

第2章 遺伝的性決定とその人為的統御

ヒラメの遺伝的性決定機構を明らかにし、遺伝的性の人為的統御方法を検討する目的で、ヒラメの種々の作出群について性比調査を行なった。これは雌性発生2倍体やその後代等の、夏季に向って上昇しつつある自然水温条件下でほぼ同様な方法で飼育された群を対象とした。性比調査は、ホルモン未処理の通常の飼育群とともに、性転換阻止レベルの雌性ホルモン処理を施した飼育群についても行なった。この性転換阻止レベルのホルモン処理は、性分化時期におけるエストラジオール-17 β (以下E₂と略記)の10 ppb (10 μ g/l 飼育水)の濃度での浸漬処理または0.3 ppm (0.3 μ g/g 飼料)の濃度での経口投与で、第3章で述べるように、性分化の転換の影響を排除し、本来の遺伝的性比を知るために有効な方法である。得られた結果から、ヒラメの性を決定する遺伝子型について考察し、遺伝的全雌群の作出方法を示した。

1. 雌性発生2倍体の性比

雌性発生の誘起によって生じる性比の変化を明らかにし、ヒラメの性を決定する遺伝子型についての資料を得る目的で、第2極体放出阻止型雌性発生2倍体および第1卵割阻止型雌性発生2倍体の性比を調査した。

1) 第2極体放出阻止型雌性発生2倍体の性比

第2極体放出阻止型雌性発生2倍体の作出群8例について、ホルモン未処理の合計11の飼育群と、性転換阻止レベルのE₂処理を施した合計10の飼育群について性比を調べた。これらと共通の雌親魚に通常雄を交配した対照群についても、ホルモン未処理の合計7の飼育群と、E₂処理を施した合計7の飼育群の性比を調べた。

各飼育群の性比をTable 2に示した。

第2極体放出阻止型雌性発生2倍体のホルモン未処理群では、雌の割合は群によって43.8%から93.0%の範囲で変動し、雌雄比1:1と有意差のない群から雌の割合が著しく高い群まで認められた。作出群によって性比が相違するばかりでなく、飼育群3-1から3-4のように、同一作出姉妹群内で、飼育群の相違によって、雌の割合が55.3%から84.0%まで変動した例も存在した。一方、E₂処理を施した飼育群では、雌の割合の著しい増加が認められた。すなわち、10群中7群で雌100%となり、雄が出現した3群でもその割合は7.4%以下に限られた。

対照の通常ヒラメでは、ホルモン未処理群で、雌の割合は35.7%から63.4%であり、雌雄比1:1と有意差のない性比がみられた。さらに、E₂処理を施したいずれの飼育群でも、約半数の雄が出現し、雌の割合は68.4%以下にとどまり、雌雄比1:1から有意に雌の割合が増加することはなかった。対照の通常ヒラメはこの点で第2極体放出阻止型雌性発生2倍体の状況と明らかに異なった。

Table 2. Sex distribution of gynogenetic diploids induced by retaining the second polar body (G1) and control diploids (N) in their E_2 (estradiol-17 β) free rearing lots and E_2 treated rearing lots. CNRL, code number of rearing lot; SS, sample size; PF, percentage of females; SR150, survival rate during the period from the beginning of juvenile stage to 150th day after hatching; ME $_2$ T, method of E_2 treatment; DE $_2$ T, duration expressed by ages (days after hatching) at the start and end of E_2 treatment; TLE $_2$ T, averages of total length at the start and end of E_2 treatment; SRE $_2$ T, survival rate in the duration of E_2 treatment.

