

# カイコの交雑後代における繭重と 標識遺伝子との関係

北海道大学農学部蚕学教室 中 田 徹  
統計数理研究所 村 上 征 勝

(1988年4月 受付)

## 1. 緒 論

カイコ (*Bombyx mori*) は、いうまでもなく絹をとるために数千年前から飼育されている昆虫であるが、その祖先は近縁種である野生のクワコ (*B. mandarina*) と考えられている。種々の生物学的研究や歴史的考証から、その原産地は中国であり、長い年月をかけて世界各地に広がり、それぞれの地方に適応した独特の地域品種が形成されたものと推定されている。現在、主産地はアジア地方の温帯から熱帯に分布しているが、北アメリカ大陸を除く世界の50数カ国で農業生産の対象として飼育されている。本邦においても養蚕の歴史は古く、すでに弥生前期に始まり、奈良時代には東北地方を除く日本全国に普及したといわれる。その後、江戸時代には技術改良が進み、各地で重要な産業となった。

明治初期、開国とともに始まった生糸の輸出が本格化し、政府は外貨獲得のため蚕糸業の振興を計る政策の一つとして、国立の試験場を設立した。そこでカイコの本格的な品種育成に関する研究が始まったのは1910年頃である。その後の幾多の変遷を経て、現在までに多くの優良品種が育成され、また飼育技術の改良もともなって、絹生産は飛躍的に向上し、日本が世界の蚕糸業をリードするようになった。現在、カイコの実用品種の個体当りの絹生産量は本格的に育種が開始された70年前に比べて数倍に達しており、このような急激な品種改良の成果は他の農業生物にはみられない。

一方、生物学的にみると、この過程で多くの突然変異系統が見出され、これらを用いて実験遺伝学が進展した結果、カイコの実験材料昆虫としての地位は揺るぎないものとなってきている。すなわち、農業生物としてのカイコは研究の成果が直接、産業の発展に寄与するというメリットを活かして、応用昆虫学の先端に位置しており、さらに将来的にも、カイコは「絹を作る」生物としてだけでなく、「絹も作る」生物としてバイオテクノロジーの進展にともなって、医薬方面での利用など一層の多面的な用途も期待される現状にある。

ところで、絹生産の基礎となるものは、カイコの幼虫が作る繭であり、その重量を増加させることが品種改良の第一歩である。繭の重量成分は生体である蛹体重と幼虫の分泌物である繭層重という異質の部分からなり、産繭効率という観点からは、相対的に蛹体重が軽く、繭層重が重い繭の生産が望ましいことになる。繭を遺伝形質としてみると、このような重量に関係する形質、いわゆる量的形質の遺伝には多くの遺伝子が関与していると推定されるが、他の多くの農業生物と同様に、その詳細についてはまだ不明の点が多い。繭形質の遺伝的発現には、雑種強勢による遺伝子の効果の固定不能の部分と、選抜による遺伝子の相加的効果の固定可能な部分があり、この両者の効果を最大限に利用するように品種改良が進められている。

本研究の目的とする遺伝分析は、上述の選抜によって固定可能となる遺伝子作用の相加的効果の部分である。遺伝子の相加的効果は、当然選抜によって大きな影響を受けるから、カイコの飼育が行なわれてきた数千年という長い年月のうちに、自然に選抜が進み、現在の実用品種では絹の生産性や幼虫の強健性にかかわる優良遺伝子の蓄積が起っていると考えるのが妥当であろう。カイコは  $n=28$  の染色体をもつが、繭の重量発現に関係する遺伝子（以下量遺伝子とする）の存在を仮定し、これらがどの染色体に分布しているかを検討した。この量遺伝子は28組の染色体に均等に座位するとは考えられないので、これを明らかにするために以下の分析法を考案した。すなわち、カイコにおいては他の農業生物では例のないほど遺伝子分析が進んでおり、詳細な染色体地図が作られているので、その成果を利用して分析を試みる方法として、既知の一般形質遺伝子をマーカーとして品種間の交雑を行ない、その後代にみられる表現型分離と繭重の関係を調べることによって、マーカー遺伝子と連関する量遺伝子の存在を染色体単位で特定し、その作用の大きさを推定しようというのが基本的なアイデアである。さらにこの連続戻し交雑による継代を長期間にわたって観察した結果について述べることにする。

## 2. 材料及び方法

### 2.1 実験的検討

供試品種は、突然変異系統として北海道大学農学部蚕学教室で維持している UK, Tw1 の両品種であり、その表現型の主な特徴は、UK では「ひので・こぶ」( $U/U \cdot +^p/+^p \cdot K/K \cdot +^{w2}/+^{w2}$ )、Tw1 では「姫蚕・第2白卵」( $+^U/+^U \cdot p/p \cdot +^K/+^K \cdot w_2/w_2$ )である。それぞれ遺伝子の形質表現の特徴をあげると次の通りである。

「ひので」( $U$ )は橋本(1941)によって報告された幼虫斑紋に関する自然突然変異であり、第14染色体に座位する優性遺伝子により発現し、メラニン色素により幼虫の体全面が黒褐色を呈するが、その背面正中線および腹面は白という特徴がある。

「こぶ」( $K$ )は田中(1916)によって報告された幼虫背面に数対のこぶ状突起をもつ突然変異であり、第11染色体上の優性遺伝子によるものである。

「姫蚕」( $p$ )は幼虫の4, 5 齢期に眼状紋、半月紋、星状紋を欠く劣性の突然変異であり、これらの斑紋をもつ対立遺伝子「形蚕」( $+^p$ )とともに第2染色体にあり、カイコの幼虫斑紋として普遍的なものである。

「第2白卵」( $w_2$ )は劣性遺伝をする白卵で、鈴木(1939)によって他の数種の卵色遺伝子とともにその遺伝的解明が報告されている。この遺伝子は第10染色体にあり、卵色の発現を支配すると同時に成虫(蛾)複眼色の発現にも関係するので、繭重の調査時に蛹の眼色によって判定することが可能である。

両者の交雑第1代( $F_1$ )は、幼虫の体色がやや淡色化するが、品種 UK と同じ表現型であり、上記4組の対立遺伝子では UK がすべて優性となっている。次にこの  $F_1$  に劣性の Tw1 を交雑した戻し交雑第1代( $BC_1$ )では、以上の独立遺伝する4組の遺伝子の分離はそれぞれについて1:1であるから、 $2^4=16$ の表現型について同数ずつ分離するメンデル遺伝を示すことになる。そこで  $BC_1$  のカイコを飼育し、結繭後、繭重(蛹体重・繭層重)を個体別に秤り、各種の表現型分離と繭重の関係を調査した。なお、これらの形質発現は性の違いにより相当に異なるので、以上のデータは雌雄別にまとめた。

