Aquatic Animals

水生動物 第 2023 巻
令和 5 年 8 月

ミトコンドリア DNA 調節領域の塩基配列からみたニシキゴイの遺伝的変異とその起源

Genetic variability and ancient origin of the Japanese ornamental carp (koi) using the nucleotide sequences of mitochondrial DNA control region

樋口正仁
Masahito Higuchi

新潟県水産海洋研究所，新潟県新潟市西区五十嵐 3 の町 13098-8
Niigata prefectural fisheries and marine research institute, Ikarashi-sanno-cho 13098-8, Nishi-ku, Niigata 950-2171, Japan.

e-mail: higuchi.masahito@pref.niigata.lg.jp, Tel: +81-25-261-2041.

Abstract

The Japanese ornamental carp (koi) has a wide range of variation in external morphological features, including coloration and imprints, and is divided into numerous strains. Nucleotide sequence variation in the mitochondrial DNA (mtDNA) control region was analysed to discuss the origin of the koi. Analysis of eight Japanese koi strains yielded 926 or 925 base pairs of sequences from the entire mtDNA control region. Nucleotide base substitutions were observed at 25 sites (the rate of substitution site: 2.7 %) and 3 haplotypes were detected in the control region of the koi. Comparison of these haplotypes with sequences from carp in the DNA database showed that the most frequent haplotypes detected in the 6 strains of the koi in this study were also found in the Chinese edible colour carp (Oujiang colour carp) and were highly genetically related to haplotypes from Taiwan and Chinese carps. The remaining two haplotypes were observed from the Asagi and Platinum ogon strains of the koi. These haplotypes were genetically differentiated from the most frequent haplotype in the koi and were very closely genetically related to the haplotypes of the Japanese native common carp. These findings suggest that the Koi have several maternal lineages of carp, including a lineage genetically close to the Japanese native common carp, and the origin of the currently cultured koi was inferred to be polyphyletic.

Key words: Actinopterygii; Cyprinidae; *Cyprinus carpio*; Nishikigoi; ornamental fish; genetic variation

緒言

ニシキゴイは、日本で観賞用に育種されたコイ（*Cyprinus carpio*）である。ニシキゴイは、赤、白、黒をはじめ、金属光沢色など様々な色彩や模様が存在する観賞用コイの総称であり、ニシキゴイを独立した分類群として定義する形態的及び遺伝的特徴は示されていない。

ニシキゴイでは、個体の選抜と人為交配を繰り返すことにより、色彩や模様、鱗の配置等、様々な表現形質を持つ個体が作出されてきた（山崎 2004; 星野ら 2007）。そして、表現形質を複数世代にわたって恒常的に発現させることが可能な状態となり、その表現形質が生産者や愛好家等に広く認知されることによって、類似した表現形質を持つ個体の集まりを紅白や大正三色等の系統として扱っている。これらの系統のことを、ニシキゴイの生産者や愛好家は、一般的に品種（ニシキゴイ品種）と呼んでいる。

ニシキゴイの起源を特定するには、歴史学

的な情報が重要となってくる。1800 年代初めに紅白のコイが新潟県で飼育されていたという伝承が最も古く（山崎 2004; 星野ら 2007）、1870 年代には現在のニシキゴイに連なる非食用のコイが新潟県で売買されていた記録があるが（菅 2005）、ニシキゴイが作出された年代や起源が明確に記述されている文献は、現在のところ確認されていない。そのため、歴史学的な知見からニシキゴイが生まれた初期の状況を推測することは困難な状況となっている。

このような状況の中、近年、コイの遺伝学的研究が数多くなされ、野生集団の遺伝的集団構造をはじめ、食用や観賞用のコイの遺伝的類縁関係に関する知見が集まっている（Zhou et al. 2003; Wang and Li 2004; Thai et al. 2004; Zhou et al. 2004; Mabuchi et al. 2005; Mabuchi et al. 2006; Kohlmann and Kersten 2013; Mabuchi and Song 2014; Ye et al. 2018; Zhao et al. 2020）。これらの遺伝情報の集積により、ニシキゴイと世界各国のコイとの分子系統学的な研究がいくつか行われている（Wang and Li 2004; Mabuchi et al. 2005; Mabuchi and Song 2014）。Mabuchi and Song（2014）は、日本産のニシキゴイと中国の歐江（おうこう）流域で食用に養殖され、多くの個体が赤色を呈するコイ（Oujiang color carp）のミトコンドリア DNA（mtDNA）の塩基配列が全て同じであることを見出し、それらは共通の祖先を有していたと考えている。しかしながら、ニシキゴイには、140 以上の系統が現在存在する（世界錦鯉サミット実行委員会 2022）。また、1900 年代初頭にはドイツから導入された鱗の少ないコイとニシキゴイ間で交配が行われている（星野ら 2007）。これらのことから、数多くのニシキゴイを対象に遺伝学的な分析を行うことにより、ニシキゴイの中に未発見の遺伝的特徴を有するニシキゴイが存在し、ニシキゴイの形成過程について新たな知見が得られる可能性が考えられる。

