

## 研究成果情報

## サクラマスにおける個体群の遺伝的構造と個体群間の遺伝的交流

きたにし しげる  
北西 滋 (大分大学工学部)

## はじめに

サクラマス *Oncorhynchus masou* は極東地域のみにも生息するサケ科魚類の一種で、日本では北海道や、本州の日本海側および関東以北の太平洋側、瀬戸内海沿岸を除く九州に自然分布しています。サクラマスには、降海し大きく成長する降海型と、一生を河川で過ごす残留型の2つの生活史があり、降海型は沿岸域の重要な漁業資源となる一方、残留型は遊漁や環境教育対象となるなど、日本各地で広く親しまれています。しかし、1980年以降サクラマス資源は減少しており（玉手 2008；大熊 2019）、その資源回復は喫緊の課題となっています。

サケ科魚類の資源増殖手法としては、河川に遡上してきた親魚を用いた人工ふ化放流や継代飼育魚の放流が広く用いられており、サクラマスにおいてもこれらの増殖手法が古くから実践されてきました。しかし近年、さまざまなサケ科魚類において、放流魚による放流先に生息している野生魚への負の影響が懸念されています（例えば、Caputo et al. 2004; Araki et al. 2007）。特に、母川回帰性が高いサクラマスでは（Mayama et al. 1988; Miyakoshi et al. 2012）、地域や河川、場合によっては支流ごとに異なる遺伝的特性を有している可能性が高く（Hendry et al. 2004）、野生魚と放流魚との交雑が在来個体群の遺伝的固有性の消失や遺伝的攪乱、さらに将来的には適応度の低下をもたらす可能性は十分に考えられます。そのため、サクラマス個体群の遺伝的構造や遺伝的多様性の保全と、資源増殖とを両立させるためには、まず、サクラマスの遺伝的構造とその形成要因、遺伝的構造の空間スケールなどを把握し、それら地域ごと、個体群ごとのサクラマスの遺伝的特性に応じた資源管理を実践していくことが重要です。さらに、上述の放流魚による遺伝的攪乱の可能性を考えると、サクラマス個体群が本来有している遺伝的多様性や遺伝的構造を正確に把握するためには、野生魚（自然再生産由来の魚）もしくは在来魚（過去に人為的な放流を経験していない個体群の魚）を調査対象とするのが好ましいと考えられます。そこで本稿では、これまでに著者らが北海道のサクラマス野生・在来個体群を対象に行ってきた個体群の遺伝的構造に関する研究を紹介したいと思います。

## 北海道におけるサクラマス個体群の遺伝的構造

2001年以降、ミトコンドリア DNA とマイクロサテライト DNA の2つの遺伝マーカーを用いて、サクラマス個体群の遺伝的構造に関する研究を進めてきました。まず、北海道の12個体群（382個体）を対象にミトコンドリア DNA を調べました。その結果、全部で13種類のハプロタイプ（ミトコンドリア DNA の塩基配列に基づくタイプ）が見つかりました（図1a）。また、例えばハプロタイプ3や4は道央や道南の河川に多く、ハプロタイプ11や12はオホーツク海側に多いなど、ハプロタイプの分布に地理的な偏りがあることも明らかになりました（図1b）。そして、個体群間の遺伝的差異や系統樹、mismatch distribution test などの結果から、道央・道南に位置する個体群が同一のグループを形成していること、道央・道南の個体群と比べてオホーツク海側の個体群は遺伝的固有性が高いことが分かりました（Kitanishi et al. 2007）。

