

# コイとフナの雑種不妊に関する細胞学的研究

松井佳一 牧野佐二郎 小島吉雄

(日本真珠研究所) (北海道大学) (関西学院大学)

Some cytological observations on male sterility in the carp-funa hybrids

Yoshiichi MATSUI, Sajiro MAKINO and Yoshio OJIMA

動物の種間雑種、あるいは属間雑種に関する研究は進化学上、生理的隔離作用と関連した重要な問題の一つである。しかし、一般に動物の雑種に関する研究は植物の場合にくらべて少數で、とくに動物の雑種不妊に関する研究はなお多くの重要なかつ、複雑な問題が残されている。今これらの分野について通観すると、まず無脊椎動物では主として昆蟲類についての研究が多く、鱗翅類昆蟲を材料として FEDERLEY (1913, '14, '31), GOLDSCHMIDT ('32, '34), PARISER ('27), DOBZHANSKY ('37) 等の報告があり、なかんずく *Drosophila* を材料として細胞学的諸形質の品種的差違にもとづく研究が STURTEVANT (1920, '21, '29), KERKIS ('33, '36), DOBZHANSKY & TAN ('36), LANCEFIELD ('29), DOBZHANSKY ('34, '36) 等によつておこなわれた。一方、脊椎動物では哺乳類について WODOSEDALEK ('16), PAINTER ('24, '27), MELADGE ('37), KRALLINGER ('31), ZUITIN ('38) 等の古典的研究があるが細胞学的には MAKINO ('41, '55) の業績がある。さらに鳥類については雑種が比較的簡単につくられる關係上多くの研究があり、HOPKINSON (1926, '30—'40), HENSLAW ('34), SUCHETET (1897), POLL (1910), CUTLER ('18), SOKOLOWSKAJA ('35), CREW & KOLLER ('36) 等によつておこなわれたが YAMASHINA (1940, '41a, '41b, '42a, '42b, '43) はその広汎な研究から鳥類雑種の不妊の原因が両親の核型またはゲノムの相違によつて染色体接合の不合理を生じ、正常な配偶子のできること、これは遠く両親からくる核要素 (nuclear element) と細胞質 (cytoplasm) の不調和に起因することを指摘した。

魚類における雑種の研究は古く ALDROVANDI (1613) があり、また BLOCHS (1783—'85), BÖRNER (1781) DEFAY (1787) があり、わが国でも安達喜之は寛延2年 (1749) に金魚について記述している。その後 19世紀になつては HECKEL (1835) の研究をはじめとして *Cyprinidae*, *Pleuronectidae*, *Poeciliidae*, *Salmonidae*, *Clupea* について同系、異系交配による多くの記載が報告せられ近世の遺伝学的研究としては GERSCHLER (1914), SCHMIDT (1918—'20) の業績をはじめとしてかなりの数が報告されている。その内コイ、フナの雑種についても ALDROVANDI (1638) をはじめ HECKEL and KNER (1858) 以来十数氏の報告がある。これ等 60余篇の報告は雑種の可能、不能性、雑種による血縁の親粗、雑種の発生初期の発育停止等について論ぜられている。雑種の不胎性については注意せられていない。

今ここで述べようとする研究はすでに松井 (1933) が、育種的見地からコイ (*Cyprinus carpio* L.) とフナ (*Carassius carassius* (L.)) の両者の長所をもつ雑種をつくらんとして、その雑種の雄が不妊であることを発見した。その後松井、牧野 ('43) によつて核学的研究がおこなわれていたものである。ここにその生殖細胞の観察を報告し合せて雑種不妊の問題を考察してみたいとおもう。

**材料と方法：** 材料に用いた雑種 ( $F_1$ ) はコイ (*Cyprinus carpio* L.) とフナ (*Carassius carassius* (L.)) とのいわゆる属を異にする bigeneric hybrid で、相反交配とも容易に正常な雑種ができる。いま両者の人工受精をおこない、受精後の卵分割を細胞学的に観察すると、なんら異常は認められず、その後の孵化、発育ともに正常である。解剖学的に精巢を観察すると左右い

すれか一方側が萎縮する場合が多く、まったく精子は存在しない。形質はコイとフナの中間を示し、コイに特有な口辺の鬚2対は1対となり、側線上の鱗数はコイの平均値  $34.885 \pm 0.133$ 、フナ  $30.981 \pm 0.031$  であるが雑種では  $33.540 \pm 0.259$  となり、咽嚙歯はコイが3列で1.1.3、フナは1列で4であるが雑種では2列で3.4となる（松井'33）。また、抗鰓血免疫血清の沈澱反応の強さはコイ、雑種、フナの順序となり、抗鮎血免疫血清についてはその逆の順序となり、雑種の血清蛋白が両親の中間に示している（石原・操'29）。