次に、 $BC_1$  で分離した表現型のうち、 $F_1$  と同じ表現型をもつ、いわゆる  $F_1$  タイプの個体に

Tw1 を戻し交雑して BC<sub>2</sub> とし、以下同様に BC<sub>3</sub>, BC<sub>4</sub>, ... と世代を進め、BC<sub>1</sub> と同様に各表現型について繭重を調査した。カイコの遺伝的特徴として、雌は完全連鎖であり染色体間の交叉、すなわち遺伝子の組換えが起らないが、雄では遺伝子間の組換えがみられる。そこでこの現象を利用して 2 種の正逆交雑の BC<sub>1</sub> を作り、両者を比較して組換えの影響を調べた。

この実験は北海道大学附属農場養蚕室で行なったが、ここでは 1 年 3 世代の飼育が可能であり、それぞれ春、夏、秋世代に相当する。供試系統の雌蛾は約 500 粒の卵を生むので、これを 1 蛾区としてその中でふ化率が良好な蛾区を選んで継代飼育実験を行っており、この一連の実験を 1972 年から現在まで続行中である。

このようにして得られたデータは、Yates (1937) の方法により要因分析を行ない、上記の 4 組の染色体について、ヘテロ (F<sub>1</sub> 型) とホモ (Tw1 型) との表現型の差や雌雄差の統計的検討を試みた。

## 2.2 遺伝的背景の変化に関するシミュレーション

前述のようにカイコの染色体は  $n=28$ 、すなわち 28 組の染色体をもつが、♀で完全連鎖、つまり組換えが起らないという特徴がある。今回の実験的検討に供したのはそのうちの 4 組のマーカー遺伝子をもつ染色体であるから、このモデルで F<sub>1</sub> タイプ ♀ × 原種 ♂ という連続戻し交雑で継代すると、次代以降残りの 24 組については同型接合体 (ホモ) ・異型接合体 (ヘテロ) が混合していることになる。従って、BC<sub>1</sub>, BC<sub>2</sub>, ... と戻し交雑が繰り返され世代が進行するとヘテロの部分が減少し、その比率は

$$(2.1) \quad \text{ヘテロ} : \text{ホモ} = (1/2)^k : (1 - (1/2)^k) \quad k=1, 2, \dots$$

となり、ここで  $k$  は BC の 世代である。当然、世代の経過とともにホモ化、すなわち遺伝子の置換が進み、最終的にはこれは劣性系統の Tw1 品種と同じ組成になる。そこで  $k$  代後にすべての染色体、すなわち個体レベルでホモ化が完了する割合 ( $h$ ) は、(2.1) 式より次のように示される。

$$(2.2) \quad h = (1 - (1/2)^k)^p$$

ここで  $p$  は染色体の組数であり、この場合  $p=24$  となる。本来 4 組の染色体のホモ・ヘテロの表現型の比較を行なうには、該当する染色体以外の遺伝的要因、すなわち遺伝的背景が均一であることが望ましい。この遺伝的背景が異なると、特に測定個体数が少ない場合、各表現型の繭重発現への影響が大きいことが考えられる。また分散分析の過程で、この遺伝的背景の違いによる部分は誤差分散成分に含ませてあるから、これをミニマムとするのが分析の効率を向上させることになる。実際に表現型分離として確認できない部分の遺伝子のホモ化の確率を知ることにはできないが、このような遺伝子分離の問題は確率事象として扱うことができ、シミュレーションによって推定を行なうのに適しているので、以下の条件設定を行なって検討した。

- a) 28 組の染色体のうち 4 組をマーカー遺伝子の実験的検討に用いるので、残りの 24 組の染色体について遺伝的背景の変化、すなわち遺伝子の固定確率を調べる。
- b) 交雑後代におけるホモ・ヘテロの生ずる確率は、疑似一様乱数列の生成を利用する。
- c) 一般にヘテロはホモより適応度 ( $f$ ) が高く、生存力や生殖力が旺盛であるから、これを考慮に入れて検討する。

区間 (0, 1) 内の疑似一様乱数の生成には混合型合同法を用いた。この方法で得られた数列

$\{r_i\}$ の個々の値を用い、ヘテロの適応度を  $f=1.0$  とし、ホモの適応度がヘテロと同じとき  $f=1.0$  を与え、 $r_i$ の区間  $(0, 1)$  で、 $1.0/(1.0+1.0)=0.5$  を境界として、ホモとヘテロを分けた。同様にしてホモの適応度の低い例として、 $f=0.8$  および  $f=0.6$  を与え、 $r_i$ の境界をそれぞれ  $1.0/(1.0+0.8)=0.555\dots$  および  $1.0/(1.0+0.6)=0.625$  として、生成した乱数について境界値より小さい値をヘテロ、大きい値をホモとして、遺伝子型の割当を行なった。このようにして24組の染色体について次代のホモ・ヘテロを決め、遺伝子の固定したホモを除き、ヘテロについてはすべてホモに固定するまで同様の操作を繰り返し、ホモ化が完了するまでの世代数とその過程を記録した。以上のシミュレーションの試行数は、それぞれの場合について、1,000回とした。すなわち、各実験区1,000個体について遺伝子の置換の推移を調査したことになる。

これらの秤量データの計算、分散分析等の統計処理およびシミュレーションの実行には、主として北海道大学大型計算機センターのコンピュータ HITAC M-680H を使用した。

### 3. 結 果

#### 3.1 実験的検討

戻し交雑第1代 ( $BC_1$ ) の飼育実験は1973年春蚕期に行ない、卵のふ化率が良好な2蛾区を混合飼育した。死卵および不受精卵を除いた正常卵数は、2区合計で876 (425+451)、第2白卵遺伝子の分離による黒卵と白卵の分離比は、それぞれ220:205 および230:221であり、ほぼ1:1の分離といってよい。第1日のふ化数は692頭でこれは全体の79.0%に当り、これらを同一条件で飼育した。幼虫の5齢期2日目に個体数の調査を行ない、成長不良個体を除いて総数510頭、その表現型分離は第1表に示すように、いずれも予想されたように1:1の分離といって差し支えない。結繭後、個体別、形質別に秤量を行なったが、死亡個体や同功繭(共同製作)を除いた調査可能数は471頭(♀243, ♂228)であり、これは幼虫調査時の92.4%となっている。この時点で、蛹の眼色で第2白卵遺伝子の分離を調べると、 $+$ :  $w_2=272:119$  ( $\chi^2=11.314$ ) となって黒眼が白眼より多くなっており、表1に示すように、他の表現型分離に比べて期待分離比からのずれが大きくなっている。しかし、ふ化以前の卵色調査の結果ではほぼ1:1であり、また他の遺伝子による表現型分離の結果がすべて1:1であるところから、これはふ化または飼育中に生じた生存力の差によるものと推定される。そのため、各表現型での雌雄別の秤量個体

表1. 各種標識遺伝子の表現型分離 (1973年春,  $BC_1$ )

