

陸封型イワナSalvelinus leucomaenisの遺伝学的保全対策に関する研究

誌名	埼玉県農林総合研究センター研究報告 = Bulletin of the Saitama Prefectural Agriculture and Forestry Research Center
ISSN	13467778
著者名	山口,光太郎
発行元	埼玉県農林総合研究センター
巻/号	11号
掲載ページ	p. 76-90
発行年月	2012年3月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



陸封型イワナ *Salvelinus leucomaenis* の遺伝学的保全対策に関する研究

山口光太郎*

Conservation genetic studies of the landlocked Japanese char *Salvelinus leucomaenis*

Kohtaroh YAMAGUCHI

要約 陸封型イワナの効果的な増殖を目指して、遺伝学的保全対策について荒川水系を例として検討した。そして、遺伝学的保全対策を行うために、遺伝的に良質な集団が生息する河川について水産資源の保全方策として知られる禁漁区の設定を検討した。

荒川水系のイワナは、歴史的に遺伝的変異性が低く、独立した Management units として認識する必要があると考えられた。そして近年になっての小集団化が観察されず、放流魚の遺伝的影響が認められなかった大若沢を禁漁区とすることがよいと考えられた。

イワナ *Salvelinus leucomaenis* は、サケ科イワナ属の魚類で、ロシアのカムチャッカから本州の中国地方にかけて生息する。現在、日本国内に生息するイワナの種類は、色彩と斑点の分布状況から本種を 4 亜種に分類し、オシヨロコマ *S. malma* を別種とする (細谷, 1993) という見方が一般的である。なお、本論文におけるイワナの種類は、この細谷 (1993) に従って行った。

これらのイワナのうち、本州のイワナは、内水面漁業における遊漁の対象種として重要である (中村, 1998)。特に陸封型のイワナは、各河川の最上流域に生息しており、希少価値もあることから遊漁者からの人気が高い。しかし、河川環境悪化や漁獲圧の増大等によりイワナの生息数は減少傾向にあると考えられており (中村, 1997)、効果的な増殖が望まれている。

こうした中、遺伝的変異性は、繁殖力などの適応度や、環境変動への対応力などと密接な関係にあるとされる (Taniguchi, 2003)。このため、遺伝的変異

性の保全は、天然集団を保全して持続的な漁業生産をあげるために不可欠であると考えられる。さらに、天然集団を保全するためには、保全単位的な把握が必要である (Ferguson, 2004)。なぜなら、特に、淡水魚や回遊魚は、保全単位ごとに異なった環境におかれている場合があり、それぞれが独自の local adaptation を有する可能性があると考えられるためである (Carvalho, 1993)。このように、効果的な増殖のためには、遺伝学的保全対策が重要であることがうかがえる。

本研究では、埼玉県荒川水系上流域に生息するイワナを例として、陸封型イワナの遺伝学的保全対策について検討した。具体的な保全方策は、「遺伝的に良質な集団が生息する水域を特定して、水産資源における増殖方法の 1 つとして知られている禁漁区 (久保・吉原, 1957) を設定する」ことである。

1 荒川水系を含めた本州中央部におけるイワナ標本群の遺伝的変異性

*水産研究所

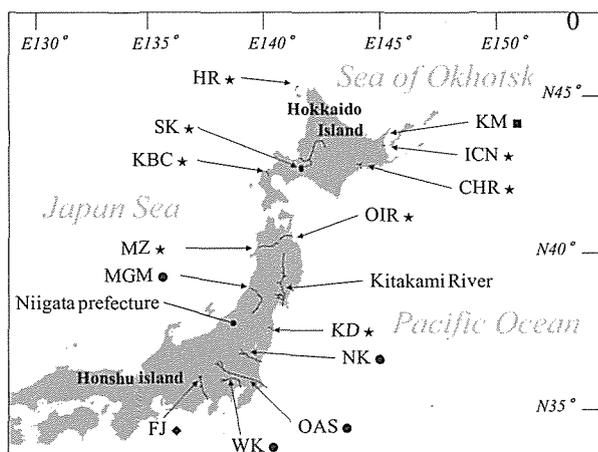


図 1. 集団分析に使用した 15 標本群

各標本群の略称は、図 3 を参照。北上川および新潟県付近は、降海型イワナの南限とされる (稲村・中村 1962), ★ *S. l. leucomaenis*, ● *S. l. pluvius*, ◆ *S. l. japonicus*, ■ *S. malma malma*

多くの個体で構成されていた集団が近年になって小集団化を起こした場合、遺伝的浮動や近交弱勢のために集団の存続に対する悪影響が懸念される (Keller and Waller, 2002)。一方で、遺伝的変異性は、必ずしも現在の集団の大きさを反映しているとは限らず、むしろ歴史的な要因によって決定される場合もある (Coates, 1988)。現存している集団の遺伝的変異性が低い原因が、近年になっての小集団化であるのか、あるいは歴史的な要因によるのかを識別することは、非常に重要である (Hoffman and Blouin, 2004)。なぜなら、遺伝的変異性が低い原因がどちらであるかによって、異なった保全対策を採用するためである (Yamaguchi et al., 2008)。Yamaguchi et al. (2008) は、本州中央部のイワナ標本群における遺伝的変異性が低く、その原因が陸封型であることや分布南限に近いといった歴史的な要因である可能性を指摘している。そこで、Yamaguchi et al. (2008) よりも分析標本群数を増やした上で、荒川水系を含めた本州中央部におけるイワナ標本群の遺伝的変異性を、マ

イクロサテライト DNA を用いて、より分布中央部に近く降海型個体が含まれる北海道や東北北部の標本群と比較した。分析に使用した標本群は、図 1 に示したうち、本州中央部 4 標本群 (那珂川支流、利根川水系大芦川支流、荒川支流大若沢、富士川支流) と北日本 4 標本群 (伊茶仁川、茶路川支流、支笏湖、奥入瀬川支流) であった。

