

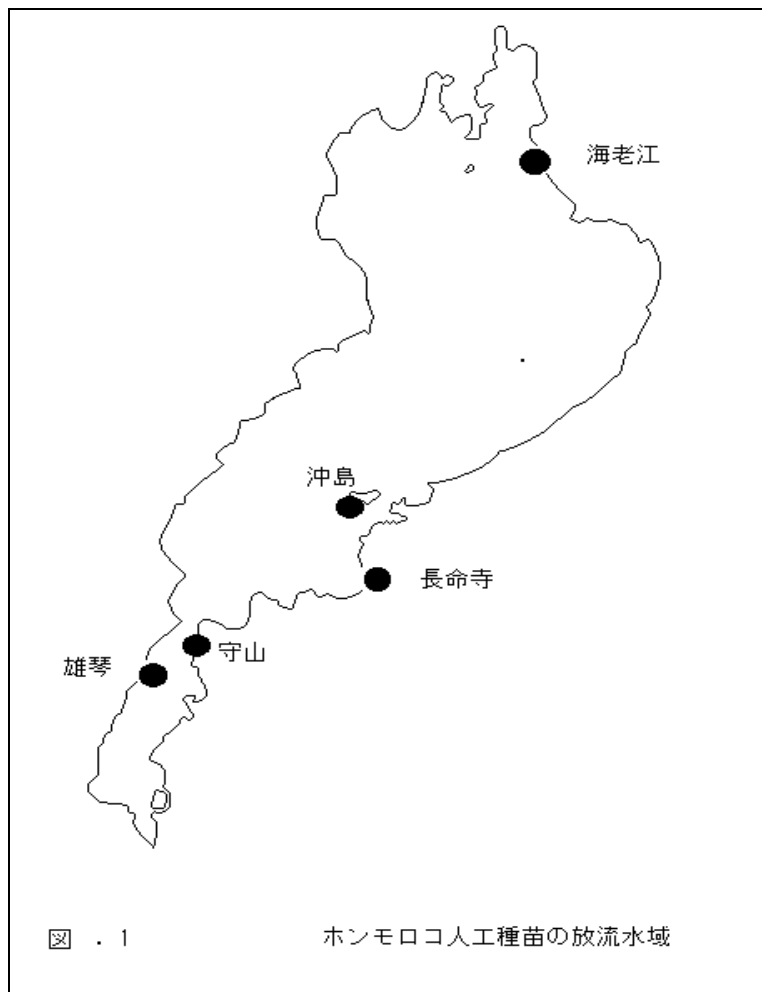
1988（昭和63）年度 種苗生産放流に関する試験調査

養成および天然ホンモロコ集団の遺伝的特性

竹岡 昇一郎・松尾 雅也

はじめに

ホンモロコ *Gnathopogon caeruleus* (Sauvage, 1883) は、琵琶湖の固有種でコイ科に属し、水産上重要な資源の一つである。しかし、近年の漁獲量は横ばい状態であるため、昭和59年度（1984年）より琵琶湖の5水域（雄琴、守山、長命寺、沖島および海老江）において（図. 1）、当協会の手で本格的に人工種苗が放流されるようになった（放流実績約21,000千尾）。このようなホンモロコ人工種苗集団には人工採苗の過程で生じる無意識的な選択による遺伝的な変化や変異の減退が起こっていることが予想され、天然水域へ人工種苗が放流された後になって集団遺伝学的な分析を行うのは時期を逸した観を免れない。しかし、ここでは人工種苗の放流の影響があることを前提としながら、電気泳動法を用いてアイソザイム分析することにより、養成および天然ホンモロコ集団の遺伝的特性の現状把握を試みることにしたい。



材料および方法

供試魚として、養成ホンモロコは滋賀県水産試験場（滋賀県彦根市）の試験池で当協会が継代飼育している0才魚から2才魚までの親魚計178尾、天然ホンモロコは伊崎地先で地曳網によって漁獲された51尾および雄琴地先で藻玉漁法^{*)}によって漁獲された50尾を用いた（図. 2, 表. 1, 2）。養成ホンモロコ標本は、試験池から採集し実験に供するまで -30°C で冷凍保存した。また、天然ホンモロコ標本は、採集地から生かしたまま実験室に持ち帰り実験に供するまで -30°C で冷凍保存した。冷凍標本から肝臓および筋肉の酵素抽出液を作製し、その上澄み液を電気泳動分析に供した。