表現型	(幼虫調査, 5齢2日目)			(繭調査, 秤量時)		
	$K$	$+^K$	合計	$K$	$+^K$	合計
$U \cdot +^p$	76	59	135	72	57	129
$U \cdot p$	67	57	124	63	50	113
$+^U \cdot +^p$	58	53	111	54	51	105
$+^U \cdot p$	70	70	140	66	58	124
合計	271	239	510	255	216	471
標識遺伝子 分離の合計	分離比		$\chi^2$	分離比		$\chi^2$
$U : +^U$	259:251		0.125	242:229		0.359
$+^p : p$	246:264		0.635	234:237		0.019
$K : +^K$	271:239		2.008	255:216		3.229

表2. 各表現型の繭重 (1973年春蚕期, 戻し交雑第1代)

表現型	♀			♂		
	n	PW (cg) M±SE	CW (cg) M±SE	n	PW (cg) M±SE	CW (cg) M±SE
U + K +	15	124.9±4.86	18.7±0.71	23	92.4±2.33	18.1±0.55
U + K w <sub>2</sub>	16	130.8±3.87	19.8±0.67	18	96.6±3.08	19.0±0.55
U + + +	19	119.6±3.71	18.5±0.58	17	90.5±2.97	17.4±0.54
U + + w <sub>2</sub>	12	127.7±3.73	19.8±0.43	9	94.0±3.58	18.2±0.57
U p K +	13	124.5±4.38	19.5±0.62	22	91.6±2.62	17.1±0.55
U p K w <sub>2</sub>	15	131.5±4.38	19.9±0.71	13	95.2±3.43	18.6±0.74
U p + +	17	121.3±3.31	19.4±0.59	17	93.1±3.92	17.7±0.73
U p + w <sub>2</sub>	8	121.1±4.66	18.9±0.44	8	95.3±3.26	19.3±0.75
+ + K +	18	126.4±2.60	19.7±0.49	14	95.3±3.33	18.9±0.63
+ + K w <sub>2</sub>	12	136.6±4.03	21.3±0.47	10	101.4±4.75	18.6±0.62
+ + + +	17	120.6±3.70	18.7±0.52	14	91.0±3.11	17.8±0.54
+ + + w <sub>2</sub>	9	123.2±4.71	19.6±0.73	11	94.7±4.85	19.1±0.84
+ p K +	24	136.3±3.19	20.8±0.56	11	97.4±4.89	18.2±0.63
+ p K w <sub>2</sub>	18	129.9±3.86	19.7±0.72	13	95.9±3.71	19.1±0.60
+ p + +	16	120.6±4.44	19.3±0.69	15	94.1±3.60	18.4±0.62
+ p + w <sub>2</sub>	14	123.9±4.05	19.3±0.49	13	91.9±3.72	18.2±0.62
合計	243	126.5±1.02	19.6±0.16	228	94.0±0.86	18.3±0.16
原種						
UK	13	99.8±1.81	11.4±0.40	11	72.1±4.28	9.7±1.18
Tw1	30	107.2±1.09	15.5±0.18	30	83.5±0.88	14.4±0.19

註1) PW: 蛹体重 CW: 繭層重  
 註2) n: 個体数 M±SE: 平均値±標準誤差

数は24から8とバラツキが大きくなっている。

表2に示すように、蛹体重や繭層重の平均値も各表現型や雌雄によってかなりの相違がみられる。なお、ここで両原種UKおよびTw1の値と比較すると両親平均値からみて、蛹体重で20%程度、繭層重で50%近い増加を示し、BC<sub>1</sub>世代ではなおF<sub>1</sub>と同程度の雑種効果がみられる。この超優性現象はBC世代の推移とともに減少し、次第にTw1原種のレベルに接近した。

次にBC<sub>1</sub>の各表現型の量的形質発現の違いについて、要因分析を行なった結果を表3として示した。蛹体重の分析結果をみると主効A(w<sub>2</sub>), B(K)について1%レベルで差がみられるが、C(p), D(U)については有意差はみられない。また、交互作用ではAC, BDに5%レベルで差がみられる。一方、繭層重についてもほぼ同様の傾向を示し、AおよびBで1%レベルで差がみられるが、交互作用では有意差をみるに至っていない。両形質とも、反復として設定した雌雄の差は有意であり、総平方和の中で成分を分割してみると、この雌雄差による部分が大半を占めている。

このようにして継代実験を進め、飼育実験データの詳細についてはBC<sub>2</sub>以降の表示を省略するが、BC<sub>1</sub>からBC<sub>10</sub>までの分散分析結果を表4に示した。4種の遺伝子分離w<sub>2</sub>, K, p, Uに基づく表現型の差をそれぞれ主効A, B, C, Dとすると、マーカーとする遺伝子によって結果が相当に異なる。

主効A, すなわちw<sub>2</sub>遺伝子については第1世代では蛹体重、繭層重ともにw<sub>2</sub>>+という方

表3. 戻し交雑第1代 (BC<sub>1</sub>) の分散分析表 (1973年, 春蚕期)

要 因	自由度	蛹 体 重		繭 層 重	
		平均平方	分散比	平均平方	分散比
ブロック (性)	1	8,080.38	1,219.84**	11.52	33.36**
A (+ w <sub>2</sub> )	1	78.44	11.84**	3.25	9.41**
B (K)	1	221.03	33.37**	1.71	4.96*
C (+ p)	1	0.14	0.02	0.00	0.00
D (U)	1	26.46	3.99	1.44	4.18
A B	1	2.05	0.31	0.00	0.00
A C	1	46.32	6.99*	0.78	2.26
A D	1	10.70	1.61	0.50	1.45
B C	1	0.14	0.02	0.21	0.61
B D	1	36.77	5.55*	0.60	1.75
C D	1	0.43	0.06	0.08	0.23
A B C	1	2.48	0.37	0.10	0.29
A B D	1	1.16	0.18	0.08	0.23
A C D	1	12.88	1.94	0.24	0.71
B C D	1	0.00	0.00	0.05	0.13
A B C D	1	26.46	3.99	0.00	0.00
誤 差	15	6.62		0.35	
合 計	31				

註1) 蛹体重: 総平方和 8,645.19 誤差平方和 99.36  
繭層重: 総平方和 25.76 誤差平方和 5.18

註2) 要因A: w<sub>2</sub>>+, 要因B: K>+, ブロック(性): ♀>♂

向に1%レベルで差がみられたが,第4世代では,体重は逆に+>w<sub>2</sub>という方向に差がみられ,繭層重では有意差がみられない.第7世代では両形質とも差がみられず,再び第10世代の繭層重で+>w<sub>2</sub>となっている.なお,世代によっては蛹の眼色調査を省略したり,または継代に必要な表現型のみを飼育し,他を淘汰してデータが得られなかったケースもある.

主効B,すなわちK遺伝子について興味ある結果が得られた.この場合,両形質ともに全世代を通してK>+という傾向があり,多くの世代で有意差を生じている.K遺伝子の量的発現の効果は形質別にみると,蛹体重でこの傾向が著しい.

これに反して主効CおよびDでは殆ど表現型間に差がみられず,わずかにp遺伝子では第10世代の繭層重で+>p,U遺伝子では第4世代の蛹体重でU>+となる場合がみられたに過ぎない.また,交互作用については散発的に有意差を生ずる組合せがみられるが,一般的な傾向を認めることができなかつたため,表示を省略した.