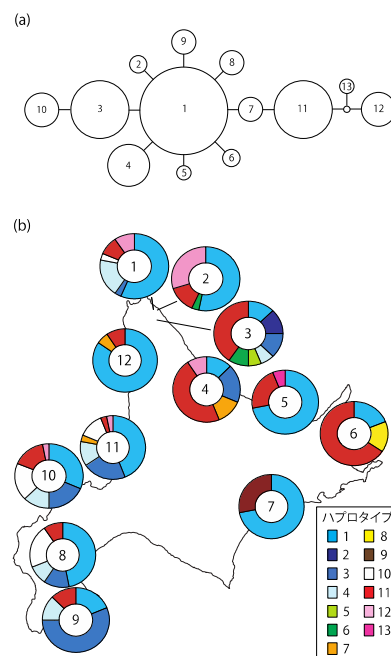


図1. ミトコンドリア DNA ハプロタイプのネットワーク図 (a) と分布パターン (b)。ネットワーク図の円の大きさは当該ハプロタイプの出現数を表す。(b) の各河川名は、1: 知来別川, 2: 鬼志別川, 3: 猿払川, 4: 雄武川, 5: 佐呂間別川, 6: 崎無異川, 7: 音別川, 8: 野田追川, 9: 茂辺地川, 10: 幌内府川, 11: 厚田川, 12: ウツツ川。

次に、マイクロサテライト DNA15 遺伝子を用いて、北海道の 16 個体群 (928 個体) を解析した結果、北海道のサクラマス個体群は南西および北東の 2 つのグループに分かれること、南西グループ内では近隣河川ごとに異なるグループを形成し、階層的な遺伝的構造を形成している一方、北東グループではそのような傾向は認められず各個体群の遺伝的固有性が高い傾向が認められました (図 2)。また、北東グループでは距離による隔離の効果 (IBD: isolation by distance) が見られたのに対して、南西グループでは IBD は認められませんでした。そして、大沢川 (河川長: 約 7 km) のような小規模河川では、周辺河川と比べて遺伝的特性が大きく異なっていました (Kitanishi et al. 2018)。これら両遺伝マーカーを用いた研究から、北海道のサクラマス個体群は明瞭な遺伝的構造を示し、日本海側北部と襟裳岬とを結ぶラインによって大きく 2 つに分けられることが分かりました (図 3)。また、グループごとの遺伝的構造から、南西地域は氷河の影響をあまり受けず氷河期の避難場所として長期的にサクラマス個体群が生息していた一方、北東地域の個体群は間氷期の対馬海流に沿った一方向の分散・再定着によって形成された比較的若い個体群であることが示唆されました。これらの結果から、北海道におけるサクラマス個体群の遺伝的構造が更新世の氷河期と間氷期や、海流などの影響により形作られ、サクラマスの高い母川回帰性によって、その遺伝的特性が現在も維持されていると考えられます。