No. and code of group	E_2 free rearing lot				E_2 treated rearing lot				SRE $_2$ T	SR150	%		
	CNRL	SS	♂ : ♀	PF	CNRL	SS	♂ : ♀	PF				ME $_2$ T	DE $_2$ T
1 G1(N♀1)	1-1	121	14 : 107	88.4*	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2 N(N♀1)	2-1	160	97 : 63	39.4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3 G1(N♀2)	3-1	85	38 : 47	55.3	3-E $_2$ 1	103	2 : 101	98.1*	I ¹⁾	11 → 70	5.1 → 52.3	77.0	52.3
	3-2	61	22 : 39	63.9									
	3-3	49	12 : 37	75.5*									
	3-4	50	8 : 42	84.0*									
4 N(N♀2)	4-1	84	54 : 30	35.7	4-E $_2$ 1	69	36 : 33	47.8	I	11 → 70	5.0 → 51.8	32.3	38.6
6 G1(N♀4)	6-1	40	21 : 19	47.5	6-E $_2$ 1	44	0 : 44	100*	I	31 → 95	12.0 → 75.1	27.6	23.2
7 N(N♀4)	7-1	41	15 : 26	63.4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
12 G1(N♀7)	12-1	40	12 : 28	70.0	12-E $_2$ 5	47	0 : 47	100*	I	36 → 80	14.3 → 59.6	39.5	38.5
12-2	42	18 : 24	57.1	35.2									
15-1	11	6 : 5	45.5	8.6	15-E $_2$ 1	22	7 : 15	68.2	I	36 → 80	16.6 → 58.7	19.9	18.1
16 G1(G1♀1)	—	19	8 : 11	57.9	16-E $_2$ 1	23	0 : 23	100*	I	36 → 80	16.3 → 51.4	18.8	20.9
17 N(G1♀1)	17-1	19	8 : 11	57.9	17-E $_2$ 1	19	6 : 13	68.4	I	36 → 80	15.8 → 58.6	19.1	16.9
24 G1(N♀9)	24-1	40	21 : 19	47.5	24-E $_2$ 1	27	2 : 25	92.6*	I	36 → 85	14.3 → 33.2	16.5	14.2
					24-E $_2$ 2	10	0 : 10	100*	I	36 → 100	14.3 → 56.6	7.6	6.3
					24-E $_2$ 5	29	0 : 29	100*	D ²⁾	36 → 100	14.3 → 70.7	29.9	26.5
28 N(N♀9)	28-1	2	1 : 1	50.0	28-E $_2$ 1	13	5 : 8	61.5	I	36 → 85	14.1 → 54.5	13.5	12.0
					28-E $_2$ 4	4	3 : 1	25.0	D	36 → 100	14.1 → 75.6	6.0	6.0
29 G1(N♀10)	29-1	32	18 : 14	43.8	29-E $_2$ 1	30	0 : 30	100*	I	36 → 80	15.6 → 69.7	58.0	53.0
					29-E $_2$ 4	21	0 : 21	100*	D	46 → 80	21.1 → 67.3	56.4	48.1
31 N(N♀10)	—	36	19 : 17	47.2	31-E $_2$ 1	34	14 : 20	58.8	I	36 → 80	15.5 → 61.1	55.2	46.8
38 G1(F1(G1♂2)♀1)	38-1	43	3 : 40	93.0*	38-E $_2$ 1	51	1 : 50	98.0*	D	41 → 70	21.1 → 81.3	58.6	53.1
47 N(F1(G1♂2)♀1)	47-1	36	19 : 17	47.2	47-E $_2$ 1	46	21 : 25	54.3	D	41 → 70	19.2 → 70.5	70.6	55.0

1. Immersing dosage in the concentration of 10 μ g E_2 /l rearing water for two hours in a day. 2. Dietary dosage in the concentration of 0.3 μ g/g food weight. * : Significantly larger value than 50 per cent of female rate ($p < 0.01$).

2) 第1卵割阻止型雌性発生2倍体の性比

第1卵割阻止型雌性発生2倍体の作出群4例について、ホルモン未処理の飼育群と、同様な飼育条件下で性転換阻止レベルのE₂処理を施した飼育群について性比を調べた。

各飼育群の性比をTable 3に示した。

第1卵割阻止型雌性発生2倍体は、ホルモン未処理の飼育群で、雌の割合は50.0%から87.5%の範囲にあった。E₂処理を施した飼育群では、雌の割合は96.9%から100%となり、第2極体放出阻止型雌性発生2倍体の場合と同様に、雌の割合の著しい増加が認められた。

2. 通常の飼育群に出現した雌性発生2倍体雄の後代の性比

ホルモン未処理の通常の飼育群に出現する雌性発生2倍体雄の性を決定する遺伝子型を推察する目的で、その通常雌との交配による後代の性比を調査した。

1) 第2極体放出阻止型雌性発生2倍体雄の後代の性比

第2極体放出阻止型雌性発生2倍体の通常の飼育群である1-1、3-1、および3-2に出現した雄について、後代の性比を調査した。すなわち、それらと通常雌との個別の交配による次世代の計5例、同じく雄15個体と通常雌5個体の自然産卵群から得られた次世代の計2例、さらに、前者のうちの1群である飼育群8-1に出現した雄個体の次世代、すなわち第2極体放出阻止型雌性発生2倍体雄の次々世代の計2例について、性比を調査した。また、このうちの5例については、対照の通常ヒラメについても性比調査を行なった。基本的にホルモン未処理の飼育群と性転換阻止レベルのE₂処理を施した飼育群の両方について性比調査を行なったが、1例では後者のみについて行なった。