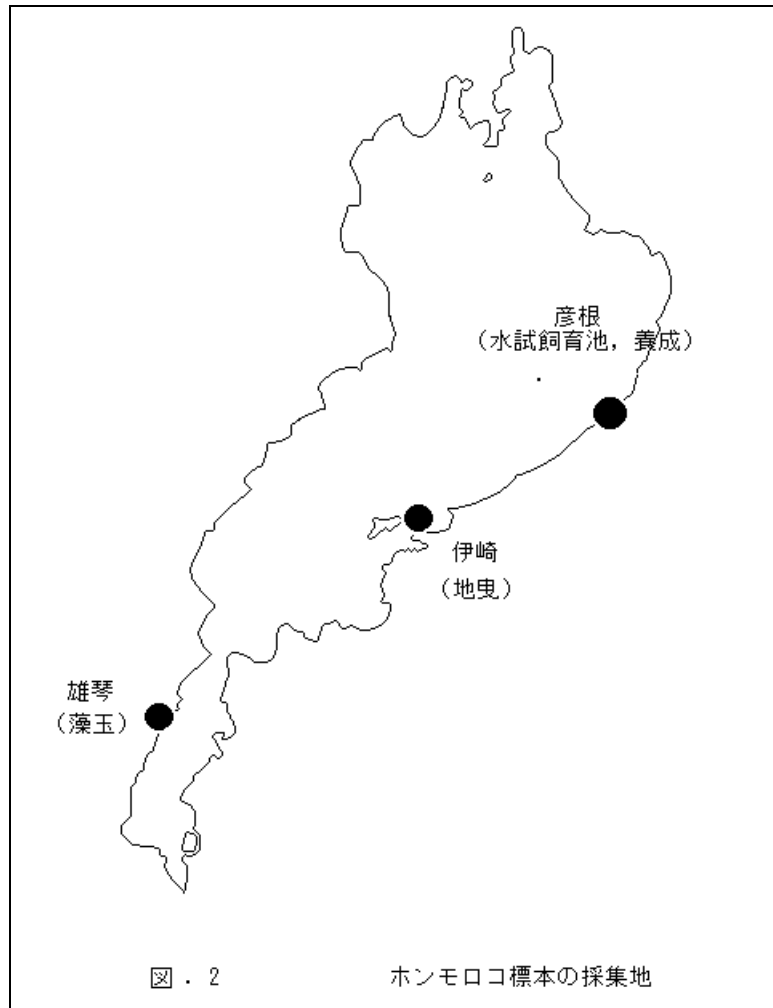


表. 1 電気泳動分析に供した養成ホンモロコ

飼育池 (m ²)	取揚年月日	年齢	個体数	体長範囲 (mm)
7B-4 (40m ²)	1987. 10. 21.	0 ⁺	31	41. 4~69. 4
2-1 (43m ²)	1987. 10. 27.	1 ⁺	36	51. 9~94. 9
2-3 (43m ²)	1987. 10. 22.	1 ⁺	23	58. 9~86. 6
2-4 (43m ²)	1987. 10. 22.	1 ⁺	31	70. 1~92. 9
3-4 (43m ²)	1987. 11. 10.	2 ⁺	21	72. 6~94. 3
3-5 (43m ²)	1987. 11. 9.	2 ⁺	36	73. 3~99. 5

表. 2 電気泳動分析に供した天然ホンモロコ

漁獲場所	漁獲年月日	年齢	個体数	体長範囲(mm)
能登川町 伊崎地先	1987. 10. 9.	?	51	52. 7~83. 3
雄琴地先	1988. 5. ~6.	?	50	63. 6~98. 7
計			101	

肝臓および筋肉を取り出すために、まず魚体を流水中で解凍した。その後、肝臓全量と筋肉約0. 2 gを切り取った。これらの組織は眼科用ハサミで細かく切り刻み、これに約半量~等量の蒸留水を加えて約1時間冷蔵庫内で静置させ酵素抽出を行った。その後、その上澄み液を3 mm×9 mmまたは4 mm×4 mmのろ紙片に浸み込ませ電気泳動に供した。

電気泳動法は水平式デンブングル法を用いた。緩衝液はクエン酸-アミノプロピルモルホリン緩衝液(C-A PM緩衝液, pH 6. 0)とトリス-ホウ酸-EDTA 2 Na緩衝液(TBE緩衝液, pH 8. 7)の2種類を用いた。

デンブングル調整にあたって、加水分解デンブun (Connaught Medical Research Laboratories 社製)とカタクリ粉の混合物に前記の緩衝液を加え、ゲル濃度が15%になるようにした。カタクリ粉を混合すると、ゲル粘度が高まりゲルの破損やひび割れが防げる。加水分解デンブunとカタクリ粉の混合割合は7:5とした。

通電量はC-A PM緩衝液およびTBE緩衝液ともにゲル断面当り3 mA/cm²とし、約4時間泳動を行った。電気泳動は約5℃の冷蔵庫内で行い、ゲルの発熱による酵素の失活を防ぐため、氷水を入れた金属製バットをゲル上に乗せ冷却した。

電気泳動後、ゲルを厚さ1 mmずつにスライスし、種々の酵素を特異的に染色した。表. 3に染色に用いた酵素、分析した組織、緩衝液および染色法の出典を示した。

表. 3 電気泳動分析に用いた酵素、組織、緩衝液及び染色方法

酵素名(略語及び酵素番号)	遺伝子座記号	分析に用いた組織	緩衝液	染色方法
乳酸脱水素酵素(LDH, 1. 1. 1. 27)	<i>Ldh-1</i>	白筋	C-APM	Numachi (1970)
	<i>Ldh-2</i>	白筋	C-APM	Numachi (1970)
	<i>Ldh-3</i>	白筋	C-APM	Numachi (1970)
	<i>Ldh-4</i>	白筋	C-APM	Numachi (1970)
	<i>Ldh-5</i>	白筋	C-APM	Numachi (1970)
リンゴ酸脱水素酵素(MDH, 1. 1. 1. 37)	<i>Mdh-1</i>	白筋	C-APM	Numachi (1970)
	<i>Mdh-2</i>	白筋	C-APM	Numachi (1970)
	<i>Mdh-3</i>	白筋	C-APM	Numachi (1970)
α-グリセロリン酸脱水素酵素 (α-GPD, 1. 1. 1. 8)	<i>α-Gpd</i>	白筋, 肝臓	C-APM	Numachi (1971)
ソルビトール脱水素酵素(SDH, 1. 1. 1. 14)	不明	白筋, 肝臓	C-APM	Shaw and Prasad(1970)
イソクエン酸脱水素酵素(IDH, 1. 1. 1. 42)	不明	白筋, 肝臓	C-APM	Taniguchi and Numachi (1978)
グルコース・フォスフェイト・イソメラーゼ (GPI, 5. 3. 1. 9)	不明	白筋, 肝臓	C-APM	Shaw and Prasad(1970)
6-フォスフォグルコン酸脱水素酵素 (6-PGD, 1. 1. 1. 44)	<i>6-Pgd</i>	肝臓	C-APM	Taniguchi and Numachi (1978)
アルコール脱水素酵素(ADH, 1. 1. 1. 1)	<i>Adh</i>	肝臓	C-APM	Taniguchi et al. (1978)
マリック・エンザイム(ME, 1. 1. 1. 40)	<i>Me</i>	白筋	TBE	Ayala et al. (1972)
スーパーオキシイト・ディスムターゼ (SOD, 1. 15. 1. 1)	<i>Sod</i>	肝臓	C-APM	Numachi (1972)

