形卵と呼んだ。

変異型卵では卵殻表面に部分的に乳白色部分が認められるが、切片で見ると明らかに孔隙状の構造が認められる。従つて灰色性（卵殻の乳白色化）は卵殻中に存在する大小の孔隙構造による光学的異常条件の生起によるものであることは疑ない。この様に見てくると *Gr* の homo と hetero による灰色性の差異は、とりもなおさず包卵細胞における卵殻物質の形成における homo と hetero の genic action の差異ということになる。この点に関しては B-灰色卵と灰色卵とにおける卵殻性状の相違点が、表面の pattern は灰色卵において網目状の細かい構造が見られることを除けば大差ないが、切片について見ると、B-灰色卵では外、中、内、三層の区分は灰色卵の様に明瞭でなく、全体として厚さは灰色卵や正常卵に比して薄くなつてゐるこゝが目立つ。即ち卵殻切片の異常は B-灰色卵においては灰色卵に比して著しいことがわかる。これらのことは、*Gr/Gr* と *Gr/+* とで包卵細胞の形成は配列には大差ないが、卵殻物質の生成能力においては *Gr/Gr* は *Gr/+* よりも劣り、従つてそれらが分泌した卵殻の構造においても hetero の方が homo のものよりも一層正常に近いことを示すものと言えよう。一方、*Gr/+* において正常卵殻よりも厚くなつてゐるのは、必ずしも量的増加を意味するのではなく、孔隙状構造を含む組織の膨化に帰すべきであると考えられる。以上要するに、灰色性は卵殻構造の特異性に基く二次的な形質表現であつて、*Gr* の直接的な genic action ではない。

次に紡錘形との関係については、従来外山灰色卵に於ける灰色性と紡錘形性とが切り離して考えられていた様であり、又ここにいう紡錘形が外山種紡錘形卵と混同されがちであつたことは、'家蚕遺伝子の研究'で九大保存の e6 系統（外山灰色卵）には *Gr*, e63 系統（B-灰色卵）には *sp* なる遺伝子記号が与えられていることから窺われる。<sup>1)</sup> これは外山灰色卵の遺伝様式が充分明らかになされていなかつたために生じた混乱に起因するものと思われる。

ところで、卵形は包卵皮膜の発生分化の際における個々の細胞の形及びその配列の仕方によつて決定されるが、*Gr* 系統ではその包卵細胞が *Gr* 遺伝子の作用で形及び配列が特異的に支配され、それによつて紡錘形卵が生ずることになる、と同時に、それらの細胞の機能も亦支配を受けるものと考えられる。而して homo と hetero について見ると包卵細胞の形態的な面については両者とも殆ど相違しないが、生理的に違つた反応を示すことはこれら異常卵の孵化歩合を見るとよくわかる。即ち、B 灰色卵は 0~20% 位、灰色卵は 50% 位<sup>2)</sup> で homo のものが hetero のものより劣つてゐる。この事實は包卵細胞の卵殻形成における役割（町田 1940）から考えて、包卵細胞の genotype による卵質の相違に基づくものと察せられる。このことは亦卵殻の異常が homo において hetero よりも著しいことの理由にもなる。即ち *Gr* の作用は不完全優性的である。

次に潰れ卵にあつては産下されてから極めて短い時間のうちに潰れる原因が卵殻の異常構造によるものであることは既に見た通りである。しかし産下直後の潰れ卵を多湿環境で保護して潰れを防ぐと、正常の状態にまで着色するものがあり、中の胚子も休眠期に達している。この時期に於いても多湿環境から解放すると間もなく完全に潰れる。つまり

1) つまり外山種紡錘形卵と B-灰色卵とが混同されていたわけである。

2) これらの値は、普通の条件で催青した場合であるが、その後催青期を高湿条件で保護すると、孵化歩合は B-灰色卵で 40~50%、灰色卵で 60~80% 位にまで高くなるこゝがわかつた。

$Gr^{col}$  の genic action は  $Gr$  のそれに比して極めて著しいものであることがわかる。潰れ卵も産下直後は明らかに紡錘形を示しており、卵殻の性状が著しく貧弱であることから外山灰色卵の場合と極めて似通つたものの様であるが、ただ dominance を異にして完全劣性である点は特異的である。

