

# 瀬戸内海から得られたナシフグとコモnfグの天然雑種

横川浩治・浦山公治

〒761-0111 高松市屋島東町75-5 香川県水産試験場 (電子メール: yokogawa@shikoku.ne.jp)

(1999年4月23日受付; 1999年11月29日改訂; 2000年1月24日受理)

キーワード: ナシフグ, コモンフグ, 雑種, 形態, アイソザイム

魚類学雑誌  
Japanese Journal of  
Ichthyology

© The Ichthyological Society of Japan 2000

Kōji Yokogawa\* and Kimiharu Urayama. 2000. Natural hybrids between two species of puffer, *Takifugu vermicularis* and *T. poecilonotus*, obtained from the Seto Inland Sea, Japan. *J. Ichthyol.*, 47 (1) 67-73.

**Abstract** Two pufferfish individuals from the Seto Inland Sea, having an appearance intermediate between *Takifugu vermicularis* and *T. poecilonotus*, were morphologically and genetically examined. Both individuals showed a pattern of body spination intermediate between those characteristic of the two species, although principal component analysis (PCA) of the morphological data placed both specimens within the range of *T. vermicularis*. Isozyme analysis showed replacements of major alleles between *T. vermicularis* and *T. poecilonotus* at 11 loci, the totally heterozygotic condition of those alleles suggesting that both specimens were F<sub>1</sub> hybrids. Other morphological and whole genetic characteristics also indicated that they were F<sub>1</sub> hybrids of *T. vermicularis* and *T. poecilonotus*. The inclusion of both individuals within the morphological range of *T. vermicularis* by PCA may have been the result of coupling of their parent species.

\*Corresponding author: Kōji Yokogawa, Kagawa Prefectural Fisheries Experimental Station, 75-5 Yashimahigashimachi, Takamatsu, Kagawa 761-0111, Japan (e-mail: yokogawa@shikoku.ne.jp)

ナシフグ *Takifugu vermicularis* およびコモnfグ *T. poecilonotus* はフグ科トラフグ属の中型のフグであるが、これら2種は外見上類似していることから、香川県などでは両種を区別せずに“ナゴヤフグ”と称されている。両種の形態的な相違点は、ナシフグでは体表に小棘が全くないのに対してコモnfグでは細かい棘が密生すること、および体表の斑紋と色彩のわずかな相違である。ところで最近、香川県沿岸海域においてこのナシフグとコモnfグの中間的な形態を示す個体 (Fig. 1) が2個体得られ、両種の雑種である可能性が考えられた。そこで、これらの個体についてアイソザイム分析による遺伝的特徴および形態的特徴を調べた。

## 材料と方法

雑種と推定される2個体 (以下雑種様個体という) は1997年10月27日に香川県木田郡庵治町沖の備讃瀬戸海域で底曳網によって得られた1個体 (全長165.0 mm) (Fig. 1), および同年11月27日に同県丸亀市沖の備讃瀬戸海域で同じく底曳網によって得られた1個体 (全長118.2 mm) である。これらの雑種様個体はTKPM-P6093および6094の番号でそれぞれ徳島県立博物館に登録された。対照標本として2個体目の雑種様個体と同時に漁獲されたナシフグ22個体 (全長85.8-118.1 mm, 平均101.6 mm) とコモnfグ21個体 (全長85.4-119.4 mm, 平均100.8 mm) を用いた。これらの標本魚は採集後速やかに-80°Cの超低温冷凍庫で凍結保存し、遺伝的分析を行なった後に80%エタノールで固定して形態計測を行なった。

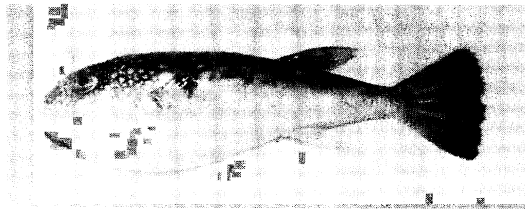


Fig. 1. General aspects of hybrid-like individual of puffer between *Takifugu vermicularis* and *T. poecilonotus* (TKPM-P6093, 165.0 mm TL).