生殖腺発育の各時期におけるものを主として Champy 液および Allen-Bouin 液にて固定し、パラフィン切片となし、Heidenhain 鉄ヘマトキシリソルによる染色をおこなつた。これと平行して Feulgen 反応をこころみた。また正常なコイおよびフナの生殖腺を Ringer 液内にとりだし、10分ごとに Allen-Bouin 液にて固定し、切片を Feulgen 法で染色して雑種の場合と比較観察した。挿図はすべてアッベ氏描画装置を使用し、Zeiss K 20×接眼鏡および Zeiss 1.25 oil immersion lens の組合せによつて写生した。

## 観 察

### (I) 染色体

**コイの染色体：** コイの染色体数は  $2n=104$ ,  $n=52$  で、すべての染色体は大きさにおいてわずかの変異をもつ短小形の棒状である (Fig. 1)。（詳細は牧野 1939 を参照）。

**フナの染色体：** 染色体数は  $2n=94$ ,  $n=47$  である。染色体の外観上の特徴はすべて端部附着型である。染色体は中庸形の大きさをもち、各員間の長さの差はいちじるしくない。コイの染色体に比較すると両者の相違は染色体数のみならず染色体の大きさにもみられる。すなわち、コイの染色体は典型的な同型染色体で各染色体は一様に短棒状であるが、フナの染色体は大きさに多少の差をもつた比較的長いものである (Fig. 2)。（詳細は MAKINO 1941）。

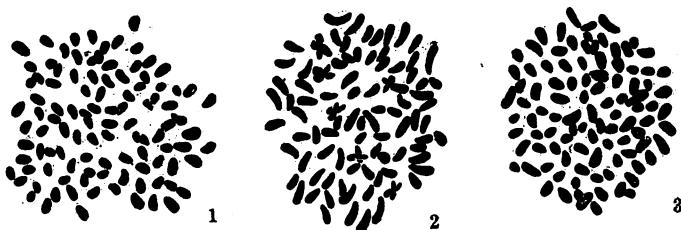


図 1-3. 1. コイの染色体,  $2n=104$ . 2. フナの染色体,  $2n=94$ .  
3. コイ×フナの染色体,  $2n=99$ .

**雑種  $F_1$  の染色体：** 雜種の精巣には精原細胞の分裂増殖は正常に進行しているが、meiosis は異常である。精原細胞の染色体は  $2n=99$  で、これはコイ  $n=52$  とフナ  $n=47$  の完全なる和である。形態的に短厚状の同型棒状をもつコイの染色体と中庸形の大きさをもつ各種大きさの棒状染色体が一定の間隙を保つて比較的整然と赤道板上に配列する (Fig. 3)。第一分裂ならびに第二分裂について、meiosis が成長期の間に停止して細胞は退化するため観察することができない。

### (II) 雜種の精巣における減数分裂の異常

雑種の卵分割およびその後の発育、孵化状態は正常な場合と外見上異なるところはないが、成熟期になつても精子を生産しない (MATSUI '33)。これを細胞学的に観察すると、精原細胞の分裂が正常におこなわれることは分裂中期の核板における完全な核型を決定したことによつて明らかである。しかし、精原細胞の分裂が進行し成長期 (growth period) に入つてから精母細胞の核

内に異常をおこして退化する。すなわち、精原細胞は細絲期 (leptotene) から太絲期 (pachytene) に進むが、大部分の細胞はこれらの時期の間に、核質がピクノーシスを起し、やがてそれらは塊状にかたまつてきて、ついに核は死滅するに至る (Figs. 4-6)。ごく少數の細胞が複絲期 (diplotene) に達するようであるが、それ以上発育せず死滅するに至る (Fig. 7)。その退化の状態をくわしくみると、leptotene 期にみられる leptotene threads は次第に不明瞭となり、ヘマトキシリンおよび Feulgen 反応に対する染色性は強く核内にわずか thread の形態が認められる程度となる (Fig. 8)。次に pachytene 期になると染色絲は合体してやがて塊状となり、接着濃縮した状態となり、染色性が強くなる (Figs. 9-10)。生殖細胞が退化し吸収されるから精巣は空虚となり、次第に萎縮する (Fig. 11)。

