

家蚕眠性和化性 的生理遗传学研究

〔日〕諸星靜次郎 著

上海科学技术出版社

譯 記

眠性和化性不独是家蚕的重要性状，同时亦是一般昆虫共有的性状，因此，向来就引起多数学者的兴趣。由于家蚕生活史短，容易人为控制其生长发育，许多学者以家蚕为材料，分别从生态、遗传和生理生化的角度，进行眠性和化性的研究，积累了不少资料，其机制渐次明朗化了。

本书著者总结了历来学者的主要研究成果，并从他自己广泛的生态学、细胞学和内分泌学的实验中，获得了极其丰富的材料，对眠性和化性机制作了综合而详尽的阐明。

眠性和化性的研究在蚕业生产和育种工作中极关重要。著者在理论探讨的基础上，与生产实践联系起来，对家蚕饲养和良种繁育方面应注意的生理特点，列有专章作了详述。著者倡导的“家蚕时间补偿和发育调节现象”是大家熟知的，对生产也具有一定的指导意义。

由于眠性和化性的机制极其复杂，本书有些部分中仅从罗列的现象中提出了假说，实质问题犹待进一步研究。

本书原本由夏振鐸教授提供。翻译过程中蒙戚隆乾副教授、陆星垣和俞懋襄教授的鼓励和支持，译稿经吴载德教授校阅了前三章，并承刘祖洞教授在百忙中抽出时间作了全面的校阅，谨表深切谢忱。

目 录

緒 言	1
第一部分 由于环境的平衡现象	5
第1章 环境与性状之間的关系	5
显性化和隱性化的交替	5
第1章摘要	8
第2章 自体調节现象	9
一、胚胎期和幼虫期之間	9
二、稚蚕期和壮蚕期之間	10
三、第5龄幼虫期与以后的发育期之間	11
四、亲代和子代之間	12
第2章摘要	13
第3章 环境对幼虫的影响	14
一、温度	14
二、光照	15
三、营养	16
第3章摘要	16
第4章 卵黃量对发育的影响	17
一、蚁蚕的遗传	17
二、产卵的时期	19
第4章摘要	20
第二部分 由于基因的平衡现象	21
第5章 雌雄的相对发育	21
一、胚胎期、幼虫期和蛹期	21
二、討論	27
第5章摘要	28
第6章 假性的研究	28
一、生理学研究	28
二、遗传学研究	38

● 第6章摘要	54
附录 关于眠性遗传的其他资料	55
附录摘要	67
第7章 化性的研究	68
一、生理学研究	69
二、遗传学研究	78
三、激素的研究	96
第7章摘要	110
第三部分 从激素拮抗平衡的观点对某些生理学和遗传学问题的解释	113
第8章 各个品种的眠性和化性的特征	113
第9章 中蚕期的临界点	116
第10章 在全龄中第2龄最短的原因	118
第11章 由自体调节机制引起的眠性和化性的变化	119
第12章 催青温度引起的性状变化	121
第13章 显性化和隐性化的交替	124
第14章 雌雄的相对发育	125
一、具有迟熟基因的普通品种	125
二、具有早熟基因的柬埔寨种	126
第四部分 略论基因作用和經濟性状	128
第15章 三种基因的作用	128
第16章 变异和杂种强势	129
第17章 光期	129
一、家蚕的光期	130
二、环境因素对植物和家蚕的相似影响	134
第17章摘要	135
第18章 昆虫的性分化	136
第19章 在家蚕育种上的意义	137
一、生命力	137
二、蚕种生产	138
三、育种	138
四、优良茧	138
第19章摘要	139

目 录

3

討論和結論	140
全文摘要	146
参考文献	150
图版 I 說明	162
图版 II 說明	165
人名索引	166
蚕品种索引	167
术语索引	168

緒 言

家蚕的某些遗传性状,受到环境因素的影响。例如,当正常的四眠和一化性蚕在催青中保持低温(15°C 左右)时,其中某些容易变成三眠蚕并产下不滞育卵圈。这种现象,不仅表现在眠性^①和化性方面,就是在幼虫皮肤的斑紋和蛹体重量方面也可以看到。如果在环境因素和性状之間保持恒定的关系,那么,我們將能在家蚕方面获得所需要的性状。著者詳細研究了許多研究者先前所发表过的一些报告及著者本人的实验材料,这些实验都是为了找出环境和性状之間的不变的关系而进行的。著者曾于1942年发现在环境和某些性状特别是代謝性状之間存在着密切的关系,称之为“显性化现象”。这种现象将在后面解释。

