家蚕における新突然変異“過剰半月紋退化腹肢”遺伝子

蒲 生 卓 磨

農林省 蚕糸試験場 育種部

Received February 8, 1965

A NEW EXTRA-CRESCENT GENE (E^{Dl}) CAUSING DEGENERATION OF ABDOMINAL LEGS IN THE SILKWORM

TAKUMA GAMO

Section of Breeding, Sericultural Experiment station, Hino, Tokyo

Résumé

In this paper, the author described manifestation and genetical behavior of an extra-crescent gene discovered from a commercial race of silkworm, and discussed about its genetical relationship with E pseudo-alleles on the 6th chromosome.

1. Homozygotes for this character have a pair of extra-crescent markings on the 6th segment, no star-spots on the 8th segment, and no abdominal legs at the 6th segment (Fig. 1). In heterozygotes, manifestation of the extra markings on the 6th segment is incomplete and variable as shown in Fig. 2. The penetrance and manifestation of E^{Dl} gene are affected by some genetical constitution of strains.

2. This mutant reveals no abnormalities of sexual organs and has no lethal effects on the embryo.

3. No abdominal legs on the 6th segment is complete recessive to normal and the extra-crescent markings on the same segment are incompletely dominant. Both the characters, however, are controlled by a single gene.

4. This gene is located in the E pseudo-allelic region on the 6th chromosome, and symbolized as E^{Dl} : extra-crescent and degenerated abdominal legs.

5. The recombination value obtained between E^{Dl} and E^H genes was $0.32 \pm 0.09\%$.

6. $E^{Dl} +/+ E^N$ individuals have no abdominal legs on the 6th segment. This fact seems to show that the locus of E^{Dl} falls partly on the site of E^N . And taking the results of Itikawa (1952 b, 1957), Tsujita (1955) and Tsujita et al. (1959 b) into consideration, it is assumed that the arrangement of genes at the E region is as follows: $E^H E^N E^{Dl} E^{Ca} E^{Kp} E^{Nc} E^{Cd}$.

1962年晩秋蚕期に飼育した農林委託性状調査の品種「昭光×栄華」から、幼虫の第6環節亜背線に小さな過剰斑紋を有する個体が数%の割合で見いだされた。これを相互交配して翌1963年春蚕期に飼育したところ、第6環節に過剰半月紋を有する個体が多数現われ、そのうち第8環節の星紋と第6環節の腹肢あるいはその鉤爪を欠くものは全体の約25%であった (Fig. 1)。

家蚕において半月紋を過剰に生ずるものとしては既に第6染色体の E 偽対立遺伝子群に属する多くの遺伝子が知られている (佐々木 1930, 橋本 1941, 有賀ほか 1951, 市川 1952, 高崎 1952, 辻田・坂口 1959 b など)。

今回新たに発見した過剰半月紋蚕における斑紋の現われ方は既知の E^{Ca} および E^N 遺伝子によるもの（鈴木・太田 1930, 市川 1943）とよく似ているが、これらの遺伝子が腹肢の欠如を導かないことは顕著な相違点である。また、腹肢を欠如するものとしては辻田・坂口（1959 a, b）の E^{Tc} 遺伝子があるが、 E^{Tc} では4対の腹肢を完全に欠如するとともに第7環節にも過剰半月紋を有する点で相違している。以上のように、この新たに見いだされた過剰半月紋蚕は E 偽対立遺伝子群に属する既知の変異型に類似するが、発現の様相を多少異にするので、新しい遺伝子によるものではないかと推察された。そこでこの形質の遺伝的行動および多面発現の程度を調べるとともに、 E 偽対立遺伝子群に属する2・3の遺伝子との遺伝的関係を調べたところ、 E 群に属する新しい突然変異であることが判明した。これを過剰半月紋退化腹肢と称し、 E^{Dl} (Extra crescents and degenerated abdominal legs) なる遺伝子記号を附すことにする。