以上によつて、外山灰色卵及び潰れ卵の表わすところの卵形及び卵殻構造上の特徴がいずれも、それぞれ単一遺伝子の作用に基づくものであることは疑を容れないところである。

これまで発見されている灰色性を示す卵形質で第II染色体に属するものは全て正常に対し dominant であるのに対し、潰れ卵  $Gr^{col}$  が  $Gr$  と allelic でありながら正常に対し recessive であることは極めて著しい特徴で、これら一連の灰色卵遺伝子を含む遺伝子座の複雑性が想起されると共に、遺伝子と発生とのつながりの面からも興味あるものと思われる。

## V. 摘 要

1) 外山灰色卵について著者等が先に与えた  $Sp$  なる遺伝子記号は田中博士の  $Gr$  と同一のものであることを確認し、従来灰色卵の遺伝について不充分であつた点や混乱を指摘した。  $Gr$  homo は B-灰色卵、  $Gr$  hetero は灰色卵を生じる。  $Gr$  の genic action は不完全優性であるとするによつて最もよく理解される。

2) 潰れ卵は九大保存の p22 系統に自然突然変異として生じたもので、これは 1 個の劣性遺伝子  $Gr^{col}$  (collapsing egg) の作用に基づくものである。  $Gr^{col}$  homo の雌蛾が産んだ卵は紡錘形を示すが、産下直後数十分にして完全に潰れてしまう。潰れる原因は卵内容に特定の物質を欠くためではなくて、卵殻の異常構造によるものである。

3)  $Gr/Gr^{col}$  は両遺伝子の interaction によつて変異型卵を生ずる。表型的には B-灰色卵と灰色卵との中間位であるが、孵化歩合は大抵の場合 80 % 以上あり低くても 50 % を下らない。

4) 外山灰色卵及び潰れ卵における卵形及び卵殻構造の異常は、いずれの場合にも包卵細胞の発生分化の面から、単一遺伝子の作用として矛盾なく説明できる。

5)  $Gr^{col}$  は  $Gr$ ,  $Grk$ ,  $Gr-16$  等と共に灰色卵複対立遺伝子群の一員を構成すると考えられる。

## 引 用 文 献

- 有賀久雄, 1944. 家蚕における種々の形質の相互作用. 日蚕誌, 15 (1~4).  
 有賀久雄他 4 名, 1951. 家蚕遺伝子の研究. 技報堂.  
 筑紫春生, 1948. 超短波接振による家蚕卵の突然変異及び灰白卵の消色機構. 日蚕誌, 17(3~4). 要旨.  
 ———, 1950. 超短波による家蚕卵殻の突然変異. 遺伝の総合研究 I.  
 ———, 1954. 紡錘形卵, 灰色卵の卵殻について. 日蚕誌, 23 (2), 要旨.  
 林 楨二郎・大槻良樹, 1955. 超遠心機による蚕卵内容物の分離. 蚕糸学会九州支部講演集, (2), 要旨.  
 石井邦平, 1919. 実用上より見たる家蚕の異常卵及び其の遺伝について, 佐久良会誌, (6).