著者在研究的过程中,也发现环境对性状的影响,在幼虫发育的稚蚕期和壮蚕期临界处,有着显著的区别。例如,为要获得滞育卵,在稚蚕期高温影响較大,而在壮蚕期則低温比較有效。为要获得滞育卵,在稚蚕期光的作用較大,而壮蚕期則黑暗的效果較好。至于营养,为要获得滞育卵,营养不良在稚蚕期的效果較大,而营养良好在壮蚕期的效果較大。这些现象似乎不仅在家蚕方面观察到,就是在其他昆虫方面也可观察到。梅谷('39)指出,許多其他的昆虫和家蚕一样,其幼虫也有二个生理阶段。由于著者对“显性化现象”的发现,这一事实就变得更为清楚了。

在家蚕的生活史中,有两个重要的自体調节性状。一个是支配着就眠次数的眠性,另一个是支配着世代次数的化性。眠性主要地决定于后胚期和稚蚕期,而化性主要地决定于壮蚕期和蛹期。

① 眠性(moltinism)这一术语由本书著者最近所采用,与“眠”(molting)为同义异名。

眠性有三眠、四眠和五眠之分，这些特性受到 $M^s > +M > M^b$ 的一系列复等位主要基因的支配，它們位于Ⅱ染色体 3.0 的位点上。至于化性，有一化性、二化性和多化性品种。这些特性也受到 $V^1 > +V > V^s$ 的一系列复等位主要基因的支配，它們位于Ⅱ染色体 ± 3.6 (或許 $+3.6$) 的位点上。这些基因是新近由諸星和宮崎 ('56) 发现的。眠性和化性也受 Z 染色体上的成熟基因的影响。

此外，从我們的移植实验中，发现到下列一些事实：支配眠性的主要基因，能使产生“生长促进激素”的咽侧体的分泌作用活化。支配化性的主要基因可使产生“生长抑制激素”的喉下神經节的分泌作用活化。这些基因的活性，受到 $Lm > +Lm^1 > +Lm^2 > +Lm^3 > Lm^e$ 的 5 个等位的伴性变更基因的影响，它們位于 Z 染色体的 0.7 位点上，并且影响着咽侧体和喉下神經节的分泌活性。迟熟变更基因 (Lm) 稍稍促进着生长抑制激素的分泌作用，并且也稍稍抑制着生长促进激素的分泌作用。反之，早熟变更基因 (Lm^e) 稍稍刺激着生长促进激素的分泌作用，并且也稍稍抑制着生长抑制激素的分泌作用。更有趣的是，移植有喉下神經节或脑和喉下神經节連合体的个体，茧层量和体重增加，且其幼虫經過延长；而移植有咽侧体或脑和咽侧体連合体的个体，茧层量和体重減輕，并且其生长的速度加速。

关于家蚕化性的决定，有两个不同的假說。福田 ('51-'53) 认为脑是决定化性的中心，而长谷川 ('52) 則以为喉下神經节起着最重要的作用。根据我們的移植实验 ('56)，化性似乎是受到脑和喉下神經节两者所支配。此外，証明咽侧体的功能，不仅与眠性有关，并且与产生不滞育卵也有关。由于我們发现了 $+V$ 基因系列，因此化性問題已十分清楚， $+V$ 基因系列支配着生长抑制激素的功能，并且位于Ⅱ染色体上，与支配着生长促进激素的 $+M$ 基因系列靠近。

生长促进激素和生长抑制激素彼此間起着拮抗的作用。它們的功能随着家蚕的龄期而变化：在稚蚕期，生长促进激素的功能胜过生长抑制激素；但在壮蚕期，情况恰恰相反。生长促进功能和