本文に入るに先立ち、教示、校閲をたまわった農林蚕試、高見丈夫博士と大井秀夫氏および貴重な系統を恵与下された農林蚕試、広部達道博士に厚く御礼申し上げる。

材料および実験方法

供試材料としては新たに見いだされた過剰半月紋蚕のほかに E 偽対立遺伝子群に属する E^{El} , E^H , E^N の3系統と、正常型系統として実用原種の支那種4系統と日本種4系統とを用いた。 E^{El} (過剰半月紋過剰肢) は第4環節に過剰半月紋を発現するとともに、第4と第5環節とに過剰の小形腹肢を生ずるものである。 E^H (H過剰半月紋) は第4環節に過剰半月紋を生ずるが、腹肢に関しては正常なものである。また、 E^N (新重い形) は第6環節に過剰半月紋を発現し、第8環節の星紋を欠くが、さらに多くの過剰半月紋を有する個体を生じ、その現われ方には変異の多いものである。

まず、突然変異個体の特徴を明らかにするため、過剰半月紋の形状の完全なもの (560 型と称す) と不完全なもの (568 型*) について交配を行ない、斑紋および腹肢の現れ方を調べるとともに、産卵数、受精率、孵化率などを調査した。つぎに正常型系統と交雑し、その F_1 世代における過剰斑紋の現われ方と孵化率などについて調査した。さらに E 遺伝子群に属する既知の遺伝子を有する個体と交雑し、その F_1 個体を正常型系統に交配して E 遺伝子群との連関関係を調べるとともに、 F_1 の雄に過剰半月紋退化腹肢の雌を交雑し交叉型の出現頻度を調査した。

実験結果

1. 過剰半月紋蚕の相互交配

過剰半月紋の完全なもの (560 型) 同志の交配では、560 型のみを生じ、しかもその大半が第6環節の腹肢あるいはその鉤爪を欠如するものであった (Table 1)。一方、560 型と不完全な過剰斑紋を有する 568 型 (腹肢は正常) との交配では、560 × 568 (a) 区を除けば、総て560 型が約50%と568 型および58 型 (正常型) とを分離した。568 型として表示したものには Fig. 2 に示すように半月紋の大きさに種々の程度のものであり、連続的変異を示す。この58 型を568 型に加えると、その合計と560 型との比はほぼ 1 : 1 となるので、568 型と58 型とは $E^{Dl}/+$ であり、560 型あるいは568 型を示し第6環節の腹肢あるいはその鉤爪を欠くものは E^{Dl}/E^{Dl} であろうとみることが出来る。なお、いずれの実験区においても Fig. 1 に示したような環節奇形蚕が少数現われたが、いずれも E^{Dl} homo 個体のみ認められた。560 型の相互交配による越年卵を翌春飼育した蛾区 (d) にはさらに第7環節に不完全な斑紋を有する5670 型が現われたが、これらの個体には第7環節における第2腹肢をも欠如するものが少数含まれていた。そこで、これらの次代における発現様式を調べたところ、Table 2 に示すように5670 型は少数現われたが、第2腹肢をも欠く個体は見いだされなかった。このような個体は越年した蚕卵の蛾区にのみ現われ、しかも遺伝性を示さなかったことからみて、発生過程における一時的な異常により生じたものと判断される。

* 6 は第6 環節における半月紋の形状が不完全なことを示す。

Table 1. Manifestation of E^{Dl} gene and occurrence of segmental malformation

Cross	Marking Leg	58	568		560		5670	Total	Segmental malformation	Eggs used for rearing
		+	+	Dl	+	Dl	Dl			
568×568		172	131	3	5	102	0	413	0.72%	over-wintered
560×560	(a)	0	0	0	33	440	0	473	4.93	} artificial non-diapause over-wintered
"	(b)	0	0	0	0	436	0	436	2.06	
"	(c)	0	0	0	23	483	0	506	1.58	
"	(d)	0	37	1	6	231	15*	290	3.44	
560×568	(a)	0	0	74	0	435	0	509	1.38	} artificial non-diapause
"	(b)	16	277	0	0	242	0	535	1.49	
568×560	(a)	9	271	0	38	227	0	545	—	
"	(b)	155	155	0	0	308	0	618	0.81	

