

琵琶湖水系のイワナ (*Salvelinus leucomaenis*) の起源と
保全管理に関する研究*¹

亀甲 武志

Origin and conservation management of white-spotted charr,
Salvelinus leucomaenis, in the Lake Biwa water system

Takeshi Kikko

キーワード イワナ、琵琶湖水系、遺伝的多様性、保全、分化

*1 本論文は 2008 年に京都大学大学院農学研究科に提出した学位論文である

目次

第1章 緒言	113
第2章 AFLP法による琵琶湖流入河川のイワナの遺伝的多様性と集団構造	118
第3章 ミトコンドリアDNA塩基配列分析による琵琶湖水系のイワナの起源と分散過程	123
第4章 琵琶湖水系のイワナの遺伝的変異と推定集団サイズの関係	131
第5章 河川型イワナ個体群間の卵サイズ変異	135
第6章 琵琶湖流入河川姉川水系支流に生息する特殊斑紋イワナ（ナガレモンイワナ）の出現率と流 程分布	140
第7章 総合考察	145
要約	150
謝辞	152
引用文献	153

第1章 緒言

イワナの分布と生活史

イワナ (*Salvelinus leucomaenis*) は日本ではおもに北海道と本州に生息するサケ科魚類である。¹⁾ 本種は、体色や斑紋などの変異と分布パターンからアメマス (*Salvelinus leucomaenis leucomaenis*)、ヤマトイワナ (*Salvelinus leucomaenis japonicus*)、ニッコウイワナ (*Salvelinus leucomaenis pluvius*)、ゴギ (*Salvelinus leucomaenis imbrius*) の4亜種に分けられている (図1-1)。²⁾ しかし、これらが亜種なのかあるいはもっと分化の程度の低い単なる地方変異なのか、現在のところはっきりとはわかっていない。³⁾ 本研究では暫定的に細谷²⁾ にならい、これらを亜種として扱う。北海道や東北地方といった分布の北方に生息するアメマスには降海型や河川残留型がみられるが、本州に生息するニッコウイワナ、ヤマトイワナ、ゴギはほとんどが河川型であり、山地溪流に生息している。

⁴⁾ 細谷²⁾ によると、アメマスは、わが国では北海道と本州北部で、ロシアではサハリンとカムチャツカ半島に分布し、多くは降海型である。ヤマトイワナは、相模川 (神奈川県) 以西の本州太平洋岸、琵琶湖流入河川や、紀伊半島に分布する。ゴギは、中国地方の山間部に分布している。ニッコウイワナは、太平洋側では富士川以北、日本海側では、日野川 (鳥取県) 以北の本州の河川上流に分布する。なお、「イワナ」に関する魚名についての本論文での定義を後述する。

日本産イワナの分布形成過程と保全管理

これら日本のイワナ4亜種の系統関係やその分布域の形成過程については、おもに斑紋の変異を分類形質として多くの研究者により議論されてきた¹⁾ が、本種は体色や斑紋などの形態の変異が著しいことから⁵⁻⁶⁾、4亜種間の系統関係やその分布の形成過程には不明点が残されていた。最近、Yamamoto et al. は日本全国のイワナ50個体

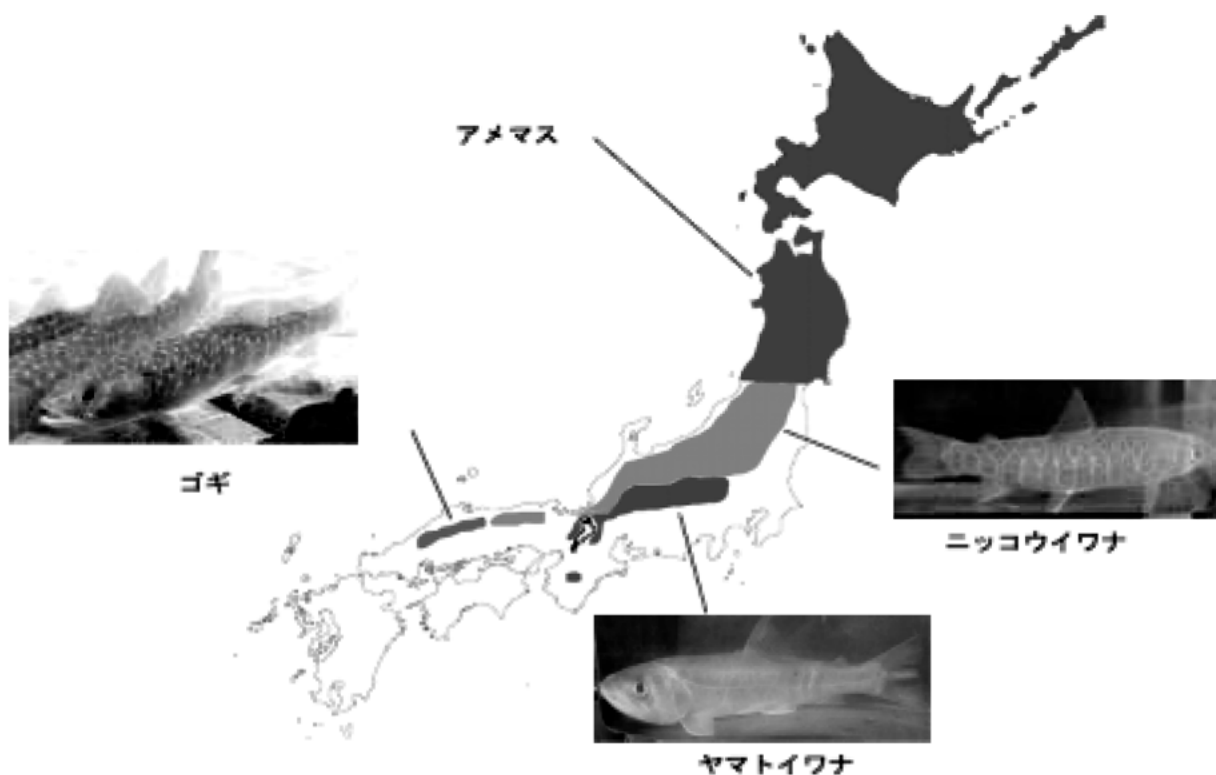


図1-1 日本のイワナ4亜種の分布 (細谷, 2002)

群についてミトコンドリア DNA (mtDNA) 塩基配列分析を行い、mtDNA により区分されるグループと細谷²⁾による各亜種の地理的分布との間に明瞭な対応関係が見られないと述べている。⁷⁾さらに、彼らはイワナは更新世後期の気候変動に関連して、氷期には海を介しての分散、間氷期には冷水域に隔離ということを繰り返して、現在の分布を形成したことを示唆している。

また、Yamamoto et al. は、細谷²⁾による亜種間よりも亜種の個体群間での遺伝的変異が大きいことを示し、地域や河川ごとの個体群を進化的に有効な単位 (Evolutionary significant unit; ESU) として保全する必要性を指摘した。⁷⁾しかし、在来イワナ個体群は、主に生息環境の悪化や砂防堰堤等による個体群の分断⁸⁾、放流されたニッコウイワナとの交雑⁹⁾、さらには遊漁者による乱獲¹⁰⁾によって、全国的に減少傾向にある。¹¹⁻¹²⁾中でも、分布の南限付近では特に、個体数が減少していることが指摘されており¹³⁾、中国地方に生息するゴギや、ヤマトイワナの地域個体群である“キリクチ”と呼ばれる個体群は絶滅の恐れのある地域個体群に指定され、その生息水域は、永年禁漁となっている。^{14, 15)}

琵琶湖水系のイワナの分布形成過程

琵琶湖水系は、ヤマトイワナとニッコウイワナの分布の縁辺部に位置する。²⁾琵琶湖水系においても日本のイワナと同様に、これまでその分布や起源に関して、多くの研究者により議論されてきた。¹⁾その中でも、成瀬・吉安は、琵琶湖水系とその周辺地域のイワナ個体群の標本を広く収集し、外部形態を比較したところ、琵琶湖の東西の個体群間で頭上班の有無に差異があることに注目し、琵琶湖東部流入河川では、ヤマトイワナが、西部流入河川ではニッコウイワナが生息すると考察している。¹⁶⁾成瀬・吉安が琵琶湖の東西で異なる亜種が分布するという学説を公表したあと、琵琶湖水系のイワナの分布に関しては、彼らの説が一般的に受け入れられていることが多い。しかし、イワナの斑紋は変異が著しく⁵⁻⁶⁾、斑紋の変異を分類形質とした現在の 4 亜種の区分と mtDNA によるグループには対応関係が見ら