一方、ニシキゴイは、現在世界の多くの国々で飼育され、2022 年における日本のニシキゴイの輸出金額は 63 億円に達していると推定される（財務省貿易統計：https://www.customs.go.jp/toukei/info/）。このような海外市場の拡大に伴い、世界各地の愛好家やバイヤーは、これまでにない色彩を持った個体や耐病性の高い個体等を求めている。これまでのニシキゴイの育種方法は、交配と選抜を繰り返す、選抜育種法が一般的に用いられている。一方で、近年、ゲノムマーカーを利用した選抜育種やゲノムそのもの改変する育種が魚類において行われている（坂本 2012; Kishimoto et al. 2018）。新たな色彩を持つ個体や耐病性の高い個体の選抜には、従来の育種法だけではなく、ゲノム情報をいかした育種が有効である可能性が考えられ、ニシキゴイにおいても系統の保存やゲノム情報の集積が重要と考えられる。

そこで、本研究では、mtDNA 調節領域の塩基配列が、ニシキゴイの系統判別に有効な遺伝的指標であるか検討するとともに、世界各地のコイとの分子系統学的な解析を行い、ニシキゴイの起源に関する考察を行った。

材料および方法

分析標本の塩基配列の決定方法

分析には、新潟県内水面水産試験場および新潟県小千谷市のニシキゴイ生産者によって飼育されてきたニシキゴイの 8 系統 15 個体を用いた（Table 1）。本研究に用いたニシキゴイの 8 系統のうち、ドイツ張分黄金（はりわけおうごん；DHW）とドイツミドリゴイ（DMD）の 2 系統は、体部を覆う鱗が少ない系統であった。ニシキゴイに加え、中国の黒竜江省から新潟県内水面水産試験場に寄贈された食用の赤いコイ、荷包紅鯉（かほうこうり；Purse red carp）2 個体も分析に供した。

Table 1. List of koi strains or populations with the origin of country, and DDBJ/EMBL/GenBank accession numbers for the mtDNA control region sequences used in this study.

Strains or populations	Abbreviation	Status*	Country	Accession number	Haplotype	References**
Kohaku koi	KH1	K	Japan	LC770207	KH1	This study
〃	KH2	K	〃		KH1	This study
〃	KH3	K	〃		KH1	This study
〃	KH4	K	〃		KH1	This study
〃	KH5	K	〃		KH1	This study
Showa-sanshoku koi	SW1	K	〃		KH1	This study
〃	SW2	K	〃		KH1	This study
〃	SW3	K	〃		KH1	This study
Mukashi ogon koi	OGN	K	〃		KH1	This study
Yamabuki ogon koi	YOG1	K	〃		KH1	This study
〃	YOG2	K	〃		KH1	This study
Platinum ogon koi	POG	K	〃	LC770208	POG	This study
Asagi koi	ASG	K	〃	LC770209	ASG	This study
Doitsu hariwake ogon koi	DHW	K	〃		KH1	This study
Doitsu midori koi	DMD	K	〃		KH1	This study
Purse red	PR1	D	China	LC770210	PR1	This study
〃	PR2	D	〃		PR1	This study
pultative Taiwan	TWN	?	Taiwan?	X61010	TWN	a
Lake Biwa	LBW1	W	Japan	AB158808	LBW1	b
〃	LBW2	W	〃	AB158809	LBW2	b
〃	LBW3	W	〃	AB158810	LBW3	b
〃	LBW4	W	〃	AP009047	LBW4	c
Japanese koi carp	JKD3	K	〃	AB158811	KH1	b
〃	JKD4	K	〃	AB158812	BBC2	b
Yangtze River	YWC1	W	China	AY345331	YWC1	c, d
〃	YWC2	W	〃	AY345334	YWC2	c, d
Xingguo red	XRC1	D	〃	AY345332	PR1	c, d
〃	XRC2	D	〃	AY345335	PR1	c, d
Russian scattered-scaled mirror	RMC1	D	Russia	AY345336	PR1	c, d
〃	RMC2	D	〃	AY345333	PR1	c, d
Qingtian	QTC1	D	China	AY347297	QTC1	c, d
〃	QTC2	D	〃	AY347296	QTC2	c, d
Purse red	PRC1	D	〃	AY347300	PRC1	c, d
〃	PRC2	D	〃	AY347301	PRC2	c, d
Japanese Koi	JKC1	K	Japan	AY347298	PR1	c, d
〃	JKC2	K	〃	AY347299	PR1	c, d
Yuanjiang River	SWC1	W	China	AY347302	SWC1	c, d
〃	SWC2	W	〃	AY347305	SWC2	c, d
Big-belly	BBC1	D	〃	AY347303	BBC1	c, d
〃	BBC2	D	〃	AY347304	BBC2	c, d
German mirror	GMC1	D	German	AY345337	GMC1	c, d
〃	GMC2	D	〃	AY345338	GMC2	c, d
Volga River	VWC1	W	Russia	AY345340	VWC1	c, d
〃	VWC2	W	〃	AY345339	VWC2	c, d
Tisza River	TRC	W	Hungary	JQ390593	H1	e
Rhine River	RHRC	W	German	JQ390594	H2	e
Lake Tuzkan	LTC1	W	Uzbekistan	JQ390595	H3	e