以上の実験は,BC♀×Tw1♂という交雑タイプ(完全連関型)で戻し交雑を続行継代したが,第11世代からはこれに加えてTw1♀×BC♂という逆雑種(部分連関型)の検討を併せて行ない,その結果を表5,6に示した.完全連関型の場合は遺伝子の組換が起らないので,マーカー遺伝子に代表される染色体レベルでの量遺伝子の効果が示されるのに対して,部分連関型の場合はマーカー遺伝子と量遺伝子との組換を生ずる可能性があり,このため両者の分散分析の比較の結果が異なるケースがあると予想される.以下第11代以降のデータについて分析結果の概要をまとめる.

表 4. BC<sub>1</sub>~BC<sub>10</sub> 世代の分散分析結果 (完全連関タイプ)

世 代	形 質	A ( $w_2$ )	B ( $K$ )	C ( $p$ )	D ( $U$ )	備 考
1. (1973 年春)	PW	**	**	ns	ns	$w_2 > +$ , $K > +$
	CW	**	*	ns	ns	$w_2 > +$ , $K > +$
2. (1974 年春)	PW	—	**	ns	ns	$K > +$
	CW	—	*	ns	ns	$K > +$
3. (1974 年夏)	PW	—	**	ns	ns	$K > +$
	CW	—	*	ns	ns	$K > +$
4. (1974 年秋)	PW	**	**	ns	**	$+ > w_2$ , $K > +$ , $U > +$
	CW	ns	ns	ns	ns	
5. (1975 年春)	PW	—	**	ns	ns	$K > +$
	CW	—	*	ns	ns	$K > +$
6. (1975 年夏)	PW	—	ns	ns	ns	
	CW	—	ns	ns	ns	
7. (1975 年秋)	PW	ns	**	ns	ns	$K > +$
	CW	ns	**	ns	ns	$K > +$
8. (1976 年春)	PW	—	*	ns	ns	$K > +$
	CW	—	ns	ns	ns	
9. (1977 年春)	PW	—	—	—	—	継代のみ
	CW	—	—	—	—	
10. (1977 年夏)	PW	ns	**	ns	ns	$K > +$
	CW	*	ns	*	ns	$+ > w_2$ , $+ > p$

註 1) PW: 蛹体重 CW: 繭層重

註 2) \*\*: 1% 有意水準, \* : 5% 有意水準, ns: 差なし

要因 A, すなわち  $w_2$  遺伝子では, 5% レベルで差がみられた回数は, 完全連関型で 11 回の調査のうち,  $+ > w_2$  となったのは蛹体重で 2 回, 繭層重で 4 回に対し, 逆の  $w_2 > +$  は蛹体重で 1 回のみみられた。一方, 部分連関型では 11 回の調査のうち,  $+ > w_2$  となったのは蛹体重で 1 回, 繭層重で 2 回みられたが, 逆のケースはみられなかった。

要因 B, すなわち  $K$  遺伝子の効果は BC<sub>11</sub> 以降も大きく, 完全連関型で 18 回の調査のうち,  $K > +$  は蛹体重で 17 回と殆どの場合を占め, 繭層重でも 8 回みられたが, 逆の  $+ > K$  はみられなかった。これは部分連関型でもほぼ同様であり, 17 回の調査のうち,  $K > +$  は蛹体重で 15 回, 繭層重で 8 回みられたが, 逆のケースはまったくみられなかった。

要因 C については, 完全連関型では 18 回の調査の結果, 蛹体重で 3 回, 繭層重で 4 回, いずれも  $p > +$  の方向に差がみられ, 部分連関型のとき 17 回の調査のうち, 同じ  $p > +$  の方向に蛹体重で 2 回, 繭層重で 1 回の差がみられたが, 逆方向の差はいずれの場合もみられなかった。

要因 D については一定の傾向はみられず, 完全連関型では  $+ > U$  というケースが 18 回の調査のうち, 蛹体重で 1 回, 繭層重で 5 回みられたが, 逆の  $U > +$  は蛹体重で 2 回, 繭層重で 1 回となっている。また部分連関型では 17 回の調査のうち,  $+ > U$  が繭層重で 3 回に対し,  $U > +$  が蛹体重で 2 回という相反した結果となった。

### 3.2 遺伝的背景に関するシミュレーション

疑似一様乱数の生成を利用して, 連続戻し交雑によって継代した場合の各世代の染色体構成

表5. BC<sub>11</sub> 世代以後の分散分析結果 (抜粋, 完全連関タイプ)

世 代	形 質	A ( $w_2$ )	B ( $K$ )	C ( $p$ )	D ( $U$ )	備 考
11. (1977 年秋)	PW	—	**	*	ns	$K > +$ , $p > +$
	CW	—	**	**	ns	$K > +$ , $p > +$
14. (1979 年春)	PW	*	**	ns	ns	$w_2 > +$ , $K > +$
	CW	ns	ns	ns	ns	
18. (1980 年夏)	PW	—	**	**	ns	$K > +$ , $p > +$
	CW	—	**	*	ns	$K > +$ , $p > +$
21. (1981 年秋)	PW	ns	**	**	**	$K > +$ , $p > +$ , $U > +$
	CW	ns	ns	ns	**	$U > +$
24. (1982 年秋)	PW	ns	**	ns	ns	$K > +$
	CW	ns	ns	ns	*	$+ > U$
26. (1983 年夏)	PW	ns	ns	ns	ns	
	CW	**	ns	ns	ns	$+ > w_2$
29. (1984 年夏)	PW	—	**	ns	ns	$K > +$
	CW	—	ns	ns	**	$+ > U$
31. (1985 年春)	PW	—	**	ns	ns	$K > +$
	CW	—	**	ns	ns	$K > +$
34. (1986 年夏)	PW	ns	*	ns	ns	$K > +$
	CW	ns	**	ns	ns	$K > +$

註1) PW: 蛹体重 CW: 繭層重

註2) \*\*: 1% 有意水準, \* : 5% 有意水準, ns: 差なし

の推移を確率論的に調査した結果は次の通りである。

まず, BC<sub>1</sub> 世代では個体レベルの染色体構成を調べるために, 24 組の染色体のホモ・ヘテロの割合を推定した. ホモの適応度 ( $f$ ) がヘテロと同じとき, ともに  $f=1.0$  であり, それぞれの出現確率は  $1/2$  であるから, これは 2 項分布に従いヘテロの出現は平均  $nP$ , 分散  $nPQ$  となる. ここで前述の条件設定では  $n=24$ ,  $P=1/2$ ,  $Q=1-P=1/2$  であるから, 戻し交雑第 1 代では当然ヘテロの組数は平均 12 をピークとする左右対称の分布となると予想される. 実際に, 1,000 個体についてシミュレーションを行なった結果を表 7 に示した. 表 7 の第 1 行は BC<sub>1</sub> 世代の結果であり, この場合ヘテロの染色体の組数は最小 5 から最大 20 の範囲に分布し, モードはやや右にずれて 13 となったが, 実測値と理論値との差は  $\chi^2$  検定を行なうと  $\chi^2=15.263$ , (DF=12,  $0.3 > p > 0.2$ ) となって有意でない. 以下同様にホモの適応度が劣る場合,  $f=0.8$  および  $f=0.6$  について比較検討した. 当然, ホモの適応度が劣る程ホモ化は遅くなるから,  $f=0.8$  のとき表 8 第 1 行に示すようにヘテロの組数は 7 から 20 組, 平均は 13.4 となり, 理論値との適合性は  $\chi^2=7.357$ , (DF=12,  $0.8 > p > 0.7$ ) また  $f=0.6$  のとき, 表 9 第 1 行に示すように 6 から 22 組, 平均 14.9,  $\chi^2=5.867$ , (DF=11,  $0.9 > p > 0.8$ ) となる. このように戻し交雑第 1 代ではホモの適応度が低下するに従って, したいに雑種性が高くなっているのが分かる.