568: incomplete extra-crescent markings on the 6th segment

560: complete extra-crescent markings on the 6th segment and no star-markings on the 8th segment

58: normal type of marking

Dl : degeneration of the 1st abdominal legs on the 6th segment

*: larvae with degenerated legs on both the 1st and 2nd abdominal segments are included.

Fig. 1. Phenotypic effects in E^{Dl} homozygotes.
Left: segmental malformation. Right: usual type.
Arrows show the degeneration of abdominal legs.

Fig. 2. Variation of extra markings on the 6th segment in E^{Dl} heterozygotes.

Table 2. Manifestation of E^{Dl} gene in the progeny of 5670 parents (degeneration of both the 1st and 2nd abdominal legs)

Leg	Marking		Total
	560	5670	
Normal	1	0	1
Degeneration of the 1st	471	3	474
Degeneration of the 1st and 2nd	0	0	0
Total	472	3	475

以上のように、最初見いだされた568型は E^{Dl} 遺伝子の hetero 型であったことが判るが、この個体が日本種と支那種との交雑種 (F_1) から発見されたことからみて、原種の昭光あるいは栄華の一方に既に存在していたことが想像される。しかしながら、1963年春蚕期の調査ではどちらの原種（会社の採種による）にも E^{Dl} 個体は見いだされなかった。

2. 正常型系統との交雑

E^{Dl} 個体を起源あるいは性状の異なる種々の正常型系統と交雑したところ、その F_1 世代における過剰斑紋蚕の出現率は Table 3 に示すように交配した相手の系統により顕著に相違した。すなわち、支115、支124、たかね、麗玉と交雑した場合にはいずれも低い出現率を示したのに対して、郡宝、大草、しなの、日124と交雑した場合高い出現率を示した。また、支115との交雑 F_1 個体を E^{Dl} 系統の560型に戻し交雑した場合にもその出現率は68.0%を示したに過ぎなかった。低い出現率を示した場合の相手の正常型系統はいずれも支那種であるのに対し、高い出現率を示した系統はいずれも日本種である。

Table 3. Manifestation and penetrance of E^{Dl} gene

Cross	Normal leg		Dl	Total	Penetrance	
	58	568			Expected	Experimented
<i>C115</i> × 560	387	0	0	387	100%	0.0%
<i>C115</i> × 568	458	16	0	474	50	3.4
560 × (<i>C115</i> × 568)	133	68	215	416	100	68.0
<i>C124</i> × 560	252	25	0	277	100	9.0
<i>Takane</i> × 560	215	4	0	219	100	1.8
<i>Reigyoku</i> × 560	70	7	0	77	100	9.9
<i>Gunpō</i> × 560	90	297	0	387	100	76.7
560 × <i>Ōkusa</i>	123	384	0	507	100	75.7
<i>Ōkusa</i> × 560	40	513	0	553	100	92.8
560 × <i>Shinano</i>	27	376	0	402	100	93.3
568 × <i>Shinano</i>	217	146	0	363	50	40.2
<i>N124</i> × 560	41	297	0	338	100	87.8

* Italic letters: names of normol strain

E^{Dl} 遺伝子が過剰斑紋の発現に関して完全優性として行動するならば560型 (E^{Dl}/E^{Dl}) との交雑区では理論的には100%の浸透率 (penetrance) を示し、568型 ($E^{Dl}/+$) との交雑では 50 % の値を示すはずであるが、いずれの場合もこれらより低い値を示した。しかしながら、日本種と交雑した場合には支那種との交雑の場合よりも高い値を示したので、日本種は一般に E^{Dl} 遺伝子の浸透度を高くするように働らく遺伝子構成を有するもの