Table 1. (continued)

Strains or populations	Abbreviation	Status*	Country	Accession number	Haplotype	References**
Lake Bafra Crenek	LBC	W	Turkey	JQ390596	H4	e
Zator strain	ZSC	D	Poland	JQ390597	H5	e
Lake Tuzkan	LTC2	W	Uzbekistan	JQ390598	H6	e
Lake Aidar	LAC	W	〃	JQ390599	H7	e
Kli River	KRC	W	〃	JQ390600	H8	e
Ukraine	UKC	?	Ukraine	JQ390601	H9	e
Amur River	ARC	W	Russia	JQ390602	ARC	e
Red River	RERC	W	Viet Nam	JQ390603	RERC	e
China	CC	D	China	JQ390604	CC	e
Oujiang color carp	OUJ	D	〃	JX188253	KH1	f
Zujiang wild common	ZWC	W	〃	KP993137	ZWC	g
Purse red	PR3	D	〃	JN105357	PR3	g
Jinbian carp	JBC	D	〃	MH202953	JBC	g
Goldfish（outgroup）	Goldfish	-	Unknown	AB111951		-
Carassius gibelio（outgroup）	Gibelio	-	China?	EF633665		-

* K: Japanese ornamental carp, W: wild carp, D: domesticated carp, ?: exact status not known.
** a: Chang et al. (1994), b: Mabuchi et al. (2005), c: Mabuchi et al. (2006), d: Zhou et al. (2004), e: Kohlmann and Kersten (2013), f: Wang et al. (2013), g: Ye et al. (2018).

Table 2. Primers used for polymerase chain reaction (PCR)[§] and nucleotide sequencing[†].

Name	Sequence (5'→3')	References*
L15923[§†]	TTA AAG CAT CGG TCT TGT AA	a
H1067[§]	ATA ATA GGG TAT CTA ATC CTA GTT T	b
L16517[†]	CAT CTG GTT CCT ATT TCA GG	a
H16498[†]	CCT GAA GTA GGA ACC AGA TG	c
H693[†]	GGA GTG CGG ATG CTT GCA TGT	d

*a: Kawaguchi et al. (2001), b: 高橋ら (1994), c: Meyer et al. (1990), d: 西田ら (1998).

分析には、2006 年に各個体のヒレの一部を採取したものを標本として用いた。ヒレ標本は、100 %エタノールで固定・保存し、粗 DNA の抽出は、Puregene（QIAGEN 社製）を用いて行った。mtDNA 調節領域を含む DNA 断片の PCR 増幅に用いたプライマーは、L15923（Kawaguchi et al. 2001）と H1067（高橋ら 1994）である（Table 2）。PCR の条件は、94ºC 30 秒と、94 ºC 30 秒、50 ºC 1 分、72 ºC 1 分の増幅反応 30 サイクルである。サイクルシーケンシング反応には、Big Dye Terminator v3.0 Cycle Sequencing Kit（Applied Biosystems 社製）を用いた。サイクルシーケンシング反応に用いたプライマーは、L15923（Kawaguchi et al. 2001）、L16517（Kawaguchi et al. 2001）、H16498（Meyer et al. 1990）、H693（西田ら 1998）の 4 種である（Table 2）。Applied Biosystems 社製の 3730xl DNA analyzer を用いて塩基配列を決定した。

データベースに登録されているコイの mtDNA 全塩基配列（accession number: X61010, Chang et al. 1994）を参考にして、分析した個体の調節領域の塩基配列を特定した。そして、ニシキゴイ系統および荷包紅鯉ごとにハプロタイプの出現度数を取りまとめ、変異サイト率やハプロタイプ多様度（根井 1990）の遺伝的変異に関する指標の算出を行った。変異サイト率は、変異が検出されたサイト数を解析