次に, 世代の進行にともなうヘテロの減少の割合を調べてみると,  $f=1.0$  のとき理論値は毎世代  $1/2$  ずつ減少するから, BC<sub>1</sub> では F<sub>1</sub> の 24 から 12 に半減する. 従って, 1,000 個体のトータルは  $24 \times 1/2 \times 1000 = 12000$  となり, この値は実測値 11,958 に近似する. この世代の経過とヘテロの実測値との関係は, 表 7 の右列に示した. 理論値とのずれについては,  $\chi^2=10.930$ , (DF=10,  $0.4 > p > 0.3$ ) となり, 有意差は認められない. 以下同様に  $f=0.8$  と  $f=0.6$  の場合に



表 6. BC<sub>11</sub> 世代以後の分散分析結果 (抜粋, 部分連関タイプ)

世 代	形 質	A ( $w_2$ )	B ( $K$ )	C ( $p$ )	D ( $U$ )	備 考
11. (1977 年秋)	PW	—	**	ns	ns	$K > +$
	CW	—	*	ns	*	$K > +, + > U$
14. (1979 年春)	PW	ns	**	*	*	$K > +, p > +, U > +$
	CW	ns	**	ns	ns	$K > +$
18. (1980 年夏)	PW	—	**	ns	ns	$K > +$
	CW	—	*	ns	ns	$K > +$
22. (1981 年秋)	PW	ns	**	ns	ns	$K > +$
	CW	ns	ns	ns	ns	
25. (1982 年秋)	PW	ns	*	ns	ns	$K > +$
	CW	ns	ns	ns	ns	
27. (1983 年夏)	PW	ns	**	ns	*	$K > +, U > +$
	CW	ns	ns	ns	ns	
29. (1984 年春)	PW	—	**	ns	ns	$K > +$
	CW	—	**	ns	ns	$K > +$
31. (1984 年秋)	PW	**	ns	ns	ns	$+ > w_2$
	CW	*	ns	ns	ns	$+ > w_2$
33. (1985 年夏)	PW	ns	**	*	ns	$K > +, p > +$
	CW	*	ns	*	ns	$+ > w_2, p > +$
36. (1986 年秋)	PW	ns	**	ns	ns	$K > +$
	CW	ns	**	ns	ns	$K > +$

註 1) PW: 蛹体重 CW: 繭層重

註 2) \*\*: 1% 有意水準, \* : 5% 有意水準, ns: 差なし

ついてシミュレーションを行なうと、ヘテロの減少の割合は毎世代それぞれ、 $4/9, 3/8$  であるから遺伝子の置換には多くの世代を要することになるが、理論値からのずれはそれぞれ、 $\chi^2 = 9.955$ , (DF=12,  $0.7 > p > 0.5$ ) および  $\chi^2 = 12.760$ , (DF=16,  $0.7 > p > 0.5$ ) となり、有意差は認められない。

遺伝的背景を等しくするためには、24 組の染色体すべての置換が完了し、ヘテロの頻度がゼロとなって個体レベルで完全ホモとなることを意味するから、その推移は表 7~9 の左列で知ることができる。表 7 の  $f=1.0$  のとき、置換完了個体は早くも BC<sub>2</sub> で 1 個体出現し、BC<sub>5</sub> で半数近くとなり、BC<sub>8</sub> で 90% を越え、BC<sub>15</sub> で完了する。同様に  $f=0.8, f=0.6$  の場合も、表 8, 9 から置換個体の割合を知ることができ、それぞれ BC<sub>10</sub>, BC<sub>12</sub> で 90% を越え、BC<sub>17</sub>, BC<sub>21</sub> で置換が完了する。

#### 4. 考 察

一般に連続変異を示す量的形質の発現には、遺伝的要因と環境要因の和を仮定して分析されている。Mather and Jinks (1971) によれば、この二つの要因が互いに独立であるとすれば、集団の変異の尺度である表現型分散は、遺伝分散と環境分散に分割でき、さらに遺伝分散の成分は、形質発現に関係する遺伝子の相加的効果、対立遺伝子の作用として現れる優性効果および非対立遺伝子間の交互作用としてのエピスタシス効果のトータルとして示される。



表 8. 戻し交雑世代の推移と遺伝子の置換に関するシミュレーション (2) ホモの適応度=0.8

戻し交雑 の世代 (BC)	24 組 の 染 色 体 中 の ヘ テ ロ の 頻 度																					$\Sigma fx$	
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20		21
1								9	17	30	64	84	139	173	158	142	89	52	30	9	3	1	13,392
2	1	1	12	15	58	113	123	181	159	136	98	56	34	11	1	1							7,544
3	14	48	123	205	215	172	120	63	34	5	1												4,117
4	100	225	257	241	109	55	10	2		1													2,256
5	266	377	233	88	29	5	2																1,260
6	492	351	131	24	2																		693
7	687	269	41	3																			360
8	813	171	16																				203
9	898	97	5																				107
10	942	57	1																				57
11	961	39																					39
12	979	21																					21
13	990	10																					10
14	992	8																					8
15	997	3																					3
16	998	2																					2
17	1,000																						

カイマの交雑後代における軽重と標識遺伝子との関係

表 9. 戻し交雑世代の推移と遺伝子の置換に関するシミュレーション (3) ホモの適応度=0.6

戻し交雑 の世代 (BC)	24 組 の 染 色 体 中 の ヘ テ ロ の 頻 度																						$\Sigma fx$	
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21		22
1							1	1	3	9	19	47	79	104	144	176	166	122	69	36	19	4	1	14,923
2			3	6	15	30	57	116	137	157	174	119	90	52	26	12	6							9,342
3		12	37	91	122	183	181	157	107	68	31	7	4											5,850
4	15	84	185	202	200	182	70	39	17	6														3,653
5	79	223	290	218	117	44	26	3																2,322
6	205	355	262	121	46	11																		1,481
7	398	372	173	48	7	2																		900
8	551	349	84	15	1																			566
9	682	270	44	4																				370
10	791	185	23	1																				234
11	864	125	10	1																				148
12	913	80	7																					94
13	941	57	2																					61
14	961	37	2																					41
15	974	25	1																					27
16	988	12																						12
17	993	7																						7
18	996	4																						4
19	997	3																						3
20	998	2																						2
21	1,000																							