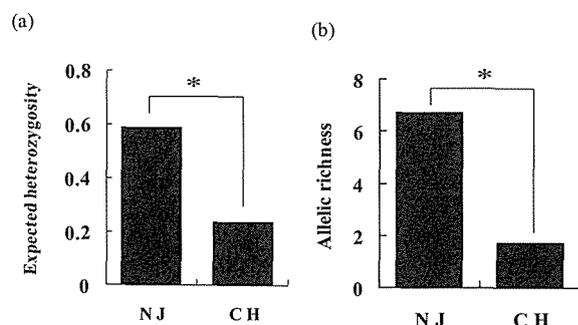


図 2. FSTAT2.9.3.2 (Goudet 1995; 2001) を用いて比較した本州中央部 (CH) と北日本 (NJ) の標本群におけるヘテロ接合体率 (a) と Allelic richness (b) の平均値比較 * $P < 0.05$

この結果、本州中央部 4 標本群と北日本 4 標本群間におけるヘテロ接合体率、allelic richness は、いずれについても本州中央部が有意に低いことが示された (図 2)。遺伝的変異性が低い原因は、まず、近年になっての小集団化が考えられる。こうした近年になっての小集団化は、ハーディー・ワインベルグの法則 (HWE) からの逸脱や連鎖不平衡を引き起こす一因であることが知られている (Frankham et al., 2002)。しかし、今回の調査に用いた 8 標本群では、HWE からの逸脱は、危険率 5% の段階で観察されなかった。一方、連鎖不平衡は、危険率 5% の段階で有意なものが 2 例みられた。しかし、sequential Bonferroni 法 (Rice, 1989) により多重比較検定を行ったところ、有意なものは観察されなかった。これらの結果から、荒川水系を含

めた本州中央部のイワナ標本群は、遺伝的変異性は北日本の標本群よりも低い、近年になって小集団化が起こった形跡は認められなかったということになる。この結果は、本州中央部のイワナ標本群において遺伝的変異性が低かった原因が、陸封型の淡水魚であることや分布南限に近いといった歴史的要因が関係している可能性があるとする Yamaguchi et al. (2008) を支持していた。

一方では、堰堤などの構築物によって生息域の分断化を原因とする遺伝的変異性の低下が知られている (Morita and Yamamoto, 2002)。このため、本州中央部のイワナ集団は、歴史的に遺伝的変異性が低いのか、あるいは近年になっての小集団化によって低いのかということ各集団についての確に識別する必要がある。

また、種の長期的な保全を目指す場合は、遺伝的固有性の高い集団を保全することが重要であると考えられる (Antunes et al., 2006; Lesica and Allendorf, 1995)。これら8標本群間には、遺伝的異質性が観察されているが (Yamaguchi et al., 2010)、FSTAT 2.9.3.2.により分析した F_{ST} 値は、北日本が0.237、本州中央部が0.665と本州中央部が有意に高かった ($P=0.045$)。また、本州中央部のイワナ集団間では、形態や生態の変異に富むといわれている (Kawanabe, 1989)。これらのことから、本州中央部に生息するイワナ各集団は、保全上の価値が高いと考えられた。

2 荒川水系と周辺水系の遺伝的系統関係

マイクロサテライト DNA 分析の結果、本州中央部のイワナ標本群間における遺伝的異質性は、北日本のイワナ標本群間よりも高いことが知られている。一方、mtDNA の調節領域を用いた分析の結果、これらの標本群間の sequence divergence は低

い上に、明確な地理的傾向が見られなかった。また、mtDNA の調節領域は、北海道から本州中央部にかけての各標本群内において、塩基多様度などの遺伝的変異性が低かった (Yamaguchi et al., 2010)。このように mtDNA については、明確な遺伝的系統関係を把握できず、各標本群の遺伝的変異性が低かったため、分析標本群数を 15 に増やしての調査を行った (図 1)。

(1) イワナにおける mtDNA チトクローム b 領域の種内変異と地理的傾向

分析の結果、種内の sequence divergence (平均 0.49%, 最大 1.09%), 塩基多様度 (0.0030) などが非常に低かった。さらに Yamamoto et al. (2004) は、sequence divergence の最大値が 2.1%, 種内の塩基多様度が 0.0049 と、やはりこれらの数値が低いことを報告している。一方、日本各地に生息する淡水魚であるメダカ *Oryzias latipes* のチトクローム b 領域における sequence divergence の最大値は、10%を越えることが知られている (Matsuda et al., 1997)。イワナにおける種内の sequence divergence や塩基多様度は、北方の淡水魚や回遊魚の値 (Bernatchez and Wilson, 1998) と同程度であった。多くの北方に生息する魚種において mtDNA の変異性が低い原因は、氷床の発達により個体数が減少したことと関係があると考えられている (Bernatchez and Wilson, 1998)。

また、茶路川標本群のように、mtDNA の変異性が低い一方、マイクロサテライト DNA の変異性が高いといった場合が見られた。これと同様の現象は、アルプスイワナ *Salvelinus alpinus* で知られている (Brunner et al., 1998; Brunner et al., 2001)。アルプスイワナにおいて、mtDNA の変異性が低かったのは、refugia における創始者効果の後、最近

になって現在の分布域に定着したことが原因であると考えられている。(Brunner et al., 2001). 一方で、マイクロサテライト DNA の突然変異率は mtDNA よりも高く、高い遺伝的変異性となることが予想される (Brunner et al., 1998).

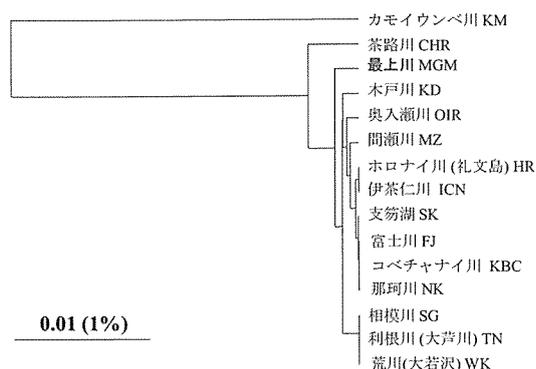


図 3. mtDNA チトクローム b 領域の純塩基置換率を基に作成したデンドログラム
標本群名の後のアルファベットは、各標本群の略称を示している。

日本では、いくつかの淡水魚において mtDNA に地理的傾向が観察されている (Matsuda et al., 1997; Yokoyama and Goto, 2002; Watanabe et al., 2003).

