九州大学学術情報リポジトリ
Kyushu University Institutional Repository

油蚕形質発現の特異性に関する遺伝学的解析1

土井良，宏
九州大学農学部

筑紫，春生
九州大学農学部

https://doi.org/10.15017/21589

出版情報：九州大學農學部學藝雜誌. 19 (4), pp.411-427, 1962-07. 九州大學農學部
バージョン：
権利関係：

油蚕形質発現の特異性に関する遺伝学的解析 1

土井良　宏・筑紫春生

Genetical and biochemical analysis of the oily skin characters in *Bombyx mori*. 1

Hiroshi Doira and Haruo Chikushi

緒　　言

家蚕において油蚕性を発現する遺伝子として知られているものはすべて劣性でその種類は 20 数種に及んでいる．それらの属する連関群は既に判明しているだけでも第 1，2，5，7，9，10，12，14，17，20 染色体の多数に上るが，他に所属未詳のものも多いから，さらに広い分布を示すものであろうことが当然推察される．このように多数の，広汎に分布する異なつた遺伝子に支配される形質が程度の差こそあれ，皮膚の透明化，即ち油蚕性という単一の外的特徴を現わすのである．このような例は家蚕では他に見当らないのみでなく，広く動植物界を通じても極めて稀な現象であり，これに匹敵する事例としては数種の植物における広義の葉緑体異常（須藤，1955；高橋，1955；萩原，1955，等），*Drosophila melanogaster* におけるヘテロクロマチン部の小欠失による Minute 形質の場合(Hannah, A., 1951) などを挙げうるに過ぎない．しかも家蚕において一般に類似した作用を現わす遺伝子は同一染色体に集中分布する傾向がみられるのに比べると，油蚕性の場合は著しく対蹠的で，遺伝子の作用，分布及び分化の面から極めて興味深いものがある．

この油蚕性に関する研究は本格的には田中義麿博士（1917，1921，1926，1929）の詳細な一連の遺伝学的研究を発端とする．しかして油蚕では皮膚細胞中に含有される尿酸量が少ないために皮膚が透明となるものであることが Jucci (1932)，畑村 (1943)，清水 (1943) らによつて明らかにされて以来，油蚕は特に生理遺伝学的研究の好対象となり，数多くの研究が行なわれて来た．その結果，油蚕形質の多様性に関する生理学的観点からの多数の知見が得られるに至つたものの，主要観点においては正常（不透明性）に対する油蚕形質（透明性）という単相的な取扱いが行なわれて来たに過ぎないのである．また，その形質発現機構，すなわち皮膚細胞中の尿酸量を規制するという油蚕遺伝子の作用発現の面からの解析については，或は生成尿酸量自体の差と言い（畑村，1943；清水，1943；林，1961），或は皮膚細胞における尿酸吸着系の異常と言い（稲神・須藤，1955；江口，1961），未だ定説をみない現状である．

ここにおいて著者らは油蚕性遺伝子の作用発現機構，油蚕遺伝子間の作用の異同を明らかにし，もつて家蚕における遺伝子分布傾向究明の一助とすべく，第 1 段階として皮膚尿

本研究の一部は文部省科学研究費の援助を受けて行なわれたものである．記して謝意を表する．

酸量を標識とした油蚕性に関する遺伝子型による遺伝子作用効果の変動を調べることにした．まず伴性油蚕の *os, od* 並びに常染色体のものとして *oa* について油蚕遺伝子の dosage effect を調べ，遺伝子作用の性格，方向を明らかにし，ついで各々独立な油蚕遺伝子を組合せた二重突然変異系統を育成し，油蚕遺伝子間の相互作用を調べると共に，対立的に行動し，しかも透明度を異にする w_3 系列油蚕についてホモ及び相互間の F_1 での尿酸量を比較して遺伝子作用の異同を明らかにした．さらに w_3 系列油蚕の遺伝子構成についても分析した．かくて油蚕性の発現に関して新知見を加え得たと信ずるのでここにとりまとめて報告することにした．

本文に入るに先立ち，終始懇篤なる助言と鞭達を賜つた林禎二郎教授に対し深甚の謝意を表する．

材料及び方法

1. 形　　質

用いた形質はいずれも九大農学部蚕学教室保存のもので次の如くである．

青熟油（*oa*；14連関群，9.7）：幼虫皮膚の透明度は中庸度であり，田中及び松野（1929）によると約4％の半致死作用を有する．数多い油蚕遺伝子の中でも特異的で，*U, Di* などの異なる範疇に属する斑紋遺伝子と対立的であり，しかも対応部分の欠失が知られていて，油蚕形質解明上重要な鍵となると考えられる（筑紫，1951，1959）．

s 油（*os*；1連関群，0.0）：幼虫皮膚の透明度は中庸，著しい致死作用はないが卵漿液膜の着色を淡くする．伴性遺伝をする形質として初めて発見された（田中，1917）．

d 油（*od*；1連関群，49.6）：幼虫皮膚透明度は著しく高く，稚蚕期の発育経過が遅延する．母性遺伝的に卵着色を淡くする．伴性遺伝（田中，1926）．

第3白卵油（w_3；10連関群，6.9）：幼虫皮膚透明度は低度である．純粋の白色卵ではないが卵着色は極めて弱い．蛾の複眼は殆んど黒色である（鈴木，1943）．

青熟白卵油（w^{ol}；10連関群，8.4*）：青熟から出現した高度油蚕で，卵，蛾の複眼は白色である（吉川，1947）．仲野（1936）によれば低温下では4令就眠後15～16時間内外で致死する．

白卵油（*oew*；10連関群，8.4†）：パピヨンノアルより出た高度油蚕で，卵，複眼は白色（田中，1929）．w_3，w^{ol} に比べると明瞭に透明度は異なつており，しかもそれらと対立的に行動する点で他の油蚕遺伝子にみられない特異性を有する（筑紫，1957，1958）．

無半月紋（N1；14連関群，3.0～10.0以上に亘る欠失）：典型的なものは眼紋を有し半月紋及び星状紋を欠如するが，これらを不完全ながら発現するものも相当ある．いずれにおいても単純優性として遺伝し，ホモは胚子期に致死する（田中，1925）．これは遺伝子突然変異ではなく，第14染色体の *oa* 遺伝子座位を含む可成り大きな欠失であることによる（筑紫，1959）．

正常：1924年以来 p22 なる系統番号の下に維持保存されて来た日本種1化普通斑紋の

---

* 吉川により w_3 と allelic，すなわち10連関群6.9とされたが，筑紫（1958）によりこれが複合形質であり油蚕性に関する要素は8.4付近幅広く，白卵性要素は19.2に占位すると推定されている．

† 白卵性要素は18.7に占位すると推定されている（筑紫，1958）．

日本錦を用いた.

2. 交 雑 方 法

供試材料を得るため目的によつて次のような交雑を行なつた. 以下形質を表示するに遺伝子記号を以て代表させることにする.