各飼育群の性比をTable 4に示した。

第2極体放出阻止型雌性発生2倍体雄の後代は、ホルモン未処理の飼育群で、雌の割合は27.1%から94.0%の範囲で大きく変動した。これらのE₂処理を施した飼育群では、雌の割合は75.0%から100%まで顕著に増加した。一方、対照の通常ヒラメにおいては、ホルモン未処理の飼育群で雌の割合が37.5%から57.9%の範囲にあり、E₂処理を施した飼育群では、雌の割合が48.8%から68.4%の範囲でやや増加しているものの、雌雄比1:1と有意差のない雄の出現がみられた。

なお、第2極体放出阻止型雌性発生2倍体雄の次世代である作出群5のE₂処理を施した飼育群である5-E₂1では、25.0%の比較的多い雄の出現がみられた。このことは、本群の飼育魚の成長の遅れ(E₂処理終了時の平均全長が小さい)のために性分化へのE₂処理の効果が不十分となったことに起因する可能性がある。

Table 4. Sex distribution of F_1 and F_2 progenies of males appeared in the E_2 free rearing lots of gynogenetic diploids induced by retaining the second polar body ($F_1(G1\uparrow)$) and control diploids (N) in their E_2 (estradiol-17 β) free rearing lots and E_2 treated rearing lots. Abbreviations as in Table 2.

No. and code of group	E_2 free rearing lot						E_2 treated rearing lot											
	CNRL	SS	\uparrow	\ddagger	PF	SR150 %	CNRL	SS	\uparrow	\ddagger	PF %	ME $_2$ T	DE $_2$ T	TL E_2 T mm	SRE $_2$ T %	SR150 %		
5 $F_1(G1\uparrow)$	5-1	48	35	13	27.1	25.3	5- E_2 1	64	16	48	75.0*	I ¹⁾	11	70	4.4	39.6	30.7	37.9
8 $F_1(G1\uparrow)$	8-1	25	5	20	80.0*	40.5	8- E_2 1	30	0	30	100*	I	11	70	4.4	52.4	23.3	20.1
9 N(N \ddagger 5)	9-1	32	15	17	53.1	19.9	9- E_2 1	14	5	9	64.3	I	11	70	4.4	52.8	24.0	13.4
10 $F_1(G1\uparrow)$	10-1	11	3	8	72.7	5.5	10- E_2 1	36	5	31	86.1*	I	36	80	12.9	58.8	29.3	22.9
11 N(N \ddagger 6)	11-1	24	15	9	37.5	12.0	11- E_2 1	17	6	11	64.7	I	36	80	12.8	52.4	9.2	8.5
13 $F_1(G1\uparrow)$	13-1	18	7	11	61.1	13.3	13- E_2 1	32	0	32	100*	I	36	80	14.8	60.1	25.2	23.0
15 N(N \ddagger 7)	15-1	19	8	11	57.9	8.6	15- E_2 1	19	6	13	68.4	I	36	80	16.6	58.7	19.9	18.1
18 F_1 SP($G1\uparrow$)	18-1	150	9	141	94.0*	38.8	18- E_2 1	150	0	150	100*	I	41	85	17.0	68.1	42.0	34.7
34 $F_1(G1\uparrow)$	34-1	24	10	14	58.3	45.7	34- E_2 3	21	1	20	95.2*	D ²⁾	41	80	20.4	76.3	45.7	44.3
36 F_1 SP($G1\uparrow$)	36-1	84	20	64	76.2*	53.5	36- E_2 1	65	0	65	100*	D	51	85	19.1	62.0	58.2	50.3
37 NSP(N \ddagger)	37-1	79	49	30	38.0	55.8	37- E_2 1	43	22	21	48.8	D	51	85	18.0	59.1	43.4	28.8
14 $F_2(G1\uparrow)$	14-1	11	5	6	54.5	8.0	14- E_2 1	16	1	15	93.8*	I	36	80	16.8	65.7	14.1	12.6
15 N(N \ddagger 7)	15-1	19	8	11	57.9	8.6	15- E_2 1	19	6	13	68.4	I	36	80	16.6	58.7	19.9	18.1
55 $F_2(G1\uparrow)$	—	—	—	—	—	—	55- E_2 1	46	0	46	100*	D	41	75	16.8	76.5	49.0	28.0

1 : Immersing dosage in the concentration of $10\mu\text{g } E_2/\text{g}$ rearing water for two hours in a day. 2 : Dietary dosage in the concentration of $0.3\mu\text{g/g}$ food weight. * : Significantly larger value than 50 per cent of female rate ($p < 0.01$).

Table 3. Sex distribution of gynogenetic diploids induced by suppressing the first cell cleavage (G2) and control diploids (N) in their E_2 (estradiol - 17 β) free rearing lots and E_2 treated rearing lots. Abbreviations as in Table 2.