遺伝的形質としてアイソザイムを調べた。実験方法は、エステラーゼについては谷口・田島(1978)による薄層ポリアクリルアミド泳動法、その他の酵素とタンパク質については谷口・岡田(1980)によるクエン酸アミノプロピルモルフォリン緩衝液 (pH 6.0) による水平式デンブング泳動法を用いた (Table 1)。酵素および遺伝子座の表記法はShaklee et al. (1990) に従い、対立遺伝子はナシフグにおいて最も頻度の高い遺伝子が支配する

バンドを\*100 (陰極側は\*-100) としてそれに対する他のバンドの相対的な移動距離で表わした。

形態計測に関して、頭長は吻端から左側の鰓孔上端までの距離とした。計量形質の値は、頭部の諸形質については頭長に対する百分率、それ以外の形質については標準体長に対する百分率で表わした。計数形質に関して、鰓耙の計数には右側の第一鰓弓を取り外して上枝と下枝に分けて計数し、鰓弓のちょうど屈曲部に位置する鰓耙は下枝の計数に含めた。脊椎骨、間神経棘および間血管棘の計数には標本魚を軟X線撮影し、写真から骨の個数を読みとった。その他の計量、計数方法についてはHubbs and Lagler (1970) に従った。また、個体ごとの肥満度を常法 (久保・吉原, 1957) により計算した。さらに、得られたすべてのプロポジションと計数形質のデータから常法 (有馬・石村, 1987) に従って主成分分析を行ない、個体ごとに第1, 第2主成分のスコアを計算した。

Table 1. Enzymes, protein and tissues examined

Enzyme or protein name	Enzyme number	Locus	Subunit structure	Tissue
Aspartate aminotransferase	2.6.1.1	<i>AAT-2*</i>		Liver
Acid phosphatase	3.1.3.2	<i>ACP*</i>	Dimeric	Liver
Alcohol dehydrogenase	1.1.1.1	<i>ADH*</i>	Dimeric	Liver
Aconitate hydratase	4.2.1.3	<i>AH*</i>	Monomeric	Muscle
Esterase	3.1.1.-	<i>EST-1*</i>	Monomeric	Liver
Fructose biphosphate aldolase	4.1.2.13	<i>FBALD*</i>	Tetrameric	Muscle
Fumarate hydratase	4.2.1.2	<i>FH*</i>	Tetrameric	Muscle
Glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase	1.2.1.12	<i>GAPDH-1*</i> <i>GAPDH-2*</i>		Liver Muscle
Glucose-6-phosphate isomerase	5.3.1.9	<i>GPI-1*</i> <i>GPI-2*</i>	Dimeric	Liver Muscle
L-Iditol dehydrogenase	1.1.1.14	<i>IDDH*</i>	Tetrameric	Liver
Isocitrate dehydrogenase (NADP <sup>+</sup> )	1.1.1.42	<i>IDHP-1*</i> <i>IDHP-2*</i> <i>IDHP-3*</i>	Dimeric	Liver Muscle Muscle
Lactate dehydrogenase	1.1.1.27	<i>LDH-1*</i>	Tetrameric	Muscle
Malate dehydrogenase	1.1.1.37	<i>MDH-1*</i> <i>MDH-2*</i>	Dimeric Dimeric	Muscle Muscle
Malic enzyme (NADP <sup>+</sup> )	1.1.1.40	<i>MEP-1*</i>	Tetrameric	Muscle
Mannose-6-phosphate isomerase	5.3.1.8	<i>MPI-1*</i>	Monomeric	Liver
Phosphogluconate dehydrogenase	1.1.1.44	<i>PGDH*</i>	Dimeric	Muscle
General protein		<i>PROT-1*</i> <i>PROT-2*</i> <i>PROT-3*</i>	Monomeric	Muscle Muscle Muscle
Superoxide dismutase	1.15.1.1	<i>SOD-1*</i>	Dimeric	Liver