(A) 油蚕遺伝子の dosage effect を目的とする場合

i) *oa* の場合：Nl×*oa* の F_1 では Nl が常に欠失ヘテロであるため直ちに Nl と ≠ に分離するが, Nl になるものは必ず *oa* 形質を伴ない, $\neq^{Nl}$ になるものには *oa* 形質は全然現われない. ここで油蚕になつた Nl *oa* は Nl 欠失に基く偽優性現象により, *oa* 遺伝子1個で油蚕となつたものである. 次に Nl/*oa*×*oa*/≠ の交雑を行なうと次代は *oa*/*oa*：Nl/*oa*：*oa*/≠：Nl/≠=1：1：1：1 に分離する. このおのおのについて皮膚尿酸量を定量し, 併せて Nl/≠×≠/≠ 次代の Nl と ≠ とについても定量して *oa* 及び $\neq^{oa}$ 遺伝子の dosage effect 並びにヘテロでの作用結果を調べた.

ii) *od* の場合：この場合には伴性遺伝をする点を利用する. すなわち, ≠(♀)×*od*(♂) の交雑を行なうと, 次代♀はすべて *od* になり, ♂はヘテロで表型的には正常となる. 次に *od*/(Y)×*od*/≠ の交雑を行なうと *od*/(Y)(♀), *od*/*od*(♂), ≠/(Y)(♀), ≠/*od*(♂)が分離する. このおのおのについて皮膚尿酸量を定量, 比較した. 同時に ≠ 系統を雌雄別に定量して, *od* 及び $\neq^{od}$ 遺伝子の dosage effect 並びにヘテロでの作用結果を調べた.

iii) *os* の場合：*od* におけると全く同様にして *os*/(Y)×*os*/≠ 次代の *os*/(Y)(♀), *os*/*os*(♂), ≠/(Y)(♀), ≠/*os*(♂) について定量した.

(B) 二重油蚕系統の場合

独立遺伝の油蚕の間で二重突然変異系統を育成するに当つては, 二重油蚕の確実な識別を容易にするため, w_3 系列遺伝子群が油蚕性と白卵性とを多面的に発現する点に着目し, 一方には必ず白卵油蚕群の1つを用いた.

i) 伴性油蚕の場合：1例を *od*; w_3 二重油蚕系統にとると, w_3♀×*od*♂, 次代の *od*; w_3/≠♀ に *od*; $\neq^{w3}$♂ を戻し交雑すると次代はすべて *od* に関してはホモであるが, w_3 についてみると w_3/≠と≠/≠とが 1：1 にあることになる. この両者を識別することはできないが任意に交配すると, 確率上蛾区の 1/4 において *od*; w_3/≠ 相互の交配が行なわれることになり, それらにおいては正常色卵と白色卵とが 3：1 に蛾区内分離する. この中の正常色卵を除き白卵のみ飼育すると, これは当然 *od* についても, また w_3 についてもホモであり, ここに *od*; w_3 の二重油蚕系統が確立されることになる. この様にして *od*; w_3, *od*; *oew*, *os*; w_3, *os*; w^{ol}, *os*; *oew* 二重油蚕系統を育成し, おのおのについて尿酸定量を行なうと共に単独の油蚕についても定量して, 独立な油蚕遺伝子間の相互作用を調べた. なお, *od*; w^{ol} については数回育成を試みたが虚弱のため二重系統の育成に成功しなかつた.

ii) *oa* の場合：*oa* を一方に用いたものでは (*oa*×w_3)×Nl/*oa* 次代の *oa*/*oa* と Nl/*oa* とを多数交配した. 前例と同じくこのどちらにも w_3/≠ と $\neq^{w3}$/$\neq^{w3}$とが 1：1 にあるため 1/4 の蛾区において正常色卵と白色卵とが 3：1 に分離するが, この白卵のみを残して飼育し, *oa*; w_3 の二重油蚕系統を確立した. 同様にして *oa*; *oew* の二重系統をも育成した.

(C) 白卵油蚕遺伝子群の解析を目的とする場合

w3, *w^ol*, *oew* の3者は対立的に行動し，しかも皮膚透明度の上で明瞭に区別しうる．二重油蚕系統からする本遺伝子群の解析と併せて，3者間の F_1 における尿酸量からも検討を加えた．すなわち *w3*, *w^ol*, *oew* のおのおのと，これらの間の交雑（*w3*×*w^ol*, *w3*×*oew*, 等）F_1 におけるヘテロ油蚕，*w3*/*w^ol*, *w3*/*oew*, *w^ol*/*oew* との関係を分析した．また，この間の関係を確めるため，3者おのおのを＋とヘテロにした個体同士の交雑（*w3*/＋×*w3*/＋, *w3*/＋×*w^ol*/＋など）次代に分離する油蚕についても定量，比較した．

3. 尿酸定量法

供試材料としてはいずれの場合も5令飼食後65時間内外の壮蚕を用いた．蚕児を解剖し消食管，絹糸腺などの諸器官を除き，さらに皮膚に附着する脂肪組織，筋肉をもできるだけ丁寧に取り除く．この際，アルコールに通すと比較的容易に殆んど完全に除くことができる．かくして採取した皮膚を 95°C で1時間乾燥し，その 0.1 g をとり 90°C の熱水で2時間抽出，抽出液を 10 cc に調整した．その 1 cc をとり，N/12 H_2SO_4 8 cc, 10 g/dl Na_2WO_4 1 cc を加えて除蛋白（Haden 法）．濾液 1 cc をとり水 3 cc を加え，さらに尿素加シアンソーダ液 4 cc，尿酸試薬 1 cc を加えて混和発色させ（Folin の直接法），30分後総量を 25 cc にして日立製光電分光光度計 EPU2A 型を用い波長 600 mμ で比色定量した．なお，Folin 反応陽性物質は必ずしも尿酸のみに限らないと言われるが，ここでは反応陽性物質のすべてを尿酸と見做して取扱い以下の記述を進める．

実 験 結 果

1. 油蚕遺伝子の dosage effect

(A) *oa* series: Nl/*oa*×*oa*/＋ 次代の *oa*/*oa*, Nl/*oa*, *oa*/＋, Nl/＋ の皮膚尿酸量測定結果を Table 1 に示す．飼育時期を異にしての反復例も多数あるが皆同一傾向を示しているのでここにはその1例のみを掲げる．

不透明の *oa*/＋, Nl/＋ と油蚕の *oa*/*oa*, Nl/*oa* の間には尿酸含量に確然たる差があり，前者に大である．*oa*/＋とNl/＋の間には差を認め難い．一方，ホモ型油蚕の *oa*/*oa* と偽優性型油蚕の Nl/*oa* とを比較するとホモ型の方が偽優性型よりも尿酸量が少ない．この結果を要約すると尿酸量に関して，*oa*/*oa*＜Nl/*oa*≪*oa*/＋≒Nl/＋の関係にあることとなる．なお，いずれにおいても雌雄の間には明瞭な差はない．

次に Nl/＋×＋/＋ 次代蚕の定量結果を Table 2 に示す．その結果は ＋/＋≒Nl/＋であり，両群共に雌雄による差は認められない．

(B) 伴性油蚕 series: *od*/(Y)×*od*/＋ 次代の *od*/(Y)(♀), *od*/*od*(♂), ＋/(Y)(♀), *od*/＋(♂) についての定量結果を Table 3 に示す．

od 油蚕では不透明蚕に比し皮膚尿酸量が極度に少ない．しかして *od* ホモの♂はハプロ型たる♀よりも尿酸量が少ない．*od*/＋ の♂と ＋/(Y) の♀とでは殆んど差がない．すなわち，尿酸量に関しては *od*/*od*＜*od*/(Y)≪*od*/＋≒＋/(Y) の関係にある．

os についての定量結果を Table 4 に示す．*os* においても *od* 同様油蚕皮膚の尿酸量は

Table 1. Dosage effect of *oa* expressed as uric acid content in larval skin at the 5th instar.