- 桂 応祥, 1934. 広東特異蚕卵之形態与遺伝学的研究. 仲愷農工学校研究報告, 2 (1).  
 ————, 1937. 広東蚕之遺伝学的研究. 仲愷農工学校研究報告, 5 (1).  
 ————, 1943. 家蚕の繭色及び卵形の遺伝に関する研究. 学位論文未刊.  
 町田次郎, 1922. 蚕の卵殻の研究. 蚕試報告, 6 (2).  
 ————, 1940. 家蚕の卵殻形成について. 附卵膜の形成. 蚕試報告, 11 (1).  
 大村清之助・片岡平, 1943. 家蚕と桑蚕の卵殻の形, 大きさ及びその成因. 日蚕誌, 14 (5, 6).  
 大槻良樹, 1956. 遠心卵の組織化学的観察. 日蚕誌, 26 (3).  
 小泉金策, 1932. 蚕卵殻の斑紋型に就て. 衣笠蚕報, (308).  
 佐渡敏彦, 1955. 外山灰色卵の遺伝について. 蚕糸学会九州支部講演集, (2), 要旨.  
 ————, 1956. 外山灰色卵の変異型. 蚕糸学会九州支部講演集, (3), 要旨.  
 ————, 1957 a. 自然突然変異潰れ卵の遺伝. 日蚕誌, 26 (3), 要旨.  
 ————, 1957 b. まだら灰色卵について (予報). 蚕糸学会九州支部講演集, (4), 要旨.  
 佐藤市兵衛・杉浦勇次郎, 1934. 蚕卵殻の斑紋に就て. 日蚕誌, 5 (3).  
 佐々木 静, 1953. 家蚕の *Gr* 遺伝子の反覆突然変異. 日蚕誌, 20 (6).  
 高崎恒雄, 1947 a. リンケージデータ. S.I.S. (2).  
 ————, 1947 b. 蚕の第II染色体と染色体地図特に紡錘糸附着点について. 蚕試報告, 12 (5).  
 ————, 1955. 紡錘形卵の遺伝的二型. 蚕糸学会九州支部講演集, (2).  
 高崎恒雄他2名, 1955. 灰色卵遺伝子とその発現の特異性. 日蚕誌, 24 (2).  
 田中義麿, 1919. 蚕の遺伝講話. 明文堂.  
 ————, 1934. 遺伝学. 養蚕房.  
 ————, 1943. 動物育種遺伝学. 養賢堂.  
 Tanaka, Y., 1932. Inheritance of egg colors and shapes in *Bombyx mori*. Proc. 6th Intern. Congr. Genet. (2).  
 ————, 1953. Genetics of the silkworm, *Bombyx mori*. Advances in Genetics 5.  
 Toyama, K., 1912. On certain characteristics of the silk worm which are apparently non-Mendelian. Biol. Zentbl. 32 (10).  
 ————, 1913. Maternal inheritance and Mendelism. Jour. Genet. 2(4).

## R é s u m é

In this paper, the authors described the hereditary behaviors of the Toyama's grey egg (Toyama, 1912, 1913) and the collapsing egg (Sado, 1957), phase-contrast microscopic observations of the surfaces and cross-sections of these abnormal egg shells, and the comparative examination of the separation of the components both of the collapsing and the normal eggs by centrifugation. Then some problems were discussed about the genic actions of these two and other grey egg genes and the complex nature of the *Gr* multiple allelic locus.

1. Toyama's grey egg in the silkworm, e6 stock in our laboratory, manifests phenotypically following characteristics; the shell of which is opaque and milky white in color, the egg looking grey due to optical combination with the dark serosa pigments, the surface of the shell is not smooth but be-



come irregularly corrugated when the ventral plate is formed, there is no depression in the egg surface and further, as to the shape, it shows slightly spindle form (Plate 21-1). {Genetically, however, these characters are controlled by a single dominant gene, *Gr* (Tanaka, 1943). *Gr* heterozygous female moth deposits grey eggs, while *Gr* homozygous one B-grey eggs which are phenotypically significantly different from the grey eggs, and the shells of which are thin and translucent, manifesting normal dark egg colors, but as to the shape, they resemble to those of grey egg (Plate 21.3). Accordingly, in order to obtain moths depositting grey eggs we have only to cross normal egged breed with B-grey one.

Recombination values between *p*, *Gr* and *Y* genes calculated after three points experiments were  $p-Gr=6.5$ ,  $Gr-Y=18.9$  and  $p-Y=25.4$ , which coincide with those of Tanaka (1943).

2. Collapsing egg was for the first time found by the senior author (1957) as a spontaneous mutation in the p22 stock (Normal egged breed; Japanese race, Yamato-Nishiki). It shows evidently spindle shape immediately after deposition, but in about half an hour after oviposition it becomes completely depressed to the bottom (Plate 21. 6-7). This character is completely recessive to the normal egg, and is controlled by a single recessive collapsing egg gene, symbolized as  $Gr^{col}$ .