と解される。したがって、 E^{Dl} 遺伝子は過剰斑紋の発現に関しては不完全優性に行動し、hetero 個体における浸透率は遺伝的背景により変動するものといえる。

3. 産卵数、受精率および孵化率

上述の実験に用いた蛾区の蚕卵について孵化調査を行なった結果、産卵数、受精率および孵化率には何らの異常は認められなかった (Table 4)。

Table 4. Effect of E^{Dl} gene on the fecundity and hatchability

Cross	Number of batches examined	Number of eggs laid				Total	Hatchability for fertilized eggs
		Hatched	Dead		Non- fertilized		
			Early	Late			
560 × 560	5	3430	45	176	16	3667	93.95%
560 × 568	3	1722	78	78	13	1891	91.70
568 × 560	3	1853	21	43	4	1921	96.67
C 115 × 560	1	477	16	25	7	525	92.07
C 115 × 568	1	584	13	14	4	615	95.59
560 × <i>Shinano</i>	1	523	3	50	0	576	90.80
568 × <i>Shinano</i>	1	583	0	11	0	594	98.15

このことから過剰半月紋退化腹肢遺伝子は生殖器官に対しては多面的効果を示さず、また homo 型においても致死性を有しないものといえる。なお蛹および成虫の外部形態にも異常は認められなかった。

4. 座乗染色体

第6染色体にある E 偽対立遺伝子群との連関関係を調べるため、 E^H 、 E^N および E^{Dl} 遺伝子を別々に有する個体と交雑した。

第4環節に過剰半月紋を生ずる E^H との交雑では、 F_1 世代に458型、4568型、58型および568型が現われたがその458型を雌にして正常型系統 (支124) と交雑したところ、2種の過剰半月紋遺伝子をともに有するものと考えられる4560型は現われずに、58型、568型と458型とが現われた (Table 5)。交雑に用いた E^H 個体は hetero 型であり、 $E^{Dl}/+$ 個体は前述のように表型的に正常型 (58型) を現わすことがあるので、 F_1 世代の458型と4568型とは $E^H/+ + E^{Dl}$ で、58型と568型とは $+/+ + E^{Dl}$ であろうと考えられる。458型雌を正常型と交雑した場合には58型の出現数が多く、1:1 の分離比を示さなかったが、 E^H と E^{Dl} 遺伝子とは分離して現われたので、両遺伝子は連関関係にあるものとみることができ。58型を E^{Dl} hetero 型と考えると E^H 個体の出現率が期待値より少ない。これは橋本 (1941) が述べているように E^H hetero 個体が幼虫期に死亡したためとも考えられるが、この場合における減蚕数がそれほど多くなかったので、あるいは $E^H/+$ 個体の中にも $E^{Dl}/+$ 個体のように58型の表現型をとるものがあり、そのために E^H 個体の数が少なくなったのかもしれない。

Table 5. Cross between E^{Dl} and E^H individuals

Cross	Leg					Total	χ^2 analysis of 1:1 segregation
	Marking	+	+	+	+		
		458	4568	58	568		
560 (E^{Dl}) × 458 (E^H)		139	2	130	56	327	—
F_1 (458) × normal (58*)		240	0	192	110	542	$0.1 < P < 1.0\%$

* C 124 strain

E^N 遺伝子 (560型を示し, homo 致死) を有する個体との交雑では, F_1 世代に58型, 568型と5670910型とが現われ, 5670910型は第6 環節における第1 腹肢を欠くものであった (Table 6). 交雑に用いた E^N 個体は hetero 型であるので58型と568型とは $E^{Dl}/++$ で, 5670910型は $E^{Dl}/++E^N$ であろうと判断される. 前者に比べて後者の数が少ないが, E^N が hetero でも死にやすいものと考えるとその分離比はほぼ 1:1 となる. トランス型と考えられる 5670910 型雌を正常型に交雑した場合には, E^{Dl} と E^N 遺伝子とは 1:1 に分離して現われ, 両遺伝子をともに有するものと考えられる個体は一頭も現われなかった. したがって, E^{Dl} と E^N 遺伝子とは遺伝的に連関関係にあるものとみることができる.

