

# サクラマス類似種群 4 亜種における Cytochrome *b* 全域 (1141 bp) 解析による 6 つの遺伝グループの生物学的特性と地理的遺伝系統 (Iwatsuki et al., 2019 の解説)

岩槻幸雄<sup>1</sup>・田中文也<sup>2</sup>・稲野俊直<sup>3</sup>・関 伸吾<sup>4</sup>・川嶋尚正<sup>5</sup>

<sup>1</sup> 〒 889-2192 宮崎市学園木花台西 1-1 宮崎大学農学部海洋生物環境学科

<sup>2</sup> 〒 511-0914 三重県桑名市中山町 60 マリノリサーチ (株)

<sup>3</sup> 〒 647-1101 和歌山県新宮市高田 1330 近畿大学水産研究所新宮実験場

<sup>4</sup> 〒 783-8502 高知県南国市物部乙 200 高知大学農林海洋科学部

<sup>5</sup> 〒 420-0857 静岡県葵区御幸町 6-3 静岡県内水面漁業協同組合連合会

## はじめに

体側の赤点 (あるいは朱点) の有無によって陸封型のアマゴとヤマメは分類学的に区別されてきた (大島, 1957). これらを含むサクラマス類似種群は最近では 4 亜種 (アマゴ *Oncorhynchus masou ishikawae*, ヤマメ *O. m. masou*, ビワマス *O. masou* subsp., および台湾マス *O. m. formosanus*) として分類されることが多い (Kottelat, 1996; McKay, 1998; 細谷, 2013). 一方で, 過去には別種とする意見もあった (加藤, 2002). しかしこれらを総合した遺伝学的解析と形態的解析, 及び動物命名規約に沿って十分学名を含めた検討はされていない. 琵琶湖のビワマスは陸封型のアマゴの降湖タイプと長く考えられてきたが, 形態や生態も違うことからアマゴの降湖タイプから格上げして別種ではないかと考える研究者もいる (Fujioka and Fushiki, 1998; 手賀ほか, 1998; 加藤, 2002; 桑原・井口, 2007; Kuwahara et al., 2012). Gwo (2008) は AFLP 解析の結果からサクラマス類似種群は台湾マスを含めて 4 亜種とした. Nakabo (2009) は計数・形態的特徴, 過去の遺伝学的解析結果による推定された分化年代 (Oohara and Okazaki, 1996), 大分県玖珠盆地から得られたビワマス類似化石の地質年代 (Uyeno et al., 2000) から台湾マスは最も原始的である

と推定して台湾マスを別種とした. これらの経緯と研究経過を踏まえて, その後ビワマスはアマゴとは異なり, Nakabo (2009) の意見を踏襲して亜種レベルとしている (細谷, 2013). 従ってサクラマス類似種群は分類学的位置付けの合意はまだ得られていない状況であり, 正しい学名を含めて動物命名規約に沿って十分な分類学的検討もされていない. なお, アマゴとヤマメの降湖型はそれぞれサツキマスとサクラマスと呼ばれる.

日本では朱点が無いヤマメは関東以北の太平洋岸と日本海側全域, 国外では朝鮮半島とロシアのカムチャッカ半島南部, 大分県の瀬戸内海の周防灘と伊予灘に注ぐ河川を除く九州の河川に分布するとされている. 朱点があるアマゴは神奈川県西部以西本州太平洋岸, 四国, 瀬戸内海に注ぐ中国地方南部, 四国北部, 及び九州の大分県の一部 (山国川, 駅館川, 大分川, 大野川等) の河川に分布する (大島, 1957). 境界部分は大島ラインとして知られる. ビワマスは琵琶湖のみで知られる, 台湾マスは台湾の北部の大甲溪から知られる (Iwatsuki et al., 2019; Gwo, 2008).

サクラマス類似種群における北西太平洋全体や日本全国を網羅した地理的遺伝系統は十分明らかになっていない. Yamamoto et al. (2019) は北海道周辺を中心としたサクラマス (ヤマメ) と西南

Iwatsuki, Y., F. Tanaka, T. Ineno, S. Seki and N. Kawashima. 2020. Biological characteristics of the six genetic group of complete cytochrome *b* genes (1141 bp) on four subspecies of the *Oncorhynchus masou* complex and biogeographical genetic strains from northwestern Pacific by Japanese explanation with notes (Iwatsuki et al., 2019). *Nature of Kagoshima* 47: 5–16.

✉ YI: Department of Marine Biology and Environmental Sciences, Faculty of Agriculture, University of Miyazaki, 1-1 Gakuen-kibanadai-nishi, Miyazaki City, Miyazaki 889-2192, Japan (e-mail: yuk@cc.miyazaki-u.ac.jp).

Received: 26 May 2020; published online: 1 June 2020; [http://journal.kagoshima-nature.org/archives/NK\\_047/047-002.pdf](http://journal.kagoshima-nature.org/archives/NK_047/047-002.pdf)