**Table 2.** Allelic frequencies of *Takifugu vermicularis* and *T. poecilonotus*, with genotypes of hybrid-like individuals at polymorphic or divergent loci between the two species

Locus	Allele	Frequency		Genotype	
		TV <sup>1</sup>	TC <sup>2</sup>	6093 <sup>3</sup>	6094 <sup>3</sup>
<i>ACP*</i>	*140	0.023	0.024	*100/100	*100/100
	*100	0.977	0.976		
<i>ADH*</i>	*-55	0.023	0.000	*-100/-100	*-100/-100
	*-100	0.977	1.000		
<i>AH*</i>	*100	0.938	0.000	*75/100	*75/100
	*75	0.063	1.000		
<i>EST-1*</i>	*100	1.000	0.000		*90/100
	*95	0.000	0.024		
	*90	0.000	0.976		
<i>FBALD*</i>	*-80	0.273	1.000	*-80/-100	*-80/-100
	*-100	0.727	0.000		
<i>FH*</i>	*100	1.000	0.969	*100/100	*100/100
	*85	0.000	0.031		
<i>GPI-1*</i>	*100	1.000	0.048	*85/100	*85/100
	*85	0.000	0.952		
<i>IDDH*</i>	*100	1.000	0.026	*0/100	*0/100
	*0	0.000	0.974		
<i>IDHP-1*</i>	*160	0.295	0.048	*100/100	*75/100
	*145	0.000	0.310		
	*100	0.705	0.452		
	*75	0.000	0.190		
<i>LDH*</i>	*0	0.000	0.048	*-100/-100	*-100/-100
	*-100	1.000	0.952		
<i>MDH-1*</i>	*130	0.000	1.000	*100/130	*100/130
	*100	1.000	0.000		
<i>MDH-2*</i>	*800	0.068	0.000	*-100/-600	*-100/-600
	*-100	0.909	0.071		
	*-600	0.000	0.929		
	*-900	0.023	0.000		
<i>MEP-1*</i>	*140	0.000	0.905	*100/140	*100/140
	*120	0.000	0.095		
	*100	0.886	0.000		
	*80	0.114	0.000		
<i>MPI-1*</i>	*100	0.773	1.000	*100/100	*100/100
	*80	0.227	0.000		
<i>PGDH*</i>	*100	0.727	1.000	*100/100	*100/100
	*85	0.273	0.000		
<i>PGM*</i>	*-60	0.023	0.976	*-60/-100	*-60/-100
	*-100	0.977	0.000		
	*-175	0.000	0.024		
<i>PROT-1*</i>	*200	0.000	1.000	*200/-100	*200/-100
	*-100	1.000	0.000		
<i>SOD-1*</i>	*830	0.000	1.000	*830/100	*830/100
	*460	0.386	0.000		
	*100	0.614	0.000		

<sup>1</sup> *Takifugu vermicularis*.<sup>2</sup> *Takifugu poecilonotus*.<sup>3</sup> Catalogue number (TKPM-P).

At the *EST-1\** locus, genotype of TKPM-P6093 was not identified because the activity of the enzyme was insufficient.

