



Title	家蚕倍数体の利用に関する研究：1.保存品種「天」由来の卵色突然変異系統の遺伝分析
Author(s)	中田, 徹; 菊池, 邦夫
Citation	北海道大学農学部農場研究報告, 26, 37-44
Issue Date	1989-03-25
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/13394
Type	bulletin (article)
File Information	26_p37-44.pdf



[Instructions for use](#)

家蚕倍数体の利用に関する研究

1. 保存品種「天」由来の卵色突然変異系統の遺伝分析

中田 徹・菊池 邦夫

(北海道大学農学部)

(1988年10月27日受理)

緒 言

栽培植物においては、多くの倍数体の系統が作られ広く利用されているが、動物では、倍数体の利用は今後の課題として残されている。動物の倍数体はある特別な種類にのみ観察され、しかもそのほとんどは単為生殖で維持されるが、有性生殖の場合は一般に倍数体の誘起や継代が困難であり、この種の研究の進展を阻害している。

家蚕においても他の動物と同様に、倍数体を直接農業生産に利用することはまだ行われていないが、倍数体の誘起に関してはいくつかの研究がある。その多くは産下直後の卵に対して、種々の物理的または化学的な刺激を与えて、卵の正常な発生を阻害し、その過程で倍数体を誘起する方法である。その主なものは、高温²⁾、低温⁹⁾、遠心力⁴⁾、コルヒチン³⁾、温湯処理¹⁾および過冷却処理¹⁰⁾等である。従って刺激の性質や処理を行う卵齢の違いにより、誘起される倍数体の染色体構成や頻度が異なり、またモザイクや単為発生、異数体等の異常個体も同時に生ずることが多い。倍数体誘起の判定には、直接染色体を観察するほか、適当なマーカー遺伝子を用いることが考えられる。染色体観察は確実ではあるが被検個体を殺す必要があるのに反し、マーカー遺伝子を用いる方法は後代検定により判定できるという有利な点がある。そこでこの判定法を用いる場合には、ある種のマーカー遺伝子をもつ特性品種との交雑によってのみ可能となる。このマーカー遺伝子としては卵色に関するものが最適である。幼虫形質をマーカーとして用いる場合、後代の飼育を必要とするが、卵色を

マーカーとすれば、後代の飼育実験は不要であり、卵色分離を調べることによって直接倍数体の誘起を確認できるからである。しかしながら、実際に繭生産に用いられるいわゆる実用品種には、一般にこのような卵色突然変異はみられない。

一方、家蚕の実用品種の育成はヘテロシスを最大に利用する方向で進められており、ふつう独自に育成される各種の日本種と中国種との相互交雑のうち、特定組合せ能力の優れたものが、生産性の高い指定品種として普及している。これらの実用品種の倍数体を誘起するには、上述のようにマーカー遺伝子を欠くという不利があり、倍数体の判定が困難であった。

ところで、安村¹³⁾は農林省蚕糸試験場保存品種「天」より赤卵および白卵の表現型を示す系統を見いだした。この品種はかつて実用品種として用いられただけに、繭重等の実用形質も優れており、交雑親として適当であると考えられた。

そこで、中田ら^{7⁸⁾}はこれらの卵色突然変異を実用品種の倍数体誘起のテスターとして用い、玉沢および滝沢¹⁰⁾の方法で産下直後の実用品種の卵に過冷却処理を行ったところ、相当数の4倍体を得ることに成功した。以降、この品種を実用品種の倍数化試験のテスターに用いることにして、その卵色突然変異に関する遺伝分析を行ったので、その大要を報告する。

材料および方法

供試材料として、1978年農林省蚕糸試験場より分譲された保存品種 No. 574「天」に由来する赤卵系統 (Cr) および白卵系統 (Cw) を用いた。その

成虫複眼色はそれぞれ濃赤色およびややピンク系の白色を呈する。これらの系統は1978年以降現在まで、繭重等の実用形質の劣化を防ぐため、個体選抜を続けながら継代し、卵色表現型の固定を確認した。これらの系統と本研究室で維持している卵色マーカー遺伝子系統と交雑して、連鎖検定を行った。その過程でCr系統の形質発現は、第5連鎖群の赤卵遺伝子 re (5-31.7) によるものと確認した。また、Cw系統はこの re を持つが、同時に re の発現を抑制する白卵遺伝子 (we と仮称) を持ち、かつ we は re と連鎖することが判明した。すなわち we は re に対して上位性を示し、赤卵遺伝子の発現を被覆して白卵とするはたらきがある。