した全サイト数で除して算出した。

分子系統学的解析

ニシキゴイと世界各国から報告されているコイの野生個体や養殖個体との遺伝的類縁関係を推定するため、DNA データベースに登録されている塩基配列データを入手し、本研究で得られた塩基配列と比較した。比較に用いたコイの名称、採集国、accession number、引用文献を Table 1 に示した。各個体の略号は、Mabuchi et al.（2006）に準じて表記した。配列データの比較の結果から決定されたハプロタイプも Table 1 に示した。Kohlmann and Kersten（2013）が報告した配列のうち、accession number が JQ390593 から JQ390601 についてはハプロタイプ名が指名されている（H1～H9）。他の配列は、標本の識別子（isolate）あるいは系統の略称をハプロタイプ名にした。

ハプロタイプ間の分子系統学的な解析には MEGA X（Kumar et al. 2018）を用い、塩基進化モデルの選択では、Use all sites によりベイズ情報量基準（BIC）の算出を行った。分子系統樹の作成において、比較するサイトは pairwise deletion により決定した。さらに、系統樹は、近隣結合法（NJ 法： Saitou and Nei 1987）を用いて作成し、Bootstrap 法（1000 回繰り返し）により統計学的有意性を検証した。外群には、キンギョ（*Carassius auratus*）とギベリオブナ（*Carassius gibelio*）の塩基配列を用いた（Table 1）。

結果

本研究で決定した調節領域の塩基配列長は 926 bp または 925 bp であり、17 個体から 4 種のハプロタイプ（ASG, KH1, POG, PR1）が検出された（Table 3）。ニシキゴイの調節領域における遺伝的変異の推定を行うため、15 個体の塩基配列から変異サイト率、ハプロタイプ多様度の算出を行った。その結果、調節領域全体で変異が確認されたサイト数は 25 で、変異サイト率は 2.7 %と算出された。そのうち、tRNA プロリン遺伝子側の調節領域前半部（1～423 サイト）における変異サイト数は 14 で、変異サイト率は 3.0 %となった。ハプロタイプ多様度（*h*）は 0.276 と算出された。

Table 3. Haplotype frequencies in nine koi strains analyzed in this study.

Strains*	n	Haplotypes			
		KH1	POG	ASG	PR1
Kohaku koi	5	5			
Showa-sanshoku koi	3	3			
Mukashi ogon koi	1	1			
Yamabuki ogon koi	2	2			
Platinum ogon koi	1		1		
Asagi koi	1			1	
Doitsu hariwake ogon koi	1	1			
Doitsu midori koi	1	1			
Purse red carp	2				2

*see Table 1.

ハプロタイプの出現状況をみると、ニシキゴイ 15 個体から 3 種のハプロタイプ KH1（accession number : LC770207）、POG（LC770208）、ASG（LC770209）が観察され、荷包紅鯉（Purse red carp）2 個体はニシキゴイとは異なるハプロタイプ PR1（LC770210）を有していた（Table 3）。

ニシキゴイでは、ハプロタイプ KH1 を持つ個体が 13 個体と最も多く（Tables 1, 3）、ハプロタイプ頻度は 0.87 であった。これら以外の 2 個体からは、ハプロタイプ POG と ASG が観察され（Tables 1, 3）、それらのハプロタイプ頻度は 0.07 となった。ハプロタイプの出現状況とニシキゴイ系統の関係を見ると、最も多くの個体から検出されたハプロタイプ KH1 は 6 系統から観察され（Table 3）、それらは紅白（KH）や昭和三色（SW）、光りものと呼ばれる昔黄金（OGN）や山吹黄金（YOG）、鱗が体部にほとんどないドイツ張分黄金（DHW）やドイツミドリゴイ（DMD）であった。一方、ハプロタイプ POG はプラチナ黄金（Platinum ogon koi）から、ハプロタイプ ASG は浅黄（Asagi koi）から認められた（Table 3）。

次に、本研究で検出された 4 種のハプロタ

イプとデータベースに登録されているコイ（*C. carpio*）の 43 塩基配列との比較を行った。その結果、ハプロタイプ KH1 は、日本産ニシキゴイ（JKD3）と中国の Oujiang color carp（OUJ）で見られた（Table 1）。ハプロタイプ POG および ASG は、43 塩基配列中にはなかった。ハプロタイプ PR1 は、中国の Purse red（PR1, PR2）、Xingguo red（XRC1, XRC2）、ロシア極東域のカガミゴイ（RMC1, RMC2）および中国で飼育されていたニシキゴイ（JKC1, JKC2: Zhou et al. 2004）で見られた（Table 1）。