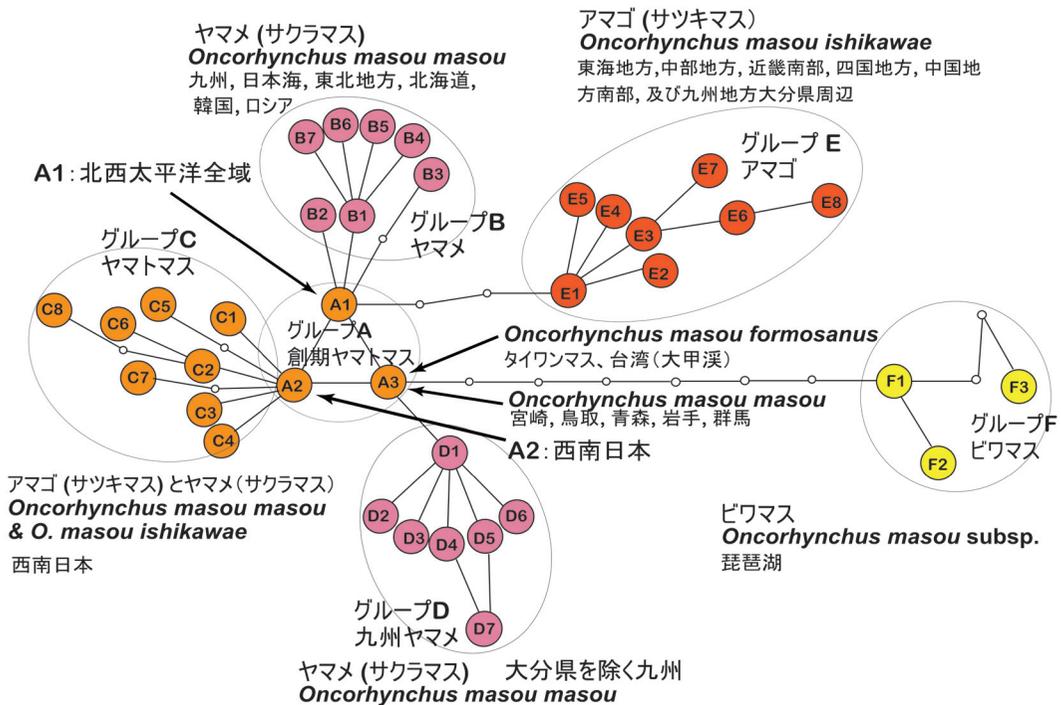


図1. 北西太平洋におけるチトクローム b 領域 (1141 bp) 解析によるサクラマス類似種群の4亜種の6つの遺伝グループと地理的遺伝系統 (Iwatsuki et al., 2019 を改訂). グループA (創期ヤマトマス, 朱点を持つ場合と持たない場合がある, タイワンマスは Haplotype A3); グループB (ヤマメ, サクラマス; 通常朱点は一切持たないが例外あり); グループC (ヤマトマス, 朱点を持つ場合と持たない場合がある); グループD (九州ヤマメ, 朱点は持たない); グループE (アマゴ, サツキマス); グループF (ピワマス). 注意: 朱点が認められればアマゴ, 無ければヤマメと同定して差し支えない. 遺伝系統や交雑を考慮する場合は要注意で本文「2亜種 (アマゴ・ヤマメ) の分類学的扱い」を参照.

日本のサツキマス (アマゴ) 分布域の代表的な地点から得たアマゴ, 更に琵琶湖のピワマスと台湾のタイワンマスの4亜種から4亜種の遺伝学的解析を行った (Yamamoto et al., 2019: fig. 4 参照). しかし4亜種は独立した明確なグループには分離されておらず, ピワマスのみ他の亜種のハプロタイプとやや離れた位置にグループを形成していた. この理由は定かでないが, 4亜種を示唆する解析領域の探索が必要かもしれない.

従って未だにサクラマス類似種群である4亜種が, 独立して4つの亜種グループが本当に存在するのかも把握出来ていない. つまり, 北西太平洋に普通にみられ, 日本人との関わりが大きいサクラマス類似種群であるにも関わらず, 形態や遺伝学的な確かな証拠に基づく4亜種の存在も分類学的に適格なのかどうかも不明瞭のままであると言わねばならない.

戦後75年以上も経過したにも関わらず, サク

ラムス類似種群の地域的な在来判定の研究はなされたが, 形態や遺伝学的解析から4亜種の独立性の検討や, 北西太平洋全体の地理的遺伝系統の特徴も明確で無い. 従って, 増殖・保全事業において移植や放流時の科学的な4亜種の生物学的基礎情報の不足から資源管理や保全対策が十分に立てられない状況である. またサクラマス類似種群の4亜種の正確な分化過程や, 四国, 紀伊半島などの地域に固有な系統が存在するのか, 河川毎や支流に固有な系統が実在するのかについても未だに不明で, 全体を見渡す明確な情報はなかった. これは全国のサクラマス類似種群の遺伝系統の基本的な概観情報さえ無いので十分判断出来ない. つまり資源・保全対策が科学的な視点に立った対策が出来ないことを意味する状況である.

そこで, 上記の問題を解決するため今回遺伝マーカーとして用いたのはミトコンドリア DNA チトクローム b 領域全域である. 特に氷河期と間

氷河期には影響を受けたであろうミトコンドリア DNA の呼吸代謝に関わるチトクローム *b* 領域において情報を得ることとした。重要な進化速度の違うミトコンドリア DNA の領域を混在させないためにこの領域のみを調べた。また、地理的遺伝情報が欠損しないようにチトクローム *b* は部分解析ではなく全域解析 (1141 bp) を行った。

次に北西太平洋におけるサクラマス類似種群 4 亜種の生息域全体を網羅するよう調査・解析し、まず地理的遺伝系統の概観情報を把握しようとした。その結果 6 つの遺伝グループと地理的遺伝系統の概観の情報が得られた。幸運にも宮崎県串間市の福島川では自然分布の可能性のあったヤマメの固有な南限個体群の発見に繋がった。細胞のミトコンドリア DNA の部品である ATGC (アデニン, チミン, グアニン, シトシン) の北西太平洋の中で固有な遺伝配列であるハプロタイプ (配列の組み合わせ) が福島川で確認されたのである。これは母系遺伝であり母親から子供に同じ配列が遺伝する。この南限個体群は今明らかになった九州のみで見られる特異なグループであるグループ D に入り、更にそのグループの特異な固有ハプロタイプが 3 つも確認され、日本最南限個体群として判断することが出来た (Iwatsuki et al., 2019)。

全国の在来情報を提供してもらった内水面漁協、県水試の研究者、および遊漁者から南限個体群の証明と説明だけでなく、サクラマス類似種群 6 グループの生物学特性を日本語での紹介がほしいという要請を受けた。現時点でのサクラマス類似種群の生物学的特性、日本列島の地史学的情報や既存の最近の報告や未発表データ等を若干踏まえて再考し、今後の検証・検討すべき内容等を述べた。ご意見・ご批判をいただき、サクラマス類似種群における今後の深い理解と更なる研究の発展を期待する。

## 結果と考察

今回の調査の結果では 36 ハプロタイプが確認され、サクラマス類似種群 4 亜種における日本を含む北西太平洋全体では 6 つの遺伝グループが存

在していることが確認出来た (図 1)。現在北西太平洋全体から更に多くのサンプルを入手して系統を解析しており、多少派生グループがみられ、倍以上のハプロタイプが見つまっている (未発表)。ただし、日本各地の遺伝情報が今後更に増えてもこの 6 つの遺伝グループは基本的に不変で変更がないように思える。図 1 は Iwatsuki et al. (2019) の fig. 5 の改訂日本語版である。

## 各グループの結果

**グループ A** ネットワークの中心に位置するグループで (図 1)、朱点が無いヤマメと朱点があるアマゴが、各ハプロタイプの 3 つにおいてアマゴとヤマメの両方がみられる (HapA1, HapA2, HapA3; 図 2A–B)。例えばヤマメ域とされてきた九州の筑後川や耳川ではアマゴの棲息域ではないが、滝などで孤立した最源流の水域ではしばしば朱点があるアマゴの谷がみられる (岩槻ほか, 2018, 2019)。一般的には「誰かアマゴを放流したな」と普通考える。しかし、放流履歴は無いが、朱点がある遺伝グループのグループ A とグループ C (下記で記述) が存在していた。それらは朱点の大きさは小さく、数も多くない。HapA1 の分布域はアマゴ域を含む北西太平洋全体だが散在的であった。HapA2 は西南日本のみである。HapA3 は大島 (1957) のヤマメ域のみにみられ、後者 2 つのハプロタイプは北海道や大陸には分布しない。HapA3 は台湾のタイワンマスも含まれる。タイワンマスは独立した亜種グループとして違いのある遺伝系統ではなかった。

**グループ B** 朱点の無い典型的なヤマメ (サクラマス) で、大島 (1957) のヤマメ域と同じ分布域である。日本海の北陸地方より北部にいけば降海型のサクラマスが多い。分布は従来の大島 (1957) のヤマメ生息域とほぼ同じだが、グループ B は大島ラインを越えてアマゴ域に一部みられた。例えば西側では瀬戸内海の大分県の山国川や広島県の太田川であり、東側では静岡県大井川であった (Iwatsuki et al., 2019; 未発表データ)。ただし、それらは朱点がかかなり数も少なく、かなり小さい朱点があることが多い。