そこで、本実験では正常系 (No) および第2白卵系 (Tw 1) の2品種とCwとの交雑を行った。F₁卵はいずれの交雑でも黒卵となり、F₂卵は黒卵 (b)、赤卵 (r) および白卵 (w) の3種類に蛾区内で分離した。これらのF₂を、CN区 (Cw×No) では60蛾区、WT区 (Cw×Tw 1) では39蛾区の卵色調査を行った。この卵色分離の結果から組換え価を推定したが、その方法として、

- 1) 全体に対する r の割合 (p_1)
- 2) 全体に対する b の割合 (p_2)
- 3) b と r との割合 (p_3)

が考えられ、それぞれ次の式で計算することができる。カイコでは、F₁♂では組換えが起こりいわゆる部分連鎖を示すが、♀ではこれが全く起こらず完全連鎖となる。そこで、F₂の卵色分離から想定される組換え価を、各実験区毎に示すと Table 1 のとおりである。

Table 1. The estimation of recombination value by different way using data of egg color segregation ratio observed in the F₂ generation

	CN	WT
p_1	$4r/(b+r+w)$	$16r/ 3(b+r+w) $
p_2	$3-4b/(b+r+w)$	$3-16b/ 3(b+r+w) $
p_3	$3r/(b+r)$	$3r/(b+r)$

また、これらの組換え価 (p_1 - p_3) は、①各実験区のトータルデータから加重平均として、②各蛾区ごとに求めた組換え価を平均した蛾区平均の両者に

ついて算出し、それぞれについて三つの方法を比較した。

以上の連鎖の有無の検定、組換え価の算出等の基礎となる飼育実験は、北海道大学農学部付属農場養蚕室で、1979年から1984年にわたって行った。組換え価の計算は、北海道大学大型計算機センターのHITAC M-680Hを用い、著者の作成したFORTRAN77によるプログラムを使用して行った。

結果および考察

Table 2に、CN区F₂の卵色分離の結果とこれに基づく三つの方法による組換え価の推定値 (p_1 - p_3) を示した。供試60蛾区の産卵数は、最大778個から最少449個であり、その平均は646個となって、一般の交雑に比べてかなり多くなっている。その卵色は、上述のように黒卵、赤卵および白卵の3種に分離したが、着色卵と白卵との比率は、予想されたように、ほぼ3:1として示された。これらの総卵数から、三種の方法によって推定された組換え価の加重平均は、28.2~28.7%である。一方、個々の蛾区の組換え価を求めて、その平均値を蛾区平均とすれば、算出法により28.2~28.9%となる。これらの結果をTable 4に示した。

組換え価は、いずれの算出法によってもあまり変わらず、28%程度となっているが、個々のデータは算出法の違いによって相当の蛾区間変動がみられ、そのバラツキの程度は、平均値±標準誤差 (M±SE) の数値から明らかである。特に第2法、すなわち全体に対する黒卵の割合から組換え価を求めると、10.37~45.51%と変動の幅が大きくなっており、これにともない変動係数 (V. C.) の数値も当然29.3%と高率である。また、加重平均と蛾区平均を比較すると、いずれの方法でも大差なく、これは各蛾区の調査卵数があまり変わらず、データ数が比較的斉一であるために、結果的に両者の値が近似したものである。

次に、WT区のF₂の卵色分離や組換え価等のデータを、39蛾区についてTable 3に示した。この実験区の産卵数は、最大604個から最少370個

Table 2. Segregation ratio of egg color and recombination values estimated by different way (Cw×No, F₂, 60 batches)