Recombination values between  $p-Gr^{col}-Y$  loci after three points tests are  $p-Gr^{col}=5.3$ ,  $Gr^{col}-Y=21.5$  and  $p-Y=26.4$ , respectively. As in the chromosome map of the silkworm so far established map distance between *p* and *Y* loci is 25.6 units, we must correct the values described above, and get  $p-Gr^{col}=5.1$ . This coincides with the *Gr-16* locus determined by Takasaki (1947).

3.  $Gr/Gr^{col}$  female moth produces new type variant eggs, owing to the interaction between *Gr* and  $Gr^{col}$  genes. This variant egg shows phenotypically intermediate between  $Gr/Gr$  and  $Gr/\neq$ , that is, the shell of which is partially translucent and the surrounding part of it shows milky white color, and the shape of which resembles to those of B-grey or grey eggs.

4. In order to test the pseudoallelic relation between *Gr* and  $Gr^{col}$  genes, the authors tested the  $Gr/Gr^{col}$  sib-mating with *p*<sup>s</sup>- and *Y*-markers on the second chromosome: the result shows that recombination does not occur, because moths depositting B-grey, variant and collapsing eggs segregated with 1 : 2 : 1 ratio (see Table 7).

5. Separation of the components of the collapsing and the normal eggs by centrifugation (14,500 g, 40 min.) shows no significant difference. The reason for collapsing is, therefore, attributed not to the lack or reduction of any

components in the egg, but to the structural abnormality of the egg shell.

6. Phase-contrast microscopic observations of surfaces and cross-sections of the egg shells are carried out on various genic combinations (*Gr/Gr*, *Gr/+*, *Gr/Gr<sup>ool</sup>*, *Gr<sup>ool</sup>/Gr<sup>ool</sup>* and *+/+*). The surfaces of abnormal eggs are common in the irregularities of the patterns which were copied when the exochorion had been secreted and further, in the cross-sections significant differences in the thickness of the shells and irregularities of the outer- and mid-layer structure are seen (Plate 22. 1-5).

From these investigations as well as informations about grey eggs up to present, it is postulated as follows:

I. The egg shape is determined by the pattern of the form and arrangement of follicle cells at the ovarian differentiation and the chorion substance is secreted by them. Then, it is expected that the shape of the egg as well as the physiological function of the follicle cells become abnormal as described above, if the *Gr* or *Gr<sup>ool</sup>* genes begin to act at relatively early stages of ovarian development, before the determination of the pattern of follicle cells. On the contrary, in other grey eggs with no abnormalities in shapes, the genes causing these characters are possibly not at work until the pattern of follicle cells is determined. Such a relationship between the time of genic action and the resulting characteristics is very interesting from the developmental point of view.

II. In the case of Toyama's grey egg, phenotypic difference between the eggs laid by *Gr* homozygous and heterozygous female is explained as an example of so-called incomplete dominance of genic action for chorion formation. And this is also the cases of Kei's grey egg, *Grk* (Kei, 1937, 1943), and White side egg, *Se* (Kei, 1933, 1937, 1943).

III. Although the authors could not find out the pseudoallelic relation between *Gr* and *Gr<sup>ool</sup>* genes, there remains a possibility that *Gr* multiple allelic series including *Gr*, *Grk*, *Gr-16* and *Gr<sup>ool</sup>* (and possibly *Gr1*, *Gr-1*, *Gr-2*, *Gr-6*) genes may constitute a complex nature of the locus. Because, it seems, from the developmental point of view of the genic action of these multiple allelic genes, that there are at least two groups: one is characterized by the abnormalities of the egg shape as well as chorion formation, and the other only by the chorion formation.

