

アマゴの育種に関する研究—IV

同一起源の親魚群より作出したバー系（河川残留型）及び
スモルト系（降海型）アマゴの遺伝的特性について

後藤 功一

Studies on the Breeding of Amago Salmon, *Oncorhynchus masou ishikawae*- IV

Genic Variability, the Fluvial Form and the Sea-run Form of
Amago Salmon from the Same Origin

Kouichi GOTOH

アマゴは孵化後1年目の秋期に河川残留型（バー）と降海型（スモルト）に相分化し¹⁾、スモルトの大部分は降海する。このようなことから、放流資源を有効に活用するためには、上・中流域では河川残留型の、下流域には降海型の種苗というように、各々の漁場の特性にあった種苗を放流することが望まれている。このため、アマゴの育種は、河川残留系統（以下バー系統）と降海系統（以下スモルト系統）の固定を目指して行われてきた。

この育種目標に対する選択形質としては、主に相分化形質に着目して行われてきた。この形質は、閾値形質に分類され、環境の影響に左右されやすいため、遺伝的変異の把握が困難な形質である。前報I、II^{2) 3)}の結果から、相分化形質の発現は成長と密接に関係し、さらに、集団内の遺伝的要因によって大きく左右されることが明らかとなり、バー、スモルト系統の遺伝的特性について調査する必要性が示唆された。

そこで、当場において、バー型及びスモルト型を指標に選抜育種されてきた2選抜系4系統（岐阜水試選抜系及び郡上選抜系のバー、スモルト系統）についてアイソザイム分析を行い、遺伝的特性の調査を行った。

本研究は、平成6年度水産庁水産業振興事業調査等委託事業、新品種作出基礎技術開発研究の一部として実施された。

材料及び方法

岐阜水試選抜系第7代目及び郡上選抜系第9代目のバー、スモルト系統の計4系統についてアイソザイム分析を行った。各計量形質について第1表に示した。取り上げ直後の供試魚から筋肉、肝臓を採取し、分析までの間-20°Cで保存した。アイソザイムの検出は、各組織の解凍ドリップを用い、水平式デンプンゲル電気泳動法⁴⁾に依った。ゲル濃度は、10%とし、クエン酸-N-（3-アミノプロピル）モルフォリン（pH7.0）緩衝液を用い、定電流

(4 mA/cm²)とした。第2表に分析した酵素、使用した組織、推定された遺伝子座を示した。遺伝子座及び対立遺伝子の推定については、藤尾ら⁵⁾によるサクラマス類の分析結果を参考にした。

結果及び考察

アイソザイム分析の結果は、第2表に示すように、10酵素の泳動像から26遺伝子座が推定され、そのうちGpi-

第1表 アイソザイム分析に用いた供試魚

系 統	採集時期	個体数	平均被鱗体長 (cm±S.D)	平均体重 (g±S.D)
郡上スモルト系	1993. 12. 16	40	18.9±2.1	84.9±26.6
郡上パー系	1993. 12. 16	40	16.8±3.3	67.5±33.2
岐水試スモルト系	1994. 9. 8	40	12.5±1.3	33.2±10.9
岐水試パー系	1994. 9. 8	40	11.9±1.7	26.8±10.4

第2表 調査したアイソザイムに見られた遺伝的変異

酵 素	組 織	遺伝子座	郡 上 スモルト系	郡 上 パー系	岐 水 試 スモルト系	岐 水 試 パー系
α G P D	筋肉	α <i>Gpd-1</i>	M	M	M	M
	筋肉	α <i>Gpd-2</i>	M	M	M	M
	筋肉	α <i>Gpd-3</i>	M	M	M	M
G P I	筋肉	<i>Gpi-1</i>	M	M	M	M
	筋肉	<i>Gpi-2</i>	M	M	M	M
	筋肉	<i>Gpi-3</i>	P *	P *	P *	P *
	筋肉	<i>Gpi-4</i>	M	M	M	M
I D H	筋肉	<i>Idh-1</i>	M	M	M	M
	筋肉	<i>Idh-2</i>	M	M	M	M
	肝臓	<i>Idh-3•4</i>	P *	P *	P *	P *
L D H	筋肉	<i>Ldh-1•2</i>	P *	P *	P *	P *
	筋肉	<i>Ldh-3</i>	M	M	M	M
	筋肉	<i>Ldh-4</i>	M	M	M	M
M D H	筋肉	<i>Mdh-1</i>	P *	M	P	P
	筋肉	<i>Mdh-2</i>	M	M	M	M
	筋肉	<i>Mdh-3</i>	M	M	M	M
	筋肉	<i>Mdh-4</i>	M	M	M	M
M E	筋肉	<i>Me-1</i>	M	M	M	M
	筋肉	<i>Me-2</i>	M	M	M	M
	筋肉	<i>Me-3</i>	M	M	M	M
O D H	肝臓	<i>Odh</i>	P *	P *	P *	P *
6 P G D	筋肉	<i>6 pgd</i>	M	M	M	M
P G M	肝臓	<i>Pgm-1</i>	M	M	M	M
	筋肉	<i>Pgm-2</i>	M	M	M	M
	筋肉	<i>Pgm-3</i>	M	P *	P *	P *
S O D	肝臓	<i>Sod</i>	M	M	M	M