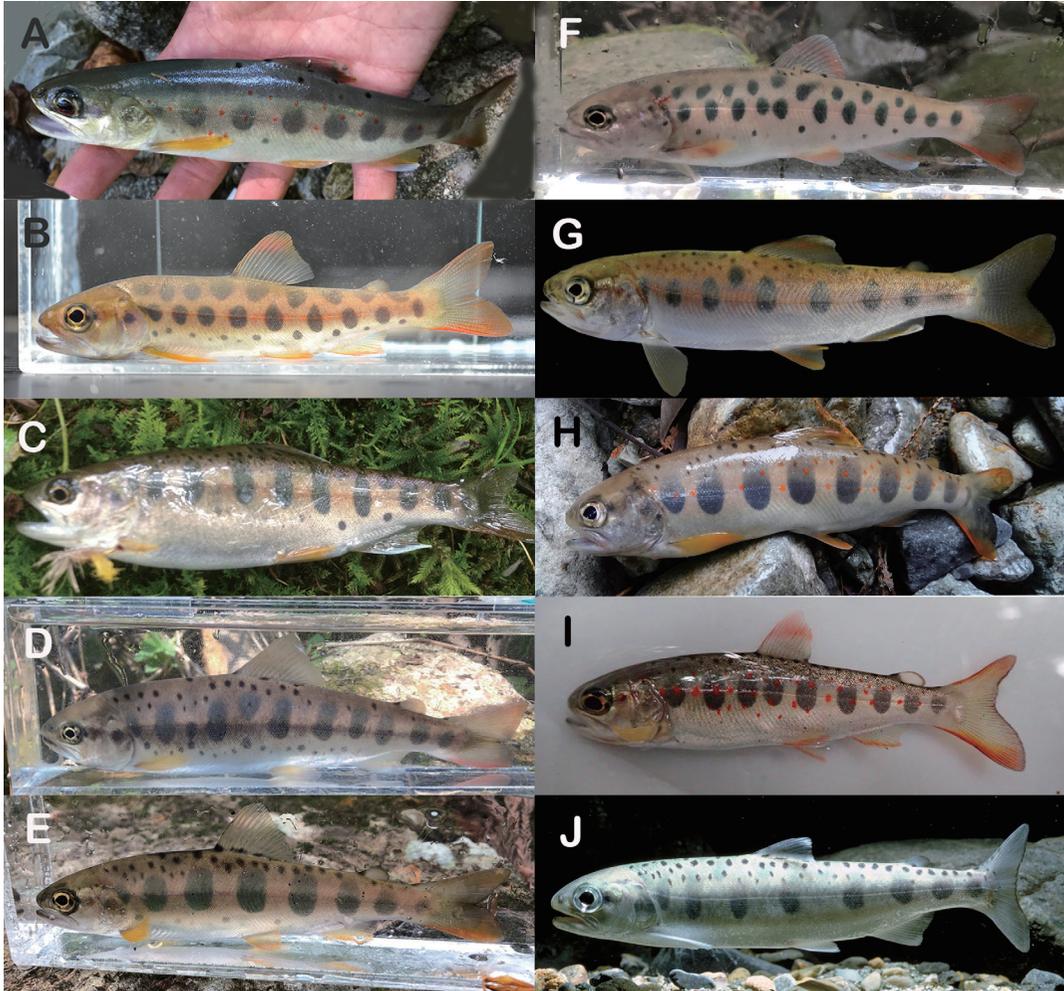


図2. サクラマス類似種群の6グループに属する各地のヤマメ・アマゴ・ビワマス写真。A, アマゴ(創期ヤマトマス), グループAのA2(図1参照), 愛媛県仁淀川産, 全長約16 cm, 長島祐馬・関伸吾撮影(左右反転); B, ヤマメ(創期ヤマトマス), グループAのA3(朱点がないのでヤマメと同定), 宮崎県耳川産, 全長18 cm, 岩槻幸雄撮影; C, ヤマメ, グループBのB1, 北海道千歳川産, 全長15 cm, 末永直樹氏撮影; D, ヤマメ(サクラマス), グループBのB1, 熊本県球磨川産, 全長18 cm, 岩槻幸雄撮影; E, アマゴ(ヤマトマス), グループCの未発表ハプロタイプ(微妙な数個の朱点が体側前部両側みられるので, アマゴと同定), 広島県太田川産, 全長15 cm, 岩槻幸雄撮影; F, ヤマメ(ヤマトマス), グループCの未発表ハプロタイプ(朱点は一切認められないので従来通りヤマメと同定, 鰓蓋後半附近が赤いのはハリ外した時の出血した色), 神奈川県酒匂川産, 全長13 cm, 岩槻幸雄撮影; G, ヤマメ(九州ヤマメ), グループDのD7, 宮崎県福島川産(日本最南限個体群; Iwatsuki et al., 2019), 全長14 cm, 岩槻幸雄撮影; H, アマゴ(サツキマス), グループEのE1, 大分県大野川産, 16 cm, 工藤隆志氏撮影; I, アマゴ(サツキマス), グループEのE1, 静岡県都田川産, 14 cm, 丸木秀隆氏撮影; J, ビワマス, グループF, ハプロタイプ不明, 滋賀県琵琶湖産, 全長24 cm, 桑原雅之氏撮影(左右反転)。

グループC 中心のグループAと同じで, 概ね朱点が無いヤマメと朱点の有るアマゴが, 各ハプロタイプに両方が出現する。しかし一部のハプロタイプは, 朱点だけしかみられないもの, 朱点が無い場合の例外のハプロタイプもあった。出現する分布範囲はグループCの放散していく中心のグループAのHapA2と同じで広く西南日本である(図1)。グループAのHapA2の分布する西

南日本に多くの新しいハプロタイプが散在分布する。つまりHapA2が西南日本全体に生息地を広めた後に各地でグループCの新しいハプロタイプが分化したと推察される。正確には日本列島を九州から瀬戸内海を通過して天竜川に沿う中央構造線と関東のフォッサマグナの周辺に分布していることが多い。東北地方, 北海道, 大陸側には分布しない。しかし, 静岡県と神奈川県のアマゴとヤ

マメと境界部分とされる伊豆半島の諸河川や酒匂川や相模川で見つかる両者は、このグループCであった。つまり、グループCはヤマメ域とされてきた山陰側の兵庫県やアマゴ域とされてきた四国の高知にも分布する (Iwatsuki et al., 2019; 未発表データ; 図 2E-F)。西南日本ならどこでも見られる。所謂、下記のグループEの真のアマゴグループではなかった。グループEのアマゴは常に朱点がある。