解析方法としては、まず各酵素の泳動像から、その酵素を支配している遺伝子座の数と遺伝子型の種類を読み取り(図. 3)、次に標本ごとに各遺伝型の出現尾数を求め、その値から対立遺伝子頻度を算出した。なお、最も出現尾数の多い遺伝子型をAA遺伝子型とし、他の遺伝子型はBB、CC等と随時名づけた。

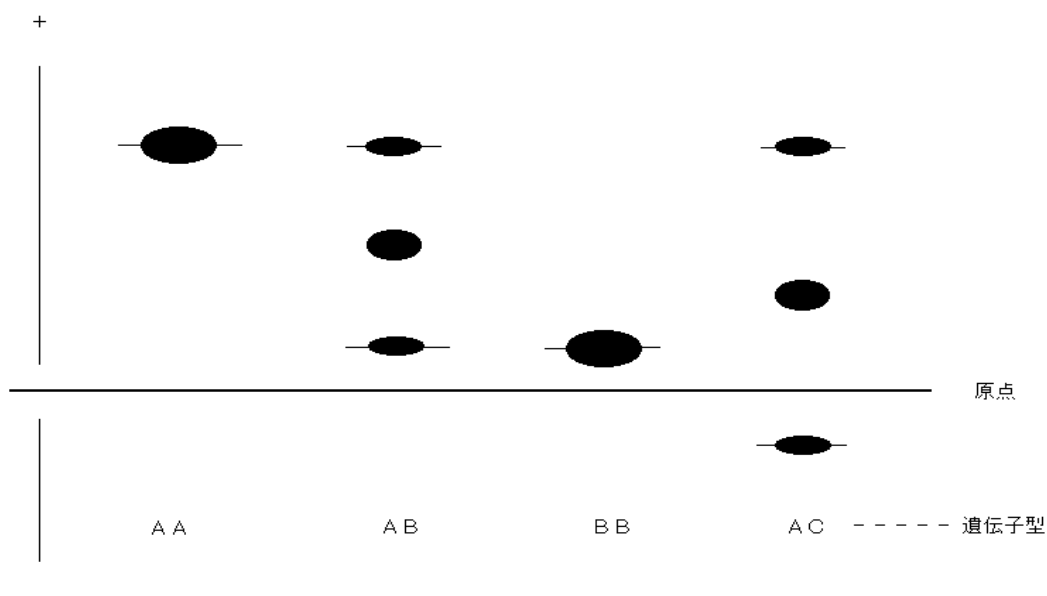


図. 3 ホンモロコの肝臓における6-PGD遺伝子座のアイソザイム泳動パターン

養成および天然集団（雄琴、伊崎）の接合体頻度の分布が任意交配から予期されるところ（ハーディ・ワインベルグの法則）と適合するかどうか χ^2 検定で検討した。さらに、各集団間の対立遺伝子頻度の差の有意性を判定するため、異質性に関する χ^2 検定を行った。また、養成集団の3世代（0才魚、1才魚および2才魚）間の異質性も検討した。

養成および天然集団の平均ヘテロ接合体率の観察値と期待値を用いて近交係数（F）を算出し、両者の値を比較検討した。

次に、3集団（養成および天然2集団〔雄琴、伊崎〕）が互いにどの程度遺伝的に異なっているのかを推定するため、共通して読み取りのできた10遺伝子座の対立遺伝子頻度を用いて根井（1972）の遺伝距離（D）を算出した。また、3集団の遺伝的類縁関係を検討するため、遺伝距離（D）の値を用いてUPGMA法（比加重双群比較法、Sneath and Sokal, 1973）による枝分かれ図（デンドログラム）を作成した。

最後に、養成集団の成長と最も多型的であった6-Pgd遺伝子座の遺伝子型および対立遺伝子との関連性を検討した。

藻玉漁法^{*)}：ホンモロコが水草や柳の根に入り込んで産卵する習性を利用した漁法で、水草やシュロ皮等の産卵基体となるものを、籠につめて水中に吊るし、中に入った魚をたも網ですくったり、また、もんどの入り口にその産卵基体をつけておびきよせたりする。産卵親魚が効率良く漁獲されるため、現在滋賀県漁業調整規則により禁止漁法となっているが、増殖用親魚確保のため当協会と県漁業協同組合連合会に対し特別採捕許可を県知事が出している。

結果および考察

1. アイソザイム遺伝子頻度

養成および天然2集団（雄琴、伊崎）の推定対立遺伝子頻度は、表. 4に示した。養成集団と天然2集団間において、共通して読み取りのできた10遺伝子座中（6-Pgd, α -Gpd, Ldh-1~5 および Mdh-1~3）、対立遺伝子頻度が最も異なっていた遺伝子座は、6-Pgd でその差は0.221~0.246であった。また、天然2集団間では、共通して読み取りのできた10遺伝子座の対立遺伝子頻度には、ほとんど差はみられなかった。

表. 4 養成及び天然ホンモロコシ集団の13遺伝子座における対立遺伝子頻度（続く） その1

遺伝子座	対立遺伝子	天然ホンモロコシ集団		養成ホンモロコシ集団
		雄琴(1988.5.~6.) N=50	伊崎(1987.10.9.) N=51	(0 ⁺ +1 ⁺ +2 ⁺) N=178
6-Pgd	a	0.780	0.755	0.534
	b	0.200	0.245	0.466
	c	0.020	-	-
α -Gpd	a	0.990	0.990	0.989
	b	0.010	0.010	0.011
Ldh-1	a	1.000	0.990	1.000
	b	-	0.010	-
	c	-	-	-
Ldh-2	a	0.990	0.990	0.941
	b	0.010	-	0.059
	c	-	0.010	-
	d	-	-	-
	e	-	-	-
Ldh-3	a	0.980	0.990	0.941
	b	0.010	-	0.059
	c	0.010	-	-
	d	-	0.010	-
Ldh-4	a	0.980	0.990	0.941
	b	0.010	-	0.059
	c	0.010	0.010	-
Ldh-5	a	0.980	1.000	0.941
	b	0.010	-	0.059
	c	0.010	-	-