10

26

M : 単型

P : 最大対立遺伝子頻度が0.95以上の変異

P * : 最大対立遺伝子頻度が0.95以下の変異

3、*Idh-3・4*、*Ldh-1・2*、*Mdh-1*、*Odh*、*Pgm-3*の6遺伝子座 (*Idh-3・4*、*Ldh-1・2*は2つ遺伝子座が重複していると考えられ、これらの酵素の変異がどちらの遺伝子座の対立遺伝子によるものか判断できなかったため、一つの遺伝子座とした。)で変異が認められた。ただし、これらの中で、郡上選抜系のスマルト系統は*Pgm-3*、ペー系統では*Mdh-1*が単型であり変異は認められなかった。第3表に変異の認められた遺伝子座のアイソザイム遺伝子頻度を示した。これらの中で、最大対立遺伝子頻度が0.95以上の変異は、岐阜水試選抜系の*Mdh-1*、*Pgm-3*に認められた。しかし、郡上選抜系で変異の認められた遺伝子座では、全て0.95以下の多様性を示し、低頻度遺伝子は認められなかった。*Odh*において、郡上選抜系では、A対立遺伝子頻度が高く、岐阜水試選抜系は逆にB対立

遺伝子頻度の方が高かった。さらに、*Mdh-1*において、郡上選抜系スマルト系統では、A対立遺伝子頻度の方が高く、同ペー系統では、逆にB対立遺伝子頻度の方が高かった。しかし、その他の遺伝子座の対立遺伝子頻度では、各系統とも同様な傾向が認められた。

両選抜系とも同様の選抜指標（スマルト化時期におけるペー型及びスマルト型の選抜）によって育種を行い、ペー、スマルト系統間に明かな相分化形質の発現に差が認められていることから^{2) 3)}、この形質と今回検出したアイソザイム遺伝子との関係について検討した。各系統間について遺伝的分化の程度を知るために、変異の認められた6遺伝子座の遺伝子頻度の差の検定（t-検定）を行った（第4表）。郡上選抜系2系統間では、*Mdh-1*、*Pgm-3*で有意差（P<0.05）が認められたが、岐阜水試

第3表 調査した系統のアイソザイム遺伝子頻度

遺伝子座	対立遺伝子	郡上スマルト系	郡上ペー型	岐水試スマルト系	岐水試ペー型
<i>Gpi-1</i>	A	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Gpi-2</i>	A	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Gpi-3</i>	A	0.183	0.233	0.333	0.316
	B	0.817	0.767	0.667	0.684
<i>Gpi-4</i>	A	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Idh-1</i>	A	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Idh-2</i>	A	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Idh-3・4</i>	A	0.863	0.881	0.638	0.688
	B	0.137	0.119	0.362	0.312
<i>Ldh-1・2</i>	A	0.406	0.394	0.362	0.431
	B	0.594	0.606	0.638	0.569
<i>Ldh-3</i>	A	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Ldh-4</i>	A	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Mdh-1</i>	A	0.688	0	0.050	0.037
	B	0.312	1.000	0.950	0.963
<i>Mdh-2</i>	A	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Mdh-3</i>	A	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Mdh-4</i>	A	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Odh</i>	A	0.513	0.662	0.432	0.333
	B	0.487	0.338	0.568	0.667
<i>Pgm-1</i>	A	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Pgm-2</i>	A	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Pgm-3</i>	A	1.000	0.788	0.963	0.938
	B	0	0.212	0.037	0.062

(変異の認められなかった酵素は除く)

選抜系 2 系統間では認められなかった。また、両選抜系のスマルト系統間では、*Mdh-1*, *Idh-3・4* の 2 遺伝子座で、パー系統間では、*Idh-3・4*, *Odh*, *Pgm-3* の 3 遺伝子座で有意差 ($P < 0.05$) が認められたことから、パー及びスマルト系に特徴的な遺伝子頻度を示す遺伝子座は見られなかった。

郡上選抜系 2 系統間では、2 遺伝子座の遺伝子頻度に有意差が認められたことから、両系統は遺伝的に独立したものと考えられた。しかし、同様な選抜方法で継代された岐阜水試選抜系 2 系統間では認められず、遺伝的に変化した可能性は小さいと考えられた。

