

琵琶湖で採れたコイ科魚類スゴモロコと デメモロコの天然雑種

辻野寿彦^{1,2}・細谷和海³・長田芳和¹

¹〒582-0026 大阪府柏原市旭ヶ丘4-698-1
大阪教育大学教育学部理科教育講座生物学教室動物生態学研究室

²現所属：〒550-0015 大阪市西区南堀江1-18-4 住友生命湊町MTビル
(株)プレック研究所大阪事務所

³〒386-0031 長野県上田市小牧1088 水産庁中央水産研究所内水面利用部

(1997年3月26日受付；1997年12月10日改訂；1998年3月9日受理)

キーワード：スゴモロコ, デメモロコ, 天然雑種, 主成分分析, アイソザイム

魚類学雑誌 Japanese Journal of Ichthyology

© The Ichthyological Society of Japan 1998

Toshihiko Tsujino, Kazumi Hosoya* and Yoshikazu Nagata. 1998. Natural hybrids between cyprinid fishes (*Squalidus chankaensis biwae* and *S. japonicus japonicus*) from Lake Biwa, Japan. *J. Ichthyol.*, 45(2): 115-119.

Abstract Morphological characters and isozyme patterns of selected specimens of the genus *Squalidus* were investigated so as to elucidate the nature of an unusual variant in Lake Biwa. Two specimens proved to be of intermediate type on the basis of principal component analysis of 16 external characters and five vertebral counts, and allelic composition of their isozyme patterns. They were considered to be hybrids between *S. chankaensis biwae* and *S. japonicus japonicus*.

*Corresponding author: Kazumi Hosoya, Freshwater Fisheries and Environment Division, National Research Institute of Fisheries Science, Komaki 1088, Ueda City, Nagano Pref. 386-0031, Japan (e-mail: kazumi@nrifs-u.affrc.go.jp)

コイ科スゴモロコ属 (*Squalidus*) は, Dybowski (1872) によって設立され, 現在までのところアムール川から北ベトナムにかけての中国大陸東部, 朝鮮半島, 日本列島, 台湾から, *S. chankaensis*, *S. intermedius*, *S. iijimae*, *S. gracilis*, *S. japonicus*, *S. multimaculatus* の6種が知られている (Bănărescu and Nalbant, 1973; Hosoya and Jeon, 1984). そのうち日本には, スゴモロコ *S. chankaensis biwae*, コウライモロコ *S. chankaensis* subsp., イトモロコ *S. gracilis gracilis*, デメモロコ *S. japonicus japonicus* の4種・亜種が分布する (Hosoya, 1982; 細谷, 1989, 1993). 本属魚類は, コイ科魚類の中でも同定が困難なグループであり, とりわけ, スゴモロコとコウライモロコからなる *S. chankaensis* グループと, デメモロコ *S. japonicus japonicus* との形態的な差異は小さい (牧・坂本,

1994). 本研究では, 琵琶湖で採れたスゴモロコとデメモロコとを比較検討し, その際に得られた両種の間接的な個体について形態および遺伝的観点から精査した結果を報告する.

材料と方法

本研究に使用した材料は, 1994年3月8日に, 琵琶湖北湖東岸, 近江八幡市の沖1 kmに位置する沖島の北東側において, スゴモロコ網を用いて採集した. 採集した材料は網揚げ後, 活魚として研究室まで持ち帰り, アイソザイム分析用試料として右眼球を採取した. さらに, 魚体を10% フォルマリンで固定し, 各部の計測と軟X線撮影を行った.