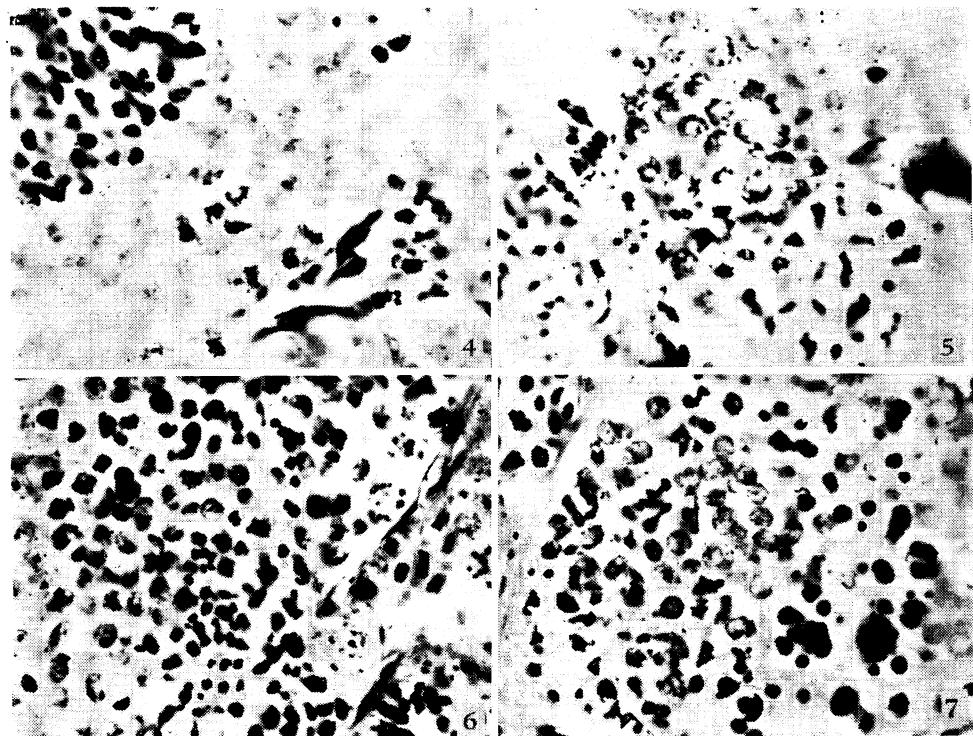


図 4-7. 4, 雜種精巣における leptotene 期における生殖細胞の退化. 5, 同上, pachytene 期における退化. 6, 同上, pachytene 期における退化. 7, 同上, diplotene 期における退化.

### (III) コイおよびフナの生殖腺を Ringer 液で処理した場合におこる異常

操作後 10-20 分の材料では減数分裂の各時期に特別な異常はみとめられないが、30 分経過したものでは成長期の精母細胞にまず異常がおこりはじめる。Leptotene, pachytene の核内にあ

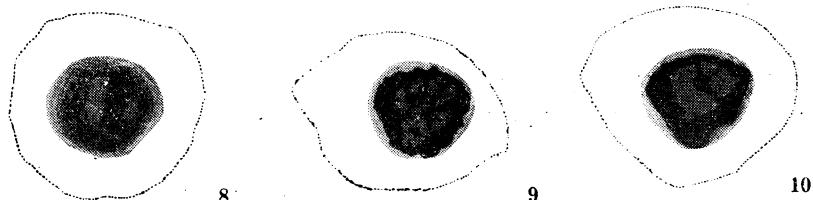


図 8-10. 8, leptotene 期における退化核. 9-10, pachytene 期における退化核.

たかも雑種にみられるような各種の異常濃縮現象が観察され、このときの Feulgen 反応はきわめて強い。これに対して精原細胞中期核板、第一および第二精母細胞中期核板の染色体はすこぶる健全で、集合接着するような像はみられなかつた。以後、時間の経過とともに成長期の各時期の細胞に異常がおこるが、50分—1時間後には分裂中期の核板にも異常が生ずる。染色体は粘着集合をおこし、おののの染色体をみとめることも困難となり Feulgen 染色もきわめて強い陽性反応を示す。この時期にはすでに成長期の細胞はほとんど死滅する。