塩基配列の比較により、38 種のハプロタイプが確認された。ハプロタイプ間の遺伝的類関係の推定にあたって塩基置換の進化モデルの選択を行った結果、ガンマ補正を行った Tamura（1992）の 3 パラメータ法（T92+G）のベイズ情報量基準（BIC）の値が最も小さかった（BIC=5735.008）。そこで本研究では、T92+G のモデルを選択し、NJ 法により分子系統樹の作成を行った（Fig. 1）。分子系統樹を作成した結果、高いブートストラップ値で支持される 3 つの大きなクレード（Clade A, B, C）が見られた（Fig. 1）。Clade A は、主に日本の野生型マゴイより構成され、本研究で浅黄（ASG）とプラチナ黄金（POG）から検出されたハプロタイプが属した。Clade B は、多くのニシキゴイで検出されたハプロタイプ（KH1）と中国（ZWC）や台湾（TWN）のコイのハプロタイプから構成された。Clade C は、ヨーロッパ、ロシア東部、中国、ベトナムのコイから構成され、本研究以外で報告されたニシキゴイ（JKC1, JKC2, JKD4）から検出されたハプロタイプは、このクレードに属した。また、本研究で分析した荷包紅鯉のハプロタイプ（PR1）も Clade C に属した。ハプロタイプ PR1 は、これまで報告されている荷包紅鯉のハプロタイプ（PRC1, PRC2, PR3）とは遺伝的に分化し、中国浙江省青田県の養殖コイ（Qingtian carp；QTC1, QTC2）や長江（Yangtze River）の野生コイ（YWC1,YWC2）のハプロタイプと遺伝的に極めて近かった（Fig. 1）。

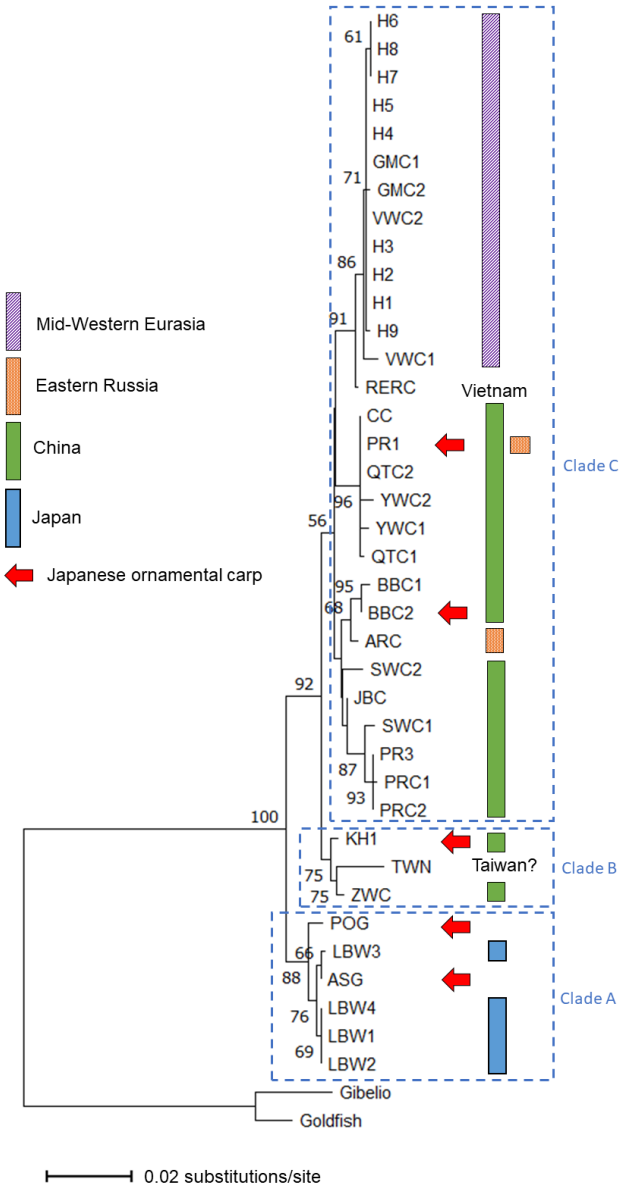

Fig. 1. Neighbour-joing tree derived from the control region sequences of mtDNA in *Cyprinus carpio*. T92+G was selected as the optimal substitution model. Bootstrap values of > 50 % (out of 1,000 replicates) are shown at the nodes.

考察

ニシキゴイの遺伝的変異性については、マイクロサテライト DNA や AFLP（増幅断片長多型）解析がこれまで行われ、遺伝的変異が小さいことが報告されている（Aliah et al. 2000; David et al. 2001; Bercovich et al. 2012; 谷口ら 2013）。本研究では、塩基配列分析によ

ってニシキゴイの mtDNA 調節領域の遺伝的変異の推定を行った。その結果、ニシキゴイでは 1 つのハプロタイプの出現度数が非常に高かったが、複数のハプロタイプが観察され、遺伝的な変異が存在した。mtDNA 調節領域の遺伝的変異は魚種によって異なることが知られ、調節領域前半部の遺伝的変異としては、日本産フナ属魚類の変異サイト率が 23 %（n = 42）（Yamamoto et al. 2010）、フナ属魚類から観賞用として育種されたキンギョで 2.5 %（n = 234）という値が報告されている（Wang et al. 2013）。また、アユでは、野生集団の変異サイト率が 22 %（n = 60）（Iguchi et al. 1997）であったのに対し、養殖集団では 3.4 %（n = 100）であった（Iguchi et al. 1999）。これらの値との比較から、ニシキゴイの調節領域の遺伝的変異性は、キンギョやアユの養殖集団と同程度に小さいと推定された。