れないことから⁷⁾、琵琶湖水系におけるイワナの分布には未だに不明点が残されていた。またイワナは遊漁魚としての人気が高いことから、近年日本での養殖イワナの放流量は増加傾向にあり¹⁷⁾、滋賀県においても、1970 年ごろ開始された養殖イワナの放流量は近年増加傾向にある。¹⁸⁾従って、滋賀県では在来イワナ個体群は放流された養殖イワナとの交雑により、他の日本の在来イワナ個体群と同様に減少していると考えられる。聞き取り調査からは、放流された養殖イワナの遺伝的影響をうけていない在来イワナ個体群は、砂防堰堤や滝の上流などの下流からの魚類の遡上が困難な水域に生息していると推定されているが、情報収集に限界があるため、遺伝的に在来か非在来かを判別する技術の開発が望まれていた。¹¹⁾以上のことから、琵琶湖水系のイワナを保全するためには、従来の外部形態を用いた研究でなく、遺伝的にその個体群構造を解明し、保全すべき個体群を把握することがまず必要であると考えられる。

成瀬・吉安は、琵琶湖水系では、ヤマトイワナは太平洋流入河川から分水嶺を超えて琵琶湖東部流入河川に侵入定着し、ニッコウイワナは日本海流入河川から分水嶺を超えて琵琶湖西部流入河川に侵入定着したと考察している。¹⁶⁾しかし、細谷²⁾のいう 4 亜種と Yamamoto et al. の mtDNA によるグループに対応関係が見られないことから⁷⁾、成瀬・吉安らの琵琶湖の東部のヤマトイワナ、琵琶湖西部のニッコウイワナは、それぞれ太平洋側と日本海側に起源するという仮説¹⁶⁾とともに再検討する必要があると考えられる。Yamamoto et al. は、琵琶湖水系の姉川の個体群は、太平洋岸の海を通じた分散でなく、日本海側から河川争奪などにより侵入してきたのではないかと考えている。⁷⁾しかし、Yamamoto et al. は琵琶湖水系では湖東の姉川の 1 個体群のみしかサンプリングしておらず、琵琶湖水系と隣接する周辺個体群からはサンプリングしていない。⁷⁾従って、成瀬・吉安によって提唱された琵琶湖水系のイワナが、太平洋流入河川に起源するという可能性¹⁶⁾は遺伝的な解析に基づき議論されておらず、琵琶湖水系のイワナの詳細な分散過程は明

らかになっていない。また、琵琶湖は約 400 万年の歴史がある¹⁹⁾、世界でも有数の古代湖であり²⁰⁾、約 30 万年前に、現在の位置や姿になったと考えられている。²¹⁾ このように、琵琶湖は大変古い歴史をもつことから、何回もの氷期を経験し、琵琶湖の水温が現在よりもかなり低下した時代があったと考えられる。したがって、現在は琵琶湖ではなく、流入河川の上流部に生息するイワナも、過去には降湖することが可能であった時代があったと考えられる。しかし、過去における琵琶湖とイワナの関わりについては、全く明らかになっていない。以上のように、1) 琵琶湖水系へのイワナの侵入経路として、日本海側から太平洋側からか 2) 琵琶湖水系内でイワナはどのようにして分散したのか (琵琶湖との関わり)、という琵琶湖水系におけるイワナの分布形成過程に関する 2 点を解明するには、琵琶湖水系とその周辺水域のイワナ個体群間の詳細な系図的情報を把握し、日本のイワナ (*S. leucomaenis*) の中で正しく位置づけることが不可欠であると考えられる。

琵琶湖水系のイワナの保全管理

近年は、イワナの分布の南限付近に生息する河川型の在来イワナ個体群の絶滅を防ぐための保全管理策に関心が高まっている。^{8-13, 22)} イワナの南限付近に生息する琵琶湖水系のイワナにおいても、滋賀県版レッドデータブックにより、近年、要注目種に選定された。²³⁾ しかし、琵琶湖水系のイワナの保全管理策としては、前述のように滋賀県が指定しただけで、各個体群の生息状況に応じた実効的な管理策は何も施されていない。河川型イワナ個体群の絶滅要因はいくつか考えられるが、最も重要な要因の一つとして、繁殖率や生残率、そして病気に対する抵抗性といった適応度の減少に関わる個体群内の遺伝的変異の喪失がある。²⁴⁻²⁶⁾ 遺伝的変異は種内種間において、集団サイズと関連があることが知られているが²⁷⁾、分布の南限付近の河川型イワナ個体群における遺伝的変異と集団サイズの関係については、明らかになっていない (降海型イワナについては²⁸⁾ 参照)。従って、琵琶湖水系のイワナの適応度の

減少を防ぐためには、保全すべき在来個体群を遺伝的に確認したうえで、その個体群の遺伝的変異と集団サイズの関係や集団サイズと生息域の広さの関係などの具体的な生息状況を把握することが重要であると考えられる。

琵琶湖水系のイワナの保全管理を講じる際には、それぞれの河川ごとの在来個体群が、繁殖などに関わる適応的な形質を有しているか把握することが重要であると考えられている。²⁹⁾ しかし、1970 年代以降は、他府県産由来である養殖イワナが琵琶湖流入河川に画一的に放流されており¹⁸⁾、その養殖イワナとの交雑により、それぞれの個体群が保持している適応的な形質までもが失われる危険性が指摘されている。³⁰⁻³²⁾ 従って、それぞれの河川ごとの在来イワナ個体群が適応的な形質を保持していることが解明できれば、その個体群を保全する意義もさらに高まると考えられる。しかし、遺伝的に保全すべき個体群であると確認された琵琶湖水系のイワナが、適応的な形質を保持しているかに関しては、不明な点が残されたままであった。

また琵琶湖水系に生息する在来イワナ個体群を保全するには、その個体群の生息状況に応じた具体的な保全管理策を構築することが必要である。琵琶湖水系に生息する在来イワナ個体群の中でも、パーマークが全くなく体側に虫食模様がみられる特殊斑紋タイプの“ナガレモンイワナ”と呼ばれている個体群の存在が特に知られている。³³⁾ ナガレモンイワナの出現が確認されている個体群は、琵琶湖東部流入河川に 5 個体群 (姉川、愛知川の 2 支流、野洲川、天野川)³³⁻³⁵⁾ (亀甲ほか、未発表データ)、青森県に 1 個体群³⁴⁾と全国でも限られた水域にしか生息が報告されておらず、琵琶湖水系のナガレモンイワナは、生物地理学的に重要な在来個体群である。ナガレモンイワナは特殊な斑紋が表現型として発現していることから、そこに何らかの進化的意義を内在している可能性があり、イワナ属魚類の体側模様の進化を考える上でも重要な個体群である。なお、本研究では、便宜上、滋賀県内に生息する虫食模様をもつイワナに対してのみ、「ナガレモンイワナ」という名称を用いる。

³³⁾ ナガレモンイワナは、ヤマトイワナの中の変異型と考えられている。³³⁾ 特に琵琶湖流入河川の姉川水系に生息するナガレモンイワナは、他の生息場所における出現率が2割以下であるのに対して、釣獲個体の9割以上がナガレモンイワナであると報告されており、³³⁻³⁵⁾ その希少性と学術的重要性から、滋賀県における保全すべき個体群に指定されている。このような状況にもかかわらず、姉川水系のナガレモンイワナの保護策としては、滋賀県の保全すべき個体群に指定されている³⁶⁾ のみであり、生息環境の改善や遊漁規則の改正等の実効的な保護策は講じられていない。従って、琵琶湖流入河川の姉川水系に生息するナガレモンイワナ個体群の保全管理策を構築するためには、現在の生息状況を把握することが急務であると考えられた。

本研究の目的と内容構成

以上の結果をうけ、本研究では琵琶湖水系のイワナについて遺伝的、生態学的に精査することにより、その分布の形成過程を解明するだけでなく、各個体群の生息状況に応じた保全管理策を提言することを目的とした。

第2章では、琵琶湖水系のイワナの個体群構造を解明し、保全すべき個体群を把握することを目的として、AFLP法による核ゲノム情報の解析を行った。同時に、この章では琵琶湖水系のイワナを保全するための提言を行った。

第3章では、第2章のAFLP法では得られなかった、琵琶湖水系とその周辺水域のイワナ個体群間の詳細な系図的情報を把握することを目的として、ミトコンドリアDNAシトクローム*b*領域の塩基配列解析を行い、琵琶湖水系のイワナの分布形成過程を明らかにしようとした。

第4章では、第2章と第3章のAFLP法とmtDNA塩基配列解析から明らかになった保全すべき個体群の遺伝的変異と集団サイズの関係や集団サイズと生息域の広さの関係を明らかにした。また、この章では分布の南限付近に生息する在来イワナ個体群が存続するために最低限必要な集団サイズや生息域の広さを提言する。