図 3 には、純塩基置換率に基づいたイワナ標本群の遺伝的系統関係を示した。この結果、イワナ各標本群間には、明確な亜種関係や地理的傾向が認められなかった。また、Yamamoto et al. (2004) 同様に、Hap-3 は、広範囲に観察された。このように、mtDNA におけるハプロタイプの分布に地理的傾向が認められない原因は、その種が現在の分布域に定着したのが比較的最近であって、mtDNA が地理的分化を遂げるまでの時間が不十分であったためであると考えられている (Avise et al., 1987; Zink and Dittmann, 1993; Brunner et al., 2001). 日本における最終氷河期の氷河発達は、最も発達したとき

であっても 800 km²程度であったと考えられている (米倉ら, 2001). しかし、以上に示した結果は、イワナがアルプスイワナと同様に、更新世後期に強い創始者効果を受けた後、最近になってから現在の分布域に定着するようになった可能性があることを示唆している。今後、さらに広範囲からサンプルを収集し、詳細な分析を行う必要がある。

(2) 荒川水系と周辺水系の遺伝的系統関係

以上のように、イワナが最近 (更新世後期以降) になって現在の分布域に定着した可能性が示唆された。このように更新世後期以降に現在の分布域に定着したような集団では、mtDNA の突然変異率の関係から、完全に隔離された集団間であっても、その差を検出することがほとんどできない場合がある (Billington and Hebert, 1991). 本研究における純塩基置換率に基づいた各標本群間の遺伝的系統関係は、図 3 に示したようにとても近かった。こうした中で、大若沢標本群は、大芦川標本群、相模川標本群との間における純塩基置換率が 0.0000 であった。これらの結果は、Billington and Hebert (1991) の考え方を反映しているものと思われた。イワナは、現在陸封されているような水域であっても、今から 10,000 年前ごろまでの寒冷期には海を通じて南方に分布域を広げていたと考えられている (Fausch et al., 1994). その後、間氷期の温度上昇とともに分布南限域の水系に生息しているものが陸封されたと考えられている (Yamamoto et al., 2004). これらの仮説に基づくと、陸封型であると考えられる荒川水系と相模川水系のイワナ標本群間には、かつて遺伝子流動があった可能性がある。もし、これらの標本群が陸封された時期が間氷期になってからであるとすれば、大若沢標本群と相模川標本群が陸封されたのは、数千年前で

あると考えられる。異なった環境下に置かれた生物集団では、数年～数千年で形質の分化が生じる場合があることが知られている (Reznick et al., 1997; Sonya et al., 2008)。このため、本州中央部の各水系に生息するイワナは、標本群間の純塩基置換率が低い場合でも形質の変化が生じている可能性がある。例えば、荒川支流広河原沢と奥入瀬川支流との純塩基置換率は低いが、高温耐性の差異が示唆されている (山口 2011)。こうしたことから、本州中央部における各水系のイワナは、標本群間の純塩基置換率が低い場合でも、ある一定期間遺伝子流動がないと考えられる場合は、それぞれを独立した management units (MUs, Moritz, 1994) として認識されるべきである。Yamaguchi et al. (2010) は、今回用いた 15 標本群のうちの一部を用いてマイクロサテライト DNA による分析を行った。この結果、mtDNA では遺伝的異質性が認められなかった、現在遺伝子流動がないと考えられる標本群間において、遺伝的異質性を検出している。この結果は、上記の考え方を支持しているものと考えられた。

なお、かつて同一水系であった荒川水系と利根川水系の遺伝的系統関係については、今後さらに調査を行う必要がある。

3 荒川水系と利根川水系の分集団構造

以上のように、荒川水系は独立した MU と認識する必要がある。しかし、同一の水系内であっても、その全域で同じ環境であるとは限らない。このため、これらの分集団が異なる環境下におかれていた場合、同一水系内で形質の分化が生じている可能性もある。これらのことから、水系内における分集団構造を把握しておくことは、重要である。そこで、荒川水系に生息するイワナにおける

分集団構造の把握を行った。なお、荒川水系と利根川水系は、約 400 年前まで同一水系であった。そして、洪水防止を目的に 1594 年から始まったとされる利根川東遷事業によって、人為的に別水系に分けられた (利根川研究会, 1995)。このため、現在別水系である両水系に生息するイワナは、同一の分集団に含まれる可能性もある。こうしたことから、本研究では、利根川水系の標本群を含めて分析を行い、荒川水系と利根川水系におけるイワナの遺伝学的系統関係についても検討を行った。遺伝子プールの推定は、マイクロサテライト DNA 分析の結果をもとにして、STRUCTURE (version 2.0) (Pritchard et al., 2000) を用いて行なっ

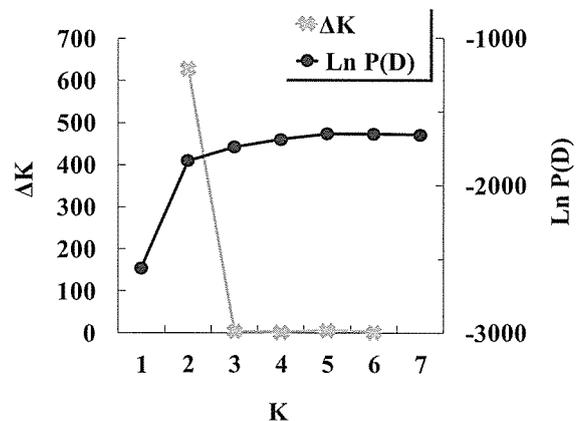


図4 STRUCTURE 2.0 (Pritchard et al., 2000) による遺伝子プール数の推定結果

た。また、STRUCTURE の結果から ΔK (Evanno et al., 2005) を算出し、遺伝子プール数を推定した。

STRUCTURE により 7 標本群 (荒川水系 6 標本群, 利根川水系 1 標本群) の遺伝子プール数を推定したところ、 ΔK は、 $K=2$ で最も高い値を示した。また、STRUCTURE によって算出された尤度 ($\ln P(D)$) は、 $K=2$ においてほぼプラトーに達しており、この結果も、遺伝子プール数が 2 であることを支持していた (図 4)。片方の遺伝子プー