生长抑制功能的平衡,决定着眠与眠之间的龄期的长度。例如,这两种功能的差别愈大,眠间的龄期愈长。这一主见很好地解释了幼虫第2龄较第1龄短的事实。这种不同的就眠周期的类型,在稚蚕期决定着不同的眠性种类,在壮蚕期决定着不同的化性种类。所以眠性受到支配化性的主要基因的影响,而化性受到支配眠性的主要基因的影响。眠性和化性主要都由两种激素的平衡来决定。眠性主要受生长促进激素量的支配,而化性主要受生长抑制激素量的支配。

实验的结果,著者在研究过程中已用日文写成两本书先行报告了,书名是“蚕の发育机构”(‘50)和“蚕の生理遗传”(‘51)。一部分实验也已由木原(‘53)用英文发表。著者将在这里报告这些成绩的概要和一些新得的资料。

著者的研究,说明了以下值得注意的几点: 1) 在各个器官中,基因的作用似乎是不同的; 2) 在Z染色体上有一个重要的变更基因; 3) 咽侧体的功能不仅与眠性有关,而且也关系到不滞育卵的产生; 4) 支配化性的主要基因位于Ⅵ染色体±3.6的位点上; 5) 数量性状的遗传,基本上受到支配两种拮抗激素的三种基因的影响; 6) 脑通过神经素调节生长促进激素和生长抑制激素的分泌作用; 7) 根据脑对两种拮抗激素的作用的自体调节机制,与从遗传和生理两方面的研究所取得的结果是互相吻合的; 8) 其他重要的生理现象,诸如“显性化现象”,幼虫期中两个不同的生理阶段,每个品种中跟眠性和化性有关的特征,每个龄期的临界点,雄体和雌体的发育速度等等,都可以用两种拮抗激素的功能来清楚地解释。

这一工作,大部分是在郡是制丝公司的养蚕实验室中进行的。著者对该公司经理波多野先生给予实验室的方便表示感谢。这工作的其余部分是在九州帝国大学进行的。著者对在这工作的整个过程中给予鼓励和指导的恩师田中博士和通读原稿的海格尔(H. Hecker)先生表示最大的谢意。对遗传学研究所所长木原博士,由于他的不断鼓励和对本工作的建设性批评,同样表示感谢。著者

衷心地感謝幫助出版的橫山博士、木暮博士和宮山先生。同樣要衷心地感謝菊池、宮澤、宮崎、山崎、小林、篠田諸先生和大原女士的協助。本工作的一部分及其出版，是由于文部省科學研究獎金的幫助，也在这里表示謝意。

第一部分 由于环境的平衡现象

第1章 环境与性状之间的关系

显性化和隐性化的交替

家蚕的眼性和化性，是生理遗传学所研究的主要性状。眼性方面，有三眼、四眼和五眼；化性方面有一化、二化和多化。一般来说，一化性的雌蛾常常产下滞育的卵圈；二化性的雌蛾，在高温度（25°C）催青下产生滞育卵圈，但是在低温（15°C）下，则产生不滞育卵圈；而多化性的雌蛾常常产生不滞育的卵圈。其显性的关系是：一化 > 二化 > 多化。

如所周知，象眼性等这些性状的表现，在环境因素的影响下，有着明显的变化。例如，普通的家蚕是四眼的。然而如果这种幼虫饲养良好，其中某些就易于变为三眼蚕。已知三眼对四眼为显性，著者对这样的变化采用了“显性化”^①的术语。如幼虫营养不良，或喂给加有火山灰的桑叶，其中某些变成五眼蚕。因为五眼对四眼是隐性的，著者叫这种变化为“隐性化”。这两型的变化都是表型的变化。另外，我们还可以举出一种四眼和二化性（不滞育）品种的例子。当这一品种的卵在低温（15°C）下催青，我们往往得到一些三眼的幼虫（显性化），并且所有的卵容易变为不滞育的（隐

① 术语“显性化”和“隐性化”是著者新近所采用的，这二者联在一起，叫做“显性化现象”。

性化)。相反的,在高的催青温度(25°C)下,幼虫保持着四眠(隱性化)和滯育(显性化),如表 1 所示。

表 1 温度对家蚕生活各时期中发育的影响

刺激时期		变 化 的 方 向		性 状
		高 温	低 温	
胚 胎		黑→紅(隱) 四眠→四眠或五眠(隱) 不滯育→滯育(显)	紅→黑(显) 四眠→三眠(显) 滯育→不滯育(隱)	蚁蚕体色 眠 性 化 性
幼虫	第1~3龄	四眠→三眠(显) 不滯育→滯育(显)	四眠→四眠或五眠(隱) 滯育→不滯育(隱)	眠 性 化 性
	第4~5龄	滯育→不滯育(隱)	不滯育→滯育(显)	化 性
蛹		滯育→不滯育(隱)	不滯育→滯育(显)	化 性
蛾		滯育→不滯育(隱)	不滯育→滯育(显)	化 性