第5章では、第2章と第3章で明らかになっ

た遺伝的に分化していた琵琶湖水系とその周辺水域の在来イワナ個体群が、適応的な形質を保持しているかどうか検証するために、生息環境により変異することが知られている卵サイズを調べた。そして、河川間でみられた卵サイズ変異の適応的な意義についても考察した。

第6章では、琵琶湖水系に生息する代表的な在来イワナ個体群であるナガレモンイワナの保全管理策を構築するために、現在の生息状況を明らかにした。

最後に第7章では、第2章から第6章で得られた結果を総括して総合的な考察を行い、残された課題を整理した。

本論文での「イワナ」に関する魚名について

- ・ イワナ4亜種：本論文ではアメマス、ヤマトイワナ、ニッコウイワナ、ゴギを亜種と分類する細谷²⁾に暫定的に従う。
- ・ イワナ：本論文でイワナと称したものは、4亜種のどれにも特定せずに種を意味する。学名は *Salvelinus leucomaenis* である
- ・ 降海型イワナ：ある発育段階で降海し、海で生活した後、繁殖のために川に遡上する生活史をおくるイワナ個体あるいはイワナ個体群。
- ・ 河川残留型イワナ：降海せずに河川内で成熟するイワナ個体あるいはイワナ個体群の型。降海よりも早熟で、多くは稚魚の形質を残したまま成熟する。多くの回遊型サケ・マス類個体群には、雄に降海型と河川残留型の両方が見られるが、雌の河川残留型はまれである。
- ・ 河川型イワナ：明確な物理的障害がないにも関わらず、降海することなく生涯を河川で生活するイワナ個体あるいはイワナ個体群。河川型イワナと降海型イワナが共存する河川もある。なお、降海以前の個体は河川生活期として区別する。
- ・ 降湖型イワナ：ある発育段階で降湖し、湖で生活した後、繁殖のために川に遡上する

- 生活史をおくるイワナ個体あるいはイワナ個体群。
- ・ **在来イワナ個体群**：移植放流された養殖イワナや他の水系のイワナの遺伝的影響を受けていない、遺伝的に純系であるイワナ個体群。
 - ・ **キリクチ**：ヤマトイワナの地域個体群であり、イワナ族魚類で世界最南限に生息するイワナ個体群。
 - ・ **琵琶湖水系のイワナ**：琵琶湖流入河川の上流部に生息している亜種は特定できないイワナ (*S. leucomaenis*) の個体群。
 - ・ **養殖イワナ**：養殖場で生産されたイワナ個体。1970年ごろに体側に斑紋が散在しているニッコウイワナの養殖に成功したので、本州では、河川に放流される養殖イワナはニッコウイワナが一般的である。
 - ・ **特殊斑紋タイプのイワナ**：パーマークが全くないタイプのイワナ個体あるいはイワナ個体群。ナガレモンイワナ、ムハンイワナ、カメクライワナなどが報告されているが、全国でも限られた水域でのみ出現することから、希少な在来イワナである。滋賀県では、ナガレモンイワナ以外に、体側に斑紋やパーマークが全くないムハンイワナが愛知川に生息することが報告されている。

第2章 AFLP法による琵琶湖水系のイワナの遺伝的多様性と集団構造

背景と目的

第1章で述べたように、琵琶湖水系のイワナを保全するためには、まずその個体群構造を解明する必要がある。イワナは冷水環境に適応しているため、分布の南限付近では標高が高い山岳渓流域

に分布していることから、¹³⁾ 現在では山系間での遺伝的交流はほとんどおこらないと考えられる。従って、琵琶湖水系に生息しているイワナ個体群間において、山系間で分集団化している可能性が考えられる。また、在来イワナ個体群は、下流からの魚類の遡上が困難である砂防堰堤や滝の上流に生息すると聞き取り調査から推定されている¹¹⁾、そのような隔離された狭い水域に生息する個体群は、個体群内の遺伝的変異が減少している可能性がある。従って、保全学的な観点から、琵琶湖水系における在来イワナ個体群と推定される個体群とその下流域の放流が行われて

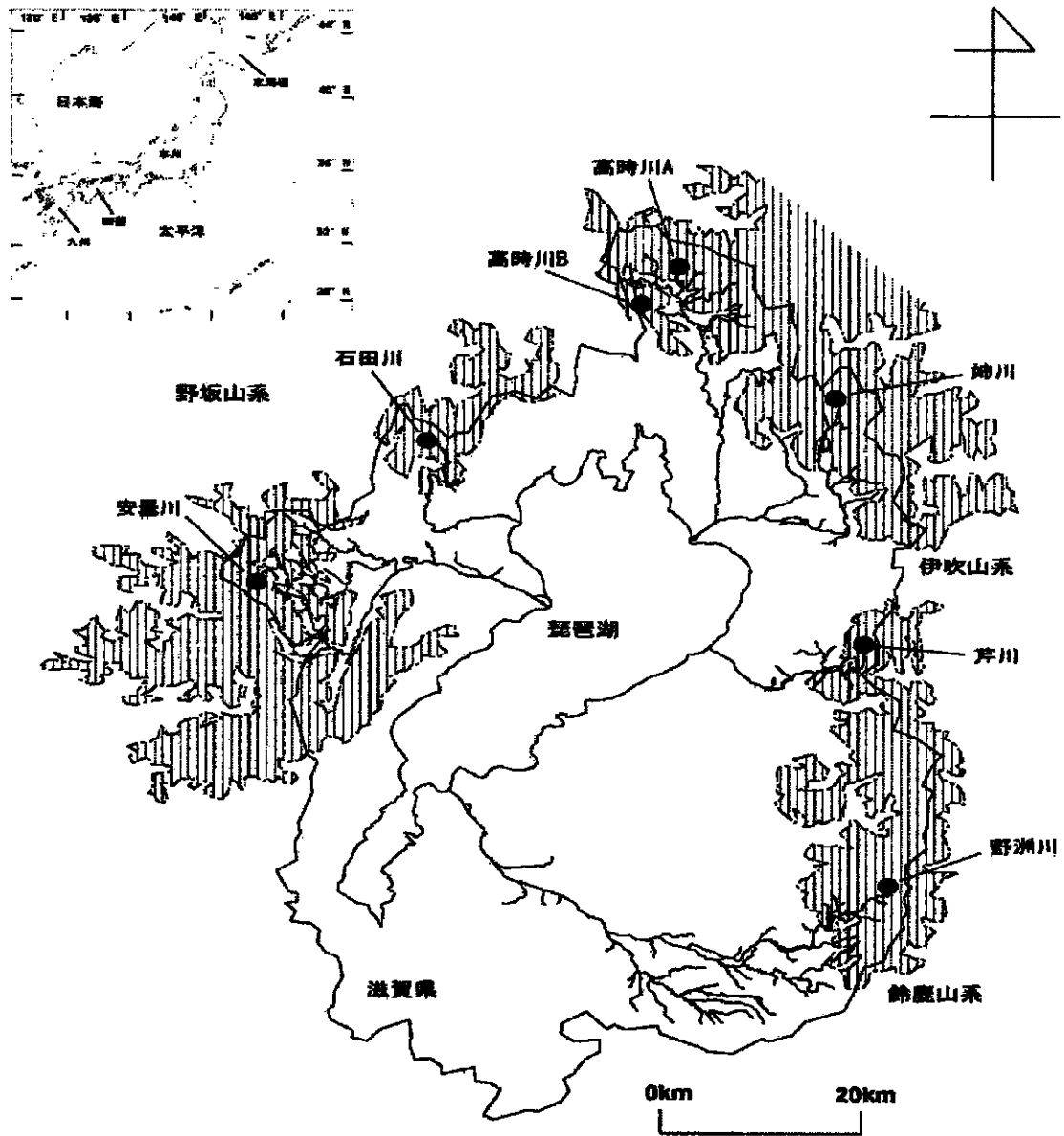


図2-4 琵琶湖水系におけるイワナ個体群の採集水域

いる水域の養殖イワナ由来の可能性がある個体群を対象に、山系ごとの個体群間での遺伝的な分化と、長期的な個体群内の遺伝的多様性を評価することは必要不可欠であると考えられた。

これまでアロザイム分析を用いて、イワナ個体群間での遺伝的分化や相違が報告されている。³⁷⁻³⁹⁾しかし、アロザイム分析は個体群間の遺伝的分化の検出能力がそれほど高くなく、新鮮な組織サンプルが比較的大量に必要であるため、検体を殺す必要があり、保全対象である在来イワナ個体群には適用することができない。一方 Yamamoto et al. は、マイクロサテライト DNA を用いて、ダムによって隔離されたイワナの遺伝的構造・分化およびそれらの経時的変化を示した。²⁸⁾