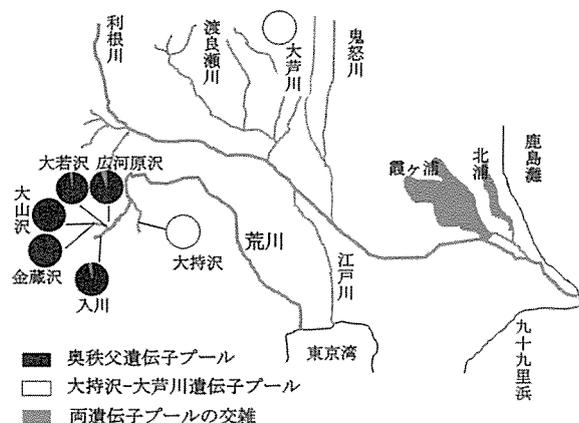


図 5 STRUCTURE (Pritchard et al., 2000) によって検出した荒川・利根川水系の分集団構造

それぞれの遺伝子プールに由来する個体および両遺伝子プールの交雑個体の割合を円グラフにして地図上に表示した。

ルは、奥秩父方面である中津川の4支流と入川で構成されていた。もう片方の遺伝子プールは大持沢と大芦川で構成されていた。このため、本研究では、前者を奥秩父遺伝子プール、後者を大持沢-大芦川遺伝子プールと呼ぶこととした(図5)。これらのうち、大持沢-大芦川遺伝子プールは、荒川・利根川両水系にまたがって構成されていた。利根川東遷事業の前までは、荒川、利根川、渡良瀬川などは、東京湾に流れ込んでいた。利根川東遷事業では、利根川を常陸川とつないで銚子方面に流し、太平洋に流れ込むように瀬の付け替えが行われた(利根川研究会, 1995)。本研究の結果は、この利根川東遷事業が行われる前の影響が、現在も残っていることを示唆しているものと考えられた。こうしたことから、荒川水系におけるイワナの保全対策を検討するにあたっては、利根川水系を含めて検討する必要があると考えられた。今後、さらに両水系のサンプルを収集し、的確な分集団構造の把握を行う必要があるだろう。また、大若

沢や広河原沢、入川において、奥秩父遺伝子プールと大持沢-大芦川遺伝子プールの交雑個体であると考えられた個体が観察された(図5)。現在、両遺伝子プールの間には、二瀬ダムや滝沢ダムなどの河川構築物が存在しており、下流である大持沢-大芦川遺伝子プールから上流の奥秩父遺伝子プールへの遺伝子流動はない。しかし、この結果は、過去に大持沢-大芦川遺伝子プールから奥秩父遺伝子プールへの遺伝子流動があった可能性を示唆している。

4 荒川水系のイワナにおける遺伝的変異性、放流魚の遺伝的影響

集団の Local adaptation を低下させるものとしては、放流魚の遺伝的影響や近年になっての小集団化が考えられる。放流は、有効な増殖手法の一つであると考えられる(久保・吉原, 1957)。しかし、放流魚は、遺伝的変異性の低下、他地域からの遺伝子浸透、人為的選択などをうけるといわれている(Campton, 1995)。こうした放流魚が放流されて、放流魚と天然集団の個体とが交配した場合、捕食者に対する反応や再生産について、後の世代にまで遺伝的な悪影響が及ぶことが指摘されている(Araki et al., 2007; Araki et al., 2009; Houde et al., 2010)。ひとたび放流魚の遺伝的影響を受けた集団を復元することは、極めて困難であることが予想される(Leary et al., 1995)。このため、既に放流魚の遺伝的影響を受けた集団の復元をはかる一方で、放流魚の遺伝的影響を受けていない集団を特定して保全することが必要である。

については、荒川水系上流域に生息するイワナを適切に保全するための基礎的知見を得るために、この水域に生息するイワナにおける放流魚の遺伝

的影響, 近年になっての小集団化の有無などについて検討を行った. 分析に使用した標本群は, 荒川水系の6標本群(金蔵沢, 大山沢, 大若沢, 広河原沢, 入川, 大持沢)であった(図5).

(1) 荒川水系のイワナにおける放流魚の影響

現存するイワナ集団に放流魚が存在するかどうか判断する際の一手法としては, 漁協などへの聞き取り調査を行うことがあげられる(中村, 2001). このため, 地元の秩父漁業協同組合や荒川水系に生息するイワナの保全活動を行ってイワナの放流も行っている荒川水系溪流保存会に, 放流履歴の聞き取り調査を行った. 次に, マイクロサテライトDNAとmtDNAチトクロームb領域による分析を実施した.

放流魚の影響については, 聞き取り調査やmtDNAチトクロームb領域の分析結果に加えてGeneClass 2 (Piry et al., 2004) を使用して, アサインメントテストを行って検討した. GeneClassによ

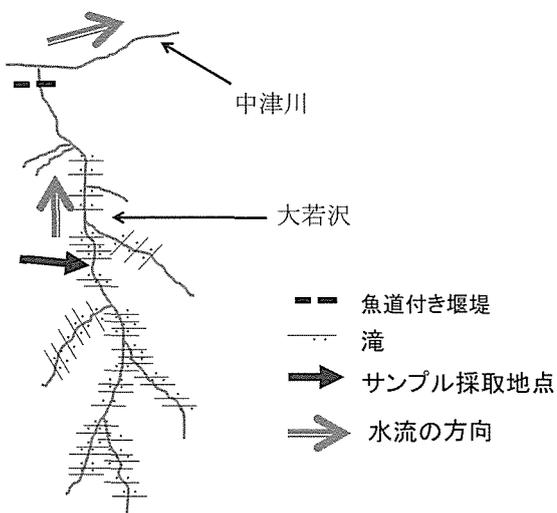


図6 大若沢の概略図(釣り人社(1994)を改変)

る分析では, 遺伝的定義を行った2つの分集団(奥秩父遺伝子プール, 大持沢-大芦川遺伝子プール)の情報を事前情報として用いた. 各個体の出

現確率が最も高い遺伝子プールをその個体の起源と判定したが, 出現確率が5%未満の遺伝子プールについては, その個体の起源候補から除外した(Cornuet et al., 1999). このため, 両遺伝子プールで出現確率が5%以下であった個体は, サンプルングを行なった地域以外から移入した可能性のある個体, つまり他水系からの放流魚であるか, 荒川水系内に由来する個体ではあるが今回検出した遺伝子プール以外からの移入個体と判断した.