No. and code of group	E_2 free rearing lot					E_2 treated rearing lot								
	CNRL	SS	♂ : ♀	PF	SR150 %	CNRL	SS	♂ : ♀	PF	ME ₂ T	DE ₂ T	TLE ₂ T	SRE ₂ T	SR150 %
30 G2(N ♀10)	30-1	8	1 : 7	87.5	0.4	30-E ₂ 1	10	0 : 10	100	I ¹⁾	36→100	15.4→63.0	7.0	6.5
31 N(N ♀10)	—	—	—	—	—	31-E ₂ 1	14	5 : 9	64.3	I	36→100	15.5→57.2	35.4	35.4
32 G2(N ♀11)	32-1	4	2 : 2	50.0	2.4	32-E ₂ 1	3	0 : 3	100	I	36→100	14.5→61.5	2.0	2.0
33 G2(N ♀12)	—	—	—	—	—	33-E ₂ 1	3	0 : 3	100	I	36→100	14.2→60.8	4.5	4.1
59 G2(F,(G1 ♂2) ♀1)	59-1	103	30 : 73	70.9*	32.8	59-E ₂ 1	65	2 : 63	96.9*	D ²⁾	41→75	16.1→66.2	37.1	28.9

1 : Immersing dosage in the concentration of 10 μ g E_2 /ℓ rearing water for two hours in a day. 2 : Dietary dosage in the concentration of 0.3 μ g/g food weight. * : Significantly larger value than 50 per cent of female rate (p<0.01).

2) 第1卵割阻止型雌性発生2倍体雄の次世代の性比

第1卵割阻止型雌性発生2倍体の通常の飼育群である30-1と32-1に出現した雄3個体について、第2極体放出阻止型雌性発生2倍体雄の次世代雌1個体との個別の交配による作出群3例の性比を調査した。このうち2例では、ホルモン未処理の飼育群と性転換阻止レベルのE₂処理を施した飼育群について行ない、1例ではE₂処理群についてのみ行なった。また、対照として、通常雄との作出群の性比を同様に求めた。

各飼育群の性比をTable 5に示した。

第1卵割阻止型雌性発生2倍体雄の次世代は、ホルモン未処理の飼育群で雌56.0%および76.9%であったが、E₂処理を施した飼育群で雌95.6%から100%まで増加した。対照群では、E₂処理を施した飼育群でも、雌25:雄21で、雌雄比1:1と有意差のない雄の出現がみられ、前者と異なった。

3. 人為的性転換魚の次世代の性比

人為的な雄への性転換魚を検索し、ヒラメの性を決定する遺伝子型を考察するため、100%雄に誘導した第2極体放出阻止型雌性発生2倍体および同じく通常ヒラメの次世代の性比を調査した(山本ら, 1992)。

1) 全雄に誘導した第2極体放出阻止型雌性発生2倍体の次世代の性比

1ppbの濃度の17 α -メチルテストステロン(以下MTと略記)浸漬処理で100%雄性化した第2極体放出阻止型雌性発生2倍体(飼育群6-MT1, 第3章)の雄7個体と通常雌2個体の個別の交配による7例、および通常雌雄の交配による対照の2例について、いずれも性転換阻止レベルのE₂処理を施した群の性比を調査した。

各調査群の性比をTable 6に示した。

100%雄に誘導した第2極体放出阻止型雌性発生2倍体の次世代では、7例中6例で雌100%であり、1例で雌98.1%であった。対照の通常ヒラメでは、標本数が少なく、群の本来的な性比を確定することができないものの、雌の割合は50.0~61.5%であり、同様なE₂処理にもかかわらず、雌雄比1:1と有意差のない雄の出現がみられた。

2) 全雄に誘導した通常ヒラメの次世代の性比

1ppbの濃度のMT浸漬処理で100%雄性化した通常ヒラメ(飼育群35-MT1, 1ppbの濃度の浸漬処理を日齢36から100まで、平均全長15.4mmから87.9mmまで継続した)の5個体と、第2極体放出阻止型雌性発生2倍体雄と通常雌の次世代雌1個体の個別の交配による作出群5例について、それぞれ性転換阻止レベルのE₂処理群の性比を調査した。さらに、通常

Table 5. Sex distribution of F₁ progenies of males appeared in the E₂ free rearing lots of gynogenetic diploids induced by suppressing the first cell cleavage (F₁(G2♂)) and control diploids (N) in their E₂(estradiol-17β) free rearing lots and E₂ treated rearing lots. Abbreviations as in Table 2.