表. 4 養成及び天然ホンモロコ集団の13遺伝子座における対立遺伝子頻度 その2

遺伝子座	対立遺伝子	天然ホンモロコ集団		養成ホンモロコ集団
		雄琴(1988.5.~6.) N=50	伊崎(1987.10.9.) N=51	(0 ⁺ +1 ⁺ +2 ⁺) N=178
<i>Mdh-1</i>	a	1.000	1.000	1.000
<i>Mdh-2</i>	a	1.000	1.000	1.000
<i>Mdh-3</i>	a	1.000	0.990	1.000
	b	-	0.010	-
<i>Adh</i>	a	0.940		
	b	0.010		
	c	0.030		
	d	0.010		
	e	0.010		
<i>Me</i>	a	0.870		
	b	0.130		
<i>Sod</i>	a	1.000		
	b	-		

2. 集団の多型的遺伝子座におけるハーディ・ワインベルグ平衡からのずれの χ^2 検定および異質性に関する χ^2 検定

1) 養成集団

多型を示した *Ldh-5* および *6-Pgd* の2遺伝子座について、表現型(遺伝子型)分布、対立遺伝子 a、b の頻度を世代(0才魚、1才魚、2才魚)別に検討した結果、表現型の観察値とハーディ・ワインベルグの平衡式に基づく期待値は χ^2 値(*Ldh-5* : $\chi^2=0.147\sim 0.311$; *6-Pgd* : $\chi^2=0.451\sim 4.424$)により極めてよく適合していると判断される(表. 5)。したがって、各世代が単一のメンデル集団に由来していることが読みとれる。

次に、多型的遺伝子座 *Ldh-5* および *6-Pgd* において、世代間の対立遺伝子頻度の差の有意性を判定するため、異質性に関する χ^2 検定を行った。その結果、世代間で対立遺伝子頻度の変動は認められず(*Ldh-5* : $\chi^2=0.078$, d. f. =2, $0.95 < P < 0.98$; *6-Pgd* : $\chi^2=3.122$, d. f. =2, $0.20 < P < 0.30$)、これらのサンプルは異質ではなく、対立遺伝子頻度は代を重ねても変化しない、というハーディ・ワインベルグの法則と一致した(表. 5)。

表. 5 養成ホモロコ集団の *Ldh-5* 及び *6-Pgd* 遺伝子座の多型についての Hardy-Weinberg Proportion の適合状態と各世代の均一性

遺伝子座	年齢	遺伝子型			個体数(N)	χ^2 値 (d. f. =1)	対立遺伝子頻度	
		AA 型	AB 型	BB 型				
<i>Ldh-5</i>	養成ホモロコ 0 ⁺	観察値	27	4	0	31	0.147	$q^A=0.935, q^B=0.065$
		期待値	(27.1)	(3.8)	(0.1)	(31.0)	0.70	$P<0.80$
	養成ホモロコ 1 ⁺	観察値	80	10	0	90	0.311	$q^A=0.944, q^B=0.056$
		期待値	(80.2)	(9.5)	(0.3)	(90.0)	0.50	$P<0.70$
	養成ホモロコ 2 ⁺	観察値	50	7	0	57	0.244	$q^A=0.939, q^B=0.061$
		期待値	(50.3)	(6.5)	(0.2)	(57.0)	0.50	$P<0.70$
計[養成ホモロコ(0 ⁺ +1 ⁺ +2 ⁺)]		観察値	157	21	0	178	0.699	$q^A=0.941, q^B=0.059$
		期待値	(157.6)	(19.8)	(0.6)	(178.0)	0.30	$P<0.50$
3 世代間における不均一性					$\chi^2 = 0.078$	d. f. = 2	$0.95 < P < 0.98$	

遺伝子座	年齢	遺伝子型			個体数(N)	χ^2 値 (d. f. =1)	対立遺伝子頻度	
		AA 型	AB 型	BB 型				
<i>6-Pgd</i>	養成ホモロコ 0 ⁺	観察値	3	21	7	31	4.424	$q^A=0.435, q^B=0.565$
		期待値	(5.9)	(15.2)	(9.9)	(31.0)	0.02	$P<0.05$
	養成ホモロコ 1 ⁺	観察値	28	41	20	89	0.451	$q^A=0.545, q^B=0.455$
		期待値	(26.4)	(44.1)	(18.4)	(88.9)	0.50	$P<0.70$
	養成ホモロコ 2 ⁺	観察値	20	25	12	57	0.631	$q^A=0.570, q^B=0.430$
		期待値	(18.5)	(27.9)	(10.5)	(56.9)	0.30	$P<0.50$
計[養成ホモロコ(0 ⁺ +1 ⁺ +2 ⁺)]		観察値	51	87	39	177	0.027	$q^A=0.534, q^B=0.466$
		期待値	(50.5)	(88.1)	(38.4)	(177.0)	0.80	$P<0.90$
3 世代間における不均一性					$\chi^2 = 3.122$	d. f. = 2	$0.20 < P < 0.30$	

2) 天然集団

天然 2 集団 (雄琴、伊崎) で、多型を示した *6-Pgd* 遺伝子座について、表現型の観察値と期待値は χ^2 値 (雄琴: $\chi^2=1.219, d. f. =1, 0.20 < P < 0.30$; 伊崎: $\chi^2=0.002, d. f. =1, 0.95 < P < 0.98$) により極めてよく適合しており、有意差はみられなかった (表. 6)。したがって、2 標本群は異集団の混合、交雑または近交などの影響のない理想的なメンデル集団から採集されたと考えられる。

次に、多型の遺伝子座 *6-Pgd* において、雄琴および伊崎の両標本の対立遺伝子頻度の差の有意性を判定するため、異質性に関する χ^2 検定を行った。その結果、両標本の χ^2 値 ($\chi^2=1.872, d. f. =1, 0.10 < P < 0.20$) に有意性は認められなかった (表. 6)。したがって、天然集団はそれらの標本群が雄琴と伊崎という地理的に離れた地域から採集されているにもかかわらず、遺伝的には均質と判定されよう。

表. 6 天然ホンモロコ 2 集団 (雄琴地先及び伊崎地先) の 6-Pgd 遺伝子座の多型についての Hardy-Weinberg Proportion の適合状態と 2 集団間の均一性