外部形態は Hubbs and Lagler (1964) に従い, 全長, 体長, 体幅, 体高, 尾柄高, 臀鰭高, 頭長,

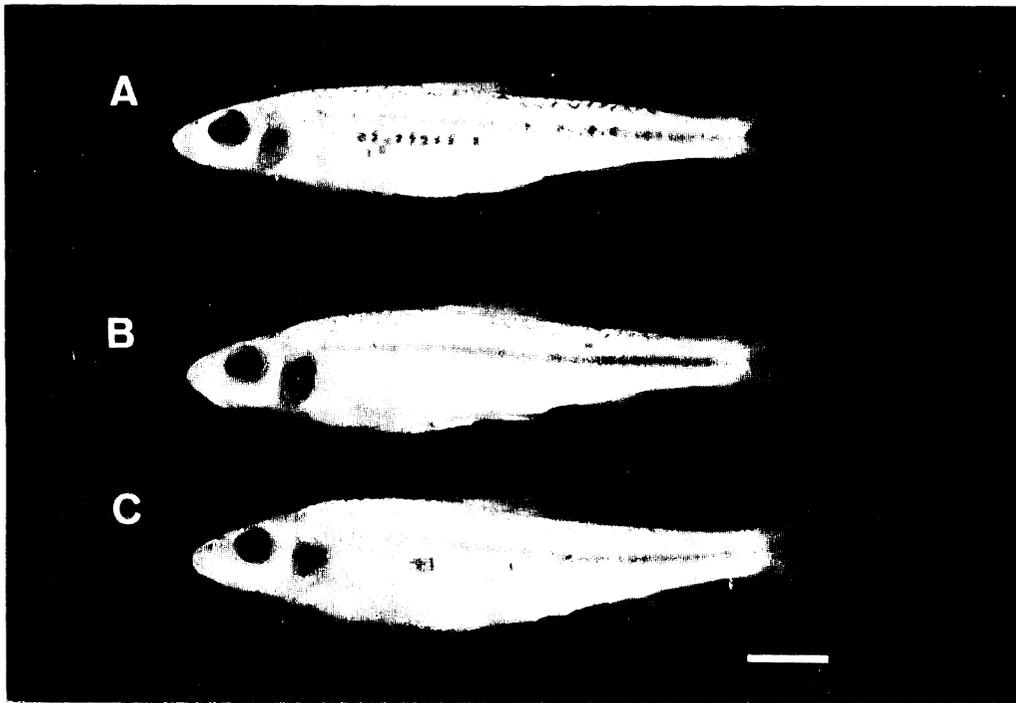


Fig. 1. Two sympatric species of the genus *Squalidus* and an intermediate variant in Lake Biwa. A: *S. chankaensis biwae* (FAKU116387), B: intermediate type (FAKU116340), C: *S. japonicus japonicus* (FAKU116415). Scale indicates 10 mm.

吻長，两眼間隔，左眼径，左眼瞳孔径，左ひげ長，右ひげ長，上顎長，下顎長を測定し，左体側部暗斑数を数えた．脊椎骨に関する形質は細谷(1983)に従い，軟X線撮影フィルムより，ウェーバー器官支持椎体を含む腹椎骨数，側尾棒状骨を含む尾椎骨数，両者を合計した総脊椎骨数を計数し，背鰭担鰭骨挿入部，臀鰭担鰭骨挿入部を判定した．軟X線撮影は，SOFRON Model TRS-1005C型を用いて行った．アイトザイム分析は，May et al. (1979)とMay (1992)に従い，水平式デンブゲル電気泳動法を行った．緩衝液にはアミン(N-(3-アミノプロピル-モルホリン))クエン酸バッファー(pH6.5)(Clayton and Tretiak, 1972)を使用した．50 mAの定電流で数時間通電したのち，6-ホスホグルコン酸脱水素酵素(6-phosphogluconate dehydrogenase: PGDH)を染色した．遺伝子座，対立遺伝子の表記については，Shaklee et al. (1990)に従った．また，実験に用いたすべての標本は，京都大学農学部附属水産実験所に登録保存した(FAKU116340, FAKU116341, FAKU116378-116425)．

結果と考察

形態形質の分析

スゴ沖曳網の漁獲物のうち，水深25-40mから得られたものをスゴモロコ群，水深40-50mから得られたものをデメモロコ群とした．それらを研究室に持ち帰った後，スゴモロコ群から任意に抽出した25個体を細谷(1993)に従い分類したところ，ひげの長さと同定された(FAKU116378-116402; Fig. 1A)．しかし，デメモロコ群から任意に抽出した25個体のうち23個体はデメモロコ(FAKU116403-116425; Fig. 1C)と同定されたが，その内2個体は両種の特徴を合わせ持ち，どちらとも同定できない中間型であった(FAKU116340, FAKU116341; Fig. 1B)．中間型はともに，頭部背面の隆起の形状はデメモロコに類似し，体の相対比も全体的にデメモロコに近かった．しかし，背部の網目模様，体側部暗斑数やひげの長さはスゴモロコに類似していた．これらの特徴を客観的に定量化するため，Smith (1973)と細谷(1983)に基づき，外部形態16形質と脊椎骨に関する5形質を測定した(Table1)．