**グループD** 朱点が無く、ヤマメである。しかし、同じく朱点が無いのでヤマメのグループであり、グループBの本当のヤマメとは遺伝系統が全く異なるグループである (図 1)。九州にのみ見られる。従来このような遺伝系統のグループは知られていなかった。一部アマゴ域とされてきた大分県の瀬戸内海流入河川にもみられるが、北海道、本州、四国や、韓国とロシアの大陸側ではみつかっていない。

**グループE** 典型的な朱点があるが常に有る、真のアマゴである。朱点が比較的大きく、体側の背部から腹部にまでの全体に散在することが多く、数も多い (図 2H-I)。例外として大島 (1957) のヤマメ域であるはずの大分県筑後川では特にこのグループEが比較的多くみられ、九州西岸のヤマメ域の他の河川、球磨川などにグループEのHapE1が散在的に見られる。しかし朱点がないことが多い (岩槻ほか, 2019; Iwatsuki et al., 2019)。

一方従来アマゴ域とされてきた中央構造線の静岡県天竜川の東側の大井川、富士川や神奈川県西部の朱点があるアマゴは、上述したようにグループCである (図 2F, 未発表データ)。更に中国地方の瀬戸内海流入河川のアマゴ域では山口県、広島県、岡山県、兵庫県でもこの真のアマゴグループEはあまり見られず、四国でも多くない (Iwatsuki et al., 2019; 未発表データ)。今後中国地方・四国は更に詳しい調査が必要である判断され、在来と判断される水域からグループEが殆ど見られなかった。

**グループF** 琵琶湖のビワマスである。琵琶湖以外では本亜種は報告されていない。しかし、戦前に本州の長野県の木崎湖と栃木県中禅寺湖にビ

ワマスが放流され、それぞれ木崎マス、ホンマスと呼ばれているが、正式な標準名ではない。木崎湖には現在の琵琶湖に見られないグループFのハプロタイプが発見されている (未発表データ)。HapA3は台湾マスとも同じハプロタイプで、この遺伝系統からビワマスは7塩基以上置換したのがビワマスの系統である。中心のグループAのHapA3は広く本州の日本海側の沿岸に広く分布している。このHapA3はアマゴ域とされてきた太平洋側の河川からは見つからない。

### 各グループの生物学的特性

グループAはサクラマス類似種群の中で最も原始的なグループと考えられ、中心のグループAから放散的に5つのグループが日本列島で分化・分散したと推測される (図 1)。グループAはお互い1塩基違いの3つのハプロタイプHapA1, HapA2, HapA3でループ状となって繋がる (図 1; Iwatsuki et al., 2019)。このような中心でループになる魚類はあまり例が無いようだ。

グループAのHapA1は北西太平洋全体に分布し、HapA1の他のハプロタイプであるHapA2とHapA3は現在朝鮮半島やロシアの大陸側ではみられないことから、日本列島の西南地方で分化した固有な系統であると判断される。またグループAの色彩的特徴としては、総じて本州の西南日本 (陸封の強い地域) では源流部で見つかる個体はグループAのHapA1, HapA2, HapA3であり、特に単一のハプロタイプのみが見つかる谷でみるとパーマークの丸いものが多いようだ (図 2A-B)。北陸や東北地方以北や大陸側のサクラマスはグループBとの交雑が進んできたのか、下記でも述べるが長楕円のパーマークが多い (図 2C-D)。

HapA1の分布範囲は現在のサクラマス (ヤマメ) と同じで北西太平洋域にわたり一番広い分布範囲を持つが、散在的である。HapA2は、中央構造線とフォッサマグナがある関東より西側の西南日本全体に分布し、東北地方には分布しない。分布しない理由は東北地方の形成過程にあったのではないかと下記の点から判断される (下記後述)。

日本列島に最初に進出した地域は、北方の北海道や東北地方ではなく、朝鮮半島東側とロシアの大陸側に沿って氷河期に南下して西南日本の九州地方であった可能性が高いかも知れない。サクラマス類似種群はなんとなく北海道や東北地方から南下してきたイメージがあるが、それは間違っていた可能性がある。

最近あった2011年の東日本大震災の後、東北地方の断層の把握や地質調査のために日本列島の形成を把握するため大規模なボーリング調査等が行われ、過去の調査結果を含めて詳細な東北地方の形成過程が判明した(原子力発電環境整備機構, 2017)。東北地方や北海道南部は約150万年前では火山列島の多島海であり陸地がなく、棲息可能な河川がなかったと推察される。つまり陸地があった西南日本全体にハプロタイプ HapA1 や HapA2 が最初に進出可能だったのは既に陸地であったフォッサマグナよりも西側の西南日本のみであったと判断されるからである。

更に東北地方が形成されてくる100万年前以降には氷河期と間氷河期を10万年毎に繰り返してきたことが最近の詳しい調査から判明している(Abe-Ouchi et al., 2013)。また、Crête-Lafrenière et al. (2012) は全世界のサケ科魚類の属や種の分化年代を多数の遺伝領域を用いて解析して推定した。ヤマメとアマゴが分かれたのは129万年前頃と推定している。これは実際には今回判明した朱点があるグループのグループEを分析したのか、グループCやグループAを分析したのかで変わる。150万年前から東北地方の隆起がようやく始まっているので、まだ東北地方は火山島の多島海(原子力発電環境整備機構, 2017)であり、サクラマスの生息は難しい時代であったろう。上記から80万年ぐらい経った70万年前になってようやく関東のフォッサマグナのあたりと東北地方が陸続きとなった(原子力発電環境整備機構, 2017)。従ってこの時日本列島は現在の姿に近くなったものと思われる。

今回の6つの遺伝系統の分布特性、最近の東北地方の地質学的な形成過程の緻密なボーリング調査情報(原子力発電環境整備機構, 2017)、全

世界のサケ科魚類の系統類縁関係や分化年代の研究(Crête-Lafrenière et al., 2012)、及び過去200万年の間の地球の氷河期のかんりの正確な情報などから検討すると、サクラマス類似種群の日本列島への最初の進出は西南日本ではないかとする見方が強く示唆され、今後遺伝学的な検証が必要である。

グループBは大島(1957)のヤマメ(サクラマス)域の分布を示す範囲と基本的に一致し、分布範囲が広い遺伝グループでもある。グループAのHapA1と出現範囲は同じであり、グループBのHapB1より放散・分化した新しいハプロタイプは広い分布範囲内の各地に分布が内包される。日本の北陸地方以北では降海型が多い。HapB1は現在の朝鮮半島と北海道以北のサハリン当たりにも同じハプロタイプがみられるので、東北形成後の東北地方のHapB1はどちらからの起源の系統なのか興味深い。

グループCはグループAのHapA2と同じ分布範囲に出現する。このグループはHapA2(Hap2; グループAの上述参照)が棲息する西南日本全体の各地にHapA2が進出した後、その後各地の水系でHapA2から更に分化したものである(図1)。従ってグループCの各ハプロタイプはグループAのHapA2と同じ生物学的特性があり、朱点があり、無かったりする。西南日本の関東より西側、フォッサマグナを含む西側周辺と中央構造線の南北周辺でみられる。グループAのHapA2を起源として、西南日本の各地方や各地方の河川毎に固有性の強いハプロタイプに分化したようである。従って外側末端のハプロタイプはその河川やその地域に固有性の個体群である。つまり従来ミトコンドリアだけでは在来判定が困難であったが全国の遺伝情報の概観から在来判定が可能である。たとえ他のグループや他のハプロタイプと交雑したとしても、ミトコンドリアは母系遺伝であり新しく進化した母系のハプロタイプはその水域で必ず残る可能性が高いので地域の固有性をこのミトコンドリアのハプロタイプから確認出来る。他との交雑の状態はミトコンドリアの別の領域や核DNAの情報を含めて検討が必要であ