No.	black	red	white	total	(b+r)/w	p ₁	p ₂	p ₃
CN- 1	460	37	166	663	2.99	0.223	0.225	0.223
2	513	41	177	731	3.13	0.224	0.193	0.222
3	447	55	173	675	2.90	0.326	0.351	0.329
4	440	38	139	617	3.44	0.246	0.148	0.239
5	436	47	145	628	3.33	0.299	0.223	0.292
6	442	45	139	626	3.50	0.288	0.176	0.277
7	432	45	176	653	2.71	0.276	0.354	0.283
8	472	45	150	667	3.45	0.270	0.169	0.261
9	431	54	167	652	2.90	0.331	0.356	0.334
10	457	49	162	668	3.12	0.293	0.264	0.291
11	390	60	155	605	2.90	0.397	0.422	0.400
12	475	34	147	656	3.46	0.207	0.104	0.200
13	504	54	178	736	3.13	0.294	0.261	0.290
14	450	54	173	677	2.91	0.319	0.341	0.321
15	489	40	164	693	3.23	0.231	0.178	0.227
16	438	47	153	638	3.17	0.295	0.254	0.290
17	442	55	167	664	2.98	0.331	0.337	0.332
18	449	38	176	663	2.77	0.229	0.291	0.234
19	419	58	187	664	2.55	0.349	0.476	0.365
20	425	52	170	647	2.81	0.322	0.373	0.327
21	450	34	168	652	2.88	0.209	0.239	0.211
22	451	44	194	689	2.55	0.255	0.382	0.267
23	458	36	173	667	2.86	0.216	0.253	0.219
24	468	57	161	686	3.26	0.332	0.271	0.326
25	447	48	159	654	3.11	0.294	0.266	0.291
26	447	48	160	655	3.09	0.293	0.270	0.291
27	448	47	147	642	3.37	0.293	0.209	0.285
28	311	30	108	449	3.16	0.267	0.229	0.264
29	489	45	165	699	3.24	0.258	0.202	0.253
30	419	49	166	634	2.82	0.309	0.357	0.314
31	426	54	155	635	3.10	0.340	0.317	0.338
32	415	48	161	624	2.88	0.308	0.340	0.311
33	407	54	143	604	3.22	0.358	0.305	0.351
34	415	40	147	602	3.10	0.266	0.243	0.264
35	380	44	156	580	2.72	0.303	0.379	0.311
36	424	56	162	642	2.96	0.349	0.358	0.350
37	467	50	178	695	2.90	0.288	0.312	0.290
38	487	47	170	704	3.14	0.267	0.233	0.264
39	442	38	144	624	3.33	0.244	0.167	0.238
40	439	48	158	645	3.08	0.298	0.278	0.296
41	422	60	148	630	3.26	0.381	0.321	0.373
42	394	50	132	576	3.36	0.347	0.264	0.338
43	406	40	161	607	2.77	0.264	0.325	0.269
44	378	50	144	572	2.97	0.350	0.357	0.351
45	402	55	154	611	2.97	0.360	0.368	0.361
46	430	46	147	623	3.24	0.295	0.239	0.290
47	496	41	161	698	3.34	0.235	0.158	0.229
48	462	55	177	694	2.92	0.317	0.337	0.319
49	449	61	153	663	3.33	0.368	0.291	0.359

Table 2. (Continued)

No.	black	red	white	total	(b+r)/w	p ₁	p ₂	p ₃
CN-50	529	41	201	771	2.84	0.213	0.256	0.216
51	472	36	157	665	3.24	0.217	0.161	0.213
52	500	57	221	778	2.52	0.293	0.429	0.307
53	417	31	158	606	2.84	0.205	0.248	0.208
54	431	37	169	637	2.77	0.232	0.294	0.237
55	381	30	131	542	3.14	0.221	0.188	0.219
56	415	31	136	582	3.28	0.213	0.148	0.209
57	430	38	182	650	2.57	0.234	0.354	0.244
58	363	51	117	531	3.54	0.384	0.266	0.370
59	470	46	190	706	2.72	0.261	0.337	0.267
60	390	55	168	613	2.65	0.359	0.455	0.371
	26,338	2,776	9,646	38,760	3.02	0.287	0.282	0.286

の範囲にあり、その平均は511個となって、CN区より少ないが、着色卵と白卵との比率はほぼ9:7であり、卵色分離の合計から得られた組換え価、すなわち加重平均は算出法により多少異なるが、26.7~27.6%の範囲にある。それぞれの算出法による蛾区平均の詳細は、Table 5に示した。

これらの結果は、CN区に比べて、組換え価が27%前後となってやや低いが、加重平均と蛾区平均との差はほとんど認められない。また、蛾区平均のデータから求めた組換え価の変動は、CN区の場合と同様に、第2法するとき最大となっている。