遺伝子座	集団	遺伝子型						個体数 (N)	χ^2 値	対立遺伝子頻度
		AA 型	AB 型	AC 型	BB 型	BC 型	CC 型			
6-Pgd	天然ホンモロコ (雄琴地先)	観察値 31	14	2	3	0	0	50	1.219	$q^A=0.780, q^B=0.200,$ $q^C=0.020$
		期待値 (30.4)	(15.6)	(1.6)	(2.0)	(0.4)	(0.0)	(50.0)		
6-Pgd	天然ホンモロコ (伊崎地先)	観察値 29	19	0	3	0	0	51	0.002	$q^A=0.755, q^B=0.245,$ $q^C=0.000$
		期待値 (29.1)	(18.9)	(0.0)	(3.1)	(0.0)	(0.0)	(51.1)		
計 (雄琴+伊崎)		観察値 60	33	2	6	0	0	101	0.947	$q^A=0.767, q^B=0.223,$ $q^C=0.010$
		期待値 (59.4)	(34.6)	(1.5)	(5.0)	(0.5)	(0.0)	(101.0)		
2 集団間における不均一性		$\chi^2 = 1.872$						d. f. = 1	$0.10 < P < 0.20$	

3) 養成集団と天然 2 集団 (雄琴、伊崎)

養成集団と天然 2 集団との間についても、個々の標本群間の対立遺伝子頻度の差の有意性を χ^2 検定により判定した (表. 7、8)。その結果、最も多型的であった 6-Pgd 遺伝子座について、養成および天然の各々 2 集団 (雄琴、伊崎) 間で対立遺伝子頻度の差が有意と判定された (養成と雄琴: $\chi^2=64.396, d. f.=1, P<0.001$; 養成と伊崎: $\chi^2=59.994, d. f.=1, P<0.001$)。すなわち、養成集団と天然の各々 2 集団との間は、均質ではなく強い遺伝的独立性が示唆された。

表. 7 養成及び天然ホンモロコ集団 (雄琴地先) の 6-Pgd 遺伝子座の多型についての Hardy-Weinberg Proportion の適合状態と 2 集団間の均一性

遺伝子座	集団	遺伝子型						個体数 (N)	χ^2 値	対立遺伝子頻度
		AA 型	AB 型	AC 型	BB 型	BC 型	CC 型			
6-Pgd	養成ホンモロコ (0 ⁺ +1 ⁺ +2 ⁺)	観察値 51	87	0	39	0	0	177	0.027	$q^A=0.534, q^B=0.466,$ $q^C=0.000$
		期待値 (50.5)	(88.1)	(0.0)	(38.4)	(0.0)	(0.0)	(177.0)		
6-Pgd	天然ホンモロコ (雄琴地先)	観察値 31	14	2	3	0	0	50	1.219	$q^A=0.780, q^B=0.200,$ $q^C=0.020$
		期待値 (30.4)	(15.6)	(1.6)	(2.0)	(0.4)	(0.0)	(50.0)		
計 (養成+天然)		観察値 82	101	2	42	0	0	227	2.632	$q^A=0.588, q^B=0.408,$ $q^C=0.004$
		期待値 (78.5)	(108.9)	(1.1)	(37.8)	(0.7)	(0.0)	(227.0)		
2 集団間における不均一性		$\chi^2 = 64.396$						d. f. = 1	$P < 0.001$	

表. 8 養成及び天然ホソゴキ集合団(伊崎地先)の *6-Pgd* 遺伝子座の多型についての Hardy-Weinberg Proportion の適合状態と 2 集団間の均一性

遺伝子座	集団	遺伝子型			個体数 (N)	χ^2 値(d. f. =1)	対立遺伝子頻度	
		AA 型	AB 型	BB 型				
<i>6-Pgd</i>	養成ホソゴキ	観察値	51	87	39	177	0.027	$q^A=0.534, q^B=0.466$
	(0 ⁺ +1 ⁺ +2 ⁺)	期待値	(50.5)	(88.1)	(38.4)	(177.0)	0.80	$P < 0.90$
<i>6-Pgd</i>	天然ホソゴキ (伊崎地先)	観察値	29	19	3	51	0.002	$q^A=0.755, q^B=0.245$
		期待値	(29.1)	(18.9)	(3.1)	(51.1)	0.95	$P < 0.98$
計(養成+天然)		観察値	80	106	42	228	0.434	$q^A=0.583, q^B=0.417$
		期待値	(77.5)	(110.9)	(39.6)	(228.0)	0.50	$P < 0.70$
2 集団間における不均一性		$\chi^2 =$	59.994			d. f. =	1	$P < 0.001$

3. 遺伝的変異性 (平均ヘテロ接合体率と近交係数)

集団の遺伝的変異性をみるため、対立遺伝子頻度から平均ヘテロ接合体率の期待値 (H_e) および遺伝子型の分布から平均ヘテロ接合体率の観察値 (H_o) を算出した。養成集団の平均ヘテロ接合体率の期待値 (H_e) は 0.093~0.101 に分布し、全体で 0.096 であった (表. 9)。また、天然集団の平均ヘテロ接合体率の期待値 (H_e) は、雄琴が 0.065、伊崎が 0.049 であった (表. 10)。Fujio and Kato (1979) は 8 目 4 1 種の魚類について遺伝的変異性を調べ、その平均ヘテロ接合体率は平均 0.059 ± 0.007 であると報告している。この値と本報告の結果と比較すると、養成集団は大きく、天然集団は同程度であった。

次に、平均ヘテロ接合体率の観察値 (H_o) と期待値 (H_e) から近交係数 (F) = 1 - (H_o/H_e) を求めた。養成集団の F は -0.218~0.020、集団全体 (0 才魚、1 才魚、2 才魚) としては -0.031 で、ヘテロ過剰の傾向が認められ変異の減退 (ホモ過剰) は起こっていないと判断される (表. 9)。天然集団の F は雄琴、伊崎の両標本とも 0.000 であり、ホモ接合体過剰やヘテロ接合体過剰の現象は認められなかった (表. 10)。したがって、近交係数 (F) から、両標本は異集団の混合、交雑または近交などの影響のない理想的なメンデル集団から採集されたと考えられる。また、異集団の混合、近交交配などがあれば、近交係数 (F) は 0 以上の値となるが、養成集団の場合、-0.031 と低く、近交は示唆されなかった。