本研究では AFLP 法⁴⁰⁾を用いて、琵琶湖水系のイワナの個体群間の遺伝的分化と個体群内の遺伝的多様性の経時変化を調べた。AFLP 法は、ゲノム全体の何千もの独立した遺伝子座を検出することができる遺伝子マーカーであることから、近縁な個体群間の遺伝的分化も検出することができる。⁴¹⁾さらに、AFLP 法は、本研究の琵琶湖水系のイワナ個体群のように、少数個体からでも塩基多様度を推定することができる。⁴²⁾最後に、独自の遺伝的特徴を保持するため、保全

する価値のある、分布南限の琵琶湖水系のイワナ⁴³⁾を保全するための提言を行う。

材料と方法

サンプリング: 調査は、1994 年、2002 年もしくは 2003 年に、琵琶湖流入河川の 6 河川 7 水域 [安曇川、石田川、高時川 (2 つの支流; 高時川 A と B)、姉川、芹川、野洲川] においてエレクトロフィッシャー (スミス・ルート社、モデル 12) によりイワナを採捕した (図 2-1)。1994 年と 2002 年もしくは 2003 年 (以後 2002・2003 年と表す) のそれぞれの調査水域はほぼ同じ水域である。1994 年は 25 個体、2002・2003 年は 172 個体を採取した (表 2-1)。芹川を除き、調査は放流された魚の遺伝的影響をさけるために、養殖イワナの放流歴がある水域よりも上流部で、下流からの魚類の遡上が困難と考えられる砂防堰堤や滝の上流部で行った (本研究の第 6 章)。芹川においては、漁業協同組合による養殖イワナの放流歴がある水域で調査を行った。滋賀県内の琵琶湖水系では河川に放流される養殖イワナの大部分を醒井養鱒場で生産している。採捕した個体の鱭の一部を切り取り、99.5%エタノールに DNA 抽出用として固定し、すべての個体をもとの地点に再放流した。また野生個体群との比較のために、

表2-1 個体群ごとの採集年度，分析個体数，塩基多様度

採集水域	採集年度	分析個体数	塩基多様度 $\pi \pm SD (\%)$
安曇川	1994	2	0.439
安曇川	2003	30	0.119±0.047
石田川	1994	4	0.075±0.009
石田川	2003	34	0.075±0.024
高時川A	1994	3	0.069±0.007
高時川A	2003	29	0.084±0.025
高時川B	1994	2	0.085
高時川B	2002	17	0.146±0.044
姉川	1994	5	0.085±0.013
姉川	2002	21	0.067±0.045
芹川	1994	6	0.264±0.068
芹川	2002	16	0.278±0.059
野洲川	1994	3	0.085±0.024
野洲川	2003	25	0.095±0.026
養殖イワナ	2003	30	0.316±0.054

醒井養鱒場で生産されている養殖イワナの鱚も、30 個体分採集した。醒井養鱒場では、琵琶湖流入河川の杉野川から採捕したイワナ親魚とそれ以外にも複数の養殖イワナの系統が種苗生産創設時の 1970 年代に導入されている。

実験と結果の解析: 99.5%エタノールに固定されている鱚から、DNeasy tissue Kit (Qiagen) を用いて、粗全 DNA を抽出した。この粗全 DNA 約 500ng について AFLP Plant Mapping Kit (Applied Biosystems) を用いて AFLP⁴⁰⁾解析を行い、Genetic Analyzer 310 (Applied Biosystems) によってバンドを泳動・検出した。

AFLP 法では、DNA 断片の PCR 法による選択的増幅を 2 回にわけて行うが、このうち 2 回目の PCR に用いるプライマーに付加する塩基の種類を変更することによって、様々な種類の断片を選択増幅することができる。まず予備実験として、このキットに含まれる 64 通りのプライマーの組

み合わせを用いて、ヤマトイワナ (木曾川水系産 19 個体、富士川水系産 16 個体) とニッコウイワナ (千曲川水系産 18 個体、利根川水系産 16 個体) との間の識別マーカーとなるバンド、すなわち、ヤマトイワナではほぼ常に出現するが、ニッコウイワナでは出現しないバンド (以後ヤマトイワナマーカー) および、ニッコウイワナではほぼ常に出現するが、ヤマトイワナでは出現しないバンド (以後ニッコウイワナマーカー) を探した。その結果、ヤマトイワナマーカー、ニッコウイワナマーカーは何種類も見つかったものの、それ以上に河川ごとの個体群を識別できるマーカーが数多く見つかった。次に上記のような河川ごとの個体群を識別するのに有効な 6 組のプライマーセット [*EcoRI*+*MseI* (ACA+CAA, ACC+CAA, ACA+CAC, AGG+CTA, AGG+CTC, ACC+CTG)] を用いて、琵琶湖水系のイワナ個体群について AFLP 解析を行い、GENESCAN 2.1.1 software (Applied Biosystems) を用いて、80bp 以

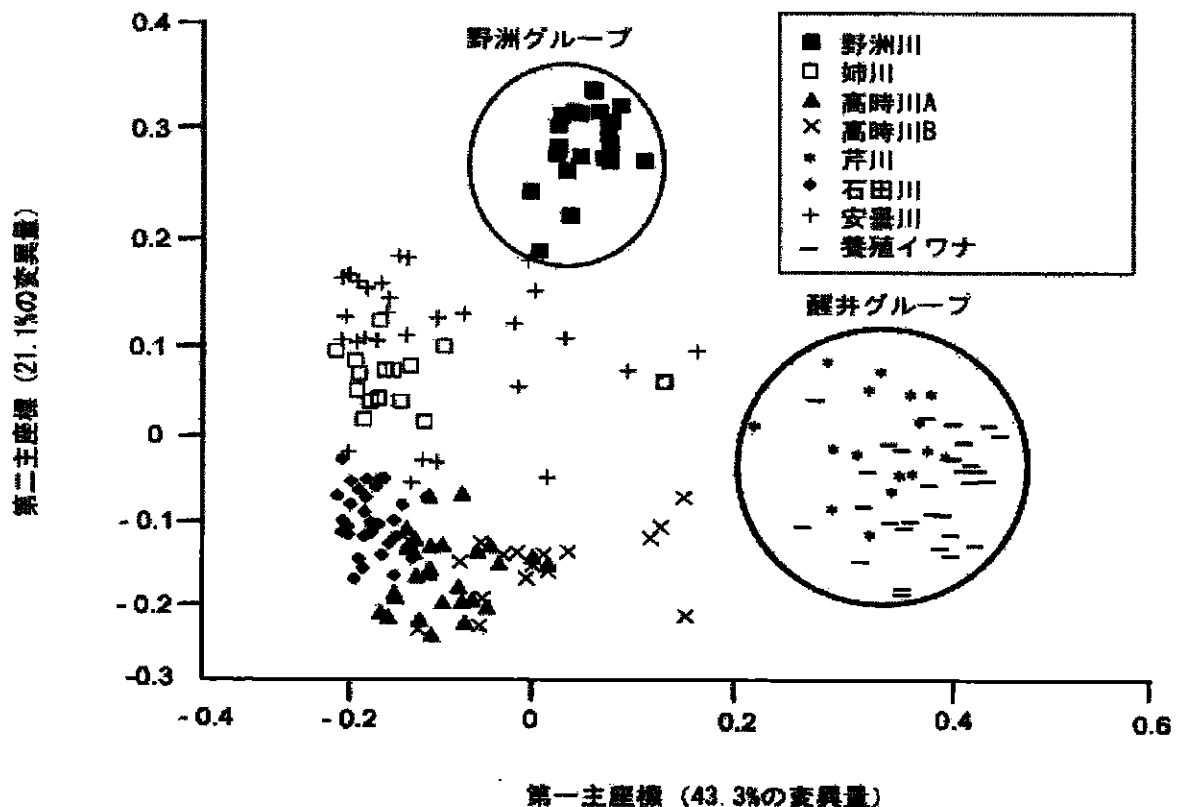


図2-2 118種類の多型バンドを用いた主座標分析

上 360bp 以下のバンドのマーカークロニカル組成を調べた。個体ごとにマーカークロニカル組成を求め、バンドの有無をそれぞれ 1、0 と表した。2002・2003 年の野生個体群のサンプル 172 個体と養殖イワナの 30 個体から得られた 118 種類の多型的バンドを用いて、distAFLP⁴⁴⁾により、ジャカードの類似度指数を算出した。ジャカードの類似度指数に基づき主座標分析を行った。6 組のプライマーセットから得られたすべてのバンドを用いて、Borowsky⁴²⁾の公式を用いて、個体群ごとの塩基多様度を算出した。