このような蛾区による組換え価の変動は、被検個体による卵色分離の変動と関係がある。この場合、実際に各蛾区の卵色分離が、理論比である着色卵:白卵が3:1、または9:7と一致していれば、いずれの方法で計算しても同じ結果を得るはずであるが、実際の分離比は相当のバラツキがあり、理論値からのずれの大きい蛾区ほど誤差が大きくなる。卵色分離は、それ自体受精の際の確率事象を反映するものであり、ある程度のバラツキは避けられないが、第3の方法では、着色卵の分離比のみで計算するため、白卵の数の影響を受けないことになる。ところで、第1と第3の組換え価を求める方法を比較してみると、各蛾区別の組換え価(p₁, p₃)は近似しており、両者の相関係数を算出すると、CN区でr=0.998、WTでr=0.983となって、1に近い数値を示しており、それぞれの算出法の間にはほとんど差が認められない。すな

わち、第1の方法は白卵を加えたデータを組換え価を算出しているにもかかわらず、卵色分離の比率のずれの影響をほとんど受けていないことを意味する。したがって、これは第3の方法と同様に妥当な解析法であるといつてよい。一方、第2の方法は、卵色分離のずれの影響を受け易く、トータルとしての組換え価の推定値はほとんど変わらないものの、この場合蛾区変動が大きく現われ、適切な推定法とはいえない。

以上のように、いくつかの方法で推定した新遺伝子 *we* と *re* との組換え価が、27~28%の範囲にあったことから、二重交叉を考慮して、実際の値はこれより大きくなるものと予想される。これに該当する遺伝子としては、淡赤眼白卵 *pe* (5-0.0) がある。宇田¹²⁾ は *pe* の遺伝子分析を行った結果、この卵のしょう液膜色素は淡橙黄色で、卵色は白色、また蛾の複眼は淡赤色を呈し、正常系との交雑後代は単純劣性遺伝を示すとした。そこで供試系統 *Cw* と本研究室で維持している *pe* をマーカーとしてもつ *rw2*, *pb* の2系統との交雑を行ったところ、後代 *F*₁, *F*₂ 卵はすべて白卵であり、その卵から成長した蛾の複眼は白またはごくうすいピンク色であり、さらに後代の蛾の複眼色は原種 *rw2* および *pb* よりさらに淡色で、個体により発現の程度は異なるが、その程度は連続的であり、表現型分離は不可能であった。したがって、供試系統 *Cw* は *pe re* の二重劣性型か、または *pe* と複対立する新遺伝子を持つかのいずれかと思われる。

る。前者の場合には、*pe*の発現をモデファイする遺伝子の存在、また後者の場合には、卵色発現に対しては同じであるが、色素化の程度が異なる遺伝子の存在を仮定すれば、以上の現象をよく説明することができる。

本系統 *Cw* のもつ赤卵遺伝子 *re* は、古く外山¹¹⁾

によって報告されている。滝沢ら⁹⁾は色素化発現の程度の異なる赤卵系統の交雑後代を検討した結果、赤卵の淡色化に関係する遺伝子の存在を推定した。その発現の程度は、交雑形式や飼育環境によって、また個体によってかなりの差がみられる。昆虫の卵色や複眼色等の色素化の過程は、Kik-

Table 3. Segregation ratio of egg color and recombination values estimated by different way (*Cw*×*Twl*, F_2 , 39 batches)