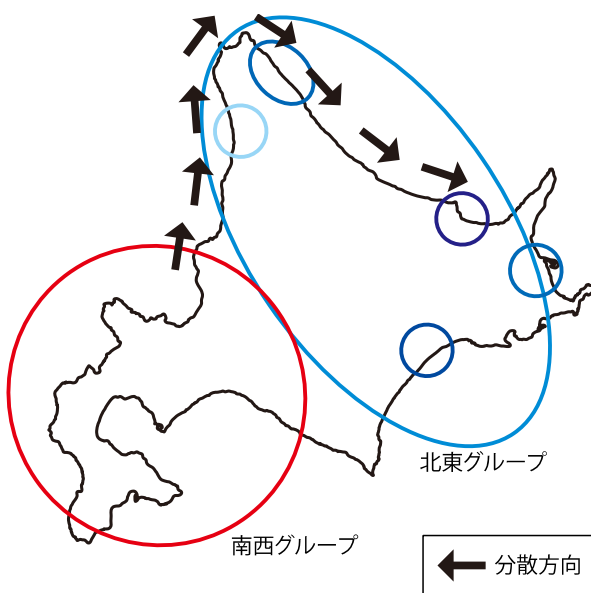


図 3. 北海道のサクラマス個体群の遺伝的クラスターと間氷期の分散の概念図。南西グループと比べ、北東グループでは各個体群の遺伝的固有性が高い。

本稿の冒頭で、サクラマスは母川回帰性が高く近接個体群間にも遺伝的差異が存在している可能性があること述べました。しかし、同一河川内の異なる支流間といった狭い空間スケールにおいて、サクラマス個体群の遺伝的構造を調べた研究は殆どありませんでした。そこで、北海道中西部に位置する厚田川 7 支流のサクラマスを対象に河川内スケールにおける遺伝的構造を調べました (図 4a)。厚田川は河川長約 34 km、流域面積 136 km<sup>2</sup> の中規模河川です。さらに、保護水面であり、過去に放流が行われていないこと、また河川内にダムや堰などの魚の移動を阻む工作物が設置されていないなど人為的な影響が皆無であること、そしてこれまでに多くの調査研究知見が蓄積されていることから、サクラマスの生態研究を行うには最適な河川となっています。マイクロサテライト DNA 解析の結果、支流間にも遺伝的分化が認められること、各支流個体群の遺伝的類縁性が地理的な位置とよく合致しており (図 4b)、明瞭な遺伝的構造が形成されていることが明らかとなりました (Kitanishi et al. 2009)。この結果は、サクラマスが支流レベルでの正確な母川回帰により、同一水系内であっても支流ごとに異なる局所個体群を形成していることを示唆するものであり、本種の回遊ルートや移動距離を考えると (Kato 1991)、僅か数 km 離れただけで遺伝的分化が認められることは大きな驚きです。

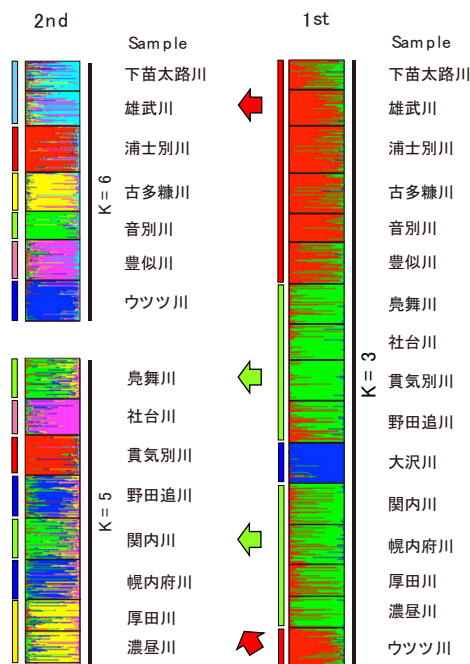


図 2. 2 段階の STRUCTURE 解析による遺伝的クラスターの結果。第 1 段階 (1st) では 3 つのクラスター (K = 3: 南西グループ、北東グループ、大沢川) に分かれ、第 2 段階 (2nd) では南西グループと北東グループは、それぞれ、5 つと 6 つのクラスターに分かれた。

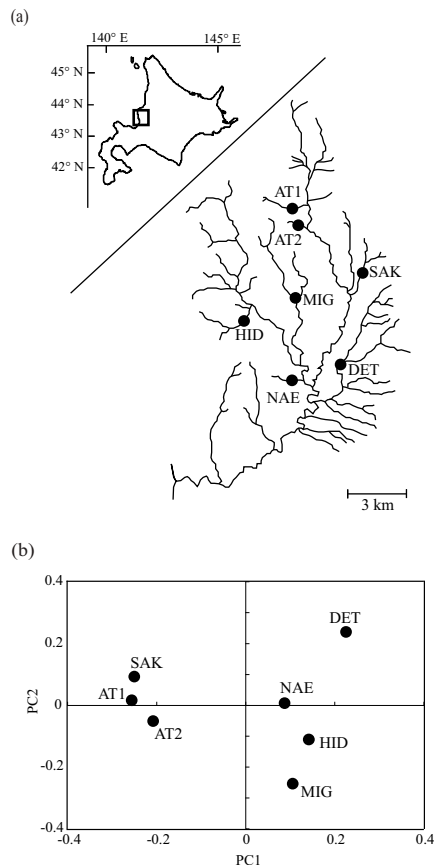


図 4. 厚田川と各支流の位置 (a) と、マイクロサテライト DNA8 遺伝子座の解析データに基づく主成分分析の結果 (b).