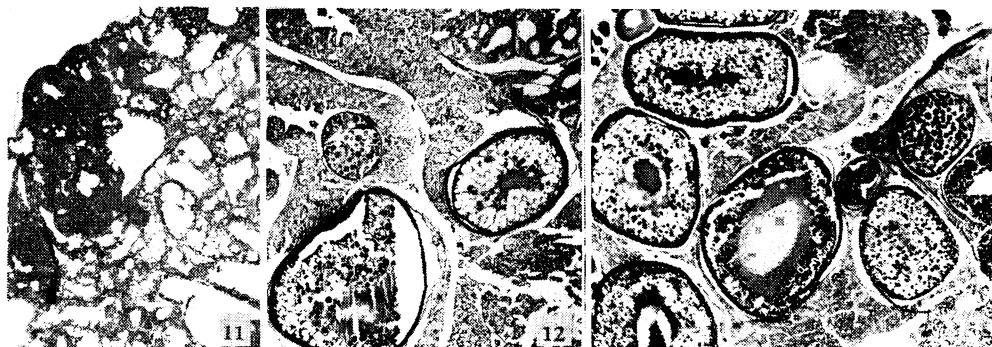


図 11-13. 11, 生殖細胞が退化し、萎縮しつゝある精巢. 12, 間性的生殖腺、精巢組織中に卵細胞を含むもの. 13, 同上、精巢組織と卵組織の混成するモザイク生殖腺.

#### (IV) 雜種 F<sub>1</sub> にみられた間性

4—5 才魚の雑種 86 個体を検した結果、28 個体 (32.4%) が間性的生殖腺をもつことを見出した。精巢中に数多の卵細胞を散在するような弱度の間性から、精巢組織と卵巣組織を合せもつようなモザイク生殖腺まである (Figs. 12—13)。間性生殖腺では配偶子形成は不活潑で、一般に退化的傾向をおびている。間性傾向は年齢とともに増加するようである。間性は両方の性にみられるが、外観的に雄と認められる個体に多いのは、その不妊と思い合せて興味深い。(詳細は松井・牧野 '43 参照)。

#### 考 察

雑種不妊の現象には多くの種類がある。すなわち、生殖細胞に異常のおこる時期も雑種によつて一定せず、またその原因に関しても多くの機能が考えられる。今までに報告された主なものは次のごとくである。

(1) 血縁の遠い種属間にみられるもので、雄からの核要素 (nuclear element) と雌からの細胞質 (cytoplasmic element) との不調和によつて、生殖細胞に異常がおこり、しかも不調和の程度により細胞退化の時期の異なる場合 (YAMASHINA '43)。

(2) 減数分裂は他の生理現象と同様に生物の遺伝子型の支配をうける。減数分裂が正常におこなわれるには、いろいろな事象が一定順序に正しくおこることが必要である。そのうちどれが欠けても全過程を混乱におとしいれるほど微妙に調整されているものである。遺伝子突然変異はこの過程のどの時期にでも影響をもたらすものである。またまつたく同じ順序にはほとんど同じ遺伝子が配列された 1 対の染色体でも、その間に対合がおこらないことがある。この結果としておこる生殖不能は、その生物の遺伝子構成によるものであり、これを遺伝子生殖不能といふ (DOBZHANSKY '33b)。

(3) 構造の同じ染色体がないため他の染色体と対合して二価染色体をつくることができない場合がある。この場合染色体は同じ遺伝子をもつてゐることもあるが、その配列がいちじるしく

違つている。こうした構造の不同によつておこる生殖不能を染色体性生殖不能といふ (DOBZHANSKY '33b)。

コイ×フナの雑種における結果を上にあげた場合にあてはめて考察してみたいとおもう。まず(1)の両親の生殖物質の不調和という点に特に注意を引いておこなわれた魚類の雑種に関する研究は非常に少ないが、NEWMAN ('10) は *Fundulus heteroclitus* × *F. majalis* において精子が初期発生の分割を僅かに促進せしめることを報告し、また NEWMAN ('40) は *F. majalis* × *F. heteroclitus* において、他の魚の精子が初期発生において化学的、機械的刺戟を有することを述べている。また KAMMERER ('38) は約 14 種におよぶ交配実験の結果、いずれも初期発生に斃死することは、異種生殖物質の不調和によると考え、なかんずく *F. heteroclitus* ♀ × *Scomber scombrus* ♂において、その雑種は孵化まで進行するが父型の不調和の要素が強く仇くため、発生は阻害され種々の畸形が生ずると報告している。これらはいずれも母型の卵細胞質に異系の父型遺伝物質が入ることによつて両者の不調和をきたし、その発生が初期の間に斃死したと考えることができる。たゞし、この際不調和の原因が父型のみにあるのではなく、父型および母型の両者に相関的不親和の原因があると解すべきではなかろうか。以上の魚類の例より考えて両親の不親和があれば当然個体発生の初期、あるいはそれ以後のある生理変化の急激な時期に不親和の影響があらわれなければならない。ゆえにコイとフナの雑種の場合、両型の不親和は個体分化の最終段階までもちこたえることのできた不親和であり、受精当初のものとは全然別個のものとして発達してきたものと考えられる。したがつて、個体が成長し生殖腺が分化するときまで父型の核要素と母型の細胞質の不親和がもち越され、生殖細胞の崩壊をみたと解釈するのは少くともこの場合妥当性を欠くのではないかと考えられる。