結果

琵琶湖流入河川 6 河川 7 水域における遺伝的分化：6 組のプライマーセットを用いて、384 種類のバンドが得られ、そのうち 118 種類が多型バンドであった。ACA+CAA (*EcoRI*+*MseI*) プライマーセットでは 75 種類のバンドのうち、17 種類が多型バンドであった[以後プライマーセットごとに得られたバンド数/多型バンドを示す。ACC+CAA では 56/16、ACA+CAC では 63/22、AGG+CTA では 71/18、AGG+CTC では 74/27、ACC+CTG では 45/18]。118 種類の多型バンドを用いたジャカードの類似度指数に基づく主座標分析では、個体群ごとにまとまる傾向が見られた(図 2-2)。第一主座標 (43.3%の変異量) では、養殖イワナとその放流歴のあった芹川の個体群がまとまり、それ以外の個体群と識別できた。養殖イワナと芹川の個体群をまとめて以後、「醒井グループ」とよぶ。さらに第二主座標 (21.1%の変異量) では、野洲川の個体群がそれ以外の野生個体群からやや離れた位置にプロットされた。この個体群は以後、「野洲グループ」とよぶ。

各個体群内の塩基多様度の経時変化：2002 年もしくは 2003 年における塩基多様度は、放流歴のある芹川 ($\pi=0.278\%$) や養殖イワナ (0.316%) に比べて、6 水域(安曇川、石田川、高時川 A、B、姉川、野洲川) では比較的低い値 (0.067-0.146%) であった(表 2-1)。1994 年に採

集した個体からの塩基多様度を 2002 年もしくは 2003 年のものと比較したところ、4 河川 5 水域(石田川、高時川 A、B、姉川、野洲川) では大きな変化が見られず低レベルで推移していたが、安曇川の個体群においては大きく減少していた (1994 年 0.439%; 2003 年 0.119%)。一方、醒井養鱒場で生産されている養殖イワナはほかのどの野生個体群よりもはるかに高い塩基多様度 (0.316%) を示した。

考察

琵琶湖流入河川 6 河川 7 水域における遺伝的分化：成瀬・吉安は琵琶湖東部と西部流入河川間では、斑紋の相違があると報告した¹⁶⁾が、本研究における遺伝的検証からは、琵琶湖の東西の流入河川におけるそのような傾向は見られなかった(図 2-2)。さらに、放流が行われていない水域の野生個体群については、河川ごとにまとまる傾向があり、養殖イワナとは異なる位置にプロットされたことから、その遺伝的影響は受けておらず、河川ごとに遺伝的に分化していることが示唆された(図 2-2)。従って、Yamamoto et al. が示唆した⁷⁾ように、琵琶湖水系に生息するそれぞれの河川ごとの個体群を、保全管理の観点から、進化的に有効な単位 (ESU) として扱う必要があると考えられた。一方、主座標分析により、養殖イワナとその放流歴のあった芹川の個体群は、「醒井グループ」としてまとまった(図 2-2)。芹川の漁業協同組合員による聞き取り調査から、醒井養鱒場で生産された養殖イワナが調査水域(河川の長さ約 2km、川幅 1-2m) に、1980 年から 1990 年まではほぼ毎年放流されていたことが明らかになった。従って、芹川の個体群は放流された養殖イワナに由来する可能性が強い。第二主座標分析では、鈴鹿山系に源を発する野洲川の個体群は、他の個体群とは遺伝的にやや異なっており、地理的位置関係とよく一致した。さらに、イワナは冷水環境に適応しているため、分布の南限付近の琵琶湖水系では標高が高い山岳流域に分布している。¹³⁾ これらのことから、伊吹山系(高時川 A と B、姉川)と鈴鹿山系(野洲川)の間の低地

が、琵琶湖水系のイワナにとって地理的な障壁である可能性が考えられる。

一方、琵琶湖水系とその隣接する地域を解析した淡水魚の遺伝的集団構造では、伊吹山系と鈴鹿山系の東西間(琵琶湖水系側と岐阜県側)では、大きな遺伝的分化が報告されている(例えばメダカ⁴⁵⁾; カワヨシノボリ⁴⁶⁾; ギギ類⁴⁷⁾; ハリヨ⁴⁸⁾)。さらに近年、日本全国のイワナ 50 個体群を解析した mtDNA 塩基配列分析から、琵琶湖水系の姉川の個体群は、太平洋岸から海を通じた分散により侵入したのではなく、日本海流入河川から河川争奪などにより侵入したのではないかと報告されている。⁷⁾しかし、Yamamoto et al. においては、琵琶湖水系では姉川の 1 個体群だけしか分析していない⁷⁾ので、解析個体数を増やすことにより、琵琶湖水系におけるイワナの地理的起源や分散の方向など、氷期における分散過程をより明瞭に理解できるのではないかと考えられる。

各個体群内の塩基多様度の経時変化：1994 年における各個体群のサンプル数(各 2~6 個体)は、2002・2003 年における各個体群のサンプル数(各 16~34 個体)よりもはるかに少なかった。しかし、数多くの AFLP マーカーを用いれば、2 個体からでも塩基多様度を算出することが Borowsky⁴²⁾により示されている。本研究では、それぞれの個体について 384 種類のバンドの解析を行ったことから、1994 年における各個体群内の塩基多様度を算出するには十分と考えられた。1994 年から 2002・2003 年にかけて、4 河川 5 水域(石田川、高時川 A、B、姉川、野洲川)では大きな変化が見られなかった(表 2-1)。他のサケ科魚類の塩基多様度は 1.05-0.07%と推定されており^{49, 50)}、その推定値は AFLP 法により推定されたこれら 5 水域の個体群の塩基多様度よりも高かった。理論的には、mtDNA シーケンス分析から推定される塩基多様度は、有効集団サイズの違いのために、RAPD や AFLP 分析から推定される 4 分の 1 となる。⁴²⁾実際に、過去の研究例から RAPD 法や AFLP 分析から推定された塩基多様度よりも、シーケンスから推定された

塩基多様度はずっと低い。⁵¹⁾従って、AFLP 法から推定された塩基多様度は 1994 年から 2002・2003 年にかけて低レベルで安定していると考えられた。地理的に分布の縁辺部に生息する個体群は、地理的な隔離、遺伝的浮動、ならびに自然選択により、低い遺伝的多様性を示すことが報告されている。^{52, 53)}従って、イワナの分布の南限付近に分布する琵琶湖水系のイワナも地理的な隔離が影響して、低い塩基多様度を維持しているのかもしれない。

低い塩基多様度を維持していた石田川、高時川 A、B、姉川、野洲川の 5 個体群とは対照的に、安曇川の個体群は 1994 年から 2003 年にかけて、塩基多様度は大きく減少していた(表 2-1)。遺伝的多様性の減少は、一般的に個体数の減少や変動に関連がある。^{54, 55)}イワナの個体数の減少や変動は同所的に生息するアマゴ(*Oncorhynchus masou ishikawae*)の影響が大きい¹²⁾ことから、アマゴと同所的に生息している安曇川のイワナ個体群でもその影響が考えられる。しかし、我々は安曇川でのイワナとアマゴの関係に関するデータは持ち合わせていないので、今後検討していくべき課題と考えられた。

限られた親魚数から数世代継代飼育を行うと、その集団内の遺伝的多様性が減少することが報告されている。⁵⁶⁻⁵⁸⁾しかし、醒井養鱒場で生産されている養殖イワナは 30 世代以上継代飼育しているにも関わらず、ほかのどの野生個体群よりもはるかに高い塩基多様度(0.316%)を示した。醒井養鱒場では、琵琶湖流入河川の杉野川から採捕したイワナ親魚とそれ以外にも複数の養殖イワナの系統が種苗生産創設時に導入されていた。そして、1980 年代以降は、新たな導入はなく次世代を生産するのに平均約 1000 尾の雌親と、約 100 尾の雄親を交配させてきた。すなわち、多くの親魚を用いて種苗生産してきたことにより、種苗生産創設時に導入された高い遺伝的多様性が現在もお保たれていると考えられる。芹川の個体群の塩基多様度は、1994 年から 2002・2003 年にかけて、他のどの個体群よりも高い塩基多様度を維持していた(表 2-1)。従って、芹川の調査水域における個体群内の塩基多様度は、1994 年