### 遺伝的構造の形成要因

これまでは北海道全域を対象とした河川間スケール、および厚田川を対象とした河川内スケールにおけるサクラマス個体群の遺伝的構造について触れ、河川間スケールでは氷期-間氷期サイクルと海流に沿った個体の分散が遺伝的構造に大きな影響を与えていることを紹介しました。では、河川内スケールでは何が遺伝的構造の形成要因となっているのでしょうか？河川内スケールは、対象とする空間的な範囲が狭く含まれる物理環境の変異幅が小さいことから、河川間スケールのような氷期の影響や、水温や海流などの物理環境が遺伝的構造を形作った可能性は低いと考えられます。そこで、河川内における遺伝的構造の主要な形成要因の一つである“個体の分散”に着目しました。また、さまざまな動物で、繁殖システムに応じた分散の性差 (Perrine and Mazalov 2000) や、生活史ごとの分散能力の差異 (Clobert et al. 2001) が報告されています。そこで、厚田川のサクラマス在来集団 (6 支流 383 個体；降海型オス：133 個体、降海型メス：130 個体、残留型オス：120 個体) を対象としたマイクロサテライト DNA 解析により、サクラマスの分散行動における性差および生活史差の有無を調べました。まず、性および

生活史ごとに分けて IBD を求めた結果、全ての個体 (図 5a) および降海型メス (図 5b) では地理的距離と遺伝的距離との間に有意な相関関係が認められた一方、オス全個体 (降海型オスおよび残留型オス) では認められませんでした (図 5b)。次に、オスを降海型と残留型に分けて IBD を調べた結果、いずれも IBD は認められませんでした (図 5c)。さらに、ベイズ推定法を用いて各個体が分散個体 (母支流とは異なる支流で捕獲された迷入個体) かどうかを推定した結果、降海型オス、降海型メス、残留型オスのうち分散個体と推定された個体数は、それぞれ、14 個体 (10.5%)、8 個体 (6.2%)、7 個体 (5.8%) でした (Kitanishi et al. 2012)。これらの結果から、河川内スケールにおける遺伝的構造の主要な形成要因は、降海型メスの支流レベルでの正確な母川回帰であることがわかりました。一方、降海型オスは支流間の遺伝的交流を担っていることが示唆されました。残留型オスについては、近接支流間においても大きな遺伝的分化が見られたこと (図 5c)、九州の河川型個体群では淵や瀬などの微生物空間レベルでの高い定着性が見られていること (Sakata et al. 2004) などから、支流レベルでの高い定着性を有し、支流間での遺伝的分化に寄与していると思われます。