次に(2)と(3)の問題にふれてみたい。両親の染色体の外観上の形態的相違と細胞に異常のあらわれる時期との間になんら平行的な関係がない。たとえば、両親の染色体がきわめて類似しわざかの区別しかない場合、一部の染色体を除き当然接合がおこなわれると想像されながら、比較的早い時期に細胞の退化がみられたり、あるいは同じような状態でも時期的に遅い場合もある。また相当染色体間に相違がありながら想像以上に遅く異常のおこる場合もある。これらについては YAMASHINA ('41, '43) における *Cairina* × *Anas*, *Gallus* × *Phasianus*, *Syrmaticus* × *Chrysolophus* の場合、及び DOBZHANSKY ('33, '37), DOBZHANSKY & TAN ('33, '36) の *Drosophila pseudoobscura* × *D. miranda*, LANCEFIELD ('29) の *D. pseudoobscura* race A × race B における実験などから推察して明らかである。よつて、これらはいずれの場合も因子の根本的相違あるいは配列上の相違がいちじるしく異なる際にはたがいに接合し得ない性質のものが多数含まれ、染色体の接合が完全におこなわれず、その結果減数分裂過程の細胞が異常をおこして死滅すると考えられている。ここで、コイとフナの雑種が減数分裂成長期において全部死滅した事実、また YAMASHINA ('41, '43) の研究で鳥類雑種が時期的に相違はあつてもすべて核が崩壊退化した事実から、直接核の崩壊退化を導く具体的根拠を求める必要がある。

コイとフナとは遺伝因子構成の様子が相当異つているはずである。ゆえに染色体の接合が完全におこなわれないことも当然であると考えられる。しかし、染色体の接合不完全と核の死滅とは離して考えてよい事柄で、その二つの事実を結びつけるべき要因を追究しない以上、染色体接合の不完全が核の崩壊退化を導いたと結論することは早計であろう。そこで染色体接合の不完全と細胞の死滅という二つの事柄を結びつける要因を、このたびの研究およびすでにおこなわれた研究から抽出してみたい。その最も重要な事柄は減数分裂過程にある生殖細胞が生理的にはなはだ不安定であるということである。これはすでに述べた「減数分裂が正常におこなわれるにはいろ

いろいろな事象が一定順序に正しくおこることが必要である。そのうちどれが欠けても全過程を混乱におとしいれるほど微妙に調整されている」という説明でも明らかなるごとく、その生理機能が甚だ微妙であり、なかんずく、精原細胞の分裂後期より成長期、精子形成期等は特に生理的急変化のおこる時期である。したがつてこれら不安定な時期における細胞の生理的急変と両親の因子構成の相違による分裂機構の不調和との相乗的結果として、細胞の生理的死滅が導かれたと想像することは決して難くないところであり、雌雄による生理的安定度の相違を示唆することもできる。正常なコイおよびフナの生殖腺を Ringer 液内で処理した場合、まず最も早く細胞の異常が成長期にあらわれたことから考えても、成長期が生理的にはなはだ不安定な時期であることを示す一つの証拠であると考えられる。またコイとフナの雑種に間性の多いこと（松井・牧野'35）は特に生殖腺そのものが生理的に不安定であることを示し、MAKINO ('48) は魚類の性および生殖腺の分化がはなはだしく低いものであり、かつ不安定な状態で環境の影響によりいちじるしく変化をうけるものであると報告している。また OKADA ('43, '44) はメダカを材料としてホルモンの作用による性転換の可能なことを報告している。かくのごとく生理的にはなはだ不安定な生殖腺で、しかも生理的急変化のおこる微妙な減数分裂過程において、因子的に相当な相違をもつ染色体を有する細胞に、これらの相乗的な異常の生ずるのはおそらく当然のことと考えられる。また雑種の生殖不能は DUNN ('37b) のネズミの T 座の複対立遺伝子の例の如く、ヘテロに限つて生殖不能になるような一つだけの遺伝子によつてもおこされることがありうるとも考えられる。