No. and code of group	E ₂ free rearing lot				E ₂ treated rearing lot									
	CNRL	SS	♂ : ♀	PF %	SR150 %	CNRL	SS	♂ : ♀	PF %	ME ₂ T	DE ₂ T	TLE ₂ T	SRE ₂ T	SR150 %
39 F ₁ (G2♂1)	39-1	25	11 : 14	56.0	45.4	39-E ₂ 1	46	1 : 45	97.8*	D ¹⁾	41→70	18.6→68.3	75.7	72.9
40 F ₁ (G2♂2)	40-1	39	9 : 30	76.9*	64.9	40-E ₂ 1	40	0 : 40	100 *	D	41→70	18.1→67.3	59.2	49.9
41 F ₁ (G2♂3)	-	-	-	-	-	41-E ₂ 1	45	2 : 43	95.6*	D	41→70	20.1→70.0	80.1	70.2
47 N(F ₁ (G1♂2)♀1)	47-1	36	19 : 17	47.2	54.9	47-E ₂ 1	46	21 : 25	54.3	D	41→70	19.2→70.5	70.6	55.0

1 : Dietary dosage in the concentration of 0.3 μg/g food weight. * : Significantly larger value than 50 per cent of female rate (p<0.01).

Table 6. Sex distribution of F₁ progenies of males appeared in the MT (17 α -methyltestosterone) treated rearing lot of gynogenetic diploids induced by retaining the second polar body (F₁(G1MT ♂)) and control diploids (N) in their E₂(estradiol-17 β) treated rearing lots. Abbreviations as in Table 2.

No. and code of group	E ₂ treated rearing lot									
	CNRL	SS	♂	♀	PF	ME ₂ T	DE ₂ T	TLE ₂ T	SRE ₂ T	SR150
19 F ₁ (G1MT ♂1)	19-E ₂ 1	38	0	38	100*	I ¹⁾	36→85	14.5→73.5	68.6	54.3
20 F ₁ (G1MT ♂2)	20-E ₂ 1	17	0	17	100*	I	36→85	14.2→74.2	35.7	22.4
21 F ₁ (G1MT ♂3)	21-E ₂ 1	38	0	38	100*	I	36→85	14.4→71.4	61.4	57.1
22 F ₁ (G1MT ♂4)	22-E ₂ 1	100	0	100	100*	I	36→85	14.6→62.5	36.1	26.0
23 N(N♀8)	23-E ₂ 1	4	2	2	50.0	I	36→85	14.2→56.2	8.3	8.3
25 F ₁ (G1MT ♂5)	25-E ₂ 1	66	0	66	100*	I	36→85	14.4→63.7	46.2	36.8
26 F ₁ (G1MT ♂6)	26-E ₂ 1	54	1	53	98.1*	I	36→85	14.5→55.1	51.9	43.8
27 F ₁ (G1MT ♂7)	27-E ₂ 1	53	0	53	100*	I	36→85	14.5→62.1	46.0	34.5
28 N(N♀9)	28-E ₂ 1	13	5	8	61.5	I	36→85	14.1→54.5	13.5	12.0

1: Immersing dosage in the concentration of 10 μ g E₂/l rearing water for two hours in a day. * : Significantly larger value than 50 per cent of female rate (p<0.01).

Table 7. Sex distribution of F₁ progenies of males appeared in the MT (17 α - methyltestosterone) treated rearing lot of normal diploids (F₁(NMT ♂)) and control diploids (N) in their E₂(estradiol - 17 β) treated rearing lots. Abbreviations as in Table 2.

No. and code of group	E ₂ treated rearing lot									
	CNRL	SS	♂ : ♀	PF	ME ₂ T	DE ₂ T	TLE ₂ T	SRE ₂ T	SR150	
42 F ₁ (NMT ♂1)	42-E ₂ 1	33	20 : 13	39.4	D ¹⁾	41→70	mm 17.4→66.5	% 47.1	% 43.7	
43 F ₁ (NMT ♂2)	43-E ₂ 1	51	1 : 50	98.0*	D	41→70	18.0→67.3	67.3	65.0	
44 F ₁ (NMT ♂3)	44-E ₂ 1	27	0 : 27	100*	D	41→70	17.1→66.0	65.8	60.7	
45 F ₁ (NMT ♂4)	45-E ₂ 1	52	25 : 27	51.9	D	41→70	17.8→65.4	64.0	60.0	
46 F ₁ (NMT ♂5)	46-E ₂ 1	12	8 : 4	33.3	D	41→70	19.1→63.1	57.1	55.2	
47 N(F ₁ (G1 ♂2) ♀1)	47-E ₂ 1	46	21 : 25	54.3	D	41→70	19.2→70.5	70.6	55.0	

1 : Dietary dosage in the concentration of 0.3 μ g/g food weight. * : Significantly larger value than 50 per cent of female rate (p<0.01).