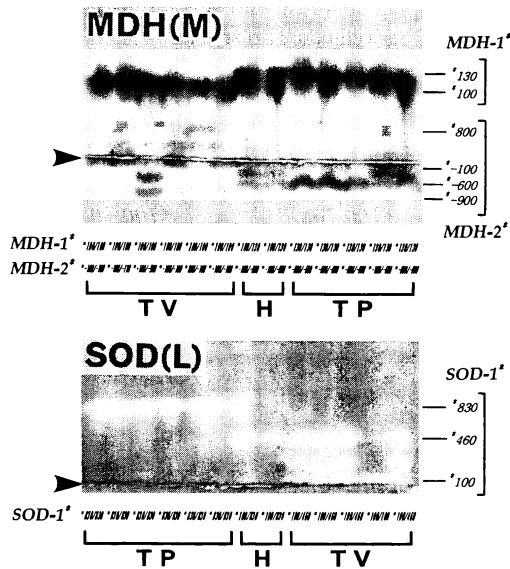


Fig. 2. Electrophoretograms of malate dehydrogenase (MDH) and superoxide dismutase (SOD). TV: *T. vermicularis*; TC: *T. poecilonotus*; H: Hybrid. Arrowhead indicate origin of electrophoresis.

## 結 果

**遺伝的特徴** ナシフグ、コモンフグおよび雑種様個体について電気泳動実験を行なった結果、18酵素および1非酵素タンパクを検出し、計26遺伝子座を推定した (Table 1)。ナシフグとコモンフグでは、*AH\**、*EST-1\**、*FBALD\**、*GPI-1\**、*IDDH\**、*MDH-1\**、*MDH-2\**、*MEP-1\**、*PGM\**、*PROT-1\**、*SOD-1\**の11遺伝子座において対立遺伝子が完全置換あるいはそれに近い状態であり (Table 2, Fig. 2)、これらの遺伝子座は両種間の雑種を判定する場合の有効なマーカーとなるものと考えられた。一方雑種様個体の遺伝子型は、前述のマーカーとなる11遺伝子座では2個体ともすべてナシフグとコモンフグの主対立遺伝子のヘテロ型であり (Table 2, Fig. 2)、これらの個体は両種の雑種 $F_1$ であると判断された。

**形態的特徴** ナシフグとコモンフグを識別できる最も重要な標徴形質である体表の小棘について、これら2種と雑種個体の腹面の形状をFig. 3に示す。緒言で述べたように、ナシフグでは体表に小棘が全くなく (Fig. 3, A)、一方コモンフグでは顕著な小棘が密生する (Fig. 3, B)。それに対して雑種個体では微弱な棘が認められ、両種の間隔的な形状を示した (Fig. 3, C)。

体の斑紋と色彩について、ナシフグでは背面の

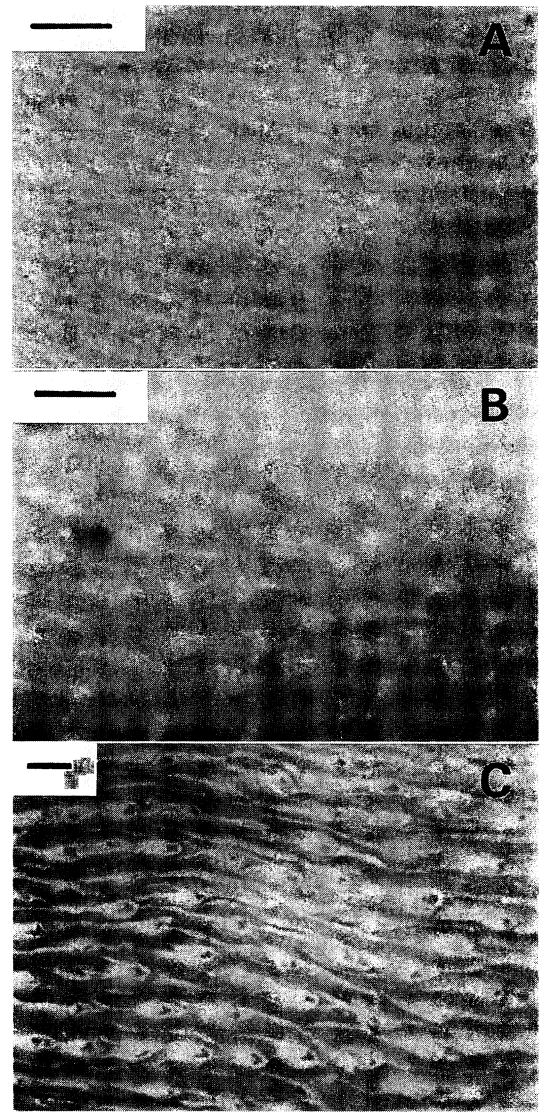


Fig. 3. Spinule on ventral body surface. A: *Takifugu vermicularis*; B: *T. poecilonotus*; C: Hybrid (TKPM-P6093). Solid bars in each photo indicate 1 mm scale.