一方、本研究や Mabuchi et al.（2006）から、ニシキゴイの mtDNA には、複数のハプロタイプが存在することが明らかになり、ニシキゴイの遺伝的特徴の把握や系統判別には mtDNA 調節領域が利用可能であると考えられた。特に、本研究において、日本に古くから生息していたと推測される野生型マゴイと遺伝的に極めて近いハプロタイプ（ASG および POG）を有しているニシキゴイの存在が明らかになった。ニシキゴイには多様な表現形質を示す数多くの系統が存在するが、解析が行われたのは紅白などの代表的なニシキゴイの系統に限られ、未調査なニシキゴイ系統が数多く存在する。これらのことから、ニシキゴイの中には、これまでに発見されていないハプロタイプを持った個体が存在する可能性が考えられた。

近年では、ゲノムとトランスクリプトームの統合的な解析がニシキゴイを含むコイで行われ（Xu et al. 2014）、ニシキゴイの多様な形質の発現メカニズムの解明が今後期待される。これらの研究の進展には様々な系統が必要であり、ニシキゴイにおいても本手法をはじめとした遺伝学的な解析結果に基づいた系統保存も重要であると考える。

ニシキゴイでは、これまで数多くの系統が作出されている。作出の方法の一つに、異なった系統間での交配があり、ニシキゴイの生産者や愛好家は、系統の起源や組合せに着目することがある。ニシキゴイそのものの起源については、いくつかの仮説が提示されているが（山崎 2004; 星野ら 2007）、明確な根拠は示されていない。また、分子系統学的解析により、日本産ニシキゴイと中国で養殖されている食用の色鯉が共通の祖先を有していたと考えられる結果が示されている（Mabuchi and Song 2014）。本研究においても、中国の食用の色鯉と共通のハプロタイプを持つニシキゴイが数多く観察された。その一方、日本産の野生型コイと極めて近縁なハプロタイプ（ASG および POG）が 2 つのニシキゴイの系統（浅黄、プラチナ黄金）で確認された。これらの結果から、日本産ニシキゴイの母系の起源は複数あったと推定される。加えて、日本産の野生型コイは、コイ（*C. carpio*）の中では 170 万年から 250 万年前に分化した古い系統であるとともに（Mabuchi et.al. 2005）、日本在来の系統であると考えられている（Mabuchi et al. 2008）。これらのことから、現在のニシキゴイの形成には、日本産ニシキゴイと中国産の食用色鯉の共通祖先だけではなく、野生型コイの系統も関与した多系統起源であると考えられた。

本研究では、母系遺伝する mtDNA の遺伝的変異を調査し、ニシキゴイの mtDNA の遺伝的変異が小さいことを明らかにした。現在行われているニシキゴイの生産では、優良な特徴を持つ親魚、特にメスが重要視され、特定のメス個体が長く生産に用いられる傾向がある。さらに、生産された稚魚は、優良な特徴を持つごくわずかな個体を選抜し、生産用親魚として育成される（山崎 2004; 星野ら

2007）。これらの生産形態から、ニシキゴイの遺伝的特徴には強い選択がかかっていると推測される。以上のことから、ニシキゴイの遺伝的変異が小さい要因として、祖先集団となった個体の数が少なかった可能性だけではなく、その後の強い選択によって特定のハプロタイプが優占したプロセスも考えられた。

これまでのニシキゴイの歴史をみると、1900 年代初頭にドイツから鱗の少ないカワゴイの雌 4 個体とカガミゴイの雄 1 個体が日本に導入され（松井 1949）、秋翠など数多くのニシキゴイ系統の作出に関与している（星野ら 2007）。しかしながら、本研究を含むこれまでの研究では、ユーラシア大陸中西部のコイと遺伝学的に近縁なハプロタイプはニシキゴイから観察されておらず、ドイツからの導入ゴイの mtDNA は選抜育種の過程で他の系統の mtDNA と置き換わった可能性も考えられる。以上のことから、200 年近く前のニシキゴイの創始集団が有していた mtDNA が、その後の交配と強い選択により置き換わり、現在のニシキゴイとは異なっている可能性も考えられた。今後、数多くのニシキゴイ系統を対象にした大規模なゲノム解析によってニシキゴイの形成過程に関する更なる知見が得られることを期待したい。

謝辞

本論文の執筆にあたり佐藤 将氏および下条義信氏からは貴重な助言をいただいた。また、本研究を進めるにあたり新潟県内水面水産試験場の職員の方々には、多大なるご協力をいただいた。ここに記して厚く御礼申し上げる。

引用文献

Aliah, R. S., Sato, S., Taniguchi, N. (2000). An evaluation of genetic variability in Nishikigoi, *Cyprinus carpio*, stocks from Niigata prefecture, based on microsatellite DNA markers. Suisanzoshoku 48: 25−31.