Cross	Genotype	Sex	1	2	3	4	5	Mean
Nl/*oa*×*oa*/+	*oa*/*oa*	♀	40.0	34.6	40.1	39.5	34.1	37.7
		♂	35.9	36.4	36.4	33.6	35.8	35.6
	Nl*/*oa*	♀	44.2	46.0	42.1	42.2	43.8	43.7
		♂	40.5	46.7	43.2	40.2	43.3	42.8
	oa/+	♀	104.6	109.4	134.2	125.5	121.0	118.9
		♂	112.4	99.5	124.5	127.6	122.2	117.2
	Nl/+	♀	97.5	122.8	126.4	124.5	128.8	120.0
		♂	100.2	116.0	136.0	129.2	135.3	123.3
oa/+×Nl/*oa*	*oa*/*oa*	♀	35.4	31.2	35.6	31.8	32.8	33.4
		♂	32.9	29.7	32.9	31.0	31.7	31.6
	Nl/*oa*	♀	44.2	32.2	36.5	38.6	39.5	38.2
		♂	37.3	32.1	35.8	34.7	35.9	35.2
	oa/+	♀	136.0	104.9	98.4	109.8	97.0	109.2
		♂	126.2	111.0	121.1	110.5	104.3	114.6
	Nl/+	♀	103.9	111.0	107.1	112.0	105.6	107.9
		♂	124.3	99.6	106.0	108.8	105.2	108.8

(uric acid in mg per g of dried skin)

* A deficiency that includes *oa* locus in the 14th chromosome, namely Nl/*oa* or Nl/+, is hemizygous for *oa* or $+^{oa}$ respectively.

Table 2. Dosage effect of $+^{oa}$ expressed as uric acid content (Nl/+×+/+).

Genotype	Sex	1	2	3	4	5	Mean
+/+	♀	104.4	109.8	115.8	125.9	111.0	113.4
	♂	102.2	116.2	117.0	118.8	122.2	115.3
Nl/+	♀	110.8	114.0	108.0	118.6	115.5	113.4
	♂	108.8	119.3	114.8	115.7	108.8	113.5

(mg/g of dried skin)

Table 3. Dosage effect of sex-linked *od* expressed as uric acid content (*od*/(Y)×*od*/+).

Genotype	Sex	1	2	3	4	5	Mean
od/(Y) *od*/*od*	♀	2.8	3.6	4.1	3.0	3.5	3.4
	♂	2.4	3.1	3.8	2.6	3.1	3.0
+/(Y) *od*/+	♀	116.0	118.8	122.4	126.0	139.2	124.5
	♂	112.6	120.0	123.2	125.6	133.2	122.9

(mg/g of dried skin)

不透明蚕のそれに比べると少ない．また，*os*/*os* の♂は *os*/(Y) の♀より尿酸量が少ないが，*os*/+♂ と +/(Y)♀ との間には差がない．この場合の関係も *os*/*os*<*os*/(Y)≪*os*/+≒+/(Y) である．

次に正常蚕系統の雌雄についての定量結果を Table 5 に示す．X 染色体について +/+♂ と +/(Y)♀ とにおいて皮膚尿酸量に差を認めない．

Table 4. Dosage effect of sex-linked *os* expressed as uric acid content (*os*/(Y)×*os*/+).

Genotype	Sex	1	2	3	4	5	Mean
os/(Y)	♀	57.8	54.2	51.3	55.8	57.1	55.2
os/*os*	♂	53.0	51.3	47.4	54.6	56.6	52.6
+/(Y)	♀	121.6	124.6	119.4	130.0	112.5	121.6
os/+	♂	112.0	125.3	110.1	133.2	121.6	120.4

(mg/g of dried skin)

Table 5. Uric acid contents in normal female and male.

Genotype	Sex	1	2	3	4	5	Mean
+/(Y)	♀	110.0	113.2	130.4	136.4	138.0	125.6
+/+	♂	107.0	116.2	130.4	136.2	136.8	125.3

(mg/g of dried skin)

2. 二重油蚕系統

伴性の *os*, *od* にw_3 及び *oew* を組合せた二重油蚕，並びにおのおの単独の場合の皮膚尿酸量を Table 6 に示す.

Table 6. Uric acid contents in single and double oily mutants (*os*, *od* and w_3 alleles).

Genotype	Sex	1	2	3	4	5	Mean
os;w_3	♀	32.0	28.9	30.5	33.7	32.0	31.4
	♂	31.2	28.2	30.5	31.8	30.8	30.5
os;*oew*	♀	33.6	30.3	26.1	30.5	29.7	30.0
	♂	30.5	28.9	27.3	29.2	30.3	29.2
od;w_3	♀	2.6	2.8	2.8	3.3	2.6	2.8
	♂	2.0	2.1	2.0	2.7	2.2	2.2
od;*oew*	♀	0.3	0.4	0.5	0.5	0.4	0.4
	♂	0.3	0.4	0.4	0.5	0.4	0.4
os	♀	57.8	54.2	51.3	55.8	57.1	55.2
	♂	53.0	51.3	47.4	54.6	56.6	52.6
od	♀	2.8	3.3	3.3	3.5	3.2	3.2
	♂	2.2	2.9	2.5	3.3	3.1	2.8
w_3	♀	47.5	46.5	51.9	56.1	52.1	50.8
	♂	49.6	49.8	49.4	50.5	51.6	50.2
oew	♀	0.7	0.7	0.6	0.4	0.6	0.6
	♂	0.7	0.6	0.6	0.5	0.8	0.6

(mg/g of dried skin)

od serics についてみると $w_3>od>od$; $w_3>oew>od$; *oew* の関係にあり，二重油蚕では単独の場合のいずれよりも尿酸量が少ない．一方，*os* series についてみるに $os>w_3>os$; $w_3 \fallingdotseq os$; $oew>oew$ となり，*os* が共通であり w_3 と *oew* とでは元来 $w_3>oew$ であるにもかかわらず，二重油蚕では $os;w_3 \fallingdotseq os;oew$ であつて w_3 と *oew* の差異が認められなくなる．この点を確めるため，w_3(♀)×*os*; w_3(♂)，w^{ol}(♀)×*os*; w^{ol}(♂)，*oew*(♀)×*os*; *oew*(♂)

の交雑を行ない，次代に分離する *os*; *w3*♀，*os*/+; *w3*♂ や *os*; *w^ol*♀，*os*/+; *w^ol*♂，及び *os*; *oew*♀，*os*/+; *oew*♂ について定量した結果を Table 7 及び Table 8 に示す．

Table 7. Uric acid contents in single and double oily mutants (*os*, *w3* and *w^ol*).

Cross	Genotype	Sex	1	2	3	4	5	Mean
w3♀×*os*;*w3*♂	*os*/(Y);*w3*	♀	25.4	24.0	28.8	30.0	32.0	28.0
	os/+;*w3*	♂	41.7	48.9	45.8	49.2	50.2	47.2
w^ol♀×*os*;*w^ol*♂	*os*/(Y);*w^ol*	♀	23.5	24.3	28.5	28.0	32.4	27.3
	os/+;*w^ol*	♂	8.8	8.5	12.1	9.2	13.5	10.4

(mg/g of dried skin)

Table 8. Uric acid contents in single and double oily mutants (*os* and *oew*).