では、なぜこのような分散における性差や生活

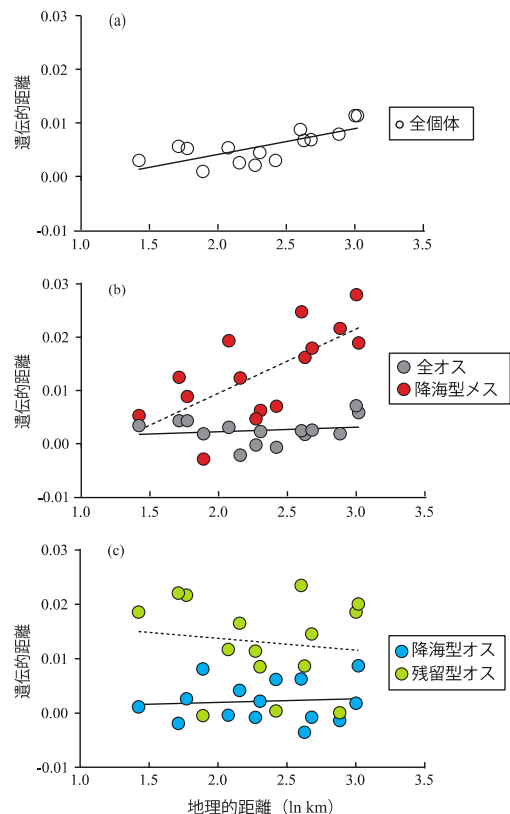


図 5. 各解析個体における解析距離による隔離の効果の結果。(a) 全ての個体、(b) 降海型メスとオス全て (降海型オス + 残留型オス)、(c) 降海型オスと残留型オス。

史差が生じたのでしょうか？北海道では、サクラマスは1尾の降海型メスに対し、複数の降海型オスおよび残留型オスが同時に繁殖に参加する乱交型の繁殖システムをとります。このような繁殖システム下では、実効性比はオスに強く偏り (Koseki and Maekawa 2000), オスはメスを巡って互いに争うとともに、より多くの繁殖機会を求めて分散するようになります。一方、メスの繁殖成功率は産卵環境によると言われており (Hendry et al. 2004), 好適な産卵環境をもたらす母川 (母支流) 回帰がより適応的と考えられます (Neville et al. 2006)。さらに、産卵後に自身の産卵床を守る行動も、高い定着性をもたらすことになり、これらの結果分散における性差が認められたと考えられます。生活史間で分散パターンが異なっている理由については、遊泳力の劣る残留型が分散に伴う遊泳エネルギーの消費 (Kinnison et al. 2003) を避けている可能性や、そもそも残留型は産まれた河川に留まっているだけである可能性などが考えられます (Sakata et al. 2004 を参照)。しかし、残留型の分散に関する情報は限られており、その詳細を理解するためには、さらなるデータの収集・解析が必要です。

次に、この分散における性差および生活史差は、河川間スケールにおいても当てはまるかどうかを調べました。厚田川とその近隣2河川を対象に河川内と同様の調査を行った結果、河川内 (厚田川: 14/190 個体, 7.4%) と比べ、河川間では分散が大きく減少することが分かりました (10/339 個体, 2.9%)。また、分散における性差および生活史差は、河川間スケールでは認められませんでした (降海型オス: 2.8%; 降海型メス: 2.3%; 残留型オス: 4.0%)。これらの結果から、河川間スケールでは、性および生活史を問わず僅か 10 数 km であっても遺伝的交流は殆ど生じないことが示唆されました (Kitanishi et al. 2017a)。一方、河川間分散における性差および生活史差の有無については、解析個体数や対象とする空間スケールが小さいため (3 河川, ca. <20 km) に検出できなかった可能性があり、結論を下すためにはさらなる追加解析が必要だと考えています。しかしながら、少なくともサクラマスの分散パターンが空間スケールごとに異なっていることについては、本種の分散パターンの特徴として言えるのではと考えています。

### 遺伝的構造の時間的な安定性

個体群の遺伝的多様性や遺伝的構造は、生物の保全や資源管理を行う際に不可欠な情報となっており、個体群の遺伝的構造の調査・研究が、さまざまな種・個体群を対象に広く実施されています。サクラマスにおいても、各地で古くから調査研究