スゴモロコとデメモロコ間で、体高、左右のひげ長、左体側部暗斑数および脊椎骨に関する5つの計数値は、t検定の結果、危険率0.1%で有意差が認められた。特に、背鰭担鰭骨挿入部は、スゴモロコでは10番目と11番目の間、デメモロコでは9番目と10番目の間にあり、両種を見分ける上で有効と考えられた。また、頭長、両眼間隔、尾柄高、左眼瞳孔径は危険率1%、吻長は危険率5%で有意差が認められた。なお、体長に対する体高比と頭長比、体側部暗斑数はスゴモロコとデメモロコを分ける形質として従来から用いられている(岡田・中村, 1948; 松原, 1955; 中村, 1963, 1969; 宮地ほか, 1976)。

FAKU116340は、体長に対する体高の比、左ひげ長、左体側部暗斑数、腹椎骨数、尾椎骨数、総

脊椎骨数、背鰭担鰭骨挿入部はスゴモロコに、体長に対する頭長の比、右ひげ長、臀鰭担鰭骨挿入部はデメモロコに帰属した。FAKU116341は、左ひげ長、右ひげ長、左体側部暗斑数はスゴモロコに、体長に対する体高の比と頭長の比、腹椎骨数、尾椎骨数、総脊椎骨数、背鰭担鰭骨挿入部、臀鰭担鰭骨挿入部はデメモロコに帰属した。従って、これらの基準に照らし合わせてみても、中間型はモザイク的な形態を呈し、どちらの種に属するのか明確に判断できなかった。

次に、外部形態15計量・1計数形質に、脊椎骨数に関する5計数形質を加えた計21形質について標準化を行い、それらの数値をもとに相関係数行列を作成し、主成分分析を行ったところ、成分1は49.6%、成分2は32.8%の変動を説明した(Table

Table 1. Measurements and counts of morphological characters of *Squalidus* complex collected from Lake Biwa

	<i>S.c.b.</i> (n=25)		<i>S.j.j.</i> (n=23)		FAKU	
					116340	116341
Total length (mm)	87.65±8.54	(73.09–101.82)	85.28±6.17	(73.75–99.90)	83.49	79.62
Standard length (mm)	71.08±7.23	(58.60–82.41)	69.17±5.50	(58.52–81.19)	66.74	62.39
Body width (mm)	8.98±1.15	(6.53–10.75)	9.24±0.99	(7.56–12.11)	8.09	7.93
Body depth (mm)***	13.62±1.53	(9.92–16.80)	16.30±1.71	(13.34–20.49)	13.85	14.08
BD/SL (%)***	19.16±0.91	(16.93–20.89)	23.53±1.00	(21.78–25.24)	20.75	22.57
Head length (mm)**	17.52±1.63	(14.37–20.01)	18.95±1.52	(15.56–22.16)	17.64	16.19
HL/SL (%)**	24.68±0.67	(22.70–25.82)	27.40±0.74	(25.97–28.79)	26.43	25.95
Snout length (mm)*	5.43±0.65	(4.22–6.49)	5.86±0.61	(4.46–6.80)	5.66	5.34
Interorbital width (mm)**	4.57±0.50	(3.82–5.37)	4.96±0.47	(3.99–5.88)	4.65	4.43
Eye diameter (mm)	4.84±0.46	(4.10–5.78)	4.78±0.35	(4.29–5.58)	4.77	4.39
Caudal peduncle depth (mm)**	5.77±0.54	(4.80–6.56)	6.17±0.51	(5.19–7.18)	6.25	5.76
Depth at anal fin (mm)	9.60±1.09	(7.43–11.30)	10.04±0.98	(8.19–12.60)	9.91	9.40
Left pupil diameter (mm)**	2.4±0.3	(1.7–3.0)	2.1±0.2	(1.7–2.4)	2.4	2.3
Left barbel length (mm)***	3.2±0.6	(1.7–4.5)	1.8±0.3	(1.4–2.4)	3.0	3.2
Right barbel length (mm)***	3.2±0.5	(2.1–4.0)	1.8±0.4	(1.0–2.7)	2.3	3.0
Upper jaw length (mm)	4.3±0.7	(3.0–6.0)	4.5±0.4	(3.4–5.3)	4.5	3.9
Lower jaw length (mm)	3.9±0.6	(2.7–5.5)	4.1±0.4	(2.9–4.8)	4.0	3.5
Dark spots of left side***	8.0±1.9	(5–12)	0.6±1.0	(0–3)	8	6
Abdominal vertebrae***	19.0±0.4	(18–20)	18.1±0.3	(18–19)	19	18
Caudal vertebrae***	18.9±0.6	(18–20)	18.2±0.6	(17–19)	19	18
Total vertebrae***	37.9±0.5	(37–39)	36.3±0.6	(35–37)	38	36
Dorsal fin insertion***	10.50±0.00		9.50±0.00		10.5	9.5
Anal fin insertion***	22.54±0.35	(21.5–23.5)	21.33±0.39	(20.5–21.5)	21.5	21.5