Cross	Genotype	Sex	1	2	3	4	5	Mean
oew♀×*os*;*oew*♂	*os*/(Y);*oew*	♀	35.2	35.0	34.4	34.2	34.0	34.6
	os/+;*oew*	♂	8.0	8.0	7.4	7.2	7.8	7.7

(mg/g of dried skin)

定量期が前2群 (Table 7) と後者 (Table 8) とでは異なるものの，同じ *os* 遺伝子が1個存在してもヘテロになつてその作用が発現されない♂の場合には白卵油蚕群の差異が表現され *os*/+; *w3* > *os*/+; *w^ol* > *os*/+; *oew* であるが，*os* の作用が発現される♀においては *os*; *w3* ≒ *os*; *w^ol* ≒ *os*; *oew* であるとみられる．しかもこの二重油蚕では尿酸量は *os* 或は *w3* 単独の場合より少ないが，*w^ol*, *oew* 単独の場合よりは増加している．

Table 9. Uric acid contents in single and double oily mutants (*oa* and *w3* alleles).

Genotype	Sex	1	2	3	4	5	Mean
oa/*oa*;*w3*	♀	3.2	3.1	2.6	2.5	2.1	2.7
	♂	4.2	3.4	2.9	2.7	2.5	3.1
Nl/*oa*;*w3*	♀	3.5	3.2	2.9	2.5	2.5	2.9
	♂	3.2	2.7	2.5	2.5	2.3	2.6
oa/*oa*;*oew*	♀	±	±	±	±	±	±
	♂	±	±	±	±	±	±
Nl/*oa*;*oew*	♀	±	±	±	±	±	±
	♂	±	±	±	±	±	±
oa/*oa*	♀	33.6	32.2	31.7	31.4	31.2	32.0
	♂	32.6	32.1	31.7	31.5	30.6	31.7
Nl/*oa*	♀	37.1	36.3	35.8	35.4	34.4	35.8
	♂	36.8	35.9	33.3	32.8	32.7	34.3
w3	♀	72.4	68.7	68.5	68.4	67.6	69.1
	♂	74.7	73.7	71.6	69.9	67.5	71.5
oew	♀	14.2	14.2	14.0	13.9	13.0	13.9
	♂	16.1	14.9	14.0	13.5	13.0	14.3

(mg/g of dried skin)

次に *oa* に w_3, *oew* を組合せた場合を Table 9 に掲げる．二重油蚕の尿酸量が単独の場合のいずれよりも少なくなることは *od* と同様であるが，その減少度が極めて大きいことが目立つ．しかして単独の場合にみられる *oa* ホモと偽優性の場合との差は二重油蚕では認め難くなる．

3. 白卵油蚕遺伝子群

w_3, w^{ol}, *oew* の3者とそれらの間の F_1 における皮膚尿酸定量結果を Table 10 に示す．

皮膚の透明度から予想される如くこの3者での関係は $w_3 > w^{ol} > oew$ であるが，これらの間の F_1 では正逆いずれの交雑によるも差は認められない．しかして両親型と F_1 との尿酸量を比較すると $w_3 > w_3/w^{ol} > w_3/oew > w^{ol} > w^{ol}/oew > oew$ の関係にあり，F_1 皮膚尿酸量は両親型のそれの間にある．これと同一の傾向は $w_3/+$, $w^{ol}/+$, $oew/+$ などの間のヘテロ個体相互交雑 F_2 に分離してくる油蚕の間でも認められる (Table 11).

Table 10. Uric acid contents in w_3 allelic series (original strains and F_1 hybrids among them).

Genotype	Sex	1	2	3	4	5	Mean
w_3	♀	51.0	49.9	53.2	53.9	52.7	52.1
	♂	48.1	48.6	48.5	47.0	48.2	48.1
w^{ol}	♀	9.8	10.1	8.5	9.6	8.7	9.3
	♂	10.9	10.3	10.1	10.1	9.2	10.1
oew	♀	2.2	3.3	2.5	2.4	2.6	2.6
	♂	2.2	2.2	2.4	2.4	2.2	2.3
w_3/w^{ol}	♀	27.7	25.1	28.0	25.9	27.6	26.9
	♂	29.9	26.2	28.2	26.9	28.5	27.9
w^{ol}/w_3	♀	29.8	31.1	33.9	31.4	28.7	30.9
	♂	32.7	27.4	30.7	30.3	27.7	29.8
w_3/oew	♀	20.6	21.3	23.3	21.0	19.3	21.1
	♂	22.8	19.7	25.6	21.2	20.9	22.0
oew/w_3	♀	24.0	23.3	24.6	22.8	20.5	23.0
	♂	20.0	20.5	24.6	24.9	20.9	22.2
w^{ol}/oew	♀	3.9	3.9	6.3	5.8	3.6	4.7
	♂	4.0	4.7	6.9	5.3	4.7	5.1
oew/w^{ol}	♀	3.9	5.0	6.1	5.3	4.9	5.0
	♂	3.9	4.1	6.3	5.8	4.9	5.0

(mg/g of dried skin)

Table 11. Uric acid contents in w_3 allelic series (F_2 segregants, originally crossed with Normal).

Genotype	Sex	1	2	3	4	5	Mean
w_3	♀	70.0	72.0	73.6	75.1	64.5	71.0
	♂	79.1	64.8	83.4	72.6	75.7	75.1
w^{ol}	♀	17.4	17.3	18.1	13.3	15.1	16.2
	♂	21.5	20.0	16.7	13.3	14.8	17.3

oew	♀	12.8	14.1	12.0	11.3	10.1	12.1
	♂	12.4	14.8	11.7	10.7	10.2	12.0
w_3/w^{ol}	♀	43.0	39.1	50.2	35.8	39.9	41.6
	♂	45.1	42.0	45.8	37.4	39.0	41.9
w_3/oew	♀	34.8	36.5	35.2	32.5	35.2	34.8
	♂	36.0	37.8	38.7	32.0	32.6	35.4
w^{ol}/oew	♀	16.9	14.2	14.1	11.7	13.6	14.1
	♂	14.8	16.7	16.9	11.2	13.7	14.7

(mg/g of dried skin)

論　　議

家蚕正常幼虫皮膚の白色不透明性は主として皮膚細胞内に蓄積された尿酸塩によるものであり，油蚕皮膚が透明であるのはその蓄積量が少ないためであつて，透明度の高低と尿酸量の多少とは逆相関の関係にあることは，幾多の研究者によつてすでに明らかにされている事実である (Jucci, 1932; 畑村, 1943; 清水, 1943; その他). 著者らの定量結果も同様な傾向を示している. また，皮膚細胞内に尿酸が少ないものほど（尿酸が皮膚細胞より溶出する熟蚕期を除けば）体液中及び排泄糞中の尿酸が多いことも明らかにされている (畑村, 1943; 清水, 1943; 吉武・有賀, 1952). 従つて油蚕は尿酸生成量自体が少ないことによるという一部の主張を考慮に入れても，なお油蚕性の問題が皮膚細胞における尿酸蓄積にあることは明らかで，これは有賀 (1943) の生体染色による観察結果からも窺われるところである. すなわち遺伝子作用の面から言えば，不透明性をもたらす正常対立遺伝子は皮膚細胞内で尿酸塩を吸着，蓄積すべく働くものと解される. これに対して油蚕性遺伝子の作用としては，一応，

1) 正常対立遺伝子と同質の表型効果を有する，すなわち尿酸を蓄積すべく働くが，その作用力が弱い.
2) 正常対立遺伝子とは逆の表型効果を有する，すなわち尿酸蓄積を積極的に阻害する方向に働く.