る。つまり固有な末端のミトコンドリアのハプロタイプから在来系統が容易に判定可能で、在来個体群の地域の生息地水系の特定が出来そうだ。

グループ D は HapA3 から HapD1 に 1 塩基の変異の後に九州一円に放散して広がったものであり、九州の各地域で分化した遺伝グループである。九州だけで見つかった遺伝グループである。従来の九州のマダラやエノハと呼ばれてきたものが含まれている (岩槻ほか, 2018, 2019)。しかし九州にはピワマスのグループ F を除くグループ A からグループ E の 5 グループの全てが棲息する。

グループ E は真のアマゴの遺伝系統グループで、いつも基本、赤点 (朱点) が有る。所謂、真のアマゴである。グループ A の HapA1 からグループ E の HapE1 の間に番号の無い小さい丸がある (図 1)。これは生物の進化過程を連なる鎖として見た時に、連続性が欠けた部分 (間隙) を指す。祖先群と子孫群の間にいるはずであろう進化の中間期にあたる遺伝タイプのハプロタイプが見つからない状況を示す。これをミッシングリンクといい、見つからない 1 塩基ずつ異なる 2 つのハプロタイプがあることを意味する。絶滅してしまったか、発見出来ないかである。今後ミッシングリンクが今なお何処かにいる可能性も有り、調査が必要である。このグループ E の HapE1 のハプロタイプから分化して放散・分化した末端のハプロタイプはいつも朱点がある。

グループ C やグループ D と同じく、末端のハプロタイプはグループ E の中心である HapE1 から 1 塩基違いでもその川固有の在来系統が見られた。例えば HapE5 は奈良県熊野川水系前鬼川の在来固有個体群である (図 1)。

朱点の大きさと数は、当然のことながら真のアマゴグループ E は他のグループ A やグループ C の朱点と比べて大きくて、数も多いことが多いように見受けられるが、グループ A やグループ C が同所的にみられる谷や支流では明確でない。これらの散在する朱点の出方やパーマークの違いでグループやハプロタイプが異なり、区別出来たりすると今後研究が容易になる。これらは重要な検討課題である。一つ特徴的パーマークを持つもので

気づいた点は、四国南部の在来河川に多いパーマークの中心が中抜けして白くなっているアマゴがいる谷がある。それらは 1 ハプロタイプのみ見られる谷が多く、グループ C であった (未発表データ)。

グループ F のピワマスは、グループ D と同じく HapA3 から 7 塩基違いで派生・分化したグループで、琵琶湖において独自の進化を遂げたものと思われる。HapA3 は本州の日本海でもっとも卓越した遺伝グループであり、HapA3 はアマゴ域の太平洋岸や瀬戸内海に流入する河川では見られない。このことから日本海側から琵琶湖北部の河川において、河川争奪によって琵琶湖流入河川に進出し、琵琶湖内で独自の進化した可能性が高いと思われる。しかし、現在グループ F の HapF1 の起源のハプロタイプと考えられるグループ A の HapA3 は琵琶湖流入河川から発見されてもいはいはすが、現在の所見つかっていない。更に調査が必要である。

なおグループ A-E までの全てグループが見られる河川の水系は、九州の筑後川と大分川のみである (Iwatsuki et al., 2019; 岩槻ほか, 2019; 未発表データ)。しかし、上述の各水系の個別の支流でみると、各グループの A-E が全て含まれるわけではなく、全てのグループが含まれる谷や支流は殆ど無いようだ。支流でも多くて 5 グループの内の 2 グループからなることが多く、またハプロタイプは 2-3 のタイプがみられることが多い。グループが混在している場合の谷や支流の場合の色彩や遺伝学的特徴の検討については注意が必要である。どのような事が形態や色彩に変化が起こっているのか検討すべき重要課題を含み興味深い。

最後に各遺伝グループは上述したように生息域で偏りがある。北西太平洋の大陸側ではグループ B とグループ A の A1 のみであり、日本列島の関東以北はグループ B とグループ A の A1 と A3 である。琵琶湖のグループ F のピワマスを除いて西南日本では圧倒的にグループ A の A2 が多く、西南日本で解析した個体数の約 30% を超える。次に同じかやや少ないグループ C が約 30%

弱である。真のアマゴのグループ E は 20% を超えるぐらいである。従って西南日本では朱点があるアマゴは、西南日本の出現頻度からするとグループ C の方が多い。残りのグループ D は九州にのみ見られて約 10% 弱であり、異なるハプロタイプ数は水系毎に異なり、他グループより多い傾向がある。最後に九州のヤマメ域から日本海の山陰から新潟にかけてグループ B として残り同じく 10% 弱位である。西南日本ではグループ A の A2 とグループ C が多く 60% を超える。上述のように各地域で各グループの出現割合は明らかに偏りがあり、地理的遺伝系統と強く関係していると判断される。

#### 在来固有性個体群と地域固有性個体群の判断

今回の解析結果から各グループのネットワークの中心から 2 塩基違う外側末端のハプロタイプは、日本の中でその河川固有、あるいはその谷のみ見られる固有な遺伝系統であることが多かった(在来固有性個体群)。1 塩基違いはその地域の隣接する河川にみられることが多い(地域固有性個体群)。つまり、各グループ (A-E) の中心のハプロタイプ HapB1, HapD1, HapE1 から何塩基離れているのか見ていくと判断がわかりやすい。グループ C のみグループ C に中心がないが、グループ C の中心はグループ A の HapA2 としてみてもらいたい。

グループ A から放散した各グループの中心から更に放散した外側末端のハプロタイプは、地域の固有な河川の遺伝系統であり、在来個体群である。例えば、グループ A の中心のネットワークの HapA2 は関東のフォッサマグナ周辺の西側(西南日本)なら何処でも見つかるが、グループ C の HapC4 は、日本では天竜川水系気田川や諏訪湖流入河川の天竜川固有のハプロタイプである。グループ D の外側末端の HapD7 は日本最南限個体群の宮崎県福島川の井堰の上のたった 2 km 弱のみの水域から知られる。つまり、末端のハプロタイプであればサクラマス類似種群の在来判定が可能であり、それらの個体群の保全対策が立てられる。すなわち 1 塩基違いの置換のハプロタイプ

は、隣接する周辺の水系の地域固有性のハプロタイプで有ることが多く地域固有性個体群である。2 塩基違うとその支流や谷の在来固有性個体群であることが多い。しかし逆にグループ A の A2 は西南日本の各地で広く見られることから、在来判定はミトコンドリアの D-loop や核 DNA の別領域まで調べないと在来判定ができないケースもあるので注意が必要である。これらの基本情報が揃うと今後の在来個体群の判断や、増殖・保全の対策に役立てられると強く示唆される。