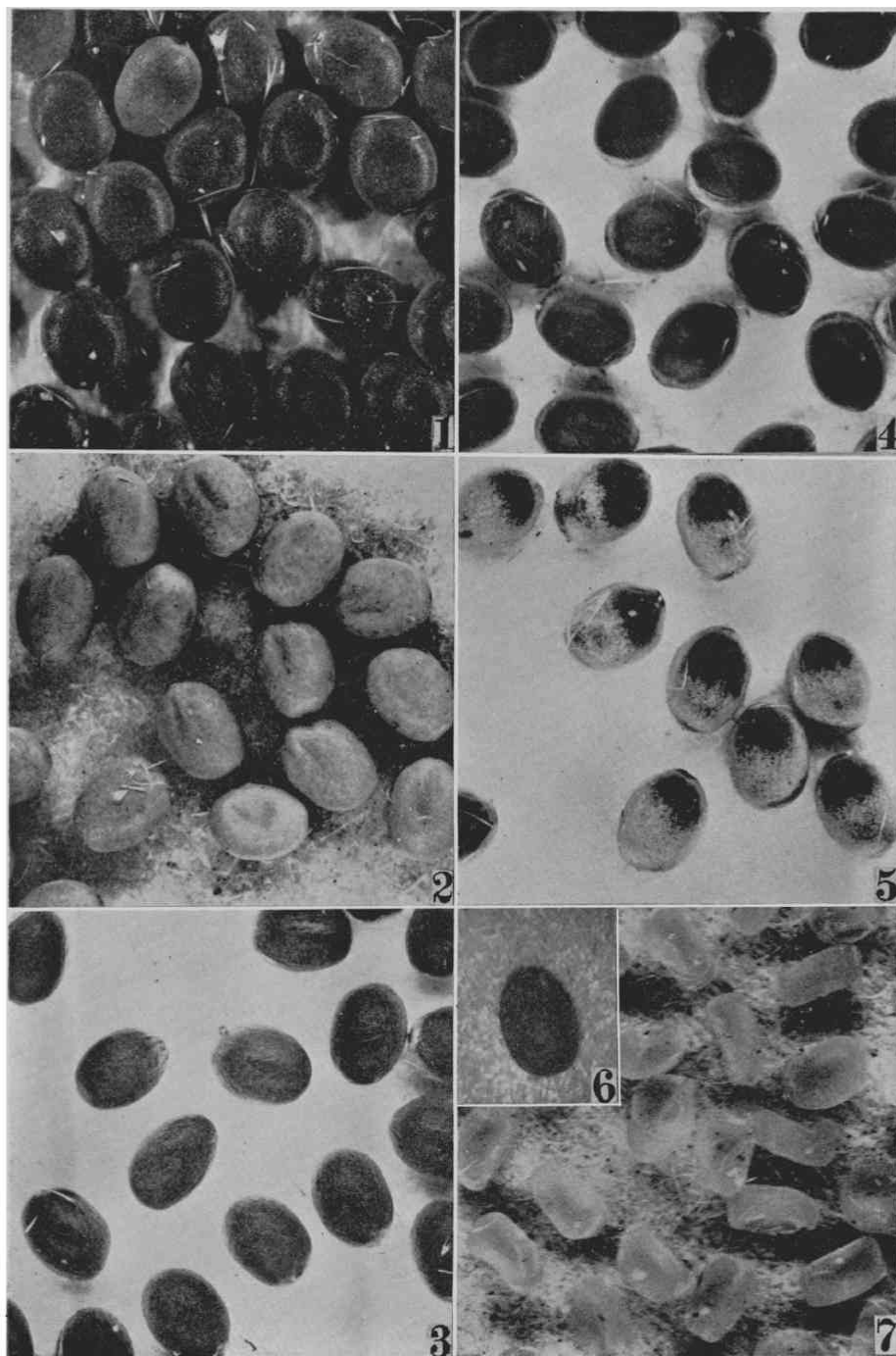
### Explanation of Plates.