No.	black	red	white	total	(b+r)/w	p_1	p_2	p_3
WT- 1	252	24	268	544	1.03	0.235	0.529	0.261
2	240	23	204	467	1.29	0.263	0.259	0.262
3	254	33	235	522	1.22	0.337	0.405	0.345
4	270	24	236	530	1.25	0.242	0.283	0.245
5	296	29	240	565	1.35	0.274	0.206	0.268
6	255	25	206	456	1.21	0.292	0.368	0.300
7	252	26	233	511	1.19	0.271	0.370	0.281
8	227	25	217	469	1.16	0.284	0.419	0.298
9	257	24	234	515	1.20	0.249	0.339	0.256
10	266	37	224	527	1.35	0.374	0.308	0.366
11	274	21	236	531	1.25	0.211	0.248	0.214
12	279	28	239	546	1.28	0.274	0.275	0.274
13	246	27	220	493	1.24	0.292	0.339	0.297
14	258	23	208	489	1.35	0.251	0.186	0.246
15	253	27	227	507	1.23	0.284	0.339	0.289
16	273	31	226	530	1.35	0.312	0.253	0.306
17	283	27	237	547	1.31	0.263	0.241	0.261
18	291	31	235	557	1.37	0.297	0.214	0.289
19	266	37	219	522	1.38	0.378	0.282	0.366
20	230	34	219	483	1.21	0.375	0.460	0.386
21	206	18	196	420	1.14	0.229	0.384	0.241
22	272	22	212	506	1.39	0.232	0.133	0.225
23	278	26	227	531	1.34	0.261	0.208	0.257
24	265	27	219	511	1.33	0.282	0.234	0.277
25	197	15	158	370	1.34	0.216	0.160	0.212
26	265	28	209	502	1.40	0.298	0.185	0.287
27	257	22	213	492	1.31	0.239	0.214	0.237
28	252	39	199	490	1.46	0.425	0.257	0.402
29	302	26	276	604	1.19	0.230	0.333	0.238
30	275	25	224	524	1.34	0.255	0.201	0.250
31	302	30	238	570	1.39	0.281	0.179	0.271
32	262	18	203	483	1.38	0.199	0.107	0.193
33	280	32	209	521	1.49	0.328	0.134	0.308
34	274	33	209	516	1.47	0.341	0.168	0.323
35	270	19	220	509	1.31	0.199	0.171	0.197
36	278	22	231	531	1.30	0.221	0.208	0.220
37	260	24	218	502	1.30	0.255	0.238	0.254
38	257	21	211	489	1.32	0.229	0.197	0.227
39	261	27	245	533	1.18	0.270	0.388	0.281
	10,205	1,030	8,680	19,915	1.29	0.276	0.267	0.275

Table 4. Total recombination values estimated by different way (Cw×No, F₂, 60 batches)

Method	Estimated by each batch				Estimated by total data
	M±SE	V.C.%	Max	Min	Mean
p ₁	28.74±0.67	18.1	39.67	20.73	28.65
p ₂	28.16±1.06	29.3	45.51	10.37	28.19
p ₃	28.90±0.67	18.1	40.00	20.04	28.60

Table 5. Total recombination values estimated by different way (Cw×Twl, F₂, 39 batches)

Method	Estimated by each batch				Estimated by total data
	M±SE	V.C.%	Max	Min	Mean
p ₁	27.55±0.84	19.0	42.45	19.91	27.58
p ₂	26.71±1.56	36.5	52.94	10.03	26.71
p ₃	27.45±0.79	18.0	40.21	19.29	27.50

KAWA⁵⁾のトリプトファン代謝に関する生化学的研究として明らかにされているが、昆虫の生長過程に介在する諸要因により、実際の表現型は個体によって微妙な差を生ずることが多い。上述の複眼色の表現型に関する連続的な分離についても、同様な現象があると思われ、また、適当なマーカー系統の育成により組換え価の再検討を行う必要性と併せて、今後検討すべき重要な問題である。

なお、これらの供試品種 Cr および Cw をテスターとしてすでに倍数体の誘起に関する実験に着手しており、中田ら⁷⁾は実用品種を用いて4倍体の誘起に成功しており、さらに後代の3倍体の実用形質の検討に進んでいる。今後はこれらのテスターと優良品種との交雑によってマーカー遺伝子を維持しながらその実用形質の改良をはかり、実用品種の倍数体実験のためのより優れたテスターとして利用する予定であり、その実験的検討はすでに進行中である。

摘 要

実用形質の優れた保存品種中で発見された赤卵系統 (Cr) および白卵系統 (Cw) の遺伝分析を行った。その結果、Cr は *re* 遺伝子、Cw は *re* 遺伝子の他にこれと連関する白卵遺伝子 *we* (仮称) をもつことが明らかになった。*re* との組換え価からみて、*we* は淡赤眼白卵 *pe* 遺伝子、または *pe* の複対立遺伝子と思われるが、蛾の複眼色発現は *pe* よ