今回使用した標本群のうち, 聞き取り調査の結果で放流履歴があったのは, 入川であった. 入川には, 遊漁を目的としたアメマスの放流があった. しかし, 複数の業者から購入したことなどから, その由来は不明であった. 入川では, HWEからの逸脱や連鎖不平衡が認められた(表1). さらに, 入川では, mtDNAチトクロームb領域の分析を行ったところ, 荒川水系で報告されているHap-22以外のハプロタイプ(Yamamoto et al., 2004; 山本ら, 2008)が観察されている. これらのうち, Ht-102を示した個体(表2におけるIRの10)は, GeneClassの分析でも, どちらの遺伝子プールにも属していなかった. これらの結果から, この個体は, アメマスである可能性が考えられた. また, Hap-7を示した個体(表2におけるIRの26)が見られた. Hap-7は, ニッコウイワナでも確認されているが, 特に東北地方のアメマスに多く見られている(Yamamoto et al., 2004). この個体も, GeneClassの分析ではどちらの遺伝子プールにも属していなかったことから, 放流魚のアメマスである可能性が考えられた. なお, Ht-105を示した個体(表2におけるIRの17)は, GeneClassで奥秩父遺伝子プールに属していた. この個体は, アメマスとニッコウイワナの交雑個体である可能性

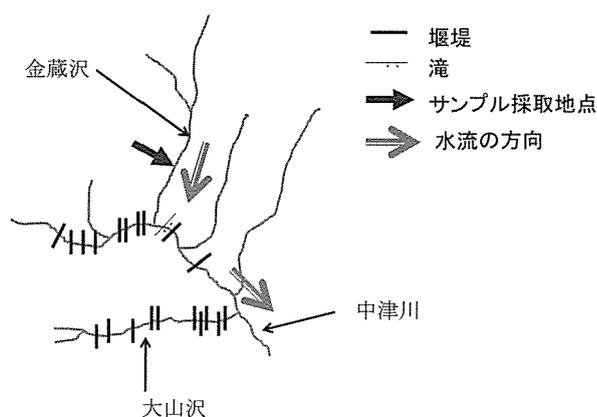


図7 金蔵沢と大山沢の概略図 (釣り人社 (1994) を改変)

が考えられる。こうした個体については、今後さらにマイクロサテライト DNA のマーカー数を増やして詳細な調査を行う必要があると考えられた。また、金蔵沢、広河原沢、大持沢、入川などでも、GeneClass の結果からどちらの遺伝子プールにも属さないという個体が見られた。これらの個体は、放流魚であるか、または荒川水系内に存在している今回認識できなかった遺伝子プールに由来する個体である可能性が考えられる。このため、今後さらに調査を行う必要がある。

(2) 荒川水系におけるイワナの遺伝的変異性

淡水魚のマイクロサテライト DNA 分析における平均的なヘテロ接合体率およびアレル数は、0.46 および 9.1 であるとされる (DeWoody and Avise, 2000)。しかし、今回示された荒川水系のイワナにおけるヘテロ接合体率とアレル数は、これらよりも低い傾向にあった (表 1)。イワナでは、堰堤やダムによって分断された集団において、近年になっての小集団化による遺伝的変異性の低下が生じている事例が知られている (Morita and Yamamoto, 2002)。荒川水系の上流部でも多くの堰堤が築かれており、これらによって分断化された集団で遺伝的変異性の低下が生じている可能性も

考えられる。しかし、例えば、今回使用した大若沢のサンプルは、高さ約数m程度の滝の上流で採取したものである (図 6, 釣り人社, 1994)。これらの滝から下流のイワナは、古来より滝の上流に遡上することが困難であったと考えられる。そして、これらの滝から源流部までは、約 3 km の距離があり、この間に河川構築物は存在しない。こうしたことから、今回使用した大若沢の標本群が河川構築物の影響を強く受けている可能性は、低いと考えられる。大若沢標本群は、HWE からの逸脱も連鎖不平衡も見られていない。従って、遺伝的変異性は低い、近年になって小集団化が起こったという形跡はない。本州中央部のイワナは、分布南限付近に位置することや陸封型であることから、歴史的に遺伝的変異性が低いと考えられている (Yamaguchi et al., 2008; Yamaguchi et al., 2010)。とくに、本州中央部などのイワナが生息する水域は滝が多く、滝の上流に生息するイワナは、下流からの遺伝子流動がほとんどないと考えられるため、少ない個体数で長期間維持されている可能性がある。大若沢標本群は、こうした影響を受けて遺伝的変異性が低いものと考えられた。

一方、金蔵沢では、連鎖不平衡が観察され、放流履歴がないことなどから小集団化が示唆された。金蔵沢には、堰堤などの河川構築物はない。しかし、金蔵沢は、中津川に合流する。中津川における金蔵沢との合流点の上下流には、多数の堰堤が存在する (図 7)。こうした河川構築物の影響によって小集団化が生じた可能性が考えられた。以上のように、金蔵沢など一部の標本群では、近年になっての小集団化の影響が疑われた。しかし、荒川水系のイワナは、分布域の南限に近く、陸封型である。このため、基本的には歴史的に遺伝的

表1 荒川水系6標本群におけるマイクロサテライトDNAの分析結果

KZ: 金蔵沢, YM: 大山沢, WK: 大若沢, HRG: 広河原沢, IR: 入川, OMC: 大持沢,

HO: ヘテロ接合体率観察値, HE: ヘテロ接合体率期待値, P values: HWE exact test.