が実施され、在来魚、放流魚を問わず、シロザケやカラフトマスと比べ、サクラマスはより小さな空間スケールにおいても遺伝的分化が認められること等が報告されてきました (例えば, Okazaki 1986; Suzuki et al. 2000; Yu et al. 2010)。これまで、さまざまな空間スケールを対象とした遺伝的構造解析が実施される一方、遺伝的構造の時間的な変化に関してはこれまで殆ど調査されてきませんでした。しかし、河川環境は増水や渇水、また河川改修などによって日々変化していきます。そして、それに伴い遺伝的構造も時間とともに変化していく可能性があります。そこで、2007 年から 2009 年にかけて、厚田川 8 支流を対象に、遺伝的構造の時間的な変化の有無を調べました。その結果、支流個体群間の遺伝的差異は年ごとに大きく変動し、特に 2007 年は支流個体群間の遺伝的差異が大きかったことが分かりました (図 6, Kitanishi et al. 2017b)。また、各支流個体群の有効集団サイズや遺伝的多様度、IBD の有無も年ごとに大きく変化していました (有効集団サイズ: 約 2~10 倍; IBD: 2009 年のみ有意な相関関係)。次に、DPR 法 (Koizumi et al. 2006) により、各年度内の outlier 個体群 (他の個体群から遺伝的に大きく外れている個体群。年度内に大きな遺伝的差異をもたらしている) を求めたところ、2007 年の 1 支流 (下濃昼沢) が outlier であることが分かりました。実際、2007 年に認められた大きな遺伝的差異の多くは、下濃昼沢によるものであり (図 6 黒丸)、この個体群を除くことで、例えば 2007 年に IBD が認められたり、年度間の遺伝的差異が小さくなるなど、遺伝的構造の時間的変動が小さくなりました。この下濃昼沢は、産卵床数も少なく (3~4 個, 杉若ら 1999), 入り口に落差約 2-3m の滝がある小河川 (川幅: 約 2~3m, 流域面積 2.7km<sup>2</sup>) であり、本研究で推定した有効集団サイズも 5~42 個体でした。さらに、調査開始前年の 2006 年における厚田川周辺での夏季 (7~9 月) の降水量は、例年の半分程度 (2006 年: 54.0 mm/month, 2005-2015 年: 88.8-206.7 mm/month) であったことから、渇

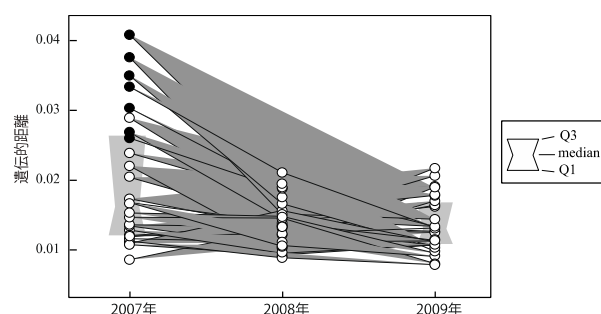


図 6. 年ごとの支流個体群間の遺伝的差異。図中の実線は同じ個体群間の遺伝的差異同士を結び、網掛部分は第一四分位数および第三四分位数を表す。2007 年の黒丸は、outlier 個体群 (下濃昼沢) との間の遺伝的差異を表す。

水により滝上流や小規模河川には降海型個体が十分に遡上できなかった可能性もあります。実際、小規模もしくは滝により隔離された支流の多くが、2007年の有効集団サイズが最も少ない値となっています。そのため、2006年の渇水による回帰個体数の激減によって下濃層を中心とした遺伝的浮動が生じ、その結果、個体群間の遺伝的差異の増大や遺伝的構造の時間的不安定性をもたらされたと考えられます。以上のことから、サクラマス個体群の遺伝的構造は、時間的にはある程度安定しているものの、特に滝上流や小規模支流を多く含んでいる河川内においては、渇水などの環境変動により容易に不安定化し、年ごとに大きく変動することが示唆されました。