以前の養殖イワナの大量放流により高められ、1994年から2002年にかけて高いまま推移したと考えられる。

琵琶湖水系のイワナを保全するにあたっての提言：本研究の結果から、芹川の個体群のように野生個体群で見られた高い遺伝的多様性は、養殖イワナの放流が原因と考えられる。琵琶湖水系においては約30年間養殖イワナの放流を継続してきたことから、本研究で見られたような野生個体群間における遺伝的な違いが、放流により均一化されてきた可能性が考えられる(本研究の第6章)。このような養殖個体の放流による自然個体群間の遺伝的な均一化は、地中海のブラウントラウト (*Salmo trutta*)でも報告されている。⁵⁹⁾ 従って、琵琶湖水系のイワナの遺伝的多様性を保全するためには、これまで養殖イワナの放流歴のない水域への、養殖イワナの放流は控える必要があると考えられる。さらに、河川工作物は、在来イワナ個体群生息域に、養殖イワナや外来サケ科魚類が侵入するのを防ぐ働きがある。^{11, 60)} 同様に砂防堰堤も養殖イワナが在来個体群生息域へ侵入するのをふせぐ働きがあることから、養殖イワナとの交雑をさけるために、在来個体群が生息している水域へ遡上できる魚道は設置すべきでないと考えられる。さらに、現在の生息地の保全とハビタットサイズを増加させることもまた、ダムによって隔離された小集団化した源流域のイワナ個体群の保全するためには必要であると考えられる。

第3章 ミトコンドリア DNA 塩基配列分析による 琵琶湖水系のイワナの起 源と分散過程

背景と目的

第2章の結果から、琵琶湖水系のイワナは河川ごとに遺伝的に分化しており、それぞれの個体群はほとんどが低い遺伝的多様性を維持していることが示された。さらに、鈴鹿山系と伊吹山系の間の低地がイワナにとっての地理的な障壁である可能性が示された。このように琵琶湖水系のイワナが山系ごとにどのようにして分断されたかを考察するためには、その分布形成過程を解明する必要があると考えられた。しかし、AFLP法は個体群間の詳細な系図的情報を取得することができないので、異なる手法による検証が必要と考えられた。

このため、本章では、近年個体群レベルの研究に多用され、個体群間の詳細な系図的情報を把握できるミトコンドリアDNA (mtDNA) シトクローム *b* 領域の塩基配列変異解析を琵琶湖水系とその周辺水域のイワナ個体群を対象にして行った。本章の目的は、琵琶湖水系のイワナの分布形成過程に関する次の2点を明らかにすることである。つまり、1) 日本海流入河川あるいは、太平洋流入河川から琵琶湖水系にイワナが侵入してきたという可能性に注目し、琵琶湖水系へのイワナの地理的な起源を明らかにする。2) 琵琶湖水系内でのイワナの分散過程を明らかにする。という2点である。

材料と方法

サンプリング：調査は、2002年から2004年にかけて、琵琶湖西部流入河川の知内川、百瀬川、石田川の2支流(以後石田川A、Bと呼ぶ)、安曇川の2支流(以後安曇川A、Bと呼ぶ)、鴨川、琵琶湖東部流入河川の高時川、草野川、姉川、犬上川、愛知川、野洲川、日本海流入河川の北川水系天増川、笙の川水系五位川、太平洋流入河川の揖斐川水系藤子川の16個体群(195個体; 図3-1; 表3-1)を対象に、エレクトロフィシャー(スミス・ルート社、モデル12)と餌釣りにより、イワナの採集を行った。琵琶湖・淀川水系では、淀川水系にはイワナは自然分布しておらず、琵琶湖水系の標高が高い山系(野坂・比良・伊吹・鈴

鹿山系; 図 3-1) に分布している。¹²²⁾ 採集は放流された養殖イワナの遺伝的影響を避けるため、過去に養殖イワナの放流が行われた水域よりも上流部で下流からの魚類の遡上が困難である水域で行った。聞き取り調査から調査水域では過去に養殖イワナや他の水系のイワナの移植放流が行われたことがないことから、採集した個体すべてを放流魚の遺伝的影響を受けていない在来イワナ個体群として扱った。第 2 章と同様に鱭の一部を切り取り、99.5%のエタノールの中で固定し、

すべての個体を元の水域に再放流した。

実験と結果の解析: 99.5%エタノールで固定した鱭から、DNeasy tissue Kit (Qiagen) を用いて、マニュアルに従い、粗全 DNA を抽出した。過去の研究から比較的遺伝的変異が見られたことから、解析に用いられていたミトコンドリア DNA シトクローム *b* 領域の塩基配列を選んだ。^{7, 61)} 解析には、Yamamoto et al. の Hap-1 の塩基配列 (DDBJ, EMBL, Gene Bank accession number

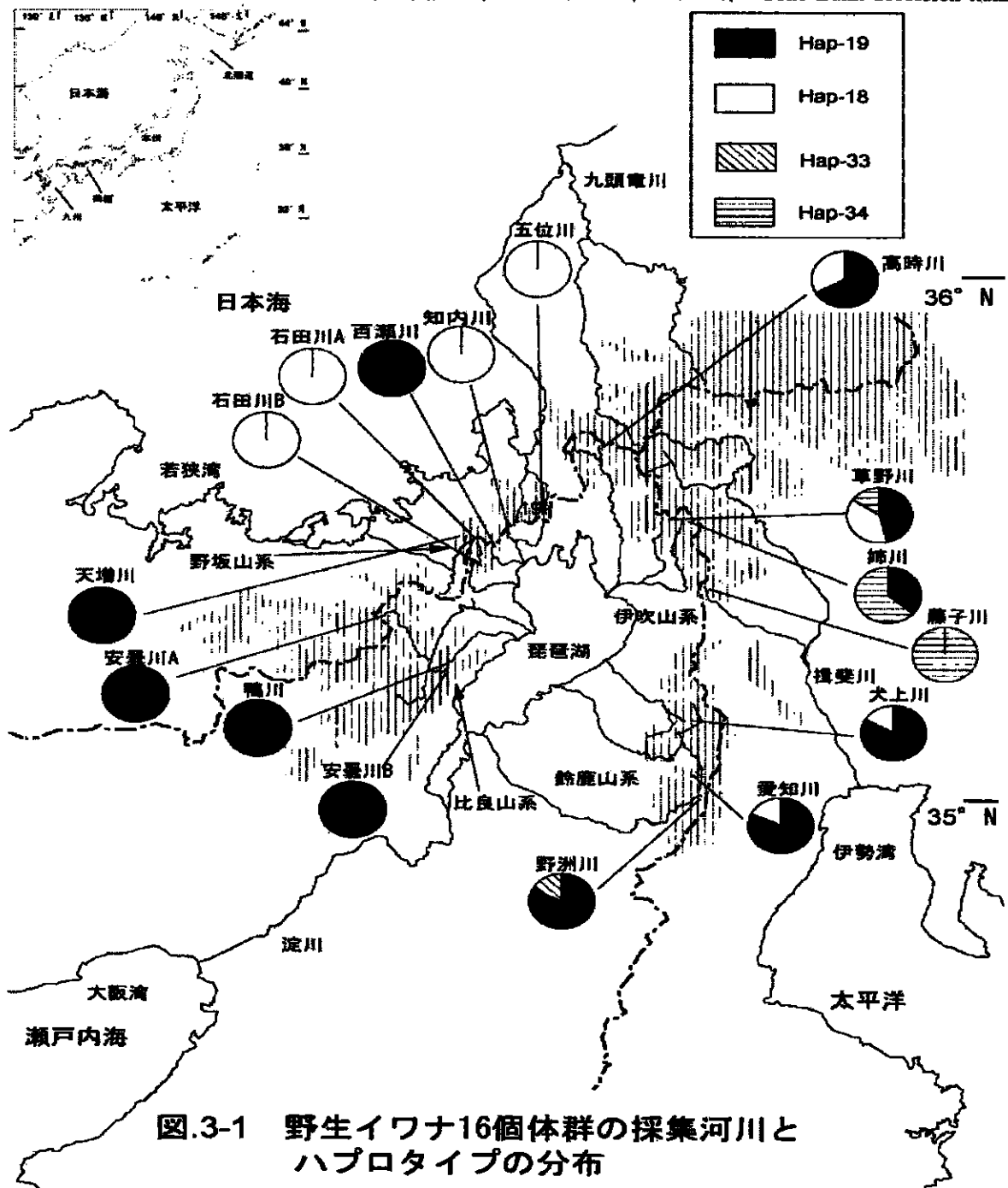


図.3-1 野生イワナ16個体群の採集河川とハプロタイプの分布

AB 111031)の一部を含めた。得られた塩基配列のアライメントには Clustal W⁶²⁾を用いて、その変異からハプロタイプを定義した。

遺伝子系統樹の作成は PAUP 4.0b10⁶³⁾を用い、最節約法により行った。ハプロタイプネットワーク樹は TCS 1.13⁶⁴⁾を用いて作成した。系統樹のクラスターの信頼性についての評価は、1000回のブーツストラップ⁶⁵⁾によって行った。個体群内の遺伝的変異はハプロタイプ多様度と塩基多様度⁶⁶⁾を Arlequin version 3.01⁶⁷⁾により解析した。個体群間での遺伝的分化を調べるために、Arlequin version 3.01⁶⁷⁾を用いて固定指数 *F_{st}* を個体群間で求め、その有意性の検定を 100,000 回の無作為化検定によって行った。琵琶湖水系とその周辺のイワナ個体群間で遺伝的異質性について AMOVA⁶⁸⁾により、予想される系統地理的構造を検定した。つまり、イワナは冷水域に適応しているので、分布の南限付近では標高が高い水域に分