のいずれかにより皮膚尿酸量を減少せしめるものと考えられる. この間の事情を知るためには油蚕形質発現に至る生体内反応が解明されればよいわけであるが，反応自体は不明であつても遺伝子段階における種々の条件，すなわち遺伝子の組合せの方式，あるいは細胞内に存在する対立遺伝子の数を変えることなどにより，遺伝子作用の一般的性格が解明され得るはずである. 著者らの dosage effect 探求の意義は一つはここにある.

著者らの定量結果により，*oa* における皮膚尿酸量は *oa*/*oa*<Nl/*oa* の関係にある，すなわちホモの油蚕の方が偽優性現象による油蚕よりも尿酸量が少ないことが明らかである (Table 1 及び Table 9). 遺伝子作用そのものについて考えれば，ホモの状態で遺伝子が2個ある場合は偽優性の状態のように1個ある場合よりも強く現われるのが建前であり，この場合の作用量は *oa*/*oa*>Nl/*oa* となるはずである. 若しも *oa* 遺伝子が 1) の如く $+^{oa}$ 遺伝子と同方向の表型効果を有しはするものの，作用力が弱い結果として表型的に皮膚尿

酸量の減少を惹起する hypomorph であるとすれば，上記の理由から皮膚尿酸量は *oa*/*oa* >Nl/*oa* でなければならないことになる．ところが *oa* 油蚕皮膚での尿酸量はホモの場合の方が少ないのであるから，*oa* 遺伝子を hypomorph と考える 1) の仮説は否定されることになり，*oa* 遺伝子の作用は皮膚細胞に蓄積される尿酸量を積極的に減少させるものと考えなければならない．すなわち *oa* 遺伝子は 2) の如く $+^{oa}$ 遺伝子とは逆方向の，皮膚細胞での尿酸蓄積に対し阻害的な表型効果を持つ antimorphic なものであると推定されるのである．

od においてはホモ型の雄がハプロ型の雌よりも尿酸量が少ない (Table 3 及び Table 6)．これは *od* 遺伝子の dosage effect によるものか，或は雌雄の生理的条件の違いによるものかは直ちに明らかではない．さりながら + 或は不伴性の *oa*, w_3 系列油蚕においては雌雄の違いによる尿酸量の差は認められないのであるから，この場合にも *od* 遺伝子は積極的に尿酸の蓄積を阻害する antimorph であると判断すべきである．*os* の場合も雄の方が雌よりも尿酸量が少なく(Table 4)，同じ理由から *os* 遺伝子も又，antimorph と考えることができる．かくて現在 dosage effect を調べることが可能な油蚕遺伝子は不伴性の *oa* も，伴性の *os*, *od* も共に antimorph であることになる．

Drosophila melanogaster の第4染色体にある *ci* の mutant alleles は hypomorph が大部分であるが，ci^Wの如き antimorphic allele も知られている (Stern, 1948)．このように同一遺伝子座にある，類似した表型をもたらす mutant alleles の中に hypomorph と antimorph の両型が存在する場合もあるから，前述の結果から直ちに油蚕遺伝子の全部を antimorph とするのは危険である．しかし家蚕幼虫皮膚に蓄積される尿酸塩は少なくも 20 座を算える遺伝子の作用の綜合された所産であることを考えれば，正常蚕で乾燥皮膚 1 g 当り約 100 mg 蓄積される尿酸が，低度油蚕の w_3 で約 70 mg，高度油蚕になると 1 mg に満たぬ場合もあるなどの極端な減少をみることが，単に1遺伝子の作用力の量的差異といつた消極的阻害によると考えることは極めて困難なことで，かかる極端な減少を招来するのはむしろ質的に異なつた表型効果を生じ，油蚕物質とでも言うべきものを生成して，尿酸蓄積を積極的に阻害する如き機構を考える方が妥当であろう．すなわち油蚕遺伝子は原則的に antimorph であると考えて差支えあるまい．従つて各種油蚕間での皮膚透明度の高低は当該遺伝子の皮膚細胞での尿酸蓄積を阻害する力の差の表現として解せられることになる．

一方，正常対立遺伝子について dosage effect をみるに尿酸量はヘテロ個体の方がやや少ないような傾向が窺われはするが，その差は有意と認められる程のものでなく，$+^{oa}/+^{oa} \fallingdotseq Nl/+^{oa} \fallingdotseq oa/+^{oa}$ (Table 1, Table 2)，$+/+ \fallingdotseq +/(Y) \fallingdotseq od/+ \fallingdotseq os/+$ (Table 3, Table 4) であり，正常遺伝子は haplo-sufficient であると言わざるを得ない．

家蚕においてはこの種の研究は材料的な困難性もあつて heteroploidy の場合を除けば殆んどなされていない．僅かに筑紫 (1959) が Nl 形質発現の解析に当つて，Nl における半月紋，星状紋の欠如或は不完全化はこれら斑紋の生成を支配する遺伝子要素 ($+^{Nl}$と仮称する) の hypomorphic な性格によることを明らかにした事例があるのみであつて，本研究における油蚕の場合が家蚕で dosage effect が調べられた第2のケースであり，

antimorphic allele であることを明示した最初のケースでもある．

しからばこの尿酸蓄積阻害作用の各油蚕遺伝子間での異同如何が問題である．これを直接解決するためには阻害的作用機構を各油蚕について解明すればよいわけであるが，幼虫皮膚細胞における尿酸存在様式も充分に知られていない現在においては極めて困難なことであるから，その有力な解決手段となるものはまず遺伝子段階での操作，すなわち遺伝子の組合せによる影響を調べることであると考える．それには

1) 異なる油蚕遺伝子の二重突然変異系統での相互作用を比較する．

2) 対立的な油蚕遺伝子間での組合せによる作用結果の変動を比較する．

の2方法が考えられるので，著者らはこれらの点について系統的な分析を行なつた．

従来，油蚕性の二重突然変異個体についての詳細な分析は行なわれておらず，連関分析の際の分離様式などから経験的に二重油蚕個体の透明度は高度油蚕の方に支配されると言われていたに止まる．この点についての検討も併せ行なうべく二重油蚕の一方に配するに，*oa*（中度），*os*（中度），*od*（高度）と透明度の異なる油蚕をもつてし，他方に対立的でしかも透明度を異にする w_3(低度)，w^{ol}(やや高度)，*oew*（高度）をもつてしたのである．さらに一方に白卵油蚕群を配したのは二重油蚕の確実な識別を可能にするためと，数多い油蚕性遺伝子の中で唯一の対立性がみられる特異的な該遺伝子座の分析をも同時に行なうためである．