雄を交配した対照群についても、同様に性比を調べた。

各調査群の性比を Table 7 に示した。

調査した 5 飼育群のうち 2 例 (43-E₂1 と 44-E₂1) では、雌の割合は 98.0 % および 100 % であり、ほぼ雌 100 % となった。一方、他の 3 飼育群 (42-E₂1, 45-E₂1, および 46-E₂1) では、雌の割合は 33.3~51.9 % であり、雌雄比 1 : 1 と有意差のない雄の出現がみられた。対照群でも雌の割合は 54.3 % で、約半数の雄の出現がみられた。

4. 考 察

Yamazaki (1983) は、魚類の性を生理的性と遺伝的性に大別し、それぞれの特性と統御方法について総説している。これによると、遺伝的性は、受精時に染色体の組合せによって決定する性であり、個体発生における性分化過程を支配し、生殖腺の性すなわち生理的性を決定する。従って、通常は個体において遺伝的性と表現型としての性は一致する。それゆえ、魚種毎の遺伝的性決定機構についての検討は、種々の作出群の通常の飼育群の性比を直接の根拠にして行われてきた。すなわち、多くの魚種で、性を決定する遺伝子型が、性ステロイドによる人為的性分化転換魚の後代の性比に基づいて明らかにされた例 (Yamamoto, 1953, 1955, 1958, 1975; Yamamoto and Kajishima, 1968; Clemens and Inslee, 1968; Takahashi, 1975a, 1975b; Okada *et al.*, 1979; Jhonstone *et al.*, 1979; Hunter *et al.*, 1982; Johnstone and Youngson, 1984; 岡田, 1985) や、染色体操作による雌性発生 2 倍体の作出群の性比に基づいて明らかにされた例 (Stanley, 1976; Nagvet *al.*, 1978; Gomelsky *et al.*, 1979; Chourrout and Quillet, 1982; Refstie *et al.*, 1982; 臼田, 1989) が報告されている。

一方、山崎 (1989) は、雌性発生 2 倍体や雌性発生によって作出されたクローン魚に性染色体型のみでは説明のできない性比が生ずる例 (Purdom, 1972; Streisinger *et al.*, 1981; Oshiro, 1987) や、性分化が飼育水温や飼育水の pH によって影響される例 (Conover and Kynard, 1981; Conover and Fleisher, 1986; Rubin, 1985) を挙げ、遺伝的支配の弱い性分化を示す魚種が存在することに注目している。これらの魚種では、遺伝的性と、性分化の結果として生じる生理的性は、必ずしも一致しないため、それぞれ区別して論じられなければならない。ヒラメもこのような魚種の一つであり、性分化の特性が性比に与える影響を明らかにしたうえで、遺伝的性決定機構についての考察を行なうことが必要であると考えられる。

本章で扱った各作出飼育群の性比を、作出群の種類によってまとめ、Table 8 に示した。

ホルモン未処理の通常の飼育群では、同種類の作出群内でも飼育群による性比の変動が大きかった。いずれの種類の作出群でも雌雄比 1 : 1 と有意差のない性比の飼育群が存在し、雄に偏った飼育群もみられた。しかし、雌性発生 2 倍体および雌性発生 2 倍体雄の後代では、雌雄比 1 : 1 より有意に雌に偏る例も少なくなかった。このような一見統一性を欠くようなヒラメの性比の変動は、田畑 (1991) の調査による、雌性発生 2 倍体のホルモン未処理の通常飼育群の性比が雌 0 % から 100 % の広範囲で変動した例でも知られている。

ところが、本研究における E₂ 処理飼育群では、ホルモン未処理の飼育群の場合とは対称的

Table 8. Range of female percentage in each sort of groups produced in this study. G 1, gynogenetic diploids induced by retaining the second polar body; G 2, gynogenetic diploids induced by suppressing the first cell cleavage; F₁ (G 1 ♂), F₂ (G 1 ♂), F₁ or F₂ progenies of G 1 males appeared in the E₂ (estradiol-17β) free rearing lots; F₁ (G 1 MT ♂), F₁ progenies of G 1 males appeared in the MT (17α-methyltestosterone) treated rearing lot; F₁ (G 2 ♂), F₁ progenies of G 2 males appeared in the E₂ free rearing lots; F₁ (NMT ♂), F₁ progenies of males of normal diploids appeared in the MT treated rearing lot; N, control diploids.