雑種不妊の問題を少しく考察したが、動物の雑種不妊にはいろいろな程度があり、全般にわたくつて一様な解釈をこころみることははなはだ困難であり、また一例をもつて他例を解釈せんとすることも危険である。

## 摘要

コイとフナ（または金魚）はどちらを親にしても同様な結果をもつて雑種を生ずる。雑種  $F_1$  の場合は完全に不妊である。雑種の精巣は相当の大きさに発育するが、精子を生じない。精原細胞の分裂増殖は正常に行われるようで、99 の染色体（コイの  $n$ , 52 とフナの  $n$ , 47 の和）がみられる。成熟分裂は異常となり、精母細胞は成長期の初期、leptotene から pachytene の時期に大部分が核にピクノーシスを起して死滅する。また雑種は年齢とともに間性になる傾向がみられ、82 個をしらべたうちで 32 % が、いろいろな程度の精巣と卵巣よりなるモザイク生殖腺をもつていた。

雑種不妊の原因について遺伝学的立場より考察した。

## 主要文献

ここにあげてないものは DOBZHANSKY (1941) 及び WHITE (1954) 参照。

DOBZHANSKY, Th. 1941 : Genetics and the Origin of Species. New York.

石原誠・操坦道 1929 : 鯉、鮎及金魚の雑種における血清学的研究. 遺伝雄, iv.

片山正夫 1939 : 魚類の遺伝. 水産誌, xxxiv.

牧野佐二郎 1934 : 二、三淡水魚の染色体（富金、鯉、金魚）. 遺伝雄, ix.

— 1948 : 性の決定と性染色体. (脊椎動物篇). 東京.

— 1954 : 家畜の細胞遺伝学的研究. 日本学術振興会.

— 1939 : The chromosomes of the carp, *Cyprinus carpio*, including those of some related species of Cyprinidae for comparison. Cytologia, ix.

- 1941 : Cyt. investigations of mice included in the genus *Mus*. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., VI, Zool., vii.
- 1941 : A karyological study of gold-fish of Japan. Cytologia, xii.
- 1955 : Notes on the cytological feature of male sterility in the mule. Experientia, xi.
- 松井佳一 1931 : 淡水魚の遺伝並に品種改良に関する研究. 第二報.  
鯉と鮒との交雑種について. 水試報告, ii.
- 1932 : 鯉, 鮒及び金魚の第二次性的標徴とその雑種の不胎について. 日本学術協会報告, vii.
- 1933 : 淡水魚の遺伝並に品種改良に関する研究. 第三報.  
鯉, 鮒又は金魚の雑種の雄の不胎について. 水試報告, iii.
- 1950 : 日本産のコヒ, フナ及びその雑種について. 現代生物学の諸問題.
- 松井佳一・牧野佐二郎 1943 : コイとキンギョの雑種(合)に於る細胞学的観察. 遺伝雑, xix.
- 山階芳麿 1941 : Cytological investigations of the intergeneric hybrid of the muscovy duck and the domestic duck. 遺伝雑, xviii.
- 1943 : Cytological researches on hybrids in the family Phasianidae. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. IV, Zool. viii.
- WHITE, M. J. D. 1954 : Animal cytology and evolution. Cambridge University Press.

### Résumé

When kept under a confined condition, the carp (*Cyprinus carpio*) and the funa (*Carassius carassius*) mate and can produce hybrids. Reciprocal crosses are also possible with similar results. The hybrids grow regularly with no observed anomalies in their developmental course. They rank intermediate between the parent species in several characters. The hybrid males are completely sterile. Their testes generally lack spermatogenetic activity. The chromosomes as observed in spermatogonial division are 99 in number, being the total sum of the haploid numbers of the parents, 52 for carp and 47 for the funa. Meiosis in the hybrid testes is highly disturbed, being arrested at early stages of the meiotic prophase. Most of germ cells undergo pycnotic degeneration during the period from late leptotene to pachytene, and no spermatozoa are produced. In some hybrid specimens, the gonads show mosaic structures composed of testicular and ovarian elements, an evidence suggesting that sterility is associated with intersexuality, caused by the genetic unbalance between the parents.