布が限られること¹³⁾から、琵琶湖水系に属する4つの山系(野坂・比良・伊吹・鈴鹿山系)の地理的な位置に基づき、個体群をこれら4地域に分類した。

結果

系統関係とハプロタイプの地理的分布: Yamamoto et al. は、ミトコンドリア DNA シクローム *b* 領域 557bp を解析し、Hap-1 から Hap-29 まで合計 29 個のハプロタイプを決定した⁹⁾が、本研究では 195 個体についてその 525bp を解析し(表 3-2)、Yamamoto et al. のデータを合わせて解析した。本研究の 195 個体と Yamamoto et al. の 29 個のハプロタイプの 525bp の中での変異サイトは 31 個(5.9%)で、26 個(変異サイトのうち 84%)は 3 番目のコドンの位置、3 個(10%)は 1 番目のコドンの位置、2 個(6%)は 2 番目のコドンの位置であった。本研究では、Yamamoto et

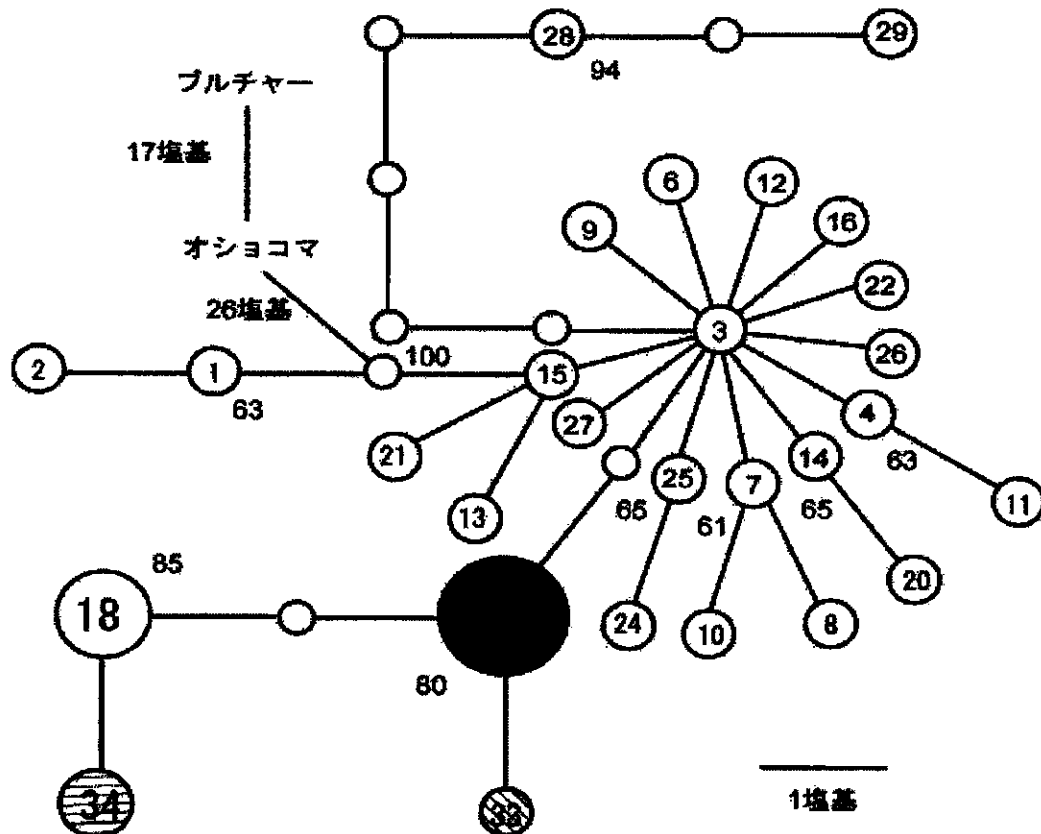


図3-2 本研究の野生イワナ16個体群と日本全国イワナ50個体群で得られたハプロタイプネットワーク樹(Yamamoto et al., 2004a)。オショコマとブルチャーを外群とする。系統樹の数値はブーツストラップ値を示す。円の大きさは、ハプロタイプの相対量を示す。

al. による解析よりも解析範囲が短かったため、Yamamoto et al. の Hap-3 は Hap-5 と、Hap-19 は Hap-17 と、Hap-25 は Hap-23 と区別がつかなかった。従って Yamamoto et al. の 29 個ハプロタイプから、26 個のハプロタイプを再定義した。本研究では 2 個の新しいハプロタイプが見つかった

が、Kubota et al. は、利根川水系において 3 つの新しいハプロタイプ (Hap-30、31、32) を報告した⁶¹⁾ ので、本研究の新しいハプロタイプを Hap-33、Hap-34 と名付けた。

26 個の再定義したハプロタイプと、新たなハプロタイプ (Hap-33、Hap-34)、オシヨロコマ、ブ

表 3-1. ミトコンドリアDNAシーケンス分析を行った標本.

採集地点 個体群	採集年月	標本個体数
琵琶湖西部流入河川		
知内川	2004. 7	11
百瀬川	2002. 6	14
石田川 A*	2003. 3	13
石田川 B	2004. 2	12
安曇川 A*	2003. 3	13
安曇川 B	2004. 3	13
鴨川	2004. 3	13
琵琶湖東部流入河川		
高時川*	2003. 6	12
草野川	2003. 9	13
姉川*	2002. 6	11
犬上川	2003. 9	11
愛知川	2002. 6	12
野洲川*	2003. 3	12
日本海流入河川		
天増川(北川水系)	2004. 6	12
五位川(笙の川水系)	2004. 7	10
太平洋流入河川		
藤子川(揖斐川水系)	2004. 7	13

表3-2. 琵琶湖水系とその周辺水域のイワナ195個体のミトコンドリアDNAチトクロームb領域525bp. シーケンスの変異。ハプロタイプの名称はYamamoto et al., (2004a)の命名に従う。塩基の位置はYamamoto et al.,(2004a)のHap-1, DDBJ, EMBLと Gene Bank のaccession number AB 111

ハプロタイプ	塩基の位置								
	31	103	184	211	214	254	280	313	328
Hap-1	T	C	G	A	T	C	A	C	G
Hap-18	C	A	A	.	C	T	.	T	A
Hap-19,17*	.	A	A	.	C	T	.	.	A
Hap-33	.	A	A	.	C	T	G	.	A
Hap-34	C	A	A	C	C	T	.	T	A

*Hap19 は, Yamamoto et al., (2004a)の Hap17と同じ。
本研究で発見された新しいハプロタイプは黒字で示す。

ルチャーを外群とした最節約系統樹(MP)では、信頼度の高い(CI=0.903)3つの樹が得られた。3つの樹は、Hap-9、Hap-12、Hap-28、Hap-29の位置だけが違った。しかし、それらのハプロタイプは本研究での琵琶湖水系とその周辺水域では検出されなかった。従って、その樹の一つを図3-2に示す。2つの新しく発見されたハプロタイプ(Hap-33、Hap-34)とHap-18は、Hap-19から派生したハプロタイプであり、Hap-19から1から3塩基置換していた。

琵琶湖水系とその周辺水域の195個体では合計4つのハプロタイプが検出された(図3-1)。本研究の16個体群で検出された4つのハプロタイプの塩基置換率は0.19-0.76%であり、平均0.44%であった。本研究で、最も多く発見されたHap-19は、琵琶湖水系で広く検出され、琵琶湖水系で北限にあたる高時川から、南限にあたる野洲川でも検出された。西部流入河川では百瀬川、安曇川A、安曇川B、鴨川が、日本海流入河川では、天増川がHap-19に固定されていた。一方で、2番目に多く発見されたHap-18は主に北部流入河川で見られた。西部流入河川では知内川、石田

川A、石田川Bが、日本海流入河川では五位川がHap-18に固定されていた。Hap-19とHap-18は東部流入河川の4個体群でともに検出された。一方で、3番目に主要であったHap-34は、伊吹山系の東西(琵琶湖水系側と岐阜県側)に位置する3個体群にのみ検出され、太平洋流入河川である藤子川ではHap-34に固定されていた。Hap-33は琵琶湖水系では南限の個体群である、野洲川でのみ検出された。

個体群内の遺伝的変異: 16個体群における各個体群内で検出されたハプロタイプ数は1から3個であった(図3-1;表3-3)。個体群内の遺伝的多様性は、琵琶湖の東西で対照的であった。西部流入河川と日本海流入河川すべての個体群内において遺伝的な変異は検出されなかった($h=0$ 、 $\pi=0\%$)。一方、東部流入河川では高い値を示したが、伊吹山系のすべての個体群($h=0.485-0.590$ 、 $\pi=0.185-0.291\%$)は、鈴鹿山系の個体群($h=0.167-0.327$ 、 $\pi=0.032-0.173\%$)よりも比較的高い多様性を示した。

表3-3. 本研究の個体群におけるmtDNAシトクロームb領域ハプロタイプの分布, ハプロタイプ数, ハプロタイプ多様度, 塩基多様度.