Group	E ₂ free rearing lot		E ₂ treated rearing lot	
	N 1 (N 2)	Female percentage	N 1 (N 2)	Female percentage
		%		%
G1	11 (4)	48 ~ 93	10 (10)	93 ~ 100
G2	3 (1)	50 ~ 88	4 (1)	97 ~ 100
F ₁ (G1 ♂)	7 (4)	27 ~ 94	7 (7)	75 ~ 100
F ₂ (G1 ♂)	1 (0)	58	2 (2)	94 , 100
F ₁ (G1MT ♂)	—		7 (7)	98 ~ 100
F ₁ (G2 ♂)	2 (1)	56 ~ 77	3 (3)	96 ~ 100
F ₁ (NMT ♂)	—		5 (2)	39 ~ 100
N	10 (0)	36 ~ 68	10 (0)	48 ~ 68

N 1 : Number of rearing lots examined their sex ratio.

N 2 : Number of rearing lots having significantly larger value than 50 per cent of female rate ($p < 0.01$).

に、きわめて明瞭な作出群の種類による性比の傾向が示された。すなわち、E₂ 処理飼育群の性比は、雌性発生 2 倍体および雌性発生 2 倍体雄の後代ではほぼ全雌に、一方、通常雄の次世代である対照群で雌雄比 1 : 1 に、それぞれ収束した。また、全雄に誘導した通常ヒラメの次世代は、雄親によっておよそ全雌または雌雄比 1 : 1 の例に分れた。このことは、明らかに、ヒラメの性決定に基本的な遺伝的支配が存在することを示している。

第 3 章で詳述するが、性分化時期の飼育水温制御によって同一作出姉妹群の性比を変動させることや、同一クローン集団内に雌雄のいずれもが出現し、ヒラメの性分化、とくに遺伝的雌の性分化は、きわめて環境要因の影響を受け易い不安定なもので、遺伝的に強く固定されていないことが判明している。反対に、遺伝的雄の性分化はかなり安定しているようである。また、通常ヒラメを全雌に誘導することのできる E₂ 処理の強度は、経口投与において 3 ppm 以上であり、本章で採用したレベルの 10 倍の濃度を要する。このことは、本章で採用した低レベルの E₂ 処理は、遺伝的雄の雌への誘導には効果的ではないが、遺伝的雌の雄への性転換の阻止に有効であったことを示唆する。それゆえ、E₂ 処理飼育群の性比は、E₂ に対する個体の感受性の相違や処理期間の不足等による E₂ 処理による性転換阻止の不成功を考慮したうえで、本来の遺伝的性比をより正確に表現しているともみることができよう。

従って、E₂ 処理飼育群の性比から、本研究で作出された雌性発生 2 倍体および雌性発生 2 倍体雄の後代は遺伝的全雌群であると考えられる。ホルモン未処理の通常の飼育群に出現する雌性発生 2 倍体雄は、MT 処理で人為的に誘導した雌性発生 2 倍体雄と同様に、性転換雄であ

る。また、性転換雄は全雄に誘導した通常ヒラメ中にも検索することができた。一方、ホルモン未処理の飼育群における種々作出群での雄の出現や雄に偏った性比の変動は、遺伝的雌の環境要因による性分化の転換に起因するものであり、その頻度が性比に影響を及ぼしているものと考えられる。

このことは、ヒラメの遺伝的性決定機構が複数の遺伝子の支配下にある複雑なものではなく、1組の性決定遺伝子モデルで十分に説明されうるものであることを示している。Table 9とTable 10に、性決定遺伝子モデルをそれぞれ雄ヘテロ型(XX-XY型)および雌ヘテロ型(ZZ-ZW型)としたときの、すべての遺伝子型を仮定した場合の雌親魚に由来する雌性発生2倍体と、すべての遺伝子型を仮定した場合の雌雄の組合せによる次世代に想定される遺伝子型の比率と遺伝的性比について示した。本研究の結果と両表の種々想定群の性比の比較によって、ヒラメの性決定遺伝子モデルには雄ヘテロ型(XX-XY型)がよく適合する。また、各群の作出に雌親魚として供試した通常雌、第2極体放出阻止型雌性発生2倍体雌、および第2極体放出阻止型雌性発生2倍体雄の次世代雌がすべてXX雌であったことは明らかである。一方、雌ヘテロ型(ZZ-ZW型)では本研究の結果を説明することはできない。

以上から、ヒラメの遺伝的性の雌性への人為的統御、すなわち遺伝的全雌群(全XX個体群)を得るためには、染色体操作による雌性発生2倍体の作出とともに、性転換雄、すなわちXX雄と通常雌(XX雌)の交配による後代の作出が有効である。性転換雄は、雌性発生2倍体の雄への誘導によっても、通常ヒラメの雄への誘導によっても得ることができる。むしろ、後者においては検定交配による性転換雄と遺伝的雄(XY雄)との判別を必要とする。しかし、遺伝的全雌群の作出は可能であっても、表現型としての性が雌に統御された群を安定して作出するためには、さらに、遺伝的雌の雄への性分化の転換を阻止することも必要である。これについては、第3章で検討する。