表. 9 養成ホンモロコ集団の平均ヘテロ接合体率と近交係数

	年齢	平均ヘテロ接合体率		近交係数* (F)
		観察値 (Ho)	期待値 (He)	
養成ホンモロコ	0 ⁺	0.123	0.101	-0.218
	1 ⁺	0.092	0.093	0.011
	2 ⁺	0.096	0.098	0.020
計[養成ホンモロコ(0 ⁺ +1 ⁺ +2 ⁺)]		0.099	0.096	-0.031

*近交係数(F)=1-(ヘテロ型の観察値/ヘテロ型の期待値)

表. 10 天然ホンモロコ集団の平均ヘテロ接合体率と近交係数

漁獲場所	漁獲年月日	年齢	平均ヘテロ接合体率		近交係数* (F)
			観察値 (Ho)	期待値 (He)	
伊崎地先	1987.10.9.	?	0.049	0.049	0.000
雄琴地先	1988.5.~6.	?	0.065	0.065	0.000

*近交係数(F)=1-(ヘテロ型の観察値/ヘテロ型の期待値)

4. 集団間の遺伝距離 (D値)

養成および天然2集団(雄琴、伊崎)において、共通して読み取りのできた10遺伝子座の対立遺伝子頻度の値を用いて、各々3集団間の遺伝距離(D)を算出し、それらを表. 11にまとめた。天然2集団間のD値は0.0003と著しく小さく、地理的な差異はほとんどなかった(集団間でのD値は一般に0.01以下、亜種間で0.1、種間で0.2~1以上が一般的な値であるが、生物の種類で差がある)。また、天然の各々2集団と養成集団との間のD値は、0.0063~0.0077(平均0.0070)であった。これらのD値を用いて全標本群間の類似度を枝分かれ図(デンドログラム)に表したのが図. 4である。

図. 4から、養成集団と天然2集団との間の遺伝距離(D)は、天然2集団間のD値(0.0003)と比べて、0.0070と著しく大きいことがわかる。このD値(0.0070)は、アユの両側回遊型と陸封型との間のDの平均値0.0035(谷口他、1983)よりも大きい。このような養成と天然との間の遺伝的差異は、通常親魚集団が少ないときに生じるビン首効果を含む対立遺伝子頻度の機会的浮動でよく説明され(木村、1960)、マダイやクロダイでは実際にそのような現象が観察されている(谷口他、1980)。しかし、ホンモロコの場合、採卵に用いる親魚数(数千尾~数万尾の親魚数で自然採卵)は海産魚の場合に比べれば著しく多く、このような急激な変化を機会的遺伝子浮動で説明することは困難であるように思われる。ただ、ホンモロコ親魚養成に際し、各世代で病気による斃死がかなりあるので、それに関連した変化である可能性が考えられる。遺伝因子と魚病については、詳しい研究が今後望まれる。

表. 11 ホンモロコの地方集団間の遺伝距離 (D)

	雄琴地先	伊崎地先	滋賀水試飼育池 (養成ホンモロコ)
雄琴	—	0.0003	0.0077
伊崎		—	0.0063
水試			—

注) 遺伝距離 (D) の値は、0 から ∞ の間をとり、値が大きいほど遺伝的にかけ離れていることを示す。

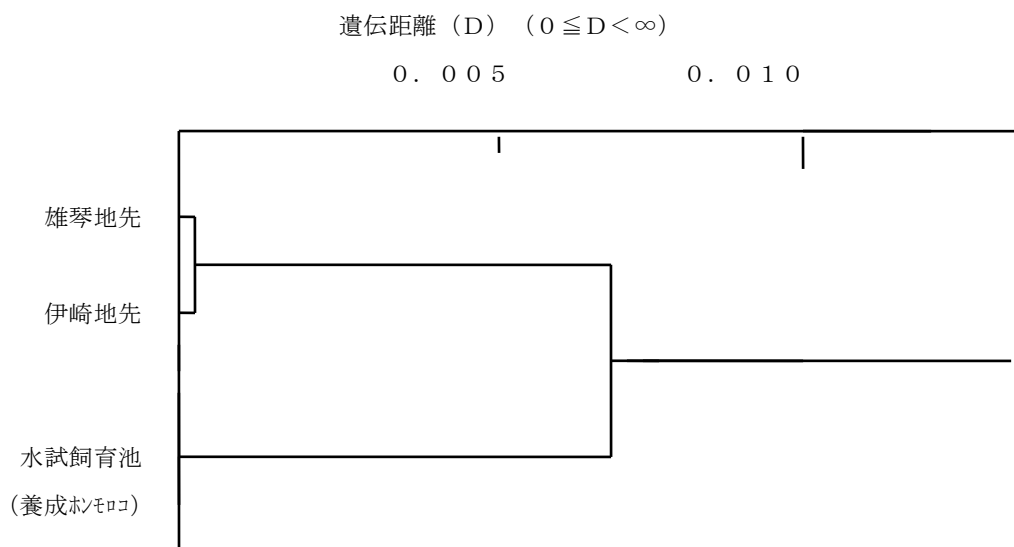


図. 4 ホンモロコの地方集団間の枝分かれ図 (UPGMA法より)
(デンドログラム)

5. 養成集団の成長と *6-Pgd* 遺伝子座の遺伝子型および対立遺伝子との関連性

養殖魚や放流用種苗は人間の管理下で飼育されるため、体色や体長などの経済形質が特定の遺伝子型および対立遺伝子と関連がある場合、その遺伝子型の個体を大量に生産することで、より高い経済性をもたせられる可能性がある。そこで、養成集団の成長と最も多型的であった *6-Pgd* 遺伝子座の遺伝子型および対立遺伝子との関連性を検討した。