#### 6つの遺伝グループ

サクラマス類似種群の 4 亜種は、実は 4 亜種より多い 6 つの異なる遺伝グループがあり、4 亜種は独立した単系統として形成した亜種ではなかった事になる。しかしお互い排除するような強固なグループでもなく、歴史の過程で偶然その谷で共存しないといけないような状況になったものと判断される。ランダムな交雑や戻し交雑的なことも歴史の中で起こったと思われ、彼らの歴史過程で偶然に生き残った 6 つのグループであると考えている。しかし日本列島の形成の中で地域の遺伝系統はある程度限定し、特徴的な系統が生き残ってきた実態があると認識している(図 1)。

また朱点があればアマゴ、無ければヤマメというような単純に分化・進化してきたわけでもない。中心部のグループ A の 3 つのハプロタイプがサクラマス類似種群の起源となり、大きく 6 つのグループに分かれて分化したものが生き残ったとも言える。その意味では脈々と日本列島の中でミッシングリンクの系統も少なく、各ハプロタイプは 1 塩基で繋がって絶滅せず各地で生き残ってきたのではないかと思わせる(図 1)。大島(1957)から 60 年以上経っているのに朱点の有無だけでアマゴ・ヤマメと区別することは単純でわかりやすいが、彼らの進化の歴史が垣間見え始めたのでその遺伝学的事実を尊重して過去の視点から脱却すべきかも知れない。

ところで 6 グループの系統があるからと言って 6 亜種になるかと言えば形態や色彩から 6 グループが明確に区別出来なければ動物命名規約上

亜種は認められない。朱点があればアマゴ、無ければヤマメは確かにわかりやすいが、この認識では科学的にサクラマス類似種群を正確に認知して議論が出来ないことになる。

そこでこれらの6つの遺伝グループを正確に認識することは、今後の増殖目的の移植や放流、あるいは保全において極めて重要な生物学的基礎的知見である。正確性を有する議論が必要なときには以下の遺伝系統グループの名前を使って議論の方が科学的な議論となる。そこでグループAは、吉安克彦氏が提唱したサクラマス類似種群の創期種(吉安, 2014)として使った名前を少し変更して使用を提言する。吉安(2014)はサツキマスを経つかの理由と名前の先取性からヤマトマスとすべきとした。しかし朱点を持つグループは3つも確認された(Iwatsuki et al., 2019)。いつも朱点があるグループEと朱点が無かったり、無かったりするグループがグループAとグループCの3つである。そこでグループAを「創期ヤマトマス」、グループCの系統は「ヤマトマス」、グループDは「九州ヤマメ」を提唱したい。他のグループは従来の名前を使う。グループBはサクラマス(ヤマメ)、グループEはサツキマス(アマゴ)、およびグループFはビワマスを使うのが良いであろう。

この6つの遺伝グループは、日本列島の形成の過程で分化年代や定着範囲の時期が違うのであろう。従って、各地方の各河川の谷や支流は、過去の河川の地史的な過程で、グループAしか進出しなかったり、グループAが先に進出して、その後グループBが進出して、2グループ混合の谷だったり、5グループの進出を許した九州の筑後川だったりする。様々の組み合わせがあるのだろうが、概ねの組み合わせは地域で四国南部ではグループCのみが多かったり、四国北部ではグループAが多かったりして、特定のグループがその地域に限定していることが多く、水系毎や近隣河川で特徴が一致するように思える。地域や水系の在来遺伝情報を更に蓄積すれば正確な在来マップによりかなり地域性も正確に見渡せるものと思われる。

## 2 亜種(アマゴ・ヤマメ)の分類学的扱い

ヤマメ分布域で見つかった朱点の有る個体をどのように扱うのか、逆にアマゴ域における朱点の無い個体をどう扱うのかという重要な問題がある。今後研究や同定に関してとても重要な点である。一般的に遺伝系統まで論じないのであれば従来通り朱点があればアマゴ、無ければヤマメと同定して差し支えない。しかし科学的に在来判定や、サクラマス類似種群の個体群の全国的な位置付けを認識して保全を考えている場合、上述した6グループの遺伝系統を調べて、各グループ(A-F)を認識した上で議論をするべきだろう。

更に各グループの構成やハプロタイプ数、水系毎やゾーン毎(井堰や滝などの移動可能な水域内毎)の違いを認識することも重要である。核DNAも調べ、それらの水系毎やゾーン毎の集団遺伝学的構造の正確な交雑実態を明らかにして、保全を進めることが出来れば理想である(中村・飯田, 2008)。なお、それら水域の過去の移植放流された放流の実態や放流された系統の起源も調べておく必要がある。放流物がどのグループに属し、概ね何処の系統のものであるか、何処から持ち込まれた種苗なのかも知っておく必要がある。それらの事実より科学的な保全の対策も変わる。

今回の結果の報告は漁協の過去の放流実績、河川の環境(滝、人工井堰等、伏流水等)、自主放流の噂等から考慮して在来個体群であるところのみの解析結果である。従って、人的影響をできるだけ排除したので、今回の結果は最源流の個体群の採集にバイアスがかかっていることは否めない(Iwatsuki et al., 2019)。従って各地の調査した地点の下流部の状況の概観が把握出来ないかもしれない。実際放流域で採集した個体を分析したらその地域の水系の固有ハプロタイプが見つかったことがある(未発表データ)。しかし北西太平洋における大きなサクラマス類似種群の地理的遺伝系統の概観の把握は出来ているのではないかと判断している。

上記を理解した上で、また今までの予備調査を考えると各地域の特徴的実態や放流アマゴ種苗の起源には傾向があった。ヤマメ域とされること

ろはグループ B (ヤマメ) の本来の生息ハプロタイプが主流だが、ヤマメ域で朱点がある場合は九州を除いて他の地域では多くの場合グループ E のアマゴ種苗の放流が関係していることが多いと判断している。予備調査 (四国, 山陰側, 中国地方瀬戸内海側, 近畿地方) でみると特に放流されたアマゴ種苗の起源はグループ E の HapE6 が多くみられた (Iwatsuki et al., 2019; 未発表データ)。それらの養殖業者の仕入れ先を突き止めていくと、岐阜県の長良川産が多かった。実際この系統は、長良川, 木曽川, 天竜川の在来水系や遡上サツキマスから見つかっている (Iwatsuki et al., 2019; 未発表データ)。

ヤマメ域では過去放流がないと判断される谷で朱点や微かな朱点のみられ、解析してグループ C (ヤマトマス) の新しいハプロタイプが発見されると在来の貴重な個体群である可能性が高い。グループ A (創期ヤマトマス) でも在来の可能性が高い。