Table 6. Cross between E^{Dl} and E^N individuals

Cross	Leg	+		Dl		Total	χ^2 analysis of 1 : 1 segregation	
	Marking	58	568	560	56010			5670910
560 ($E^{Dl} \times 560$ (E^N))		53	135	0	0	166	354	—
F ₁ (5670910) $\times$ normal (58)		88			85		173	90 > P > 80%

第4および第5 環節に過剰腹肢を有し, さらに第4 関節に過剰半月紋を生ずる E^{El} 個体との交雑では (Table 7), F_1 世代に458型, 4568型, 58型と568型とが現われた. 交配した E^{El} 個体は $E^{El}/+$ であるから, 458型と4568型とは $E^{Dl}/++E^{El}$ で, 他の2型は $E^{Dl}/++$ であろうと判断されるが, その分離比は 1:1 を示さなかった. しかし, F_1 世代の4568型を正常型に交雑した場合には, 58型と458型とが 1:1 に現われ, E^{Dl} と E^{El} との間に連関関係のあることを示している.

Table 7. Cross between E^{Dl} and E^{El} individuals

Cross	Leg				Total	χ^2 analysis of 1:1 segregation
	Marking		4,5 SI*	+		
	458	4568	58	568		
560 (E^{Dl}) $\times$ 458 (E^{El})	89	66	167	98	420	—
F_1 (4568) $\times$ normal (58)	212	0	212	0	424	P = 100%

* Supernumerary legs on the 4th and 5th segments

5. E 遺伝子群との組換え

新たに見いだされた過剰半月紋退化腹肢遺伝子 (E^{Dl}) はこのように既知の E^H , E^N , E^{El} などの E 遺伝子群と連関関係にあることが判明したが, 最近の研究により E 遺伝子群に属する多くの遺伝子間で交叉の起ることが明らかにされているので (市川 1957, 辻田 1955), 既知の E 遺伝子との交雑 F_1 個体を雄に用いて E^{Dl}/E^{Dl} 個体に戻し交雑し, 遺伝的組換え率を調べた.

まず, E^N との交雑では F_1 (トランス型) は斑紋が 5670910 型で, 第6 腹肢を欠くが (Table 6), これは戻し交雑によって生ずるシス型と表現型が同一で, 識別することができず, 組換え価を求めることは不可能であった.

E^H 個体との交雑では, Table 5 に示したように F_1 世代に4 種の表現型が現われたが, そのトランス型雄を E^{Dl}/E^{Dl} 個体に戻し交雑すると, 458型, 4568型と560型の他に組換え型と考えられる58型, 568型と4560型とが少数現われた (Table 8). 58型と568型とは組換えにより生じた $E^{Dl}/+$ で, 4560 型 (第1 腹肢欠如) は同じく組換えにより生じた $E^H E^{Dl}/+E^{Dl}$ (シス型) と考えられるので, これらの出現数をもとに計算すると, E^{Dl} — E^H 間の組換え率は $0.32 \pm 0.09\%$ となる.

Table 8. Segregation of characters in the BF_1 generation of the cross between E^{Dl} and E^H individuals

Cross	Leg Marking	Leg						Total
		+	+	+	+	+	Dl	
$E^{Dl}/E^{Dl} \times E^H/+E^{Dl}$		458	4568	560	58	568	4560	3431