両選抜系において変異の認められた遺伝子座 (*Idh-3・4*, *Ldh-1・2* を除く) のそれぞれの表現型頻度 (観察値) が HARDY-WEINBERG の平衡式に基づく遺伝子型頻度 (期待値) と矛盾しないかについて χ^2 検定を行ったところ、観察値と期待値とがよく一致しており、各系統はそれぞれ独立したメンデル集団であると考えられた (第 5 表)。

2 選抜系 4 系統間の遺伝的類縁関係を知るため、Nei の公式⁶⁾ より、集団間の遺伝的距離 (D 値) を求め (第 4 表)、さらに、各系統の遺伝的類縁関係を図に示した。Nei の遺伝的距離 0.01 を地方品種の分化の基準値とするとき、岐阜水試選抜系 2 系統間の D 値は 0.0008 であり、遺

伝的に非常に近い集団であることが示されたが、郡上選抜系 2 系統間では 0.0228 と、かなり大きな差があることが分かった。岐阜水試選抜系 2 系統と郡上選抜系パー系統との D 値は、0.0069 と地方品種以下の分化であるのに対し、同スマルト系統との間では、0.0219 と大きな差が見られた。一方、サクラマス養殖集団における遺伝距離の平均は、0.0050 であると報告されている⁷⁾。これら 4 系統の母群は、当場で事業用に継代飼育されていた集団より選抜を行ったもので、遺伝的に近い集団であると予想していた。しかし、このように郡上選抜系スマルト系統のみが、他の 3 系統から大きく独立した集団に変化していることが判明した。この原因については、選抜の過程で、ある時期に作出に関わった親魚数が少なかったために生じた遺伝子の抽出誤差 (機会的遺伝的浮動) 等⁸⁾ の可能性が考えられた。

各系統の遺伝的変異性について、第 6 表に示した。その検討には、*Idh-3・4*, *Ldh-1・2* を除く 10 酵素 24 遺伝子座を用いた。その結果、平均ヘテロ接合体率の期待値 (He) は、各系統間で平均 0.047 (0.044~0.051) と大きな差は見られず、各系統の変異水準は、同程度と考えられた。一方、サクラマス養殖集団の平均ヘテロ接合体率は、0.023 から 0.074 で平均 0.050 という報告があり⁷⁾、今回の試験結果と比較すると、両選抜系 4 系統の変異水準

第 4 表 各系統間で遺伝子頻度に有意差の認められた遺伝子座数(上段)と遺伝子的距離(下段)

	郡上 スマルト系	郡上 パー系	岐水試 スマルト系	岐水試 パー系
郡上スマルト系		2*	2	4
郡上パー系	0.0228		4	3
岐水試スマルト系	0.0206	0.0065		0
岐水試パー系	0.0214	0.0074	0.0008	

* : 危険率 5 % で有意差の認められた遺伝子座の数

第 5 表 各系統のアイソザイム多型における観察値と期待値の差の χ^2 値

	<i>Gpi-3</i>	<i>Mdh-1</i>	<i>Odh</i>	<i>Pgm-3</i>
郡上スマルト系	0.001	0.439	0.898	-
郡上パー系	2.060	-	0.346	1.288
岐水試スマルト系	0.061	0.010	0.543	0.103
岐水試パー系	0.003	0.008	1.448	0.220

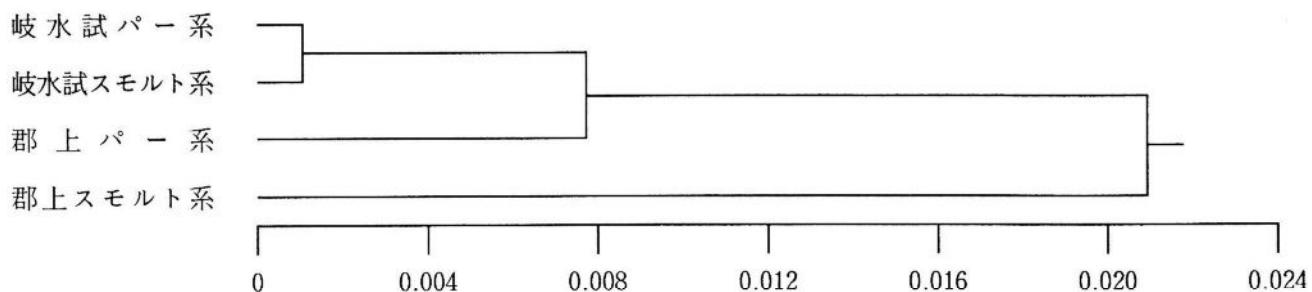


図 各系統の遺伝的類縁関係

第6表 各系統の遺伝的変異性の比較

郡上 スモルト系	郡上 パー系	岐水試 スモルト系	岐水試 パー系
Ho	0.056	0.040	0.041
He	0.051	0.047	0.044
Ho/He	1.098	0.851	0.932