### 遺伝的構造解析からのサクラマス資源管理に向けて

これまで見てきたように、サクラマスの分散パターンは性や生活史ごとに異なっていました。また、本種的生活史分化パターンは地域ごとに異なっていて、低緯度地域ほど降海型が減少します (Kato 1991)。これらのことは、サクラマスの遺伝的分化が生じる空間スケールが地域ごとに異なっていることを示唆しています。つまり、降海型オスの割合が増える高緯度地域ほど、遺伝的構造が形成される空間スケールが大きくなるのに対し、殆どの個体が残留型・河川型となる低緯度地域では、近接支流間などの非常に小さい空間スケールにおいても遺伝的分化が生じている可能性があります。また、西日本や九州などの河川型個体群は、河川源流域や、滝や堰堤の上流部など、限られた範囲に生息している場合が多く (中村ら 2012)、このような隔離もしくは小規模な個体群では、遺伝的特性が容易に変動してしまったり (Kitanishi et al. 2017b)、遺伝的多様性が激減してしまうことも考えられます (北西ら 未発表)。これらのことから、低緯度地域ほどより細やかな資源管理が必要となることが予測されます。

これまでの研究から、サクラマスが地域ごとに異なる多様な遺伝的構造・遺伝的固有性を持っていることが明らかとなっています。この遺伝的多様性は、過去に経験してきた歴史を反映しているだけでなく、将来の環境変動などに対する適応可能性も包含しており、将来にわたりサクラマスを利用していくための基盤となります。そのため、上述のように、地域ごとのサクラマスの生態特性と遺伝的特性の両方に応じた地域ごとの資源管理策の立案・実践が不可欠です。そして、そのためには、さまざまな地域・河川においてサクラマス個体群の遺伝的構造や遺伝的多様性情報を収集し、その変化をモニタリングしていくことが重要

となってきます。将来にわたるサクラマス資源の保全や持続的な利用の一助となるよう、これからもサクラマス個体群の遺伝的構造とそれら知見の資源増殖への応用を目指した研究を進めていきたいと考えています。

### 引用文献

- Araki, H., Cooper, B., and Blouin, M. S. 2007. Genetic effects of captive breeding cause a rapid, cumulative fitness decline in the wild. *Science*, 318: 100-103.
- Caputo, V., Giovannotti, M., Nisi Cerioni, P., Caniglia, M. L., and Splendiani, A. 2004. Genetic diversity of brown trout in central Italy. *J. Fish Biol.*, 65: 403-418.
- Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A. A., and Nichols, D. J. 2001. *Dispersal*. Oxford Univ. Press, Oxford. 542 pp.
- Hendry, A. P., Castaic, V., Kinnison, M. T., and Quinn, T. P. 2004. The evolution of philopatry and dispersal. In *Evolution Illuminated* (edited by A. P. Hendry and S. C. Stearns), Oxford Univ. Press, Oxford, UK. pp. 52-91.
- Kato, F. 1991. Life histories of masu salmon and amago salmon (*Oncorhynchus masou* and *Oncorhynchus rhodurus*). In *Pacific salmon life histories* (edited by C. Groot and L. Margolis), UBC Press, Vancouver. Pp. 447-520.
- Kitanishi, S., Edo, K., Yamamoto, T., Azuma, N., Hasegawa, O., and Higashi, S. 2007. Genetic structure of masu salmon (*Oncorhynchus masou*) populations in Hokkaido, northernmost Japan, inferred from mitochondrial DNA variation. *J. Fish Biol.*, 71: 437-452.
- Kitanishi, S., Yamamoto, T., and Higashi, S. 2009. Microsatellite variation reveals fine-scale genetic structure of masu salmon, *Oncorhynchus masou*, within the Atsuta River. *Ecol. Freshw. Fish*, 18: 65-71.
- Kitanishi, S., Yamamoto, T., Koizumi, I., Dunham, J. B., and Higashi, S. 2012. Fine scale relationships between sex, life history, and dispersal of masu salmon. *Ecol. Evol.*, 2: 920-929.
- Kitanishi, S., Yamamoto, T., Ishii, H., Yamaguchi Y., and Kobayashi, T. 2017a. Dispersal patterns of anadromous and freshwater resident masu salmon at different spatial scales in mid-western Hokkaido, Japan. *Ichthyol. Res.*, 64: 111-115.
- Kitanishi, S., Ikeda, T., and Yamamoto, T. 2017b. Short-term temporal instability in fine-scale genetic structure of masu salmon. *Freshw. Biol.*, 62: 1655-1664.