Bercovich, D., Korem,S., Shauder,L., Degani, G. (2012). Genetic diversity of color phenotypes in the koi (*Cyprinus carpio* L.) as identified by molecular markers. J. Biophys. Chem. 3: 249−255.

Chang, Y. C., Huang, F., Lo, T. B. (1994). The complete nucleotide sequence and gene organization of carp (*Cyprinus carpio*) mitochondrial genome. J. Mol. Evol. 38: 138−155.

David, L., Rajasekaran, P., Fang, J., Hillel, J., Lavi, U. (2001). Polymorphism in ornamental and common carp strains (*Cyprinus carpio* L.) as revealed by AFLP analysis and a new set of microsatellite markers. Mol. Genet. Genomics 266: 353–362.

星野サトル 他 監修 (2007). 錦鯉問答. 新日本教育図書, 東京.

Iguchi, K., Tanimura, Y., Nishida, M. (1997). Sequence divergence in the mtDNA control region of amphidromous and landlocked forms of Ayu. Fish. Sci. 63: 901−905.

Iguchi, K. Watanabe, K., Nishida, M. (1999). Reduced mitochondrial DNA variation in hatchery populations of ayu (*Plecoglossus altivelis*) cultured for multiple generations. Aquaculture 178: 235−243.

Kawaguchi, A., Miya, M., Nishida, M. (2001). Complete mitochondrial DNA sequence of *Aulopus japonicus* (Teleostei: Aulopiformes), a basal Eurypterygii: longer DNA sequences and higher-level relationships. Ichthyol. Res. 48: 213−223.

Kishimoto, K., Washio, Y., Yoshiura, Y., et al. (8 co-authors). (2018). Production of a breed of red sea bream *Pagrus major* with an increase of skeletal muscle mass and reduced body length by genome editing with CRISPR/Cas9. Aquaculture 495: 415−427.

Kohlmann, K., Kersten, K. (2013). Deeper insight into the origin and spread of European common carp (*Cyprinus carpio carpio*) based on mitochondrial D-loop sequence polymorphisms. Aquaculture 376-379: 97−104.

Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C., Tamura, K. (2018). MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. Mol. Biol. Evol. 35: 1547−1549.

Mabuchi, K., Senou, H., Suzuki, T., Nishida, M. (2005). Discovery of an ancient lineage of *Cyprinus carpio* from Lake Biwa, central Japan, based on mtDNA sequence data, with reference to possible multiple origins of koi. J. Fish Biol. 66: 1516−1528.

Mabuchi, K., Miya, M., Senou, H., Suzuki, T., Nishida, M. (2006). Complete mitochondrial DNA sequence of the Lake Biwa wild strain of common carp (*Cyprinus carpio*) for an ancient origin. Aquaculture 257: 68−77.

Mabuchi, K., Senou, H., Nishida, M. (2008). Mitochondrial DNA analysis reveals cryptic large‐scale invasion of non‐native genotypes of common carp (*Cyprinus carpio*) in Japan. Mol. Ecol. 17: 796−809.

Mabuchi, K., Song, H. (2014). The complete mitochondrial genome of the Japanese ornamental koi carp (*Cyprinus carpio*) and its implication for the history of koi. Mitochondrial DNA 25: 35−36.

松井　魁 (1949). 鯉の優良品種に關する研究(第一報): 種苗用鯉の雑種に就て. 第二水産講習所研究報告 1: 13−26.

Meyer, A., Kocher, T. D., Basasibwaki, P., Wilson, A. C. (1990). Monophyletic origin of Lake Victoria cichlid fishes suggested by mitochondrial DNA sequences. Nature 347: 550−553.

根井正利. (1990). 五條堀孝・斉藤成也(共訳). 分子進化遺伝学. 培風館, 東京.

西田　睦・大河俊之・岩田祐士 (1998). ミトコンドリア DNA 分析による集団構造解析法. 水産育種 26: 81−100.

Saitou, N., Nei, M. (1987). The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. Mol. Biol. Evol. 4: 406−425.

坂本　崇 (2012). 養殖魚類における耐病性形質のマーカーアシスト選抜. 水産育種 41: 135−140.

菅　豊 (2005). 錦鯉と鯉師の歴史と文化. 生き物文化誌　ビオストーリー 3: 38−47.