注: (显),显性化; (隱),隱性化。

为什么在低温下催青时,稚蚕期为显性化,而壮蚕期为隱性化? 根据著者的研究,如卵在低温下催青,比在高温下催青孵化所需的日子为多,蚁蚕体重較重。著者設想,在高温下能量的損失較多,可能导致体重的減輕。

蚁蚕体重較重时,它的生长加速;这种旺盛的代謝作用使得显性性状在稚蚕期出现,而隱性性状在壮蚕期出现。例如,某些四眠蚕可以变为三眠蚕(显性化),并且某些滯育蛾可以变为不滯育蛾(隱性化)。換言之,可以观察到显性化和隱性化的交替现象。

从另一观点,表 1 也可象表 2 那样表示。

在低温催青下的蚁蚕較在高温催青下的重,但是,在低温催青下的熟蚕較在高温催青下的輕。前者由于温度低,需要較长的催青时间,但其幼虫期較后者为短。換言之,如表 3 所示,有时間的調節。

这些試驗結果,也可用示意图来表示,如图 1。

表2 温度与显性化和隐性化的关系

胚胎 (催青温度)	幼 虫		蛹 和 卵	
	第1~3龄	第4~5龄		
低 (15°C)	显性化→隐性化			
高 (24°C)	隐性化→显性化			
中 (20°C)	低	隐 性 化		
	高	显 性 化		
中		低	显 性 化	
		高	隐 性 化	
中			低	显性化
			高	隐性化

表3 不同催青温度对幼虫发育的影响

(品种: 日 107, 飼育温度: 24°C)

幼虫期和蛹期	17°C 催青		24°C 催青	
	经过时间 (小时)	体 重 (克)	经过时间 (小时)	体 重 (克)
蚁 蚕	—	0.4736×10^{-3}	—	0.4420×10^{-3}
第2龄起蚕	105.60 ± 0.14	0.4580×10^{-2}	114.46 ± 0.23	0.4360×10^{-2}
第3龄起蚕	198.90 ± 0.07	0.2456×10^{-1}	214.34 ± 0.17	0.2346×10^{-1}
第4龄起蚕	310.36 ± 0.24	0.1219	341.24 ± 0.16	0.1284
第5龄起蚕	452.96 ± 0.21	$\begin{cases} \text{♀} 0.7108 \\ \text{♂} 0.6696 \end{cases}$	491.62 ± 0.34	$\begin{cases} \text{♀} 0.7900 \\ \text{♂} 0.7072 \end{cases}$
营 茧 开 始	590.68 ± 0.16	—	644.88 ± 0.29	—
全 茧 量	—	$\begin{cases} \text{♀} 1.435 \\ \text{♂} 1.077 \end{cases}$	—	$\begin{cases} \text{♀} 1.483 \\ \text{♂} 1.163 \end{cases}$

注: 经过时间是从孵化至每一龄起蚕的小时数。

当一组在催青中用中间温度(20°C)处理,而在稚蚕期用低温(18°C)和高温(25°C)处理时,由稚蚕期不同温度所引起的壮蚕期和蛹期的体重关系(见表5),最后是与由催青期不同温度所引起的情況相一致的。从幼虫的体重来看,在正常的四眠蚕中,稚蚕

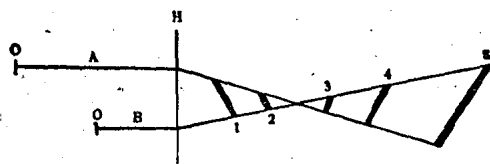


图1 两种不同催青温度对幼虫发育影响的图解

A, 低温催青(17°C); B, 高温催青(24°C);

H, 孵化期; 1, 2, 3, 4, 各眠; S, 营茧;