まず *od* と白卵油蚕群との組合せをみると尿酸量は $w_3>od>od$；$w_3>oew>od$；*oew* の関係にあり，二重油蚕では単独の場合に尿酸が少ない方のものよりも更に若干減少している（Table 6）．油蚕遺伝子は antimorphic な作用を有するものであるから，この場合には *od* 遺伝子と白卵油蚕遺伝子の間に相加的或は相乗的な相互作用が営まれているものとみられる．しかして表型的には透明度は高度油蚕の方に概して支配されていると見做し得る．次に *oa* の組合せについてみるに，w_3 の約 70 mg，*oa* の 30～35 mg，*oew* の 14 mg に比し，*oa*；w_3 では 3 mg 弱，*oa*；*oew* では ±となり（Table 9），この場合にも累積的な相互作用の結果として尿酸量を単独の場合よりも減少せしめている．従つて *oa* は w_3 系列の作用の上にさらに強く働いているわけであるが，低度油蚕（w_3）と中度油蚕（*oa*）との組合せからも極端な高度油蚕を生じており，その相互作用力は単独の場合のいずれにも似ず極めて大となる．一方，*os* の組合せについてみると *os* の 54 mg，w_3 の 50 mg に対し *os*；w_3 では 31 mg となり，*od* の場合と同様な相互作用を示すかの如くであるが，*os*；*oew* では *oew* の 0.6 mg に対し 30 mg となり（Table 6），*os*；w^{ol} は *os*/+；w^{ol} の 10.4 mg に対し 27.3 mg となる（Table 7）．これを表型的にみても *os* の作用が発現した二重油蚕は *os* の作用のない単独の *oew* 或は w^{ol} よりも透明度が低い．この結果からして二重油蚕は必ずしも高度油蚕の方に支配されるものではなく，その尿酸量は程度の相異はあるにしても両親系の中間にくる場合があることがわかる．さらに w_3, w^{ol}, *oew* は各々単独では尿酸量に明確な差があるのに *os* と組合さつて二重油蚕になると，3者共にほぼ同じ尿酸量となり *os* の発現下ではこの3者の作用力は等しくなる．すなわち *os* は w_3 系列に対し上位的に働いてその発現をある程度抑圧するのであつて，干渉的な相互作用を現わすものと言える．

w_3 系列遺伝子との相互作用様式の違いからみると，*od*, *oa*, *os* 遺伝子はその表型効果が

著しく類似し同一の作用方向をもつにもかかわらず，阻害作用の本質は遺伝子により互に異なつていると解せられる．このことは前に *oa*, *od*, *os* のいずれもがその作用方向としては antimorphic であることを明らかにし，油蚕性遺伝子一般を原則的に antimorph であると推定したことに対し，一つの新たな支持を与えるものであろう．また，一面から言えば w_3 系列に対し *oa* と *od* は程度の差こそあれ累積的に作用するのであるから類似した性格を有すると考え得るのに対し，*os* は干渉的に作用しこれらとは異なつた性格を有すると言える．これは石原 (1958) が皮膚の尿酸量とマルピギー氏管のリボフラビン量との相関から，*od* と *oa* とは同一グループに属し *os* は異なつたグループに属すると分類した結果と一致している．

さらに w_3 系列と *os* との組合せについてみるに，同じ *os* 遺伝子1個が存在してもそれが発現しないヘテロの雄の場合には w_3 系列としての各々の特徴を発揮しているが，実際に作用が発現する雌の場合には各々の特徴を失なつている (Table 6～8)．この結果から10連関群の白卵油蚕遺伝子群は，油蚕性に関してのその作用及び構造の面からみて w_3 たると *oew* たるとを問わず，遺伝子的に全く同様に変異した同じ機能，同じ作用力を持つ面，すなわち共通的油蚕要素とでも呼ぶべきものと，その基盤の上にたつて修飾的に各々の特徴，差異を現出すべき特異的油蚕要素と呼ぶべきものとの二元的性格を有するものと解することができる．

この点の更に詳細な関係は w_3, w^{ol}, *oew* の各々と，相互間のヘテロ個体における尿酸量から分析し得る．透明度から予測される如く皮膚尿酸量は $w_3 > w^{ol} > oew$ の順に少なくなりヘテロは夫々のホモ型の間に位置する (Table 10)．辻田 (1960) もX線突然変異として得たこの allele に属する w^{ox} について，w_3, w^{ol} とのヘテロでの尿酸量を測定し，上記と同様な傾向を示す結果を得た．しかしてこの場合ヘテロ個体の尿酸量は正逆いずれの交雑によるも差がない，換言すると油蚕形質発現に関しては母性遺伝的影響は認められない．この F_1 ヘテロにおいては交雑による生理的条件の変化の影響も考えられるので，w_3 系列油蚕の各々をまず正常の p22 系統と交雑しその F_2 に分離する油蚕についてさらに検討してみた (Table 11)．従来かかる際にはホモ個体としての両親型での値の中間値を基準として優劣関係その他が論ぜられてきたのであるが，遺伝子に dosage effect がある場合にはそれは正確な基準となり得ない．何故ならばホモ個体での値は2個の同じ allele の相互作用の結果であるから，真の基準値としては hemizygote での値を測定しその中間値を用いなければならないのである．しかし w_3 系列遺伝子の dosage effect を調べるのは現在では不可能なので，仮にホモ間の中間値を Table 12 に示し，これを一応の基準としてヘテロでの関係を分析した．

Table 12. Uric acid contents in larval skin, heterozygous for w_3 alleles, and corresponding midparents values.

Genotype	Experimental value (A)	Midparents value (B)	A/B %
w_3/w^{ol}	41.8 mg.	45.0 mg.	93
w_3/oew	35.1	42.6	82
w^{ol}/oew	14.4	14.5	99

ヘテロ個体ではいずれの場合も中間値より尿酸量が少なく，一見高度油蚕の方が優性として作用するかの如くである．この中間値との較差は，これら遺伝子が原則としてantimorphであることを考慮すれば，さらに大となるべきはずのものである．今これら3者の間の関係をさらに明確にすべく，各中間値を100としてヘテロ尿酸量を指数的に示すと $w^{ol}/oew=99$, $w_3/w^{ol}=93$, $w_3/oew=82$ となり，この間の相互関係の複雑さを物語つている．ホモにおける尿酸量の関係からみると w^{ol} と oew が最も類似し，次で w^{ol} と w_3 となり，w_3 と oew とでは類似性が一番少ないと考えられる．ヘテロ個体における尿酸量は allele 間に類似性が多いほど中間値に近く，類似性が少ないほど中間値との較差が大になつていて，ここでもさらに尿酸が少ない高度油蚕遺伝子の方が優性として作用するかの如き傾向が強く窺われる．一方，油蚕における尿酸の多少は正常との類似性の指標であり，かつ油蚕遺伝子は正常に対して完全劣性的であることを思えばこの関係は不可解と言わざるを得ない．また，筑紫 (1957, 1958) らの交雑実験結果より判断するに w_3 系列遺伝子座は可成の幅を持つていて，ヘテロにおいては遺伝子内でも交叉が起るらしく，次代に種々の程度の油蚕を分離する．これらの事情を考慮すればこの尿酸量の関係は allele 間の単なる優劣関係の表現によるものではなく，むしろ *os* との関係から想定した共通的油蚕要素と特異的油蚕要素との併存に伴なう，特異部分の trans 効果の差が表現されたものと解した方が妥当であろう．こう考えれば正常に対し劣性として遺伝する antimorph たる w_3 系列において，類似性の最も少ない w_3 と *oew* とのヘテロが中間値を 100 とした尿酸量指数が最小となり，類似性の多い w^{ol} と *oew* とのヘテロの指数が最大となる関係の合理的な説明が可能となる．すなわち trans 効果による結果として遺伝子的に特異要素に変化した範囲の最も大きい，尿酸量の少ない高度油蚕ほど，ヘテロ油蚕ではより優性的に発現されることになるわけである．しかして前述の二重油蚕における相互作用様式の相異は，この共通的油蚕要素と特異的油蚕要素が *od* 特に *oa* の発現下では共に作用しうるのに対し，*os* の発現下では共通要素は作用しうるものの特異要素は作用しえないことに起因すると解することも可能である．