白斑の輪郭がやや不明瞭で、尾鰭下縁が白色に縁取られる。一方コモンフグでは体側中央下部を走る黄色縦帯のコントラストが強く、眼下部の細かい白斑が明瞭であるなどの微妙な差異がある。雑種個体では、尾鰭下縁がわずかに白色味を帯び、体側中央下部の黄色縦帯のコントラストは中庸で、これらの特徴は概ね両種の間隔的であると判断されたが、眼下部の白斑についてはコモンフグに近かった (Fig. 1)。

調べた全個体の形態形質の計測結果をTable 3に示す。ナシフグとコモンフグでは、計量形質、計

数形質とも全般にかなり類似した数値を示し、両種間で明瞭な相違のある形質は特に認められなかった。また、雑種個体の数値もほとんどの形質でこれら2種の変異の範囲内に含まれた (Table 3)。そこですべての標本魚について主成分分析を行ない、個体ごとに第1主成分と第2主成分のスコアをプロットした (Fig. 4)。主成分分析の結果、ナシ

フグとコモフグは主に第1主成分によって明瞭に分離されたが、雑種個体は2個体ともナシフグの範囲内に含まれた (Fig. 4)。

### 考 察

本研究の遺伝的解析結果から、これらの雑種様個体がナシフグとコモフグの雑種であることが

**Table 3.** Results of morphometric measurements and counts of *Takifugu vermicularis* (n=22), *T. poecilonotus* (n=21) and hybrids between both species

	<i>Takifugu vermicularis</i>		<i>Takifugu poecilonotus</i>		Hybrid	
	Average	Range	Average	Range	6093 <sup>1</sup>	6094 <sup>1</sup>
Total length <sup>2</sup>	121.28	118.16–123.91	125.56	123.05–129.27	124.06	120.61
Pre-anal length <sup>2</sup>	69.95	64.30–75.68	68.26	63.56–72.84	68.72	68.57
Body depth <sup>2</sup>	23.80	20.04–27.62	23.23	20.51–26.03	24.96	22.45
Body width <sup>2</sup>	20.67	17.67–25.00	20.15	18.61–23.21	25.86	21.43
Caudal peduncle depth <sup>2</sup>	7.64	6.96–9.05	8.02	7.25–9.04	7.97	7.76
Caudal peduncle length <sup>2</sup>	24.90	20.58–30.02	27.04	23.49–30.68	29.92	23.06
Pre-dorsal length <sup>2</sup>	66.74	62.08–69.36	67.37	64.48–69.88	66.92	64.39
Dorsal fin length <sup>2</sup>	14.51	12.47–17.05	15.76	13.95–19.95	10.60	13.98
Anal fin length <sup>2</sup>	14.35	12.12–17.28	15.38	13.26–17.53	14.74	14.49
Pectoral fin length <sup>2</sup>	14.90	11.94–17.93	15.36	13.68–18.01	13.16	14.29
Head length <sup>2</sup>	32.01	26.62–35.19	30.92	28.56–32.80	31.13	30.82
Snout length <sup>3</sup>	41.48	35.90–46.63	38.42	32.20–45.32	45.89	43.05
Orbital diameter <sup>3</sup>	22.95	17.74–25.38	23.70	19.31–28.57	21.26	21.52
Interorbital width <sup>3</sup>	41.16	32.43–47.27	39.18	32.91–46.76	49.28	41.06
Sub-orbital width <sup>3</sup>	38.24	29.03–50.00	34.55	28.21–39.84	39.13	38.41
Mouth width <sup>3</sup>	27.03	22.12–32.37	26.84	16.02–30.19	27.54	24.50
Dorsal fin rays <sup>4</sup>	13.27	12–15	11.71	11–13	9	13
Caudal fin rays	9.77	9–11	9.67	8–11	11	11
Anal fin rays	10.29	8–12	8.90	7–10	9	10
Pectoral fin rays	15.91	15–17	15.38	14–16	16	15
Gill rakers						
upper limb	0.52	0– 1	0.90	0– 1	0	1
lower limb	7.64	6– 9	8.48	7–10	8	7
total	8.14	7–10	9.38	8–11	8	8
Vertebrae						
abdominal	12.95	12–14	12.52	12–14	13	14
caudal	8.18	7– 9	8.67	7–10	8	8
total	21.14	20–22	21.19	21–22	21	22
Interneural spines	12.50	11–14	12.00	11–13	12	12
Interhemal spines	7.86	7– 9	7.28	6– 8	8	8
Condition factor	36.53	31.20–40.93	37.27	28.59–43.47	36.39	30.47