Data include average±SD (minimum-maximum).

Abdominal vertebrae include Weberian complex.

Caudal vertebrae include the pleurostyle.

In unpaired fin insertions, values with decimal such as 9.5 indicate the relative position between ninth and tenth vertebrae.

*, $P<0.05$; **, $P<0.01$; ***, $P<0.001$ in t test between *S. chankaensis biwae* and *S. japonicus japonicus*.

2). 成分1は、体幅、頭長、吻長、尾柄長、顎長等の値が大きく、体の大きさの変動を表していた。一方成分2は、ひげ長、体側部暗斑数、総脊椎骨数、背鰭担鰭骨挿入部等の値が大きく、主に種の判別に関連する計数形質の変動を表していた。成分1と2を合わせると、全変動の82.4%を表した。さらに、これらをもとに図を作成したところ、スゴモロコとデメモロコは各々1つのグループにまとまり、プロットの分布は重ならなかった (Fig. 2)。中間型のFAKU116340とFAKU116341は、どちらも両グループの中間に位置したが、そのような個体は一般に、雑種の可能性がきわめて高い (Smith, 1973)。

遺伝形質の分析

アイソザイム分析に用いたPGDHは2量体であり、両種に1遺伝子座 (*Pgdh**) が推定され、原点より陽極側にバンドが検出されたが、デメモロコの方がスゴモロコよりも高い移動度を示し、両種

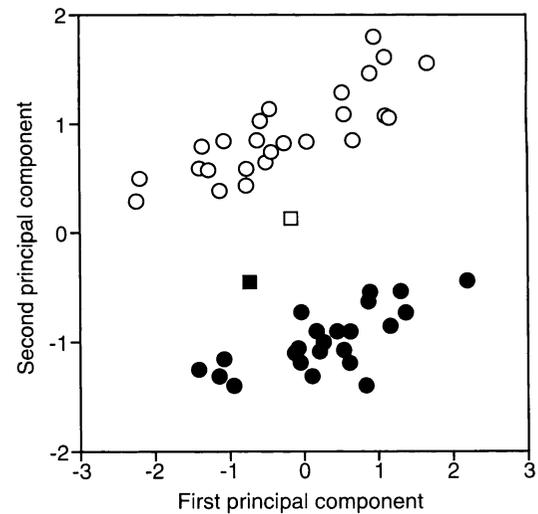


Fig. 2. Populations of *Squalidus* complex in Lake Biwa, scattered according to the score given by the first and second principal components. ○, *S. chankaensis biwae*; ●, *S. japonicus japonicus*; □, intermediate type FAKU116340; ■, intermediate type FAKU116341.