以上本研究によつて油蚕遺伝子の作用発現機構の一般的性格及びその異同は明らかになつたが，その本質については未だ明らかでない．清水 (1943) はその前駆的実験において油蚕遺伝子は「蚕児の代謝終産物たる尿酸の生成量を減少せしめる生理的に重要な意義を有する」ものであるとした．また，林 (1961) は尿酸生成に与る xanthine dehydrogenase の活性を正常蚕と数種油蚕について対比し，脂肪組織における該酵素の活性度と皮膚尿酸量の多少が平行関係にあるとして，尿酸生成力の強弱そのものが皮膚尿酸量の多少と密接な関係を有するとしている．一方，稲神ら (1955) は蚕体諸組織，体液，糞などの尿酸定量結果から，*od* の皮膚に尿酸が少ないのは *od* 遺伝子により尿酸生成が阻害されるためではなく，生成された尿酸が皮膚に捕捉，吸着され難いためであり，油蚕においては尿酸などの吸着中心となるある種の蛋白質（或は核酸系物質）が少ないのであろうと推論した．江口 (1961) も同様の観察を行なつている．

著者らが他に行なつた実験によると正常蚕と高度油蚕たる *oew* とで5令期に生成される1頭当りの尿酸量には差がない．また，本研究において尿酸吸着系に関して油蚕物質生成の可能性が指摘されたが，実際著者らは尿酸定量に当つて除蛋白の際生ずる蛋白沈澱が或

種の条件下では油蚕に多く正常に少ない場合があることを観察し，さらに皮膚細胞中の可溶性蛋白質について蛋白レベル或はその tryptic digests レベルで正常蚕と油蚕及びその種類によつて顕著な差があるらしいことを知つた（土井良，筑紫，1961a, b）．この問題の詳細についてはさらに探求すべき面もあり後報に譲るが，主として外胚葉起源の組織細胞に働く油蚕性遺伝子が第1義的にはその蛋白質の異常をもたらすものであれば，虚弱性を始めとする生理的特性の多くも理解できるし，また既に筑紫（1960）が指摘した如く欠失ホモにみられる組織分化異常，致死性からして，体組織蛋白造成に関与する遺伝的要因はいずれの染色体のいずれの部分にも分布するものと考えられるから，油蚕遺伝子にみられるその多数性及び広汎な分布も当然の帰結と言うことになり，二重油蚕における相互作用様式の相異は組織蛋白造成に関与する遺伝的要因の分化乃至は特殊化に興味ある問題を提起していると言えよう．

要　　結

家蚕幼虫において油蚕性に関する遺伝子型による皮膚尿酸量の変化を測定して，和似遺伝子たる油蚕性遺伝子の形質発現機構，遺伝子構成，分布について検討を加え，次の結論を得た．

oa, od, os においては遺伝子の dosage effect がみられる．これらはいずれも antimorph であり，その作用は皮膚細胞への尿酸蓄積を積極的に阻害する効果を有する．従つて透明度の高低はこの蓄積阻害力の強弱の表現として理解さるべきである．このことは油蚕全般に共通的に考えられる．

二重油蚕では必ずしも従来考えられていた如く高度油蚕がその透明度を支配するものではなく，組合せにより遺伝子の相互作用様式が異なる．従つて油蚕性遺伝子はその著しい表型効果の類似，作用方向の同一性にもかかわらず，その作用の本質においては異なつているものと推定される．

対立的な w_3 系列油蚕においては遺伝子的にみて，普遍的な共通的油蚕要素と allele 各々に特有な特異的油蚕要素との2元的性格を有し，異なる allele 間のヘテロではこの特異要素の trans 効果により，高度油蚕の方が優性的に発現されるものと思われる．

油蚕性遺伝子の作用はより本質的には皮膚細胞蛋白質の異常を生ずることにあると考えざるを得ないが，欠失その他の現象から体組織蛋白の造成に関与する遺伝的要因は各染色体に広く分布しているとみなければならないので，油蚕性遺伝子の分布が広汎に亘る現象は当然の帰結であると推論される．

文　　献

有賀久雄，1943．家蚕の外胚葉に於ける遺伝子の多面的発現と生体染色（要旨）．日蚕雑，14：201．
有賀久雄・筑紫春生・宮山平八郎・田島弥太郎・辻田光雄，1951．家蚕遺伝子の研究．技報堂．東京．
筑紫春生，1951．家蚕不清潔体色因子（*Dl*）と青熟油蚕性因子（*oa*）との連関．日蚕雑，20：70．
筑紫春生，1957．*U* 連関群並びに w_3 複対立遺伝子群の分析．文部省綜合研究報告集録（農学篇），1957年度：198．
筑紫春生，1958．*U* 連関群並びに w_3 複対立遺伝子群の分析．文部省綜合研究報告集録（農学篇），1958年度：214．