<sup>1</sup> Catalogue number (TKPM-P).

<sup>2</sup> Percentage of standard length.

<sup>3</sup> Percentage of head length.

<sup>4</sup> Dorsal fin of the TKPM-P6093 is transformed.

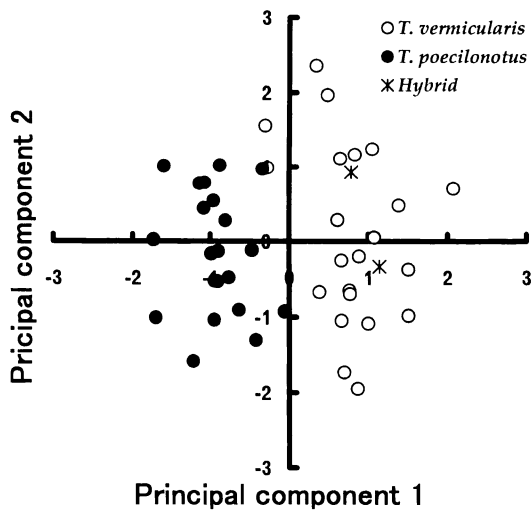


Fig. 4. Principal component analysis for *Takifugu vermicularis*, *T. poecilonotus* and hybrids.

示され、体表の小棘や斑紋の形状もこれを支持する。しかし、主成分分析による結果ではこれらの個体は形態的にナシフグに近いことが示された。Masuda et al. (1991) はシマフグ *Takifugu xanthopterus* とナシフグの天然雑種についてアイソザイムおよび形態の特徴を調べ、雑種  $F_1$  には個体あるいは成長段階によって形態的な相違があることを報告している。これに関して宮木 (1998) は、交雑フグの親魚種の雌雄の組み合わせの相違によって雑種  $F_1$  の形態に差が生じることを報告している。今回調べたナシフグとコモフグの雑種についても形態的にナシフグに近いのは親魚種の雌雄の組み合わせに由来する可能性が考えられる。この点について確認するためには、これらの個体について母性遺伝するミトコンドリアDNAを調べ、親魚種の雌雄の組み合わせを明らかにする必要がある。

今回調べたナシフグとコモフグの雑種2個体は1997年4月から1998年3月にかけて香川県沿岸海域から得られたナシフグ1247個体とコモフグ2452個体の中に混入していたものである。これらのデータから香川県沿岸海域におけるナシフグとコモフグの雑種の出現率を計算すると、ナシフグに対する割合が0.16%、コモフグに対する割合が0.08%となり、Masuda et al. (1991) の計算方法による雑種の出現率は0.05% ( $2/(1247+2452+2)$ ) となる。これはMasuda et al. (1987) による九州南部海域におけるクロサバフグ *Lagocephalus gloveri* とシロサバフグ *L. wheeleri* の雑種の出現率の0.3%