Table 2. Principal component loadings in *Squalidus* complex collected from Lake Biwa

Characters	Loadings		
	1	2	3
Total length	0.876	0.424	0.039
Standard length	0.887	0.412	0.010
Body width	0.942	0.160	-0.081
Body depth	0.863	-0.413	-0.060
Head length	0.963	-0.156	0.004
Snout length	0.920	-0.096	0.006
Interorbital width	0.882	-0.141	-0.139
Eye diameter	0.826	0.311	-0.011
Caudal peduncle depth	0.948	-0.111	0.036
Depth at anal fin	0.963	0.062	-0.017
Left pupil diameter	0.542	0.656	0.175
Left barbel length	-0.007	0.888	0.141
Right barbel length	0.065	0.883	0.206
Upper jaw length	0.912	0.068	0.020
Lower jaw length	0.909	0.078	-0.019
Dark spots	-0.194	0.883	0.060
Abdominal vertebrae	-0.150	0.823	0.324
Caudal vertebrae	-0.102	0.553	-0.818
Total vertebrae	-0.162	0.882	-0.380
Dorsal fin insertion	-0.260	0.931	0.042
Anal fin insertion	-0.208	0.876	-0.040
Total	49.6%	32.8%	5.0%

を生化学的に判別できた。スゴモロコとデメモロコのどちらにおいても陽極側に1本か3本のバンドを検出した (Fig.3)。原点に近い対立遺伝子から順に*100, *150, *170, *180とすると、スゴモロコ群では、FAKU116379, FAKU116383, FAKU116390, FAKU116402が対立遺伝子*100と*170を持つヘテロ個体であると推定された。FAKU116387については検出されたバンドが2本であるため、何らかの混入が生じたと思われるが、それら以外の個体は対立遺伝子*100を持つホモ個体であると推定された。また、デメモロコ群では、FAKU116340, およびFAKU116341, FAKU 116412以外の個体は、対立遺伝子*150を持つホモ個体であり、FAKU 116412は*150と*180の対立遺伝子を有するヘテロ個体であると推定された。今回検出されたバンドパターンから判断すると、スゴモロコ群は*100と*170, デメモロコ群は*150と*180という対立遺伝子を持ち、両群は遺伝的に明瞭に識別された。一方、中間型のFAKU116340とFAKU116341は、スゴモロコ群の対立遺伝子*100とデメモロコ群の対立遺伝子*150を持つヘテロ個体であると推定された (Fig.3)。

以上の形態的・遺伝的形質の特徴により、中間型の2個体は両種の天然雑種と判断するのが妥当であると考えられる。このような個体の由来につ

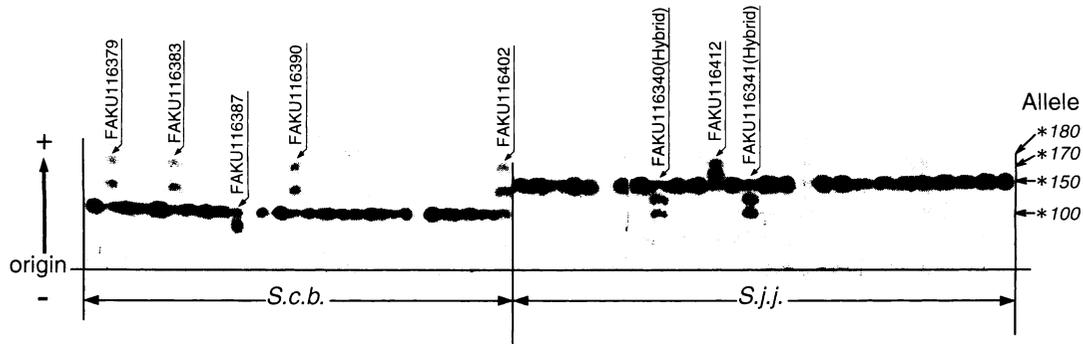


Fig. 3. 6-PGDH isozyme pattern of *Squalidus* complex in Lake Biwa.