逆にアマゴ域とされる東海地方を除く本州太平洋岸である瀬戸内海流入河川, 四国南部, 紀伊半島では、在来と判断される谷や支流で朱点の殆ど無いもの、朱点が無いものがみられたらグループ C (ヤマトマス) か、グループ A (創期ヤマトマス) であった (Iwatsuki et al., 2019; 未発表データ)。特に瀬戸内海に注ぐ河川では、グループ E (アマゴ) があまりみられなかったので、上流域の最源流にはヤマメみたいなアマゴが多く、それらの殆どがグループ C (ヤマトマス) であった (Iwatsuki et al., 2019; 未発表データ)。瀬戸内海側に注ぐ河川と四国南部の太平洋に注ぐ河川は、もう少し丁寧な調査が必要と考えている。

上述したようにアマゴ域でも天竜川より東側の地域の静岡県大井川, 富士川, 伊豆半島の河川や神奈川県澁谷川と相模川は、同じハプロタイプで朱点が出たり、出なかったりする。大部分の河川はグループ C (ヤマトマス) かグループ A (創期ヤマトマス) であった。伊豆半島では例外的にグループ E (アマゴ) の生息する河川があったが、伊豆半島の他の河川の多くはグループ C (ヤマトマス) であった (Iwatsuki et al., 2019; 未発表データ)。

今後アマゴとヤマメの境界領域の詳しい調査が望まれる。

ヤマメ域とされる九州地方は要注意である。在来と判断される谷から朱点が無くてもグループ E (アマゴ) が筑後川から見つかっている (Iwatsuki et al., 2019; 岩槻ほか, 2019; 未発表データ)。ヤマメ域とされてきた筑後川には、日本列島における真のアマゴのグループ E (アマゴ) の出発点である放散の中心のグループ E の HapE1 (朱点が無い) が多く見つかっている。更に上述の朱点がある個体のグループ A (創期ヤマトマス) やグループ C (ヤマトマス) も生息する。それらは筑後川の谷や支流毎に、同じハプロタイプでも朱点があったり、無かったりした (Iwatsuki et al., 2019; 岩槻ほか, 2019)。下流部で朱点が無いものが多く、筑後川の上流側では朱点がある個体が多いように見受けた。これらの事実から下流部のグループ E1 の個体群が日本のアマゴの祖先の起源の可能性があるという仮説を立てた。真のアマゴグループの HapE1 で朱点が無い原始的なタイプが今なお筑後川の下流域の谷の上流で生残しているのではないかと考えられた。今後検証されるべき課題である。更に筑後川はグループ B (ヤマメ) とグループ D (九州ヤマメ) も見られる (Iwatsuki et al., 2019; 岩槻ほか, 2019; 未発表データ)。

### 種苗放流後の遺伝系統の変遷

日本最南限個体群の宮崎県福島川の生息地の下流部で不幸にもその年の水温が高かったため、1 度だけ種苗が移植放流されたことがあった (Iwatsuki et al., 2019)。厳密な核 DNA による交雑実態の調査は実施していないが、放流物のミトコンドリアのハプロタイプは、1 年後ではまだ見られたが、2 年後, 3 年後には全く放流物のハプロタイプは、幸運というか確認出来なかった。在来系統と放流物の交雑はあまり成功しなかった可能性を思わせる (Iwatsuki et al., 2019)。

またヤマメ域の筑後川の玖珠地区の平家川では昔からアマゴが生息することで知られる (岩槻ほか, 2019)。地元の養殖業者が養殖したヤマメを漁協の義務放流として毎年平家川に放流してき

た。しかし平家川のアマゴは従来通りであり、なぜかヤマメが見られる谷にならないと言われていた。意外と在来個体群と交雑していない可能もあると感じた。放流の影響を時間経過とともに遺伝学的に追跡した研究の例はあまりない。今後検証すべき重要な課題である。

### 今後の課題

各地域の全ての河川で詳細な情報が明らかになり、全国規模でのネットワークから詳細な在来情報が蓄積されると科学的情報に基づく保全の対策が立てられやすい。全国各地の多くの地域の遺伝システムを調査し、緻密な河川毎、支流毎の遺伝情報を明らかにしてそれらが蓄積されると河川毎の詳細な在来個体群マップが可能である。さらに過去放流されてきた遺伝システムも把握しておく、各漁協での増殖や保全の対策が科学的根拠に基づいて緻密な対策が立てられるようになる。つまり土台の科学的な基本遺伝情報が得られる。今回得られたサクラマス類似種群の6グループの事実から更なる詳細なハプロタイプネットワークの全国規模の情報が集積されると今後のサクラマス類似種群の増殖・保全対策に必要な地理的遺伝系統の研究に弾みがつくことに期待したい。今後科学的な視点で立てられるよう、全国規模の情報が集積され、増殖・保全対策が立てられることに期待する。

一方、科学的な基礎研究ではなく、社会的背景の問題がある。今までの内水面行政の内側からの実態をみてきた第5著者の川嶋の見方がある。全国的に遊漁者数の大幅な減少が続いているが、溪流魚については増加との認識がある。しかし、この増加は特定区などの河川の釣り堀の利用であり、従来の溪流釣りのイメージとは違ってきている。魚種別内訳ではアユの遊漁者数が最も減少している。その原因として天然遡上の減少や放流魚の定着が悪くて釣れないことや、釣具が高価であることなどが挙げられている(中村, 2019)。遊漁者数全体を増加させるには今までのアユ漁場である河川の中下流域をアユから溪流魚に変更するなどや、海釣りの遊漁者の海面から内水面へのトレンドの推進をしなければならない。国民側にた

てば海面は遊漁料はいらないが、内水面は遊漁料が必要である。この当たりの日本の過去の経緯や国際的な各国の遊漁の実態は国民に十分知られていない。今後共存と保全のためには議論すべき重要な点である。

また、川嶋は内水面漁協もある意味ではサービシス業であるとの意見である。近年では遊漁者ニーズに合わせた内水面漁協による漁場管理の必要があると言われる。その視点に立つと内水面漁協も対応が変わらなければならないであろう。溪流魚を釣る遊漁証が高くなった現在、親が子供に釣りにでも行って遊んできなさいと簡単に言えない状況になっている。ただし考慮している漁協もあることは一応ここで述べておく。

一方、大人も各地に行き釣りをしたいと思っているが、あちこちの遊漁証の年券も沢山は買えない。自然とのふれあいが子供時代になければ、自然を大事にしないし、その子供達は大人になっても釣りや自然とのふれあいで川に遊びにも来ないことは自明である。現在のニーズに沿いながら科学的な情報に基づき内水面漁協も色々対応せねばならない時代にあると思われる。

更に、資源管理手法の一つとして、最近ではゾーニング管理が国の方針として推奨されている(中村・飯田, 2008)。各内水面漁協の事情や河川の環境的特徴は異なるが、近隣の内水面漁協間で叡智を出しあってほしい。日本列島の私たちと同じ同居人であるサクラマス類似種群の在来個体群を明らかにして、在来個体群を大事にもらいたいと強く願う。