養成集団における *6-Pgd* 遺伝子座のホモ型とヘテロ型の体長、体重の違いを図. 5 に示す。平均体長では、ホモ、ヘテロの差は0才魚でホモ型 57.2mm、ヘテロ型 57.6mm の 0.4mm、1才魚でホモ型 78.9mm、ヘテロ型 78.6mm の 0.3mm、2才魚でホモ型 85.0mm、ヘテロ型 85.8mm の 0.8mm であった。また、平均体重では、ホモ、ヘテロの差は0才魚でホモ型 3.2g、ヘテロ型 3.3g の 0.1g、1才魚でホモ型 9.4g、ヘテロ型 9.0g の 0.4g、2才魚でホモ型 11.5g、ヘテロ型 11.4g の 0.1g であった。このように、体長、体重ともホモ型、ヘテロ型による差は、非常にわずかであった。それらの差を分散分析により検定した結果、F値は非常に小さく統計的有意差は認められなかった (表. 12)。

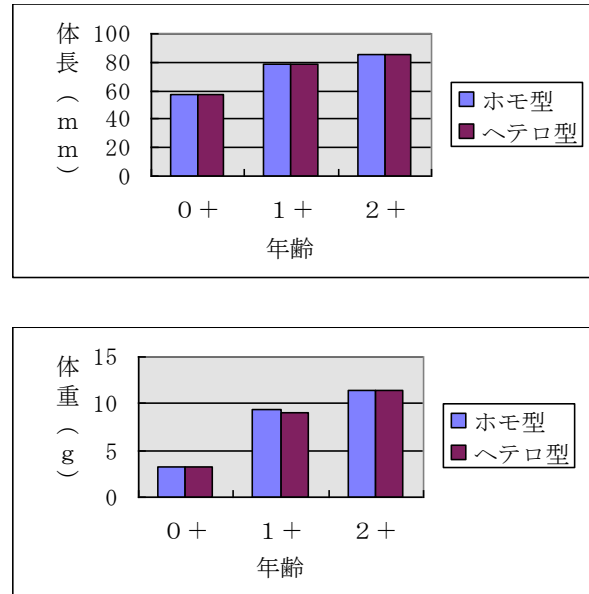


図. 5 養成ホモ集団の *6-Pgd* 遺伝子座の遺伝子型と体長、体重の関係

表. 12 養成ホモ集団の *6-Pgd* 遺伝子座の遺伝子型間における体長、体重の分散分析

年齢	変動要因	体 長				体 重			
		平方和	自由度	平均平方和	F	平方和	自由度	平均平方和	F
0 ⁺	ホ,ヘロ間	1.08	1	1.08	0.03	0.18	1	0.18	0.19
	ホ,ヘロ内	1037.66	29	35.78		27.63	29	0.95	
1 ⁺	ホ,ヘロ間	1.70	1	1.70	0.03	2.88	1	2.88	0.35
	ホ,ヘロ内	4755.39	88	54.04		729.45	88	8.29	
2 ⁺	ホ,ヘロ間	8.80	1	8.80	0.19	0.20	1	0.20	0.02
	ホ,ヘロ内	2597.72	55	47.23		450.67	55	8.19	

次に、ホモ型のAA型とBB型の個体の成長に差があれば、それは集団の遺伝子頻度を変化させることになる。そこで、AA型とBB型の体長、体重の違いを調べ、a、bの対立遺伝子の違いとして図. 6に示した。平均体長では、対立遺伝子a、bの差は0才魚でa 53.8mm、b 58.6mmの4.8mm、1才魚でa 80.3mm、b 76.9mmの3.4mm、2才魚でa 85.9mm、b 83.5mmの2.4mmであった。また、平均体重では、対立遺伝子a、bの差は0才魚でa 2.6g、b 3.4gの0.8g、1才魚でa 9.8g、b 8.7gの1.1g、2才魚でa 11.9g、b 10.7gの1.2gであった。それらの差を分散分析により検定すると、表. 13に示すように各世代(0才魚、1才魚、2才魚)の体長、体重で有意差は認められなかった。すなわち、各世代でみられたホモ型、ヘテロ型および対立遺伝子a、bによる体長、体重の差は偶然によるもので、実際には遺伝子型間、対立遺伝子間に成長の差はほとんどないと考えられる。

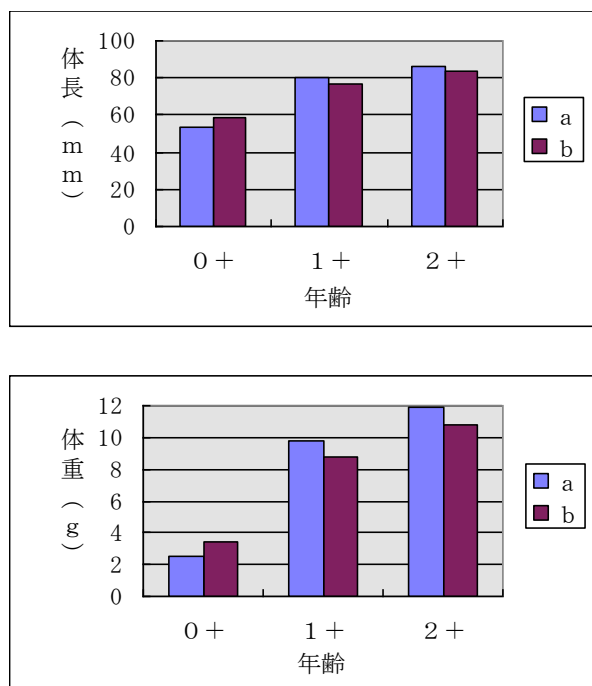


図. 6 養成ホンモロコ集団の *6-Pgd* 遺伝子座の対立遺伝子と体長、体重の関係

表. 13 養成ホンモロコ集団の *6-Pgd* 遺伝子座の対立遺伝子間における体長、体重の分散分析

年齢	変動要因	体 長				体 重			
		平方和	自由度	平均平方和	F	平方和	自由度	平均平方和	F
0 ⁺	A、B間	47.73	1	47.73	2.90	1.46	1	1.46	2.86
	A、B内	131.85	8	16.48		4.11	8	0.51	
1 ⁺	A、B間	128.16	1	128.16	2.27	12.77	1	12.77	1.55
	A、B内	2598.95	46	56.50		378.41	46	8.23	
2 ⁺	A、B間	43.60	1	43.60	0.85	10.69	1	10.69	1.16
	A、B内	1545.87	30	51.53		275.77	30	9.19	