Cross over value: 0.32 $\pm$ 0.09 %

つぎに E^{El} 個体との交雑についてみると, F_1 世代にトランス型の4568型(第4, 5環節に過剰肢)が現われたが(Table 7), これを雄にして E^{Dl}/E^{Dl} 個体へ戻し交雑すると, 458型, 4568型と560型の他に58型, 568型と4560型とが少数現われた(Table 9). 多く現われた458型と4568型とは $E^H/+E^{Dl}$, 560型は E^{Dl}/E^{Dl} で, その分離はほぼ 1:1 を示した. 少数現われた4560型(第4, 5環節に過剰肢)雄を再び E^{Dl}/E^{Dl} 個体に戻し

Table 9. Segregation of characters in the BF_1 generation of the cross between E^{Dl} and E^{El} individuals

Cross	Leg Marking	Leg						Total
		4,5 Sl	Dl	+	+	4,5 Sl		
$E^{Dl}/E^{Dl} \times E^{Dl}+/+E^{El}$		458	4568	560	58	568	4560	2913

交雑して次代の検定を行なってみると極めて複雑な分離を示し, 4560型を $E^{Dl} E^{El}/E^{Dl}+$ と判定することは不可能であった. したがって, Table 9 の結果から $E^{Dl}-E^{El}$ 間の組換え価を求めることはできなかった. この戻し交雑で特に E^{El} 個体が多く現われたことと, 第4環節に過剰半月紋を生じたにもかかわらず腹肢に関して正常な個本が多数現われたことは今後検討に値するものと考えられる.

考 察

家蚕の実用品種から見いだされた過剰半月紋蚕の遺伝的關係を調べたところ, 第6染色体の E 偽対立遺伝子群に属する新しい遺伝子であることが明らかとなり, これを過剰半月紋退化腹肢 (E^{Dl} ; Extra-crescents and degenerated abdominal legs) 遺伝子と命名したが, 翅や生殖器官に多面的効果を示さず, homo 型が生存する. homo 型は第6環節に過剰半月紋を発現するとともに第8環節の星紋と第6環節の第1腹肢を欠如するのに対して (Fig. 1), hetero 型は第6環節に不完全な過剰斑紋を生ずるに過ぎない (Fig. 2). この hetero 個体における過剰斑紋蚕の発現率は遺伝的背景により変動し, 100%の浸透率 (penetrance) を示すことはない. 日本種の系統は hetero 型における過剰斑紋の浸透率および発現度 (斑紋の大きさ, 形状) を高めるよう働らく遺伝子構成を有するもののようである. すなわち, E^{Dl} 遺伝子は腹肢の欠如に関しては劣性として, 過剰斑紋の発現に関しては不完全優性として行動する.

E 偽対立遺伝子群は辻田・坂口 (1959 b) の研究により, 多くの site より成る複合座位 (complex loci) であろうと考えられているが, 過剰半月紋の発現様式からみると, E^{Dl} 遺伝子は E^{Ca} , E^{Kp} , E^N , E^{Np} および E^{Mp} 遺伝子に近いが, あるいはこれらの site に共通する小さな site よりなるものであらうと判断される. また, 腹肢の欠如に関しては E^{Tc} 遺伝子と類似するが, その作用が弱くしかも homo 個体が生存することから見て, E^{Dl} 遺伝子は E^{Tc} site における小さな site の変化により生じた突然変異であらうとも考えられる. さらに, 第6環節に過剰半月紋を生ずる E^N とのトランス型が E^{Dl} hetero にもかかわらず第1腹肢を欠如したことからみて (Table 6), E^{Dl} 遺伝子は E^N site と部分的に共通するようにも思われる. 交配実験の結果 E^{Dl} と E^H との

間に $0.32 \pm 0.09\%$ の組換え価を得たが (Table 8), 辻田 (1955) により E^H と E^{Kp} との組換え価は 0.7% であることが報告されているし, また市川 (1952b, 1957) により E^N-E , E^N-E^H , E^N-E^{El} , E^D-E^{Kp} , E^H-E^{Kp} などの間に組換えが観察されている。したがって, さらに詳細な実験を行わない限り無理ではあるが, これらの知見を加味して検討すると E 遺伝子群における遺伝子の配列は $E^H \cdot E^N \cdot E^{Dl} \cdot E^{Ca} \cdot E^{Kp} \cdot E^{Nc} \cdot E^{Gd}$ の順になり, E^{Dl} 遺伝子は E^H と E^{Ca} に渡る E^{Tc} の site における小さな site の変化によるものと推論される。