や、Masuda et al. (1991) による有明海におけるシマフグとナシフグの雑種の出現率の0.4%に比較するとかなり小さな値であり、ナシフグとコモフグの間には他の近縁種間に比べてより厳密な生殖隔離が存在しているものと推定される。

ナシフグとコモフグの生態的特徴、特に繁殖生態についてはほとんど解明されていないが、藤田 (1962, 1988) によれば下関近海での産卵期はナシフグが5月中旬~6月下旬、コモフグが4月上旬~4月下旬とされ、両種の産卵期は重複しない。

一方、有明海近海におけるシマフグの産卵期は4月中旬~5月上旬とされ (藤田, 1962, 1988)、同海域でのナシフグの産卵期は明らかではないが (Masuda et al., 1991)、仮に下関近海と同時期とすれば両種の産卵期間は半月程度重複することになる。また九州近海におけるクロサバフグの産卵期は4~5月で (多部田, 私信)、同海域におけるシロサバフグの産卵期は5月中旬~6月下旬であり (藤田, 1988)、これら2種の産卵期も多少重複しているものと推定される。

つまり、香川県沿岸海域のナシフグとコモフグの場合、下関近海の場合から推定して産卵期がほとんど重複していないとみられることが、産卵期が一部重複する他の種間と比べ雑種の低い出現率に結びつくひとつの要因ではないかと思われる。さらに、これら2種は摂餌生態もかなり相違し (横川・浦山, 未発表)、繁殖生態も含めて今後の詳細な生態的研究が必要であろう。

## 謝 辞

本研究に用いた標本魚の入手にご協力頂いた庵治漁業協同組合および丸亀漁業協同組合の各位にお礼を申し上げる。また、フグ類の電気泳動実験方法について有益なご助言を頂いた鹿児島大学水産学部の増田育司博士、サバフグ類の産卵期に関する情報を提供された長崎大学水産学部教授多部田修博士、および本研究で調べた雑種を標本として登録することを許された徳島県立博物館の佐藤陽一博士に謝意を表す。

## 引用文献

- 有馬 哲・石村貞夫. 1987. 多変量解析のはなし. 東京図書, 東京. ix+320 pp.  
 藤田 矢郎. 1962. 日本産主要フグ類の生活史と養殖に関する研究. 長崎大学論文集, (2): 1-121, 40 pls.  
 藤田 矢郎. 1988. 日本近海のフグ類. 水産研究叢書 39, 日本水産資源保護協会, 東京. v+131 pp.  
 Hubbs, C. L. and K. F. Lagler. 1970. Fishes of the Great

- Lakes Region. 3rd ed., Univ. Michigan Press, Ann Arbor, xv+213 pp., 44 pls.
- 久保伊津男・吉原友吉. 1957. 水産資源学. 初版, 共立出版, 東京. 345 pp.
- Masuda, Y., N. Shinohara, Y. Takahashi, O. Tabeta and K. Matsuura. 1991. Occurrence of natural hybrid between pufferfishes, *Takifugu xanthopterus* and *T. vermicularis*, in Ariake Bay, Kyushu, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 57: 1247-1255.
- Masuda, Y., S. Takeoka, O. Tabeta and Y. Dotsu. 1987. Genetic differences between two newly described swellfishes of the genus *Lagocephalus* from southern Kyushu, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 53: 767-772.
- 宮木廉夫. 1998. 交雑フグの初期生態. 長崎県水産試験場研究報告, 24: 27-68.
- Shaklee, J. B., F. W. Allendorf, D. C. Morizot and G. S. Whitt. 1990. Gene nomenclature for protein-coding loci in fish. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 119: 2-15.
- 谷口順彦・岡田容典. 1980. マダいの生化学的多型に関する遺伝学的研究. *日本水産学会誌*, 46: 437-443.
- 谷口順彦・田島健司. 1978. マダいの肝臓エステラーゼにみられる遺伝変異について. *日本水産学会誌*, 44: 619-622.