A组的体重在稚蚕期较B组为重,但在壮蚕期较

B组为轻。A组的发育经过在催青期较B组为

长,但其整个幼虫期较B组为短。

期蚕体较轻的多发生三眠蚕,而从幼虫期经过时间来看,因环境条件的不同,稚蚕期经过短的较经过长的更多出现三眠蚕。事实上我们解释显性化和隐性化时必须考虑到幼虫的新陈代谢(体重 $\times$ 幼虫经过)。

无论如何,幼虫的旺盛的代谢作用,使在稚蚕期决定的性状转向于显性方面;但是,导致那些在壮蚕期决定的性状转向于隐性的方面。换句话说,稚蚕期的蚕体愈重,则蛹体重愈轻;而稚蚕期经过愈短,壮蚕期经过愈长。这里存在着一个发育的时间法则。如催青期和稚蚕期中間温度处理,而壮蚕期为低温时,由于弱的新陈代谢,化性出现显性化。蛹期保持低温时,由于弱的新陈代谢,也发生显性化。

第1章摘要

在性状变化的方向与环境之间,存在着恒定的关系;当幼虫的新陈代谢旺盛时,稚蚕期出现显性化,而壮蚕期出现隐性化。例如,某些四眠蚕变为三眠蚕,而某些幼虫本来应该产生滞育卵的,却产生了不滞育卵。

第2章 自体調節現象

当家蚕的成对器官被除去其中之一时，留下的往往生长不正常。許多研究者如桥本('30)、浜崎('30,'32)、池田和今井('34)、山口和平尾('34)以及吉川('40)，都报导过所謂异常肥大现象。然而，关于幼虫經過和体重的自体調節現象，还没有人报导过。著者曾在严密的实验下清楚地观察到这种现象。以下举出某些实例。

一、胚胎期和幼虫期之間

由于催青期中温度的不同(17°C , 24°C , 28°C)，在体重和幼虫期經過关系上的自体調節現象，如表4所示。

表4 不同催青温度对胚胎和幼虫发育的影响

品 种	催 青 温 度 ($^{\circ}\text{C}$)	催 青 經 过 (小时)	24°C 下的幼虫經過 (小时)
小 石 丸 (一化性)	17	620	615
	24	272	647
	28	226	654
日 107 (二化性)	17	600	591
	24	264	645
	28	216	661

每組仅在催青过程中的温度有所不同；在幼虫生活中，係飼养在同一温度下。为了使每組的孵化時間相同，事先須考虑到着手催青的日期。

二、稚蚕期和壮蚕期之間

1. 对温度的自体調节 幼虫生活中,对温度的自体調节,如表5所示。

表5 幼虫期对温度的自体調节

品 种	温 度 (°C)		从第1齡到第4齡起蚕		从第4齡到营茧开始	
	第1~3齡	第4~5齡	經 过 (小时)	4齡体重 (克)	經 过 (小时)	全 茧 量 (克)
中 国 种 (二化性)	25	25	222	0.087	191	1.12
	18		338	0.095	182	1.10
日 本 种 (二化性)	25	25	264	0.100	212	1.07
	18		384	0.109	204	1.06

在这个例子中,特別考虑到使壮蚕期能同时开始,所以把每組的孵化条件加以改变。中国品种和日本品种在幼虫經過和体重方面都显示了同样的自体調节现象。这种自体調节现象,不仅可在温度方面看到,而且也可在营养方面看到。

2. 对营养的自体調节 为了查明食物的数量对茧重的影响,进行了下列四組飼育試驗,即:

(1) 飼育良好組: 在整个幼虫生活中(第1~5齡),每日6次,每次給予一定量的桑叶。

(2) 起初飼育良好,然后营养不良組: 稚蚕期(第1~3齡)的幼蚕每日喂6次,而在壮蚕期(第4~5齡)每日喂3次。

(3) 起初营养不良,然后飼育良好組: 稚蚕期每日喂3次,壮蚕期每日喂6次。

(4) 营养不良組: 整个幼虫生活中每日喂飼3次。

在第1~3齡飼育良好的幼虫(1組和2組)比在同齡期营养不良的幼虫(3組和4組)要重些,并且就眠也較早。

壮蚕期的幼虫可以根据营养状况把这4組分成2类进行比較

(即一类包括1組和3組)。现在讓我們来看第一类所需的总时数。我們看到,在1組中——整个幼虫生活中飼育良好的,壯蚕期需329小时,而3組——起初营养不良,然后飼育良好的,所需時間較少(322小时),如表6所示。