Locus		KZ (n=44)	YM (n=52)	WK (n=50)	HRG (n=36)	IR (n=32)	OMC (n=40)	Mean
<i>Sle-1</i>	No. of alleles	4	3	2	3	8	1	3.5
	Allelic richness	3.80	2.5	2.0	2.7	7.4	1.0	3.2
	Allele size range	257-293	257-265	261-265	257-265	253-345	237	
	H _O	0.628	0.346	0.440	0.528	0.781	0.000	0.454
	H _E	0.541	0.470	0.407	0.486	0.730	0.000	0.439
	P value	0.020 ◆	0.047 ◆	0.728	0.871	0.000 *	—	
<i>Sle-4</i>	No. of alleles	2	1	2	4	5	1	2.5
	Allelic richness	1.5	1.0	1.5	3.8	4.2	1.0	2.2
	Allele size range	170-184	170	170-174	166-206	170-200	174	
	H _O	0.023	0.000	0.020	0.194	0.125	0.000	0.060
	H _E	0.023	0.000	0.020	0.254	0.151	0.000	0.075
	P value	1.000	—	1.000	0.107	0.000 *	—	
<i>Sle-5</i>	No. of alleles	3	2	2	3	4	1	2.5
	Allelic richness	3.0	2.0	2.0	3.0	3.5	1.0	2.4
	Allele size range	193-203	197-203	197-203	197-203	197-207	203	
	H _{obs}	0.488	0.442	0.520	0.583	0.531	0.000	0.428
	H _{exp}	0.535	0.423	0.504	0.598	0.507	0.000	0.428
	P value	0.038 ◆	1.000	1.000	0.053	1.000	—	
<i>Sle-6</i>	No. of alleles	3	2	1	2	4	2	2.3
	Allelic richness	2.9	2.0	1.0	2.0	3.7	2.0	2.3
	Allele size range	298-302	300-302	302	300-302	296-302	300-302	
	H _O	0.140	0.346	0.000	0.250	0.188	0.200	0.187
	H _E	0.175	0.289	0.000	0.300	0.205	0.222	0.198
	P value	0.167	0.324	—	0.340	0.065	0.476	
<i>Sfo-12</i>	No. of alleles	2	2	3	2	6	1	2.7
	Allelic richness	1.5	2.0	2.9	2.0	5.3	1.0	2.4
	Allele size range	225-255	253-255	251-255	253-255	225-257	253	
	H _O	0.023	0.365	0.480	0.417	0.625	0.000	0.318
	H _E	0.023	0.451	0.512	0.460	0.657	0.000	0.350
	P value	1.000	0.216	0.915	0.721	0.000 *	—	
Mean	No. of alleles	2.8	2.0	2.0	2.8	5.4	1.2	2.7
	Allelic richness	2.6	1.9	1.9	2.7	4.8	1.2	2.5
	H _O	0.260	0.300	0.292	0.394	0.450	0.040	0.3
	H _E	0.259	0.326	0.289	0.419	0.450	0.044	0.3
Linkage disequilibrium		***** ◆◆◆◆◆	◆◆◆			*◆◆◆◆◆ ◆◆◆		

◆ 危険率5%では有意であったが, sequential Bonferroni法を行った結果有意でなかったもの

* sequential Bonferroni法 (Rice, 1989)を行った結果有意であったもの

変異性が低いと考えられる。したがって, 荒川水系のイワナにおける遺伝的変異性については, 仮に低い場合であっても, 近年になっての小集団化が起こったという証拠が得られるまでは特別な対

策を行うべきではない。しかし, 遺伝的変異性が低い場合は, 環境の変動への対応力が低いことが予想される (Ayala, 1965; Nei et al., 1975; Frankham et al., 2002; 谷口, 1999)。このため, 荒川水系に

表 2 アサインメントテストと mtDNA チトクローム b 領域による放流魚の推定

GP: 遺伝子プール, 標本群名の略称は, 表 1 を参照.

標本群名	個体番号	GeneClass		チトクロームb領域 のハプロタイプ
		奥秩父GP	大持沢-大芦川GP	
KZ	5	0.044	0.000	Hap-22
KZ	8	0.000	0.000	Hap-22
HRG	8	0.035	0.000	Hap-22
HRG	27	0.017	0.000	Hap-22
HRG	36	0.038	0.000	Hap-22
IR	2	0.024	0.000	Hap-22
IR	4	0.042	0.000	Hap-22
IR	6	0.042	0.000	Hap-22
IR	10	0.000	0.000	Ht-102
IR	17	0.137	0.000	Ht-105
IR	18	0.017	0.000	Hap-22
IR	20	0.032	0.000	Hap-22
IR	23	0.045	0.000	Hap-22
IR	26	0.018	0.000	Hap-7
IR	28	0.037	0.000	Hap-22
OMC	3	0.002	0.007	Hap-22

Hap-7・22 は, Yamamoto et al. (2004) により報告されている. Ht-102~105 の DDBJ, EMBL, and GenBank accession number は, それぞれ AB612333~AB612336 である.

におけるイワナの保全は, 河川工事など人為的な環境改変に十分な配慮が必要であると考えられた.

5 荒川水系におけるイワナ集団の保全方策

次に, 遺伝的に良質な集団が生息する支流を選定して禁漁区にすることを検討した. 本州のイワナは, 内水面漁業上の重要魚種であって, 漁獲圧は, イワナ資源量減少の一因であると考えられる(中村, 1997). したがって, 漁獲圧を除くことによって, 資源量の回復が望める可能性がある. 実際に, 石川県手取川水系尾添川支流蛇谷では, 禁漁を行ったところ, 資源量の増大がみられたことが報告されている(中村ら, 2001). また, 大若沢では, 禁漁後に資源量調査を行ったところ, イワナの資源量が増加した可能性を示唆する結果が得

られている(埼玉県農林総合研究センター水産研究所, 未発表). しかし, イワナは内水面漁業上の重要魚種であることから, 全域を禁漁にすることはできない. このような場合, いくつかの候補地の中から, 何らかの方法によって優先順位をつける必要がある(鷲谷・矢原, 1996). そこで, ここでは, 本研究で得た結果を基にして, 禁漁区に適した支流の優先順位を検討したい. まず, 分集団構造について検討する. 今回調査した6標本群は, 2つの遺伝子プールから構成されていた. これらのうちの1つは, 金蔵沢, 大山沢, 大若沢, 広河原沢, 入川から構成されていた奥秩父遺伝子プールである. 禁漁区は, それぞれの遺伝子プールを保全するために,

各遺伝子プールに1つ以上選定することが望ましい。このため、これらの5標本群から禁漁区に適切であると考えられる候補を選定してみる。検討すべき項目は、集団の存続に悪影響を及ぼすと考えられる放流魚の遺伝的影響と、近年になっての小集団化の有無である。はじめに、これらの標本群における放流魚の影響について検討してみたい。漁協などへの聞き取り調査の結果、放流履歴があったのは入川であった。次に、近年になっての小集団化の影響について検討してみたい。マイクロサテライトDNA分析の結果、放流履歴がない河川でHWEからの逸脱や連鎖不平衡が観察されたのは、金蔵沢であった。また、大山沢には、10基もの堰堤が存在している(図7)。大山沢は、多重比較検定の結果ではHWEからの逸脱や連鎖不平衡は見られなかったが、危険率5%の段階では有意なものも観察されており、小集団化が起こった可能性が捨てきれない。以上のように、入川に放流魚の、金蔵沢と大山沢に近年になっての小集団化の影響が疑われた。天然集団に及んだ放流魚の遺伝的影響を除くことは、極めて困難であると考えられる(Leary et al., 1995)。一方、近年になっての小集団化が起こった集団は、他集団から個体を導入することなどによって復元可能であるといわれる(Madsen et. al., 1999)。このため、近年になっての小集団化を受けたと考えられる集団は、放流魚の遺伝的影響を受けたイワナが生息する河川よりも、上位とすべきである。したがって、入川が5位となり、大山沢よりも小集団化の影響が明確であった金蔵沢が4位、そして大山沢が3位とすることが適当であると考えられた。なお、金蔵沢や大山沢は、魚道の設置などによって小集団化の影響が解消できた場合、禁漁区の候補としてより上位とすることができると考えられる。この段