筑紫春生，1959. *U* 連関群並びに *w3* 複対立遺伝子群の分析．文部省綜合研究報告集録（農学篇），1959年度：245.
筑紫春生，1959. 家蚕遺伝学への寄与，特に形質発現の機構について．1. 九大学芸，17：171.
筑紫春生，1959. 家蚕遺伝学への寄与，特に形質発現の機構について．2. *Ibid.*，17：189.
筑紫春生，1960. 油蚕遺伝子の作用機構に関する研究．文部省綜合研究報告集録（農学篇），1960年度：222.
筑紫春生，1960. 家蚕遺伝学への寄与，特に形質発現の機構について．3. 九大学芸，17：352.
筑紫春生，1960. 家蚕遺伝学への寄与，特に形質発現の機構について．4. *Ibid.*，17：363.
筑紫春生，1960. 家蚕における新しい連関群（要旨）．日蚕雑，29：278.
筑紫春生，1961. 油蚕遺伝子の作用機構に関する研究．文部省綜合研究報告集録（農学篇），1961年度：248.
土井良宏，1959. 油蚕における遺伝子型と尿酸量（I）*oa* 及び *od* の場合（要旨）．日蚕雑，28：188.
土井良宏，1959. 油蚕における遺伝子型と尿酸量（II）第10連関群所属油蚕の場合（要旨）．日本蚕糸学会九州支部研究発表会講演要旨，昭和34年度：4.
土井良宏，1960. 油蚕における遺伝子型と尿酸量（III）二重油蚕の場合（要旨）．日蚕雑，29：281.
土井良宏，1960. 蛋白質からみた油蚕性（要旨）．日本蚕糸学会九州支部研究発表会講演要旨，昭和35年度：6.
土井良宏・筑紫春生，1961. 油蚕の皮膚蛋白質の電気泳動について，予報（要旨）．日蚕雑，30：263.
土井良宏・筑紫春生，1961. 油蚕と正常蚕との皮膚細胞におけるペプチッド（要旨）．日本蚕糸学会臨時学術講演会講演要旨，1961年度：20.
江口正治，1961. 油蚕と正常蚕の尿酸量とキサンチン脱水素酵素作用との関係．応動昆，5：163.
萩原時雄，1955. 植物の遺伝子記号 1. アサガオ（*Pharbitus Nil*）．遺伝学ハンドブック：168，技報堂，東京.
Jucci, C., 1932. Inheritance of cocoon color and other characters in silkworm. Proc. 6th Internat. Congr. Genet., 1: 377.
畑村又好，1943. 油蚕性と尿酸との関係．蚕試報告，11：347.
林　幸之，1961. 2, 3 突然変異の尿酸生成とキサンチン脱水素酵素の関係について．日蚕雑，30：89.
稲神　馨・須藤芳三，1955. 尿酸の行動より見た *od* 遺伝子の発現機構について．日蚕雑，24：264.
石原　廉，1958. 家蚕幼虫のマルピーギ管に関する研究（VI）油蚕性とマルピーギ管のリポフラビン量．日蚕雑，27：382.
Hannah, A., 1951. Localization and function of heterochromatin in *Drosophila melanogaster*. Adv. in Genet., 4: 87.
吉川秀男，1947. 青熟白卵油（*ol*）と *white-3* とは multiple allelomorph. S. I. S., (1): 4.
仲野良男，1936. 致死因子を伴う油蚕の遺伝．群馬蚕試報告，23：1.
清水　滋，1943. 家蚕に於ける Malpighi 氏管の排泄作用に関する研究（VI）油蚕に於ける尿酸の排泄に就いて．蚕試報告，11：379.
Stern, C., 1948. The effects of changes in quantity, combination, and position of genes. Science, 108: 615.
須藤千春，1955. 植物の遺伝子記号 7. トウモロコシ（*Zea Mays*）．遺伝学ハンドブック：200，技報堂，東京.
鈴木節一郎，1943. 家蚕の卵色及び複眼色に関する遺伝学的研究．蚕試報告，11：126.
高橋隆平，1955. 植物の遺伝子記号 5. オオムギ（*Hordeum vulgare* L. *sensu lato*）．遺伝学ハンドブック 7：193，技報堂，東京.
高見丈夫，1948. 家蚕の染色体地図．遺伝 2：123.
高崎恒雄，1943. 家蚕の油蚕，特に日 115（新）に現れたる新致死油蚕に就て．日蚕雑，14：48.
田中義麿，1917. 蚕に於ける伴性遺伝．蚕糸会報，26：5.
田中義麿，1921. 蚕に於ける伴性遺伝の研究．蚕試報告，6：1.
田中義麿，1925. 無半月紋蚕の遺伝と致死因子．九大学芸，1：210.
田中義麿，1926. 動物の体細胞に於ける突然変異．学協報告，1：275，1925年度.
田中義麿・松野正一，1929. 不伴性油蚕の遺伝学的研究．蚕試報告，7：305.
田中義麿，1952. 家蚕遺伝学．養賢堂，東京.

辻田光雄, 1960. 新白卵油蚕 (w^{oa}) の遺伝生化学的研究. 遺伝研年報, 10 : 133, 昭和34年度.
吉武成美・有賀久雄, 1952. 家蚕に於ける各種突然変異の皮膚及び血液中に於ける尿酸含量について. 日蚕雑, 21 : 7.

Summary

The normal skin of the silkworm larvae is opaque and white in color and contains a large amount of uric acid, the endproduct of the nitrogen metabolism, in the hypodermis. In the "oily skin" mutants, however, the skin of the larvae is more or less translucent due to the reduced amount of uric acid contained in the hypodermis. It has been generally considered that the more transparent the skin becomes, the less uric acid it contains in the hypodermis. More than twenty such mutants are known so far and are located on the widely dispersed linkage groups, i. e., about half of the already identified twenty groups. This is in conspicuous contrast to the increasing evidences of existence of genic factors, with similar or related functions, occurring closely linked together on the chromosomes of the silkworm. Concerning the manifestation of genes, distribution of genes in the chromosomal set, and differentiation of chromosomes and genes, this group may provide a very fascinating problem to the genetics of the silkworm.

From these points of view, we have been carrying out a genetical and biochemical analysis of the manifestation of this character on the basis of uric acid content in various genic combinations. Results of such an analysis are reported in this paper.

The effects of single and double doses of an autosomal oily gene, *oa*, on the uric acid contents were investigated by utilizing Nl-deficiency which involves the *oa* locus. Results showed that the haplo-*oa* (*oa*/–) individuals contained more uric acid than the diplo-*oa* (*oa*/*oa*) ones (Tables 1 and 9). This suggests that *oa* gene is an antimorph in the sense that it inhibits the uric acid accumulation in the hypodermis.

In the case of sex-linked genes, *od* and *os*, higher uric acid content was also obtained in the hemizygous individuals, suggesting the antimorphic nature of the genes (Tables 3 and 4).

The normal alleles of oily skin mutants are considered to be haplo-sufficient for the accumulation of uric acid since no or very few differences were found between single and double doses of the normal alleles (Tables 1, 2, 3, 4 and 5).

The interactions of non-allelic oily genes on the uric acid accumulation were studied with the double oily mutants. Each of the *oa* (autosomal), *os* or *od* (sex-linked) genes was combined with one of the w_3 allelic genes, w_3, w^{ol} and *oew*. It has been considered that the transparency in double mutants is determined predominantly by a gene having stronger effect on the transparency. This, however, does not hold true for all cases examined.

In the combination of *od* with one of the w_3 alleles, slight cumulative effect was observed toward reduction of uric acid content (Table 6); while in the case of *oa* combined with w_3 alleles much severe cumulative effect was observed, no or very few uric acid was detected in the double mutants (Table 9).

In the case of *os* combined with w_3 alleles, however, higher uric acid content

as well as lower transparency was noted in the double mutants than in the single mutants, suggesting a quite distinct type of interactions (Tables 6, 7 and 8).

In this case, a further interesting phenomenon was noted. Normally, uric acid contents in the w_3 series mutants are in the order of $w_3 > w^{ol} > oew$. However, when each mutant is combined with *os*, it becomes equal in the double mutants, that is, $os; w_3 = os; w^{ol} = os; oew$. This result is interpreted to mean that all the w_3 alleles must be dimorphic in nature of the locus; one is a "common oily factor," nonspecific to each alleles, and the other is a "specific oily factor," peculiar to each mutant. This interpretation is consistent with the hypothesis of the complexity of this locus proposed by Chikushi previously.

In the heterozygotes between w_3 alleles, a mutant having more translucent skin seems to be expressed as dominant (Tables 10 and 11). But careful observation suggests that this is not due to dominancy but to differences in trans-type position effect caused by their inherent "specific oily factors."

It is clear that the interaction of these genes is quite different depending on the combinations. From these results it is suspected that in spite of the phenotypic similarities, i. e., transparent skin and reduced uric acid accumulation in the hypodermis, the mode of action of each genes responsible for the oily skin characters is not always the same.

Recently we have obtained some evidences suggesting that individual genes controlling oily skin characters are primarily concerned with the alterations of the structure of the tissue proteins present in the hypodermis. It seems that the genic factors responsible for the production and differentiation of tissue proteins may be distributed on the various regions of different chromosomes. This may be the main reason why the genes in question are distributed so widely dispersed on the chromosomes of the silkworm.