### 謝辞

最後にこの研究を遂行するために多くの人から各県の過去の放流実態と在来情報を入手した。それらは方々は重要な情報を頂いた方々はIwatsuki et al. (2019)に既に名前を挙げて謝辞を申し上げた。今回写真の使用を快諾していただいた工藤隆志氏(大分県)や丸木秀隆氏(静岡県)、及び桑原雅之氏(琵琶湖博物館)、また在来情報を教えていただいた細井栄嗣氏(山口大学大学院創成科学研究科)、赤木 太氏(広島県宮島水族

館), 及び佐藤成史氏 (フィッシングライター・フォトグラファー) にお礼申し上げる。最後に原稿に多くのコメントをいただいた北西 滋氏 (大分大学理工学部) に感謝する次第である。また本研究の一部は JSPS 科研費 JP19K12418 の助成を受けた。

## 引用文献

- Abe-Ouchi, A., F. Saito, K. Kawamura, M. E. Raymo, J. Okuno, K. Takahashi and H. Blatter. 2013. Insolation-driven 100,000-year glacial cycle and hysteresis of ice-sheet volume. *Nature*, 500 (7461): 190–193.
- Fujioka, Y. and S. Fushiki. 1998. Seasonal changes in hypoosmoregulatory ability of Biwa salmon *Oncorhynchus rhodurus* and Amago salmon *O. rhodurus*. 1989. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 55(11): 1885–1892.
- Gwo, J.-C. 2008. Genetic relationship among four subspecies of cherry salmon (*Oncorhynchus masou*) inferred using AFLP. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 48: 776–781.
- 細谷和海. 2013. 94 サケ科 Salmonidae, pp. 362–368, 1833–1835. 中坊徹次編, 日本産魚類検索全種の同定 第三版. 東海大学出版会, 秦野.
- Iwatsuki, Y., T. Ineno, F. Tanaka and K. Tanahara. 2019. The southernmost population of *Oncorhynchus masou masou* from Kyushu Island, Japan and gross genetic structure of the *O. masou* complex from the northwestern Pacific, pp. 101–118. In Gwo, J.-C., Y.-T. Shieh and C. P. Burrige, *The Proceedings of the International Symposium on the 100th Anniversary of the Discovery of Formosa Landlocked Salmon*, Taiwan Ocean University Press, 135 pp.
- 岩槻幸雄・佐藤純一・芳野孝晃・工藤隆志・重石智規・平松穰二・河野哲也・藤原 肇・野瀬誠一郎・首藤泰善・棚原 奎・繁野智則. 2019. 筑後川水系のアマゴの生息実態. *Bungoensis*, 3:17–26.
- 岩槻幸雄・佐藤成史・安本潤一・田中文也・魚矢隆文・山之内 稔・大出水友和・棚原 奎・長友由隆・松本宏人. 2018. ヤマメ域とされる南九州の河川における朱点のあるアマゴの生息. *宮崎の自然と環境*, 3: 47–53.
- 加藤文男. 2002. 日本産サケ属 (*Oncorhynchus*) 魚類の形態と分布. *福井市自然史博物館研究報告* (49): 53–77.
- 木村英造. 1982. ヤマメ・アマゴ特集. 淡水魚保護協会 淡水魚増刊, 大阪.
- Kottelat, M. 1996. *Oncorhynchus formosanus*. The IUCN Red List of Threatened Species 1996: e.T15323A4513507. doi:10.2305/IUCN.UK.1996.RLTS.T15323A4513507.en.
- 桑原雅之・井口恵一郎. 2007. ビワマスにおける早期遡上群の存在. *魚類学雑誌*, 54(1): 15–20.
- Kuwahara, M., H. Takahashi, T. Kikko, S. Kurumi and K. Iguchi. 2012. Introgression of *Oncorhynchus masou* subsp. (Biwa salmon) genome into lake-run *O. m. ishikawae* (Amago salmon) introduced into Lake Biwa, Japan. *Ichthyol. Res.*, 59: 195–201.
- McKay, S. J., I. Nakayama, M. J. Smith and R. H. Devlin. 1998. Genetic relationship between masou and amago salmon examined through sequence analysis of nuclear and mitochondrial DNA. *Zool. Sci.*, 15: 971–979.
- Nakabo, T. 2009. Zoogeography of Taiwanese fishes. *Korean J. Ichthyol.*, 26(4): 311–321.
- 中村智幸. 2019. 日本における海面と内水面の釣り人数および内水面の魚種別の釣り人数. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 85(4): 398–405.
- 中村智幸・飯田 遙. 2008. 渓流魚場のゾーニング管理マニュアル. 水産庁・全国内水面漁業協同組合, 東京.
- 大島正満. 1930. ヤマメとアマゴの分布境界線に就て. *地評*, 6(7): 635–656.
- 大島正満. 1957. 九州に於けるヤマメとアマゴの分布. *動物学雑誌*, 66(1): 21–24.
- Oohara, I. and T. Okazaki. 1996. Genetic relationship among three subspecies of *Oncorhynchus masou* determined by mitochondrial DNA sequence analysis. *Zool. Sci.*, 13: 189–198.
- Crête-Lafrenière, A., L. K. Weir and L. Bernatchez. 2012. Framing the Salmonidae family phylogenetic portrait: A more complete picture from increased taxon sampling. *PLoS ONE*, 7(10): e46662. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046662>.
- Uyeno, T., S. Kimura and Y. Hasegawa. 1975. Freshwater fishes from Late Cenozoic deposits in Kusu Basin, Oita Prefecture, Japan. *Mem. Natl. Sci. Mus.*, 8: 57–66, pls.6–9.
- Uyeno, T., Y. Yabumoto, E. Kitabayashi, T. Aoki, and Y. Tomida. 2000. Paleoichthyological survey of a Middle Pleistocene lacustrine bed in the Kusu Basin, Oita Prefecture, Kyushu, Japan. *Mem. Natl. Sci. Mus.*, 32: 55–75.
- 原子力発電環境整備機構. 2017. 3. 日本列島の地質構造の変遷, pp. 20–43. 自然現象の長期的な影響評価に係る情報整備一仕様書. 原子力発電環境整備機構, 東京.
- 頼 茂. 1982. 大畑川のスギノコ, pp. 97–103. 淡水魚保護協会編, 淡水魚増刊 ヤマメ・アマゴ特集, 大阪.
- 手賀太郎・野口大毅・佐野聡哉・田中秀具・桑田知宣・水戸 鼓・中嶋正道・谷口順彦. 1998. サツキマス (アマゴ) およびビワマスの遺伝的多様性評価および遺伝的類縁関係. *水産育種*, 41(1): 51–61.
- Yamamoto, S., K. Morita, K. Kawamura, S. Sato and J.-C. Gwo. 2019. Phylogeography of a salmonid fish, masu salmon *Oncorhynchus masou* subspecies-complex, with disjunct distributions across the temperate northern Pacific. *Freshw. Biol.*, 2019: 1–18.
- Yoshiyasu, K. 1973. Starch-gel electrophoresis of hemoglobins of freshwater salmonid fishes in southwest Japan-II. Genus *Oncorhynchus* (Salmo). *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 39: 97–114.
- 吉安克彦. 2011. 増補・日本渓清流魚名周覽と魚学断編. 大阪, 247 pp.