階で残った河川は、広河原沢と大若沢である。これらのうち、広河原沢には、いくつかの堰堤が築かれている。広河原沢は、堰堤による生息水域の分断化を原因とした、近年になっての小集団化などの影響は表面化していない。しかし、今後その影響が徐々に顕在化する可能性もある。一方、大若沢は、すでに2006年3月に禁漁区を設定している。大若沢は、広河原沢よりも堰堤が少なく、河川構築物による分断化の影響が小さいと考えられる(図6)。そして、禁漁区の設定によって資源量が増加していることを示唆する結果が得られている(埼玉県農林総合研究センター水産研究所 未発表)。これらの結果から、大若沢には、遺伝的に良質なイワナ集団が生息し、禁漁区設定の効果もあがっていると考えられた。したがって、大若沢は、奥秩父遺伝子プールの禁漁区候補河川として最も適していると考えられた。以上のことから、広河原沢を2位、大若沢を1位とすることが適切であると考えられた。もし可能であれば、上位となった大若沢と広河原沢の2河川を禁漁にすることがよいと考えられた。2河川を禁漁区とすることが困難な場合、最上位の大若沢を禁漁河川にすると良いであろう。次に、もう1つの遺伝子プールである大持沢-大芦川遺伝子プールの大持沢について検討してみたい。大持沢は、HWEからの逸脱や連鎖不平衡が見られていない。しかし、5マーカー座中4マーカー座のアリルが固定しており、今回分析した荒川水系の標本群中で最も遺伝的変異性が低かった。また、漁協が把握できていない放流の疑いも残る。このため、今後、大持沢や大芦川周辺の河川からさらにサンプル収集を行い、より多くの標本群の調査を行ったうえで、優先順位を検討することがよいと考えられた。

引用文献

- Antunes A., R. Faria, W. E. Johnson, R. Guyomard and P. Alexandrino (2006): Life on the edge: The long-term persistence and contrasting spatial genetic structure of distinct brown trout life histories at their ecological limits. *Journal of Heredity*, 97: 193-205
- Araki H., B. Cooper, and M. S. Blouin (2007): Genetic effects of captive breeding cause a rapid, cumulative fitness decline in the wild. *Science*, 318: 100-103
- Araki H., Cooper B. and Blouin M. S. (2009): Carry-over effect of captive breeding reduces reproductive fitness of wild-born descendants in the wild. *Biology Letters*, 5:621-624
- Awise J. C., J. Arnold, R. M. Ball, E. Bermingham, T. Lamb, J. E. Neigel, C. A. Reed, and N. C. Saunders (1987): Intraspecific phylogeography: The mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 489-522
- Ayala J. F. (1965): Evolution of fitness in experimental populations of *Drosophila Serrata*. *Science*, 150: 903-905
- Bernatchez L., and Wilson C. C. (1998): Comparative phylogeography of Nearctic and Palearctic fishes. *Molecular Ecology*, 7: 431-452
- Billington N. and P. D. N. Hebert (1991): Mitochondrial DNA diversity in fishes and its implications for introductions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48 (Suppl. 1): 80-94
- Brunner P. C., M. R. Douglas, and L. Bernatchez (1998): Microsatellite and mitochondrial DNA assessment of population structure and stocking effects in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (Teleostei: Salmonidae) from central alpine lakes. *Molecular Ecology*, 7: 209-233.
- Brunner P. C., M. R. Douglas, A. Osinov, C. C. Wilson, and L. Bernatchez (2001): Holarctic phylogeography of Arctic char (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequence. *Evolution*, 55: 573-586
- Campton D. E. (1995): Genetic effects of hatchery fish on wild populations of pacific salmon and steelhead: what do we really know? *American fisheries society symposium*, 15: 337-353
- Carvalho G. R. (1993): Evolutionary aspects of fish distribution: genetic variability and adaptation. *Journal of Fish Biology*, 43 (Suppl. A): 53-73
- Coates D. J. (1988): Genetic diversity and population genetic structure in the rare chattering grass wattle, *Acacia anomala* Court. *Australian Journal of Botany*, 36: 273-286.
- Cornuet J-M., S. Piry, G. Luikart, A. Estoup, and M. Solignac (1999): New methods employing multilocus genotypes to select or exclude populations as origins of individuals. *Genetics*, 153: 1989-2000
- DeWoody J. A. and J. C. Awise (2000): Microsatellite variation in marine, freshwater and adromous fishes compared with other animals. *Journal of Fish Biology*, 56: 461-473
- 遠藤辰典・坪井潤一・岩田智也 (2006) : 河川工作物がイワナとアマゴの個体群存続に及ぼす影響, *保全生態学研究*, 11: 4-12
- Evanno G., S. Regnaut, and J. Goudet (2005): Detecting the number of clusters of individuals