表6 4組飼育試驗的稚蚕期和壯蚕期經過
(品种:中110)

类 別	組 別	稚 蚕 期 (小时)	壯 蚕 期 (小时)	合 計 (小时)
第 1	1	374 (53%)	329 (47%)	703
	3	431 (57%)	322 (43%)	753
第 2	2	374 (52%)	349 (48%)	723
	4	431 (55%)	347 (45%)	778

我們从表6可以看到,由于营养条件不良,第3組的稚蚕期远較第1組为长,但当飼育良好时,第3組的壯蚕期,发育进展得非常迅速,因此,自体調節現象十分明显。2組和4組的关系不大明显。不过,我們可以看出同样的趋向。結果証明,自体調節現象是存在于每类之中的。这在第一类尤其清楚:稚蚕期經過的时间愈长,壯蚕期发育的时间愈短。

三、第5齡幼虫期与以后的发育期之間

山口和足立('42)曾报告了另一証明有自体調節現象的實驗。他們考察了第5齡时营养良好和营养不良对于以后发育期經過的影响。分成下列4組,即:在第5齡最初的56、92、140和164小时,給予优良的营养飼育,然后,分別使之絕食。这4組幼虫的情况如图2所示。

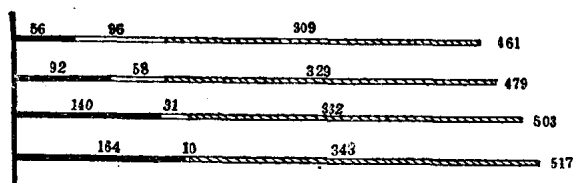


图2 第5龄营养条件对以后各期的影响示意图

(据山口和足立, '42)。■: 食桑时数; □: 第5龄絶食时数; ▨: 营
茧至化蛾小时数。第5龄中, 营养愈差, 以后各发育期的经过愈短

第5龄幼虫食桑56小时以后, 从它们絶食起经过96小时开始吐絲营茧, 而再經309小时化蛾。食桑92小时的, 經58小时吐絲营茧, 經329小时化蛾。食桑140小时的, 經31小时吐絲营茧, 經332小时化蛾。食桑164小时的, 經10小时吐絲营茧, 經343小时化蛾。如图2所示, 有两个特点。一个特点是第5龄的营养愈差, 以后的发育经过愈短。另一个特点是, 不管第5龄的营养良好与否, 总的经过时间的差别很小。

四、亲代和子代之間

上面一、二、三节中提到的自体調节现象, 不仅在一生中可以看到, 而且在世代之間也可见到, 如表7所示。

表7 第一代和第二代的自体調节现象
(品种: 小石丸)

世代	幼虫期	經 过 (小 时)		体 重 (克)	
		17°C 催青	24°C 催青	17°C 催青	24°C 催青
第一代	第2龄起蚕	116.32	117.77	蚁蚕,	蚁蚕,
	第3龄起蚕	213.34	214.18	0.3860×10^{-3}	0.3640×10^{-3}
	第4龄起蚕	327.71	340.34	蛹 { $\begin{matrix} \text{♀} 1.265 \\ \text{♂} 1.055 \end{matrix}$	蛹 { $\begin{matrix} \text{♀} 1.335 \\ \text{♂} 1.105 \end{matrix}$
	第5龄起蚕	464.76	489.85		
	营 茧	615.22	647.26		
第二代	第2龄起蚕	90.95	86.88	蚁蚕,	蚁蚕,
	第3龄起蚕	172.02	163.64	0.2816×10^{-3}	0.3260×10^{-3}
	第4龄起蚕	274.49	264.26	蛹 { $\begin{matrix} \text{♀} 1.240 \\ \text{♂} 0.993 \end{matrix}$	蛹 { $\begin{matrix} \text{♀} 1.220 \\ \text{♂} 0.960 \end{matrix}$
	第5龄起蚕	374.74	369.89		
	营 茧	504.10	490.01		