カイコではこのうち優性効果、すなわち雑種強勢が強く現れることが古くから知られており、榎島・原田（1978）は量的形質に現れる雑種強勢の雌雄差について報告している。実際に品種改良にはこの現象を利用して各種の原種が育成され、その中で組合せ能力の高い品種間交雑が実用化されている。一方、同時にこれらの原種の育成の過程で系統または個体選抜が続けられ、量的形質の改良が進んでいる。本実験では、この中で選抜に際して重要な意味をもつ相加的遺伝効果に注目して、その発現について染色体レベルでの分析を行なった。表現型分散の中での相加的遺伝分散の割合を遺伝率といい、その数値は選抜の指標として重要な意味をもつので、この遺伝率の推定にはいくつかの統計遺伝学的手法が考案され、それぞれの農業生物で目的形質の分析に適合した分析法が採用されている。

カイコの遺伝率の推定についていくつかの報告がある。土屋・倉島（1957）は実用品種の繭層重の遺伝率の推定を行ない、一般に雌蛾の影響が大きい、その値は供試系統や交雑の組合せによってかなり異なるという結果を得ている。斉尾 他（1967）は各種の条件下で量的形質の遺伝率を算出するため、大規模な実験を行ない、また、大塚・中島（1968）は親子回帰による方法で、繭の諸形質に関する分析を行なっている。これらの分析の結果、実用品種の繭重・繭層重の遺伝率は0.3以下のケースが多く、ときにはマイナスの数値を示す場合もみられる。その数値は飼育条件によってもかなりの変動がみられ、飼育時期では春世代の選抜が有効であり、飼育環境の設定では無停食飼育、雌雄の差については雌親の効果が大きいことなどが明らかにされた。いずれにせよ、このように高度に選抜が進んでいる実用品種では、遺伝率の値はあまり高くなく、今後多くの選抜効果が期待できないと思われる。一方、Nakada（1975）は量的形質について選抜が行なわれていない特性品種を用いて、半きょうだい間の分散を比較する方法（Robertson（1959））で、蛹体重・繭層重の遺伝率を比較したところ、0.30~0.67という値を得ており、ここでも雌親の効果が雄親の場合より大きく現れている。この結果は、特性品種では相当の相加的遺伝分散が含まれており、量的形質についてかなりの選抜効果が期待できるが、やはりこの場合でも雌親の影響が大きいことを意味する。

以上に述べたようにトータルとしての遺伝子の相加作用に関するものでなく、量的形質の発現について個々の遺伝子作用を解析する試みとして、鈴木・一丸（1960）の報告している遺伝モデルがある。特性品種相互の交雑実験結果から得られた繭層重量の遺伝に関して、伴性因子  $Q-q$  と常染色体にある3対の等価の遺伝子  $ABC-abc$  を仮定し、これらに実際に数値を代入して、 $P, F_1, F_2, BC_1$  等の各世代の量的発現と適合すると説明している。このようなモデルの設定は考え方としては妥当であるが、実際の遺伝子の相加作用はより複雑であり、関係する遺伝子の数や座位の決定、個々の作用の大きさの推定などについては解析の難しさが予想され、今後の重要な研究課題として残されている。

個々の遺伝子作用については、幼虫の体色・体形・斑紋等がかつて品種育成の指標として注目され、これらの表現型と繭重との関係が、田中（1926）をはじめ古くから報告されているが、その多くは断片的な結果の報告に留まっている。ここでは、本実験に用いたマーカー遺伝子との関係で、いくつかの研究の結果を紹介すると、第2染色体では、室賀（1950）は幼虫斑紋に関する黒縞遺伝子（ $p^s$ ）と姫蚕（ $p$ ）との交雑後代で、両表現型間の繭重に差がみられ、 $p > p^s$  という結果を報告している。これに関して、Singh and Hirobe（1964）の姫蚕（ $p$ ）と形蚕（ $+p$ ）の繭重の差についての報告がある。第11染色体のこぶ（ $K$ ）遺伝子の繭重への影響については、広部（1951）、吉武・渡部（1961）および田中 他（1973）等の報告があり、これらを総括すると  $K$  遺伝子はカイコの網糸腺の肥大生長に関係し、その結果繭層重を増加させる働きがみられる。また第10染色体に関して、武井・長島（1965）は卵色突然変異がふ化率や繭重に関係する可能性があることを報告している。本実験でみられた  $BC_1$  の表現型調査のうち、第2白卵

個体が期待分離比に満たなかったのは、ふ化が劣ったことによるものと解釈される。一方、性染色体については、永友(1960)、Nakada(1970, 1972)等による伴性遺伝の報告があり、これは正逆交雑  $F_1$  の一方で繭層重の雌雄差が逆転するという現象で特徴づけられる。Nakada(1975)はこれらを体系的にまとめて、いくつかのマーカー遺伝子の効果を同時に検定できる実験計画法について述べ、多くの品種間交雑を行なって、トータルとして示される量的発現を染色体レベルの相加的効果に分割する試みを行なっている。

以上の表現型分離と繭重に関する分析は、いずれも  $F_2$ ,  $BC_1$  等の交雑後代の割合早い世代についての結果であり、本実験では、第一に連続戻し交雑世代の推移と分散分析結果との関係、第二に量遺伝子作用がマーカー遺伝子と直接結びついているかどうか、さらに第三にこれらの分析の結果は飼育時期によってどの程度の影響を受けるか等について検討を加えた。