- using the software STRUCTURE: A simulation study. *Molecular Ecology*, 14: 2611-2620
- Fausch K. D., S. Nakano, K. Ishigaki (1994): Distribution of two congeneric charrs in streams of Hokkaido Island, Japan: considering multiple factors across scales. *Oecologia*, 100:1-12. 58・59: 64-78.
- Ferguson A. (2004): The importance of identifying conservation units: Brown trout and pollan biodiversity in Ireland. *Proceedings of The Royal Irish Academy*, 104B: 33-41
- Kawanabe H. (1989): Japanese char(r) s and masu-salmon problems: a review. *Physiology and Ecology Japan Special*, 1: 13-24
- Frankham R., J. D. Ballou, and D. A. Briscoe (2002): Introduction to conservation genetics, Cambridge University press, Cambridge, United Kingdom
- Keller L. F. and D. M. Waller (2002): Inbreeding effects in wild populations. *Trend in Ecology and Evolution*, 17: 230-241
- Goudet J. (1995): FSTAT (vers. 1.2): a computer program to calculate F-statistics. *Journal of Heredity*, 86: 485-486.
- Leary R. F., F. W. Allendorf, and G. K. Sage (1995): Hybridization and introgression between introduced and native fish. *American Fisheries Society Symposium*. 15: 91-101
- Goudet J. (2001): FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (Version 2.9.3). Available from <http://www.unil.ch/izea/software/fstat.html>.
- Lesica P. and F. W. Allendorf (1995): When are peripheral populations valuable for conservation? *Conservation Biology*, 9: 753-760.
- Hoffman E. A. and M. S. Blouin (2004): Historical data refute recent range contraction as cause of low genetic diversity in isolated frog populations. *Molecular Ecology*, 13: 271-276
- 久保伊津男・吉原友吉 (1957) : 繁殖保護, 水産資源学, 338-368, 共立出版株式会社, 東京
- Houde A. L. S., Fraser D. J. and Hutchings J. A. (2010): Reduced anti-predator responses in multi-generational hybrids of farmed and wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Conservation Genetics*, 11: 785-794
- Madsen T, R. Shine, M. Olsson, and H. Wittzell (1999): Restoration of an inbred adder population. *Nature*, 402: 34-35
- 細谷和海 (1993) : サケ科魚類, 日本産魚類検索一全種の同定一, 中坊徹次 編, 256-261, 東海大学出版会, 東京
- Matsuda M., Yonekawa, H., Hamaguchi, S., Sakaizumi, M. (1997): Geographic variation and diversity in the mitochondrial DNA of the medaka, *Oryzias latipes*, as determined by restriction endonuclease analysis. *Zoological Science*, 14: 517-526.
- 稲村彰郎・中村守純 (1962) : 日本産イワナ属魚類の分布と変異, 資源科学研究所彙報, 16: 1318-1323.

- Moritz C. (1994): Defining 'Evolutionarily significant units' for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 373-375
- 中村智幸 (1997)：イワナ（ニッコウイワナ），日本の希少な野生水生生物に関する基礎資料（IV），日本水産資源保護協会，249-254，東京
- 中村智幸 (1998)：イワナ *Salvelinus leucomaenis* の生態と保護増殖に関する研究，東京水産大学学位論文
- 中村智幸 (2001)：聞き取り調査によるイワナ在来個体群の生息分布推定，*砂防学会誌*，53: 3-9
- 中村智幸・丸山隆・渡邊精一 (2001)：禁漁後の河川型イワナ個体群の増大，*日本水産学会誌*，67: 105-107
- Nei M., T. Maruyama, R. Chakraborty (1975): The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution*, 29: 1-10
- Piry S., A. Alapetite, J.-M. Cornuet, D. Paetkau, L. Baudouin, and A. Estoup (2004): GENECLASS2: A software for genetic assignment and first-generation migrant detection. *Journal of Heredity*, 95: 536-539
- Pritchard J. K., M. Stephens and P. Donnelly (2000): Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155: 945-959.
- Reznick D. N., F. H. Shaw, F. H. Rodd, and R. G. Shaw (1997): Evaluation of the rate of evolution in natural populations of guppies (*Poecilia reticulata*). *Science*, 275: 1934-1937
- Rice W. R. (1989): Analyzing tables of statistical tests. *Evolution*, 43: 223-225
- Sonya M. C., D. F. Frentiu, J. Kikkawa, G. Tavecchia, and Ian P. F. Owens (2008): 4000 years of phenotypic change in an island bird: heterogeneity of selection over three microevolutionary timescales, *Evolution*, 62: 2393-2410
- 谷口順彦 (1999)：魚介類の遺伝的多様性とその評価法，*海洋と生物*，21: 280-289
- Taniguchi N. (2003): Genetic factor in broodstock management for seed production. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 13: 177-185
- 利根川研究会 (1995)：利根川の洪水，株式会社山海堂，東京
- 釣り人社 (1994)：釣り人溪流フィールド「秩父」，株式会社釣り人社，東京
- Watanabe K., S. Mori, M. Nishida (2003): Genetic relationships and origin of two geographic groups of the freshwater threespine stickleback, 'Hariyo'. *Zoological Science*, 20: 265-274.
- 鷺谷いづみ・矢原徹一 (1996)：保全生態学入門 一 遺伝子から景観まで一，文一総合出版，東京
- Yamaguchi, K., M. Nakajima, N. Taniguchi (2008): Development of microsatellite markers in Japanese char *Salvelinus leucomaenis* and their applicability to closely related species. *Fish. Genetics and Breeding Science*, 38: 123-130.
- Yamaguchi, K., M. Nakajima, N. Taniguchi (2010): Loss of genetic variation and increased population differentiation in geographically peripheral populations of Japanese char *Salvelinus leucomaenis*. *Aquaculture*, 308 (suppl.1): S20-S27
- 山口光太郎 (2011)：陸封型イワナの遺伝学的保全対策に関する研究，東北大学学位論文
- Yamamoto, S., K. Morita, S. Kitano, K. Watanabe, I. Koizumi, K. Maekawa, and K. Takamura (2004): Phylogeography of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) inferred from mitochondrial DNA

sequences. *Zoological Science*, 21: 229-240.

山本祥一郎・中村智幸・久保田仁志・土井隆秀・北野
聡・長谷川功 (2008) : ミトコンドリア DNA 分析
に基づく関東地方産イワナの遺伝的集団構造, 日
本水産学会誌, 74: 861-863

Yokoyama R., Goto A. (2002): Phylogeography of a
freshwater sculpin, *Cottus nozawae*, from the
northeastern part of Honshu island. Japan.
Ichthyological Research, 49: 147-155.

米倉伸之・貝塚爽平・野上道男・鎮西清高 (2001): 日
本列島の山地地形, 日本の地形 1 総説, 132-178,
東京大学出版会, 東京

Zink R. M., and Dittmann D. L. (1993): Gene flow,
refugia, and evolution of geographic variation in the
song sparrow (*Melospiza melodia*). *Evolution*, 47:
717-729