りさらに淡色化し、その程度は個体によって異なり、連続的変異として示される。これらをテスターとして、実用品種と交雑して倍数体の誘起を試みたところ、4倍体を得ることができ、さらに後代の3倍体の実用形質の分析が可能となった。今後、この卵色遺伝子をもつ系統をさらに改良して、倍数体の育成に利用したい。

謝 辞

本研究の端緒となった品種の分譲ならびに助言をいただいた、元農林水産省蚕糸試験場育種部蚕品種保存研究室長、安村作郎氏に厚くお礼申し上げます。また、家蚕の飼育実験や調査に当り、本学付属農場養蚕部の斉藤寛技官のご協力をいただいた。ここに記して感謝の意を表す。なお、本研究の一部は文部省科学研究費 (一般研究 C 556215 および総合研究 A 58360035) の助成によって行った。

引用文献

1. ASTAUROV, B. L. : Artificial parthenogenesis and experimental polyploidy in silkworm. *J. Seric. Sci. Jap.* **36** : 277-285, 1967
2. 橋本春雄：蚕のテトラプロイド雌の遺伝学的研究. 蚕試報 **8** : 359-381, 1933
3. 広部達道：蚕卵のコルヒチン処理による倍数蚕の出現. 遺雑 **15** : 69-74, 1939
4. 川口栄作：遠心力刺激によって得たるポリプロイド蚕. 科学 **5** : 336-337, 1935
5. KIKKAWA, H. : Biochemical genetics of *Bombyx mori* (silkworm). *Advance in Genetics.* **5** : 107-140, 1953
6. 室賀兵左衛門：産下直後の蚕卵の低温接触により生ずる異常蚕の研究, (1)低温接触時期並びに接触時間と異常蚕発現率との関係. 日蚕雑 **16** : 20-25, 1947
7. 中田 徹・玉沢 享・菊池邦夫・安村作郎：家蚕倍数体の育成に関する研究. 4. 保存品種「天」に由来する赤卵および白卵系統とその倍数化について. 東北蚕糸研究報告 **3** : 6, 1978
8. 中田 徹・菊池邦夫・玉沢 享：家蚕倍数体の育成に関する研究. 5. 保存品種「天」に由来する赤卵系統後代の3倍体について. 東北蚕糸研究報告 **4** : 10, 1979
9. 滝沢義郎・中田 徹・宮下昌則：家蚕卵色とふ化率との関係. 日蚕東北講要 **24** : 13-14, 1970
10. 玉沢 享・滝沢義郎：蚕卵の過冷却処理による倍数体の出現. 北大農邦文紀 **10** : 272-283, 1977
11. 外山亀太郎：蚕卵の特殊性遺伝. 蚕業新報 **18** : 4-12, 1910
12. 宇田 一：家蚕の眼の色に関する研究. 三重高等農林学校学術報告 **1** : 1-30, 1928
13. 安村作郎：私信 1977

Studies on the Utilization of Polyploid in the Silkworm, *Bombyx mori*

1. Genetic Analysis of Egg Color Mutant Derived from a Preserved Strain "Ten"

Tohru NAKADA

(Laboratory of Sericology, Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo, 060 Japan)

Kunio KIKUCHI

(Experiment Farms, Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo, 060 Japan)

(Received October 27, 1988)

Summary

The newly found egg color mutant of silkworm strains (Cr, Cw) was genetically analysed.

It became clear that the Cr strain has the *re* gene related to the pigmentation of egg and compound eye of moth. On the other hand, the Cw strain has not only the same *re* gene, but also another white color gene (*we* : tentative name) to control those characters. These genes are located both on the same 5th chromosome, and the recombination value between these genes calculated using experimental results is estimated as 28% approximately. Considering this value, it is estimated that the *we* gene may be an allelomorph of the *pe* gene. The action of the *re* gene is suppressed by that of this *we* gene, so the phenotype of the egg belonging to the Cw strain has always kept the white color. As a result of progeny test crossing of the *pe* gene strain, the degree of eye color pigmentation was continuously shown from light pink to white, in spite of maintaining white egg color.

The Cr strain and Cw as well were found in the preserved strain "Ten" which had maintained some excellent economic characters, and it is confirmed that they are effective as gene marker strains in the breeding of polyploid silkworm which originated in the commercial races.