#### Plate 21. Phenotypes of the eggs studied here.

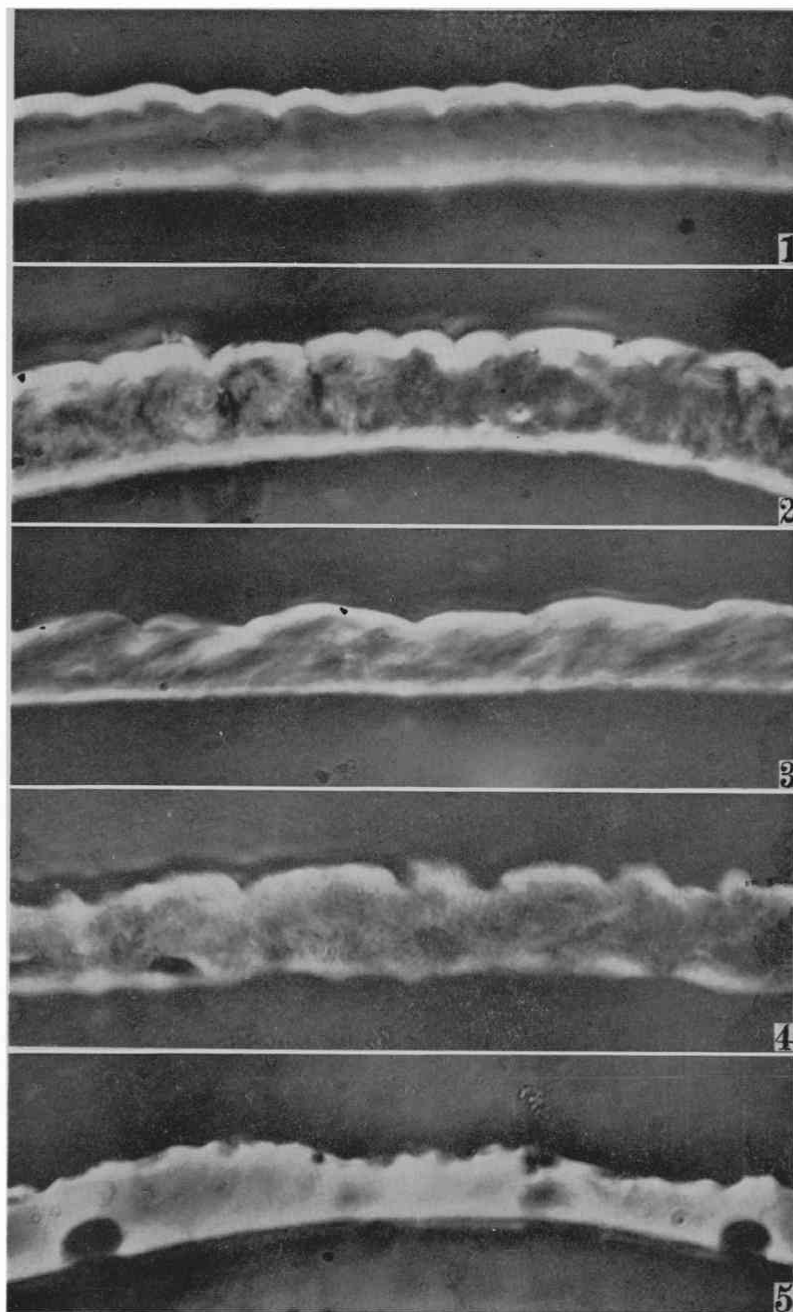
1. Normal eggs (p22 stock): Egg shell is translucent, serosal dark color is seen.
2. Grey eggs (p22×e63 stocks): Egg is rather spindle in shape and the shell reveals opaque, milky white color.
3. B-grey eggs (e63 stock): Egg shape resembles to that of grey egg, but the shell of which is translucent, being seen the serosal dark color.
- 4~5. Variant eggs: Intermediate between grey and B-grey eggs.
6. Collapsing egg (immediately after deposition): Showing spindle form.
7. Collapsing eggs (half an hour after oviposition): Completely depressed to the bottom.

#### Plate 22. Phase contrast microscopic features of egg shell cross-sections (Bright contrast).

1. Normal egg shell: Three layers are clearly seen, outer layer is regularly formed and mid-layer shows very homogeneous features.
2. Grey egg shell: Three layers are evidently seen, outer layer is irregular and mid-layer shows irregular chinky features, which disturb the optical condition, making opaqueness of the shell. Thickness of the shell (especially mid-layer) is much larger than that of normal egg.
3. B-grey egg shell: Three layers are not so clear in contrast with grey egg's case, outer layer is irregular and the shell is rather thinner than grey or normal egg's.
4. Variant egg shell: Features of this type egg shell is almost intermediate between B-grey egg and grey egg.
5. Collapsing egg shell: Three layers can not be distinguished at all, manifesting rather homogeneous structure, but rather large holes (or apertures) are seen in the inner part. Irregularity of the outermost surface is more significant than those of B-grey or grey eggs.



家蚕における異常卵殻の遺伝学的研究



家蚕における異常卵殻の遺伝学的研究