Ho : 平均ヘテロ接合体率(観察値)

He : 平均ヘテロ接合体率(期待値)

は、サクラマス養殖集団の平均値に近い値を示し、各系統はそれ程変異水準の低下した集団ではないと考えられた。平均ヘテロ接合体率の観察値(Ho)と期待値(He)の比(Ho/He)は、1より低ければ、検出した遺伝子座のホモ過剰の傾向を示し、高ければヘテロ過剰を示す。各系統の比は、岐阜水試選抜系2系統及び郡上選抜系スモルト系統では1に近い値を示したが、郡上選抜系パー系統では0.851と低い値になり、ホモ過剰の傾向が疑われた。この原因として、継代する際の機会的遺伝的不動⁸⁾や意識のあるいは無意識的選択の影響があったためと考えられるが、詳細については、不明であった。

以上の結果から、パー、スモルト系に特徴的な遺伝子頻度を示す遺伝子座は認められず、相分化形質とアイソザイム遺伝子との関係については、不明であった。また、今回検出した遺伝子座において、4系統の変異水準に大きな差はないものの、郡上選抜系2系統間では、大きな遺伝的分化が生じ、低頻度遺伝子の消失など、長期間の継代の際に、遺伝的な平衡状態が乱された可能性が示唆された。このようなことから、郡上選抜系2系統は、育種目標への選抜効果が現れているものの、種苗性に何らかの問題が生じていると考えられた。

しかし、岐阜水試選抜系2系統では、各々の育種目標

への選抜効果が現れ、遺伝的分化の程度も非常に小さいことから、次世代を作出する際の有効親魚数⁹⁾を十分に留意すれば、パー及びスモルト型を指標にした選抜育種による遺伝的な変化の生じる可能性は、殆どないと考えられた。

要 約

- 1) 当場で保有する同一起源の親魚群より作出したパー及びスモルト系統(郡上選抜系、岐阜水試選抜系)の遺伝的特性について、アイソザイム分析により、検討した。
- 2) 10酵素の泳動像から26遺伝子座が推定され、6遺伝子座で変異が認められた。
- 3) 変異の認められた遺伝子座の遺伝子頻度の差の検定を行った結果、郡上選抜系2系統間では、2つの遺伝子座で有意差($P < 0.05$)が認められたが、岐阜水試選抜系2系統間では認められず、パー及びスモルト系統それぞれに特徴的な遺伝子頻度を示す遺伝子座は見られなかった。
- 4) 各系統間の遺伝的距離を求めた結果、岐阜水試選抜

系2系統及び郡上選抜系パー系統の間では、地方品種レベル以下の分化を示したが、郡上選抜系スマルト系統のみが他の3系統から大きく独立した集団に変化していることが示された。

- 5) 各系統の平均ヘテロ接合体率の期待値は、各系統間で大きな差は見られず、変異水準は同程度と考えられた。しかし、各系統の観察値と期待値の比は、岐阜水試選抜系2系統及び郡上選抜系スマルト系統では1に近い値を示すが、郡上選抜系パー系統では低い値になり、ホモ過剰の傾向が疑われた。

文 献

- 1) 本荘鉄夫, 1977; アマゴの増殖に関する基礎研究. 岐水試研報. No.22, 1-103.
- 2) 後藤功一, 1994; アマゴの育種に関する研究—I 河川残留型及び降海型アマゴの相分化にお

ける系統特性について. 岐水試研報, No.39, 21-28.

- 3) 後藤功一, 1995; アマゴの育種に関する研究—II 河川残留型及び降海型アマゴの相分化における系統特性について—2. 岐水試研報, No.40, 11-18.
- 4) 沼知健一, 1989; アイソザイムによる魚介類の集団解析, 日本水産資源保護協会, 28-47.
- 5) 藤尾芳久・中嶋正道, 1989; アイソザイムによる魚介類の集団解析, 日本水産資源保護協会, 97-100.
- 6) Nei.M, 1972; Genetic Distance between populations. Amer Natur. No106, 283-292.
- 7) 藤尾芳久・中嶋正道, 1989; アイソザイムによる魚介類の集団解析, 日本水産資源保護協会, 306-321.
- 8) 木村資生, 1960; 集団遺伝学概論, 培風館, 1-312.
- 9) 向井輝美, 1980; 集団遺伝学, 講談社, 1-274.