世界錦鯉サミット実行委員会 (2022). 多彩な錦鯉品種. 錦彩出版, 東京.

高橋保夫・小林敬典・上田高嘉 (1994). PCR 法を用いたミヤコタナゴのミトコンドリア DNA の D-Loop 領域における遺伝的変異. 水産育種 20: 39−45.

Tamura, K. (1992). Estimation of the number of nucleotide substitutions when there are strong transition-transversion and G+C-content biases. Mol. Biol. Evol. 9: 678−687.

谷口順彦 (2013) ニシキゴイの親魚管理と育種戦略. 水産育種 42: 71−78.

Thai, B. T., Burridge, C. P., Pham, T. A., Austin, C. M. (2004). Using mitochondrial nucleotide sequences to investigate diversity and genealogical relationships within common carp (*Cyprinus carpio* L.). Anim. Genet. 36: 23−28.

Wang, B. S., Ji P. F., Wang J., Sun J. S., Wang C. G., Xu P., Sum X. W. (2013). The complete mitochondrial genome of the Oujiang color carp, *Cyprinus carpio* var. *color* (Cypriniformes, Cyprinidae). Mitochondrial DNA 24: 19–21.

Wang, C., Li, S. (2004). Phylogenetic relationships of ornamental (koi) carp, Oujiang color carp and Long-fin carp revealed by mitochondrial DNA COII gene sequences and RAPD analysis. Aquaculture 231: 83−91.

Wang, S-Y., Luo, J., Murphy, R. W., Wu, S-F., Zhu, C-L., Gao. Y., Zhang, Y-P. (2013). Origin of Chinese goldfish and sequential loss of genetic diversity accompanies new breeds. PLoS ONE 8: e59571.

Xu, P., Zhang, X., Wang, X., et al. (50 co-authors). (2014). Genome sequence and genetic diversity of the common carp, *Cyprinus carpio*. Nat. Genet. 46: 1212–1219.

Yamamoto, G., Takada, M., Iguchi, K., Nishida M. (2010). Genetic constitution and phylogenetic relationships of Japanese crucian carps (*Carassius*). Ichthyol. Res. 57: 215−222.

山崎外平 (2004). 美しい錦鯉. 新日本教育図書, 東京.

Ye, X., Lv, Y., Wei, L., Huang, J., Wen, Y., Zhang, G., Zhang, S., Yang, Z., Liu, K. (2018). The complete mitochondrial genome of Jinbian carp *Cyprinus carpio* (Cypriniformes: Cyprinidae). Mitochondrial DNA Part B 3: 1096−1097.

Zhao, Y., Zheng, X., Zhu, X., Kuang, Y., Sun, X. (2020). Genetic variation of common carp *Cyprinus carpio* L. in China based on mitochondrial COII gene. Aquacult. Rep. 18: 100462.

Zhou, J. F., Wu, Q. J., Ye, Y. Z., Tong, J. G. (2003). Genetic divergence between *Cyprinus carpio carpio* and *Cyprinus carpio haematopterus* as assessed by mitochondrial DNA analysis, with emphasis on origin of European domestic carp. Genetica 119: 93−97.

Zhou, J., Wu, Q., Wang, Z., Ye, Y. (2004). Molecular phylogeny of three subspecies of common carp *Cyprinus carpio*, based on sequence analysis of cytochrome b and control region of mtDNA. J. Zool. Syst. Evol. Res. 42: 266−269.

和文要旨

ニシキゴイには色彩や斑紋など外部形態に幅広い変異が認められ、数多くの系統に分けられている。そこで、ミトコンドリア DNA（mtDNA）調節領域の塩基配列分析により、これらの系統の遺伝的特徴を把握し、ニシキゴイの起源に関する考察を行った。日本産ニシキゴイの 8 系統 15 個体を分析した結果、mtDNA 調節領域長は 926 または 925 塩基対であった。そのうち、25 サイトで変異が確認され（変異サイト率：2.7 %）、3 種のハプロタイプが検出された。これらのハプロタイプとデータベースに登録されているコイの塩基配列を比較した結果、本研究で 6 系統から検出された最頻ハプロタイプは、中国産の食用の色コイ（Oujiang color carp）でも見られ、台湾や中国産コイのハプロタイプと遺伝的類縁関係が高かった。残りの 2 系統（浅黄、プラチナ黄金）からは 2 種のハプロタイプが観察された。これらのハプロタイプは、最頻のハプロタイプとは遺伝的分化を遂げ、日本産の野生型マゴイのハプロタイプと遺伝的に極めて近い関係にあった。これらのことから、ニシキゴイには、日本に生息する野生型マゴイと遺伝的に近い系統を含む複数のコイの母系統が存在し、現在生産されているニシキゴイの起源は多系統であると推測された。

Received: 29 June 2023 | Accepted: 16 August 2023 | Published: 23 August 2023