ところで、田畑(1991)およびTabata(1991)も、雌性発生2倍体の性比とMT処理で全雄に誘導された第2極体放出阻止型雌性発生2倍体の次世代の性比をもとに、ヒラメの性決定機構について考察を行なっている。彼は、変動する性比の状況から、ヒラメの遺伝的性決定がYamamoto(1969)の示したような多くの遺伝子が関与するものである可能性や、グループによっては雌ヘテロ型の遺伝子支配を持つ可能性に言及しつつ、ヒラメにおける雄ヘテロ型の遺伝的性決定機構の存在を主張し、一方、ホルモン未処理の雌性発生2倍体に出現する雄は遺伝的雄(XY雄)であり、雌性発生2倍体における雄の割合の高い例は性転換雌(XY雌)の親魚としての使用に起因するものとしている。これらは、彼のヒラメの性決定機構の検討が、ホルモン未処理の自然水温条件下で飼育された通常の飼育群の性比のみに基づいてなされ、それらが遺伝的性比を直接的に示すものとみなされたことによるものである。本研究において、ヒラメの性分化過程が不安定なものであり、通常の飼育群は性転換のために本来の遺伝的性比を必ずしも示すものではないことが明らかとなった。それゆえ、彼の結論はヒラメの特異な性分化についての実験的吟味を欠いた推論に基づくものと考えられる。

Table 9. Theoretically presumptive ratios of genotypes and genetic sexes in progenies of females with various genotypes, produced by inducing gynogenetic diploids (G1, by retaining the second polar body; G2, by suppressing the first cell cleavage) and crossing with phenotypic males with various genotypes, in the male heterogametic sex determining mechanism.

Progeny	Female	Normal ♀ XX	Sex reversed ♀ XY	Sex reversed YY ♀ YY
G1		XX = 1 ♀ = 1	YY : XY : XX = 1 : n : 1 ♂ : ♀ = 1+n : 1	YY = 1 ♂ = 1
G2		XX = 1 ♀ = 1	YY : XX = 1 : 1 ♂ : ♀ = 1 : 1	YY = 1 ♂ = 1
Cross with a normal ♂ XY		XY : XX = 1 : 1 ♂ : ♀ = 1 : 1	YY : XY : XX = 1 : 2 : 1 ♂ : ♀ = 3 : 1	YY = 1 ♂ = 1
Cross with a sex reversed ♂ XX		XX = 1 ♀ = 1	XY : XX = 1 : 1 ♂ : ♀ = 1 : 1	XY = 1 ♂ = 1
Cross with a YY ♂		XY = 1 ♂ = 1	YY : XY = 1 : 1 ♂ = 1	YY = 1 ♂ = 1

n : Value varies owing to the gene-centromere recombination rate in the first mitotic division of eggs.

Table 10. Theoretically presumptive ratios of genotypes and genetic sexes in progenies of females with various genotypes, produced by inducing gynogenetic diploids (G 1, by retaining the second polar body; G 2, by suppressing the first cell cleavage) and crossing with phenotypic males with various genotypes, in the female heterogametic sex determining mechanism.

Progeny	Female		Sex reversed ♀ ZZ	WW ♀ WW
	Normal ♀ ZW	Sex reversed ♀ ZZ		
G 1	ZZ : ZW : WW = 1 : n : 1 ♂ : ♀ = 1 : 1 + n	ZZ = 1 ♂ = 1	WW = 1 ♀ = 1	
G 2	ZZ : ZW = 1 : 1 ♂ : ♀ = 1 : 1	ZZ = 1 ♂ = 1	WW = 1 ♀ = 1	
Cross with a normal ♂ ZZ	ZZ : ZW = 1 : 1 ♂ : ♀ = 1 : 1	ZZ = 1 ♂ = 1	ZW = 1 ♀ = 1	
Cross with a sex reversed ♂ ZW	ZZ : ZW : WW = 1 : 2 : 1 ♂ : ♀ = 1 : 3	ZZ : ZW = 1 : 1 ♂ : ♀ = 1 : 1	ZW : WW = 1 : 1 ♀ = 1	
Cross with a sex reversed ♂ WW	ZW : WW = 1 : 1 ♀ = 1	ZW : WW = 1 : 1 ♀ = 1	WW = 1 ♀ = 1	

n : Value varies owing to the gene-centromere recombination rate in the first mitotic division of eggs.