いて推測することは難しい。しかし、スゴモロコは外湖の砂泥底、デメモロコは内湖の泥底を主な産卵場としていることから（中村，1963），最近の琵琶湖沿岸部における干拓等の開発行為によって，デメモロコの産卵場である内湖の多くが消失した結果，両種の産卵場が重複した可能性がある。このことが天然雑種の形成に何らかの影響を及ぼしたとも思われ，今後両種の産卵生態を解明することが望まれる。

謝 辞

水産庁養殖研究所遺伝育種部主任研究官，河村功一技官には，資料の取りまとめと論文作成についてお世話いただいた。近畿大学農学部水産学科の上野紘一教授にはスゴモロコ属魚類の遺伝学的情報を提供いただいた。大阪府豊中市の梅花学園高校の福原修一博士および田部雅昭教諭には，アイソザイム実験に際してご協力いただいた。滋賀県近江八幡市の奥村一博氏には，標本採集に当たりご協力いただいた。あわせてここに深謝する。なお，本報は水産庁中央水産研究所業績B-191に相当する。

引用文献

- Bănărescu, P. and T. Nalbant. 1973. Pisces, Teleostei, Cyprinidae (Gobioninae). Das Tierreich. Lieferung 93. Walter de Gruyter, Berlin, vii+304 pp.
- Clayton, J. W. and D. W. Tretiak. 1972. Amine-citrate buffers for pH control in starch gel electrophoresis. J. Fish. Res. Bd. Canada, 29: 1169-1172.
- Dybowski, B. I. 1872. Zur Kenntniss der Fishfauna des Amurgebietes. Verh. K.-K. Zool. -Botan. Ver. Ges. Wien, 1872: 209-222.
- Hosoya, K. 1982. Freshwater fish fauna of the Yoshii River, Okayama Prefecture. Bull. Biogeogr. Soc. Japan., 37: 23-35.

- 細谷和海. 1983. スゴモロコの脊椎骨数における地理的変異. 淡水魚, (9): 43-48.
- 細谷和海. 1989. スゴモロコ属. 川那部浩哉・水野信彦(編), pp. 318-320. 日本の淡水魚. 山と溪谷社, 東京.
- 細谷和海. 1993. コイ目コイ科. 中坊徹次(編), pp. 212-229, 1258-1260. 日本産魚類検索. 東海大学出版会, 東京.
- Hosoya, K. and S. R. Jeon. 1984. A new cyprinid fish, *Squalidus multimaculatus*, from small rivers on the eastern slope of the Taebaik Mountain Chain Korea. Korean J. Limnol., 17: 41-49.
- Hubbs, C. L. and K. F. Lagler. 1964. Fishes of the Great Lakes Region, 2nd ed. Univ. Michigan Press, Bloomfield Hills. xv+123 pp.
- 松原喜代松. 1955. 魚類の形態と検索 (Part I-III). 石崎書店, 東京, xi+1605 pp.
- 牧 岩男・坂本泰造. 1994. 琵琶湖, 紀ノ川および中国地方諸河川に生息するスゴモロコ属 (*Squalidus*) の外部形態の比較. 和歌山大学教育学部紀要一自然科学一, (44): 1-18.
- May, B. 1992. Starch gel electrophoresis of allozymes. Pages 1-27, 271-280 in A. R. Hoelzel ed. Molecular genetic analysis of populations. Oirl Press at Oxford University Press, Oxford, New York.
- May, B., J. Wright and M. Stoneking. 1979. Joint segregation of biochemical loci in Salmonidae, results from experiments with *Salvelinus* and review of the literature on other species. J. Fish. Res. Bd. Canada, 36: 1114-1128.
- 宮地伝三郎・川那部浩哉・水野信彦. 1976. 原色日本淡水魚類図鑑 改訂版. 保育社, 大阪. 258 pp.
- 中村守純. 1963. 原色日本淡水魚類検索図鑑. 北隆館, 東京, 115-116.
- 中村守純. 1969. 日本のコイ科魚類. 資源科学シリーズ4, 緑書房, 東京. viii+iv+455 pp.
- 岡田弥一郎・中村守純. 1948. 日本の淡水魚類. 日本出版社, 大阪. 208+12 pp.
- Shaklee, J. B., F. W. Allendorf, D. C. Morizot and G. S. Whitt. 1990. Gene nomenclature for protein-coding loci in fish. Trans. Am. Fish. Soc., 119: 2-15.
- Smith, G. R. 1973. Analysis of several hybrid cyprinid fishes from western North America. Copeia, 1973, 395-410.