6. 今後の問題点

天然集団と異なった遺伝子組成をもつ集団を大量に放流した影響や、種苗生産における特定遺伝子型の利用法などについては今後の研究が望まれる。そのためには、より多くの水域における天然ホンモロコ集団の遺伝的特性を精査する必要がある。

要約

養成および天然ホンモロコの集団構造を遺伝学的に明らかにするために、水平式デンブengel電気泳動法によってアイソザイム分析を行った。その結果を以下に示す。

1. 天然2集団（雄琴および伊崎）と養成集団との間において、10遺伝子座中、対立遺伝子頻度が最も異なっていた遺伝子座は6-Pgdで、その頻度の差は0.221~0.246であった。
2. ハーディ・ワインベルグ平衡からのずれの χ^2 検定の結果より、養成集団の各世代（0才魚、1才魚、2才魚）は単一のメンデル集団に由来していると判断された。また、異質性に関する χ^2 検定より、世代間の対立遺伝子頻度の変動は認められなかった。
3. ハーディ・ワインベルグ平衡からのずれの χ^2 検定の結果より、天然2集団は異集団の混合、交雑または近交などの影響のない理想的なメンデル集団から採集されたと考えられた。また、異質性に関する χ^2 検定より、天然2集団は地理的に離れた地域から採集されているにもかかわらず、遺伝的には均質と判定された。
4. 異質性に関する χ^2 検定より、養成集団と天然2集団との間は均質ではなく、強い遺伝的独立性が示唆された。
5. 養殖集団の平均ヘテロ接合体率の期待値（He）は、0.093~0.101に分布し、集団全体（0才魚、1才魚、2才魚）で0.096であった。天然集団の平均ヘテロ接合体率の期待値（He）は、雄琴が0.065、伊崎が0.049であった。
6. 養成集団の近交係数（F）は、-0.218~0.020、集団全体としては-0.031でヘテロ過剰の傾向が認められ、変異の減退（ホモ過剰）は起こっていないと判断された。天然集団の近交係数（F）は、雄琴、伊崎の両標本とも0.000であり、ホモ接合体過剰やヘテロ接合体過剰の現象は認められなかった。
7. 10遺伝子座を指標として調べた天然2集団間の遺伝距離（D）は、0.0003であった。また、養成集団と天然2集団との間の遺伝距離（D）は、平均0.0070（0.0063~0.0077）であった。
8. 養成集団の成長と6-Pgd遺伝子座の遺伝子型および対立遺伝子との関連性を検討した。

謝辞

本試験調査を遂行するにあたり、施設、実験器具等の提供および多大なる協力の労をとられた滋賀県水産試験場長をはじめとする職員の方々ならびに天然ホンモロコの採集に協力いただいた大津および沖島の両漁業協同組合の組合員の方々に対しまして、深甚なる感謝の意を表します。

引用および参考文献

- Ayala, F. J., J. R. Powell, M. L. Tracey, C. A. Mourao and S. Perez-Salas. 1972. Enzyme variability in the *Drosophila willistonii* group. IV. Genetic variation in natural populations of *Drosophila willistonii*. *Genetics*, 70:113-139.
- Clayton, J. W. and D. N. Tretiak. 1972. Aminocitrate buffers for pH control in starch gel electrophoresis. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 29 (8):1169-1172.
- 藤尾芳久. 1985. アイソザイム分析手法による魚介類の遺伝的特性の解明に関する研究. 農林水産省特別試験研究費補助金による研究報告書: pp. 30.
- 藤尾芳久・佐々木信行・佐々木實・小金澤昭光. 1985. ヒラメのイソクエン酸脱水素酵素アイソザイムによる自然集団と放流集団との差異. *東北水研研報*. 47:51-57.
- Fujio, Y. and Y. Kato. 1973. Genetic variation in fish populations. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 45:1169-1178.
- 木村資生. 1960. 集団遺伝学概論, 培風館, 東京: pp. 312.
- Nei, M. 1972. Genetic distance between populations, *Amer. Nat.*, 106 (949):283-292.
- Nei, M. 1975. *Molecular Population Genetics and Evolution*. North-Holland, Publication Co., Amsterdam: pp. 288.
- Numachi, K. 1970. Lactate and malate dehydrogenase isozyme patterns in fish and marine mammals. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 36 (10):1067-1077.
- Numachi, K. 1971. Genetic polymorphism of α -glycerophosphate dehydrogenase in saury, *Cololabis saira*-I. Seven variant forms and genetic control. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 37 (8):755-760.
- Numachi, K. 1972. Genetic polymorphism of tetrazolium oxidase in black rockfish. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 38 (7):789.
- Shaw, C. R. and R. Prasad. 1970. Starch gel electrophoresis of enzymes—a compilation of recipes. *Biochem. Genet.*, 4:297-320.
- Sneath, P. H. A. and R. R. Sokal. 1973. *Principles of Numerical Taxonomy*. W. H. Freeman and Co., San Francisco, 573 pp.
- Taniguchi, N. and K. Numachi. 1978. Genetic variation of 6-phosphogluconate dehydrogenase, isocitrate dehydrogenase and glutamicoxaloacetic tr-

ansaminase in the liver of Japanese eel. Bull.
Japan. Soc. Sci. Fish., 44 (12) : 1351-1355.

谷口順彦・岡田容典. 1980. マダイの生化学的多型に関する遺伝学的研究. 日水誌, 46 (4) :
437-443.

谷口順彦・岡田容典・宮崎嘉弘. 1978. ニベの種族判別に関する研究. 高知大水実研報, 3 : 19-
30.

谷口順彦・関伸吾・稲田善和. 1983. 両側回遊型、陸封型および人工採苗アユ集団の遺伝変異保有量と
集団間の分化について. 日水誌, 49 (11) : 1655-1663.