以上のように, E^{Dl} 遺伝子には hetero 型の表型が正常型と識別しにくいという不便な点もあるが, 致死作用などの多面的効果がなく, しかも腹肢欠如という他の E 遺伝子とは作用方向の異なる遺伝子効果を示すので, E 部位における遺伝子構成や遺伝子の相互作用と表現型との関係などを究明するには極めて好い材料と考えられ, 今後の研究が期待される。

要 約

1. 実用品種「昭光×栄華」に見いだされた過剰半月紋蚕の発現様式およびその遺伝を調べた。
2. 第6染色体の E 偽対立遺伝子群に所属することが判明したので, これを過剰半月紋退化腹肢 (E^{Dl} : extra-crescents and degenerated abdominal legs) 遺伝子と命名した。
3. hetero 型は第6環節に不完全な半月紋を現わし, その浸透率および発現度は遺伝的構成の影響を受けるもので, 正常斑紋の日本種系統と交雑した場合に高い浸透率を示した。homo 型は第6環節に過剰半月紋を有するが第8環節の星紋および第6環節における第1腹肢あるいはその鈎爪を欠く。
4. 腹肢の欠如は劣性であるが, 過剰半月紋の発現は不完全優性である。
5. 致死性を有せず, 雌雄生殖器官, 翅などの異常を伴わない。
6. E^H 遺伝子との間に $0.32 \pm 0.09\%$ の組換え率が得られた。
7. E^N 遺伝子とのトランス型は E^{Dl} hetero にもかかわらず第1腹肢を欠如したので, E^N と共通の site を有するものと推察される。
8. E 部位における遺伝子の配列を考察すると, $E^H \cdot E^N \cdot E^{Dl} \cdot E^{Ca} \cdot E^{Kp} \cdot E^{Nc} \cdot E^{Gd}$ の順になり, E^{Dl} は E^H と E^{Ca} にまたがる E^{Tc} site における小さな site の変化によるものと推定される。

文 献

- 有賀久雄ほか, 1951 家蚕遺伝子の研究。技報堂 (東京)。
- 橋本春雄, 1941 蚕に於ける連関の研究。蚕試報告 10: 327-346。
- 市川信一, 1943 新重「い」形蚕の遺伝と異常胚子に就いて。I. 遺伝学雑誌 19: 182-188。
- 市川信一, 1952a 蚕の E 複対立遺伝子群に関する遺伝学的並に発生学的研究。蚕試報告 14: 23-91。
- 市川信一, 1952b 蚕の E 遺伝子群内の交叉。遺伝学雑誌 27: 231。
- 市川信一, 1957 カイコの E 偽対立遺伝子群に関する研究。蚕糸研究 23: 18-20。
- 佐々木 静, 1930 過剰肢蚕の遺伝学的研究。日本蚕糸学雑誌 1: 87-102。
- 鈴木簡一郎・太田慎一郎, 1930 重「い」形蚕の遺伝。遺伝学雑誌 6: 3-13。
- 高崎恒雄, 1952 E 複対立遺伝子群, 家蚕遺伝学: 487-511, 裳華房 (東京)。
- 辻田光雄, 1955 カイコの E 遺伝子群中の E^H と E^{Kp} との交叉について。遺伝学雑誌 30: 227-235。
- 辻田光雄・坂口文吾, 1959a 作用的に関連した複合座位。遺伝研年報 9: 68-69。
- 辻田光雄・坂口文吾, 1959b 複合座位構成遺伝子間の相互作用——カイコにおける E 複合座位の場合。実験形態学新説: 283-291, 養賢堂 (東京)。