まず第一の問題については、シミュレーションの結果、遺伝子の置換はかなり早く進み、例えばホモの適応度が劣ると仮定した  $f=0.6$  の場合でも、 $BC_7$  でヘテロの頻度は 0.9 まで下がり、遺伝的背景に関係する 24 組の染色体のうちヘテロの染色体は 1 組以下となる。さらに  $BC_{11}$  では 0.15 程度になるから、供試個体の遺伝的背景は殆ど同一になったとみてよい。この遺伝的背景の相違が分散分析の結果に大きく影響すると仮定すれば、交雑後代の早い世代で結果が不安定となり、一定の傾向がみられないケースが想定される。実際に  $BC_1$  で  $w_2 > +$  となったのは、以下の世代の分析の結果からみると例外的であり、マーカー遺伝子の効果について 1 回の試行のみで判定するのは早計であるといえる。また当初では表現型間の繭重の差がみられない場合でも、連続戻し交雑によりある程度の世代が経過すれば、はじめて差が現れることがある。本実験で、 $p$  遺伝子に関する繭層重の分析の結果をみると、 $BC_{10}$  までは殆ど有意差がみられないが、 $BC_{11}$  以降  $p > +$  という方向に差がみられる世代が、完全連関型で 4 回現れている。そこでさらに詳細に各世代のデータを調べると、有意水準 5% には達していないが、 $p > +$  となっているケースが多くあり、いくつかの世代のデータをまとめて反復として計算すると、有意差がみられることが多い。従って、この場合のように量遺伝子作用があまり強くないとき、遺伝的背景の違いが分散分析の効率に関係するものと思われる。このようにマーカー遺伝子以外の効果が大きく働くときは、同一表現型内での繭重のパラッキが大きく現れるから、標準誤差等の数値である程度の推定も可能であるが、問題は各表現型当りの秤量個体数を多くするか、実験の反復数を増やすことで解決するのが望ましい。しかし、実際に生物学実験ではデータ数や反復数を大きくするには種々の制約があり、表 1 に示したように、471 個体の秤量を行なっても雌雄各 16 の表現型に分ければ、1 区当たり平均 15 個体弱 (8~24) に過ぎないことになるから、マーカー遺伝子以外の量遺伝子作用が大きければ、誤差分散の増加による分散分析の効率低下以前に、表現型値の変動に影響がみられることになる。次に、 $K$  遺伝子の分析結果をみると、以前の実験から予想されたように、毎世代  $K > +$  という方向に有意差がみられる。繭層重の場合、有意差なしのケースがしばしばみられるが、その殆どの表現型値は  $K > +$  となっている。このようにある程度強い量遺伝子作用が存在すれば、世代の経過、すなわち遺伝的背景の変化と関係なく、差を確認することができる。一方、 $w_2$  および  $U$  遺伝子の効果については、世代の経過と分散分析結果との関係は必ずしも明確ではなく、さらに詳細な検討を要する。

次に、第二の遺伝子の組換の影響について考えてみる。もしもマーカー遺伝子が直接量的形質の発現に関係しているとするれば、たとえ本実験の完全連関・部分連関のいずれの継代タイプに関係なく、組換が起っても、常に一方の表現型値が他の表現型値と大小いずれかの方向に異なる結果となる。しかし、マーカー遺伝子の直接的作用でなく、これと連関している量遺伝子によるものとするれば、部分連関型の継代では、早晚、組換が起って、表現型間の差が不明確となり、マーカー遺伝子と結びついていた量遺伝子的作用は消滅することになる。本実験で  $p$  遺

伝子の表現型分離について繭層重に関する BC<sub>11</sub> 以降の完全連関・部分連関のデータを比較してみると、上述のように完全連関型では  $p > +$  というケースが 4 回みられるが、逆交タイプの部分連関型では  $p > +$  は 1 回のみで、BC<sub>14</sub> でみられた差がその後消失し、以降の世代では表現型間の重量の差が不明瞭になっている。この事実は、BC<sub>15</sub> のあたりで  $+$  と  $p$  の間の交叉が起って、 $p$  の側にあった量遺伝子作用が  $+$  の側に移り、次代には Tw1 品種由来の  $p$  が供給されるから、その結果  $+$  と  $p$  は量遺伝子構成が同じとなったものと解釈することができる。しかもこの場合、量遺伝子作用があまり大きくないので、トータルとしての繭重発現への影響は少なく、統計的に有意の差を生ずる世代の例が少ないものと思われる。また  $w_2$  遺伝子の場合にも同様に、完全連関・部分連関で結果が多少異なるケースが観察された。これに反して、 $K$  遺伝子の場合は BC<sub>11</sub> 以降両交雑タイプともに  $K > +$  という関係がみられ、BC<sub>20</sub> 代で  $K \geq +$  または  $K \leq +$  というケースがしばしばみられるが、BC<sub>31</sub> 以降再び  $K > +$  が殆どを占めることから、これは  $K$  遺伝子の直接的な効果と解釈される。田中他(1973)は  $K$  遺伝子をもつ系統と正常系統の交雑後代 F<sub>2</sub> について調査したところ、こぶの大きさや絹糸腺の肥大成長に対して、 $K/K > K/+ > +/+$  という関係を想定しているので、やはり  $K$  遺伝子の多面発現作用としての量的形質への影響を考えるのが妥当である。また、 $U$  遺伝子については一定の傾向を認めることができなかった。

第三に、飼育時期により、以上の関係がどのように現れるかを調べると、一般に春世代では表現型間の差が大きく出ることが多く、夏や秋世代では有意差が示されないケースが多い傾向がある。春世代ではカイコと桑の発育成長が一致し、死亡率も低くまた絹の生産効率も優れ、飼育成績が良好であるが、夏や秋世代では高温等の気象条件や桑の飼料価値が劣るといった環境要因の影響が大きく、このため原種や F<sub>1</sub> のような遺伝的組成の均一な集団の変異性が高くなり、分散成分のうち環境分散が相対的に増加する傾向がある。また同時に遺伝環境共分散も大きくなると予想され、これらが上述の遺伝率の値を小さくする原因となり、選抜の効率を低下させることになる。従って、本実験でも夏や秋世代では春世代よりも環境要因が大きく、そのため生じた変異性の増加によって、特に繭層重では各表現型値の発現に影響がみられ、分散分析の効率に関係したため、明確な差を示す場合が少ないものと思われる。このように実用品種に比べて遺伝率が高く、遺伝的変異の多いと思われる特性品種でも、表現型分離と繭重との関係が飼育時期によって多少の影響を受けるところから、この種の実験に当っては、栄養や気象条件等の飼育環境要因の制御によって、環境分散を最小限にとどめることが必要である。

## 5. 結 論

連続変異を示す量的形質の遺伝分析は技術的に難しく、未知の点が多い。そこでカイコの絹生産の基礎となる繭の重量発現に関する量遺伝子の相加的作用について染色体レベルで調査するため、分散分析法を用いて検討した。交雑後代における表現型分離と繭の重量との関係を、連続戻し交雑による長期間の継代を行ない、4 個の標識遺伝子を用いて調査した。結果の要約は次の通りである。

第 11 染色体上の  $K$  遺伝子の効果は実験のすべての過程を通じて認められ、繭重の増加に直接関係することが明らかとなった。一方、第 2 染色体上の  $p$  遺伝子の効果はわずかではあるが認められ、その効果は部分連関型の継代では、世代の進行にともなって次第に減少する傾向がある。この関係は完全連関型の場合と比較すると対照的であり、そこでこれは量遺伝子の組換の結果と考えられる。他の 2 つのマーカー遺伝子の量的形質への影響については、上述の結果と異なり、一定の明確な傾向が認められなかった。

分散分析の効率に影響を及ぼすと思われる遺伝的背景の変化について、コンピュータ・シミュレーションを行ない、残りの24の染色体の組合せの均一性の程度を調べた。交雑実験開始後の早い世代では、この影響によると思われる例外的な結果がみられることがあるが、全体としては分散分析の結果にあまり影響せず、特に  $K$  遺伝子の量遺伝子作用の検出には殆ど影響がみられない。むしろこの分散分析の効率は、カイコの飼育時期、すなわち幼虫の摂食期の環境要因に影響され易く、環境分散を最小にするような飼育条件の設定が必要である。