- Kitanishi, S., Yamamoto, T., Urabe, H., and Shimoda, K. 2018. Hierarchical genetic structure of native masu salmon populations in Hokkaido, Japan. *Environ. Biol. Fish.*, 101: 699-710.
- Koizumi, I., Yamamoto, S., and Maekawa, K. 2006. Decomposed pairwise regression analysis of genetic and geographic distances reveals a metapopulation structure of stream-dwelling Dolly-Varden charr. *Mol. Ecol.*, 15: 3175-3189.
- Koseki, Y., and Maekawa, K. 2000. Sexual selection on mature male parr of masu salmon: does sneaking behavior favor small body size and less-developed sexual characters? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 48: 211-217.
- Mayama, H., Nomura, T., and Ohkuma, K. 1988. Seaward migration and adult return of the marked masu salmon, *Oncorhynchus masou*, released in late fall before wintering. *Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatchery*, 42: 21-36.
- Miyakoshi, Y., Takahashi, M., Ohkuma, K., Urabe, H., Shimoda, K., and Kawamura, H. 2012. Homing of masu salmon in the tributaries of the Shiribetsu River evaluated by returns of marked fish. *Sci. Rep. Hokkaido, Fish Res. Inst.*, 81: 125-129.
- 中村智幸・岸 大弼・徳原哲也・久保田仁志・亀甲武志・坪井潤一. 2012. 在来溪流魚(イワナ類, サクラマス類): 利用, 増殖, 保全の現状と課題. *魚類学雑誌*, 59: 163-167.
- Neville, H. M., Isaak, J. D., Dunham, B. J., Thurow, F. R., and Tieman, E. B. 2006. Fine-scale natal homing and localized movement as shaped by sex and spawning habitat in Chinook salmon: insights from spatial autocorrelation analysis of individual genotypes. *Mol. Ecol.*, 15: 4589-4602.
- 大熊一正. 2019. サクラマスの生活史パラメータの推定と資源回復, 保全をめざした今後の動向. *SALMON 情報*, 13: 3-9.
- Okazaki, T. 1986. Genetic variation and population structure in masu salmon *Oncorhynchus masou* of Japan. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 52: 1365-1376.
- Perrin, N., Mazalov, M. 2000. Ocal competition, inbreeding, and the evolution of sex-biased dispersal. *Am. Nat.*, 155: 116-127.
- Sakata, K., Kondou, T., Takeshita, K., Nakazono, A., and Kimura, S. 2004. Movement of the fluvial form of masu salmon, *Oncorhynchus masou masou*, in a mountain stream in Kyushu, Japan. *Fish. Sci.*, 71: 333-341.
- 杉若圭一・竹内勝巳・鈴木研一・永田光博・宮本真人・川村洋司. 1999. 厚田川におけるサクラマス産卵床の分布と構造. *北海道水産孵化場研報*, 53: 11-28.
- Suzuki, K. T., Kobayashi, T., Matsuishi, T., and Numachi, K. Genetic variability of masu salmon in Hokkaido, by restriction fragment length polymorphism analysis of mitochondrial DNA. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 66: 639-646.
- 玉手 剛. 2008. 1980年以前の北海道沿岸におけるサクラマス漁獲量の推定. *水産増殖*, 56: 137-138.
- Yu, J.-N., Azuma, N., Yoon, M., Brykov, V., Urawa, S., Nagata, M., Jin, D. H., and Abe, S. 2010. Population genetic structure and phylogeography of masu salmon (*Oncorhynchus masou masou*) inferred from mitochondrial and microsatellite DNA analyses. *Zool. Sci.*, 27: 375-385.