なお本研究の一部は文部省科学研究費（一般研究 C556215）および統計数理研究所 共同研究（個別研究 61-共研-60）「家蚕繭重の統計遺伝的研究、特に交雑後代における表現型との関係について」によって行なった。

## 謝 辞

多くの貴重なコメントを頂いた査読者の方々に感謝します。

## 参 考 文 献

- Bliss, C.I. (1967). *Statistics in Biology*, Vol. 1, McGraw-Hill, New York.
- 榎島守利, 原田忠次 (1978). カイコの繭重・繭層重における雌雄雑種強勢の差異について, 蚕糸研究, **106**, 69-72.
- Falconer, D.S. (1960). *Introduction to Quantitative Genetics*, Oliver and Boyd, Edinburgh.
- Green, E.L. (1981). *Genetics and Probability in Animal Breeding Experiments*, Macmillan Publishers, London.
- 橋本春雄 (1941). 蚕に於ける連関の研究, (4) 欧 15 号油蚕と新斑紋との連関, 蚕試報, **10**, 359-363.
- 広部達道 (1951). 竜角 ( $K$ ) と短翅 ( $mp$ ) の Heterosis, 日蚕雑, **20**, 77.
- Mather, K. and Jinks, J.L. (1971). *Biometrical Genetics*, 2nd ed., Chapman and Hall, London.
- 室賀兵左衛門 (1950). 蚕におけるリンケージの研究, 4. 繭層量及び体重に関与する遺伝子の所属染色体, 日蚕雑, **19**, 150-151.
- Nakada, T. (1970). Untersuchungen über die geschlechtsgebundene Vererbung des Kokongewichts von Seidenraupen *Bombyx mori* L., 2. Vergleich bei den reziproke Kreuzungen, *J. Facul. Agr. Hokkaido Univ.*, **56**, 348-358.
- Nakada, T. (1972). Untersuchungen über die geschlechtsgebundene Vererbung des Kokongewichts von Seidenraupen *Bombyx mori* L., 3. Variabilität bei der Rückkreuzungsgeneration, *J. Facul. Agr. Hokkaido Univ.*, **57**, 41-50.
- Nakada, T. (1975). Untersuchungen über die statistische Vererbung des Kokongewichts von Seidenraupen *Bombyx mori* L., *J. Facul. Agr. Hokkaido Univ.*, **58**, 101-201.
- 大塚 雄, 中島文人 (1968). カイコの育種に関する統計遺伝学的研究, 1. 雑種集団初期世代の遺伝率, 蚕糸研究, **66**, 28-49.
- Robertson, A. (1959). Experimental design in the evaluation of genetic parameters, *Biometrics*, **15**, 219-226.
- 齊尾乾二郎, 堀江正樹, 畑村又好, 伊藤綾子 (1967). 水稻・大豆および蚕における遺伝力の推定値, 第4報 蚕について, 育種雑, **17**, 221-231.
- Singh, C.P. and Hirobe, T. (1964). Studies on the hybrid vigour of backcross in the silkworm with special reference to the cross (Tropical \* Japanese) under different rearing temperature, *Bull. Fac. Agric. Tamagawa Univ.*, **5**, 43-53.
- 鈴木簡一郎 (1939). 家蚕に於ける2種の白卵と其連関, 遺雑, **15**, 183-193.
- 鈴木簡一郎, 一丸 学 (1960). 家蚕における繭層量の遺伝, (4) 諸桂とカンボージュとの交雑, 日蚕雑, **29**, 501-506.
- 武井隆三, 長島栄一 (1965). 第1褐卵 ( $b_1$ ) ならびに第1白卵 ( $w_1$ ) の卵色が繭諸形質に及ぼす影響, 日



- 蚕雑, **34**, 215.
- Takizawa, Y. and Nakada, T. (1970). Untersuchungen über die geschlechtsgebundene Vererbung des Kokongewichts von Seidenraupen *Bombyx mori* L. 1. Der quantitative Unterschied zwischen Weibchen und Männchen unter einigen Rassen. *J. Facul. Agr. Hokkaido Univ.*, **56**, 337-347.
- Tanaka, Y. (1916). Genetic studies on the silkworm, *J. Coll. Tohoku Imp. Univ.*, **7**, 129-255.
- 田中義麿 (1926). 蚕の斑紋が経済的關係を有する一例, 蚕業新報, **34** (391), 4-10.
- 田中義麿, 横山忠雄, 望月澄子 (1973). 蚕の絹分泌量と絹糸腺細胞数に及ぼすこぶ ( $K$ ) および黒縞 ( $p^*$ ) 遺伝子の作用について, 蚕研報, **22**, 1-5.
- Thompson, J.N.Jr. and Thoday, J.M. (1979). *Quantitative Genetic Variation*, Academic Press, New York.
- 土屋精三, 倉島秀雄 (1957). 家蚕における計量形質の Heritability に関する研究, (1) 繭層量における Heritability, 日蚕雑, **26**, 84-88.
- 脇本和昌 (1970). 乱数の知識, 初等情報処理講座, **5**, 森北出版.
- Yates, F. (1937). The design and analysis of factorial experiments, *Imp. Bur. Soil. Sci. Tech. Comm.*, **35**, 1-95.
- 吉武成美, 渡部 仁 (1961). 家蚕コブ遺伝子と 2・3 の量的形質の発現との関係, 特にそのヘテロシスにおよぼす影響について, 遺雑, **36**, 112-121.

Use of the Backcross Method to Maintain the Influence of  
Marker Genes on the Cocoon Weight of Silkworms

Tohru Nakada

(Laboratory of Sericology, Faculty of Agriculture, Hokkaido University)

Masakatsu Murakami

(The Institute of Statistical Mathematics)

It is technically difficult to genetically analyze the inherited weight of cocoons as this is continuously varying. Some additive effects of the quantitative gene were examined at the chromosomal level by use of the analysis of variance (ANOVA) of cocoon weight based on silk production. The relationship between segregated phenotypes after crossing and cocoon weight was investigated using four marker genes for long-term generation maintained by the continuous backcross method. The results are summarized as follows:

The effect of the  $K$ -gene located on the 11th chromosome was maintained throughout the experiments, and the existence of the  $K$ -gene was directly related to an increase in cocoon weight. On the other hand, the effect of the  $p$ -gene located on the second chromosome was slight, and this became gradually lower with each generation in the case of the partial linkage type as compared to the complete type. This may have been caused by an interallelic recombination of quantitative genes. By contrast, it was not clear what effects the other two marker genes had on weight.

Computer simulation of changes in genetic background which might have influenced the results of ANOVA were carried out to clarify the degree of homogeneity of the other 24 chromosome assortments. Dispersion based on changes in genetic background was observed in some cases of earlier generation after hybridization, but there appeared to be no direct effect on the results of ANOVA, especially for the  $K$ -gene. Rather, ANOVA results were much influenced by environmental factors throughout the feeding period of the larvae, and it is therefore necessary to conduct experiments under a number of possible rearing conditions to minimize environmental variance.