採集地点	採集個体数	それぞれのハプロタイプをもつ個体数				ハプロタイプ数	ハプロタイプ多様度 $h \pm SD$	塩基多様度 $\pi \pm SD$
		18	19	33	34			
琵琶湖西部流入河川								
知内川	11	11	0	0	0	1	0.000±0.000	0.00000±0.00000
百瀬川	14	0	14	0	0	1	0.000±0.000	0.00000±0.00000
石田川A*	13	13	0	0	0	1	0.000±0.000	0.00000±0.00000
石田川B	12	12	0	0	0	1	0.000±0.000	0.00000±0.00000
安曇川A*	13	0	13	0	0	1	0.000±0.000	0.00000±0.00000
安曇川B	13	0	13	0	0	1	0.000±0.000	0.00000±0.00000
鴨川	13	0	13	0	0	1	0.000±0.000	0.00000±0.00000
琵琶湖東部流入河川								
高時川*	12	4	8	0	0	2	0.485±0.106	0.00185±0.00152
草野川	13	5	6	0	2	3	0.590±0.122	0.00249±0.00187
姉川*	11	0	4	0	7	2	0.509±0.101	0.00291±0.00213
犬上川	11	2	9	0	0	2	0.327±0.153	0.00125±0.00117
愛知川	12	2	10	0	0	2	0.303±0.148	0.00173±0.00145
野洲川*	12	0	10	2	0	2	0.167±0.134	0.00032±0.00052
日本海流入河川								
天増川(北川水系)	12	0	12	0	0	1	0.000±0.000	0.00000±0.00000
五位川(笹の川水系)	10	10	0	0	0	1	0.000±0.000	0.00000±0.00000
太平洋流入河川								
藤子川(揖斐川水系)	13	0	0	0	13	1	0.000±0.000	0.00000±0.00000

* 標本は本研究の第2章とKikko et al., (2008a)のサンプルと同じ。

個体群間の遺伝的分化:各個体群間でのペアワイズ *Fst* 値の平均値は 0.50 と高かった。無作為化検定の結果では、約半数 (120 組中 55 組) で有意であった (表 3-4)。AMOVA 解析による遺伝的相違は、個体群内 (24.37%) よりも、地域の個体群間 (47.24%) や、地域間 (28.39%) で大きかった (表 3-5)。

考察

琵琶湖水系のイワナの起源と分散過程: Hap-19 とその派生型である Hap-18 は、広く琵琶湖水系で検出され、隣接する日本海流入河川でも検出されたが、本州の太平洋流入河川では検出されなかった。⁷⁾ Hap-18 は過去の研究では琵琶湖水系の姉川の個体群のみに検出されたが、本研究では、琵琶湖水系だけでなく、隣接する日本海流入河川でも見られた。イワナは極東アジア地域に分布する冷水性のサケ科魚類であることを考慮すると¹⁾、Hap-19 と Hap-18 は琵琶湖水系と日本海側の水系の河川争奪により、隣接する日本海流入河川から琵琶湖北部の流入河川に侵入し、琵琶湖水系全体へ分布を拡大したものと考えられた。実際、分水嶺を越えて、日本海流入河川から琵琶湖水系に侵入定着している他の例としてシマドジョウ *Cobitis taenis* がある。⁶⁹⁾ 松浦⁷⁰⁾ は、琵琶湖水系とその隣接する日本海流入河川の谷中分水界を調べ、この隣接する 2 水系は更新世後期には連結

していたことを示唆している。Yamamoto et al. は、更新世の氷期には、イワナの分布の南限でも温度障壁が河川の下流に下がるため、標高が低い水域でもイワナは生息できたと考察している。⁷⁾ 従って、更新世の氷期に、日本海側から琵琶湖水系に分水嶺をこえて侵入してきた Hap-19 と Hap-18 は、琵琶湖流入河川間の連結だけでなく、琵琶湖を通じた分散により、琵琶湖水系全体に分布を拡大できたのではないかと考えられた。

一方、Hap-34 は伊吹山系の 3 個体群で、Hap-33 は野洲川の個体群でしか検出されず、山系や個体群に特異的であった。従って、Hap-33 と Hap-34 は琵琶湖水系内で生じたか、もしくは太平洋流入河川から分水嶺を越えて琵琶湖水系に侵入してきた可能性が考えられる。伊吹山系と鈴鹿山系の東西間 (琵琶湖水系側と岐阜県側) では、淡水魚の大きな遺伝的分化が報告されている (例えばメダカ⁴⁵⁾; カワヨシノボリ⁴⁶⁾; ギギ類⁴⁷⁾; ハリヨ⁴⁸⁾) ことから、Hap-34 と Hap-33 に関する推論に関しては特に揖斐川水系から、さらに多くの個体群を分析する必要がある。

琵琶湖東部流入河川と西部流入河川における mtDNA 多様性の違い: 西部流入河川の個体群は、東部よりも mtDNA における個体群内の多様性が低かった。安曇川を除く西部流入河川は、東部流入河川よりも河川の長さが短いため、集団サイ

表3-4. 各個体群間での*Fst*値とその検定結果 左下:*Fst*値 右下:検定結果 +:5%有意, -:有意差なし(ボーンフェローニ検定)

	知内川	百瀬川	石田川A	石田川B	安曇川A	安曇川E鴨川	高時川	草野川	姉川	犬上川	愛知川	野洲川	天増川	五位川	
知内川		+	-	-	+	+	+	-	-	-	+	+	+	+	-
百瀬川	1.000		+	+	-	-	-	-	-	+	+	+	-	+	+
石田川A	0.000	1.000		-	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	-
石田川B	0.000	1.000	0.000		+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	-
安曇川A	1.000	0.000	1.000	1.000		-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
安曇川B	1.000	0.000	1.000	1.000	0.000		-	-	-	-	-	-	-	-	+
鴨川	1.000	0.000	1.000	1.000	0.000	0.000		-	-	-	-	-	-	-	+
高時川	0.624	0.297	0.647	0.636	0.285	0.285	0.285		-	-	-	-	-	-	-
草野川	0.503	0.303	0.528	0.516	0.292	0.292	0.292	-0.058		-	-	-	-	-	-
姉川	0.440	0.636	0.468	0.455	0.625	0.625	0.625	0.280	0.146		-	-	-	-	-
犬上川	0.800	0.131	0.815	0.808	0.122	0.122	0.122	-0.032	0.020	0.397		-	-	-	+
愛知川	0.811	0.109	0.825	0.818	0.100	0.100	0.100	0.195	0.219	0.498	0.093		-	-	+
野洲川	0.958	0.013	0.962	0.960	0.007	0.007	0.007	0.242	0.258	0.586	0.088	0.078		+	+
天増川	1.000	0.000	1.000	1.000	0.000	0.000	0.000	0.272	0.280	0.613	0.111	0.091	0.000		+
五位川	0.000	1.000	0.000	0.000	1.000	1.000	1.000	0.612	0.489	0.424	0.791	0.803	0.956	1.000	
藤子川	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.800	0.685	0.328	0.887	0.875	0.974	1.000	1.000

ズが少ない。そのために遺伝的浮動の影響を受けて、遺伝的多様性を喪失したと考えられる（本研究の第4章）。一方、イワナは冷水域に適応しているので、分布の南限付近では標高が高い水域に分布が限られる。¹³⁾しかし、琵琶湖西部にある野坂山系と比良山系における標高500m以上の高地の面積（310km²; 図3-1）は、東部にある伊吹山系と鈴鹿山系（540km²; 図3-1）よりも少ない。従って、琵琶湖西部流入河川の個体群は、後氷期において、東部流入河川の個体群と比べて、より生息場所が減少した結果、個体数が減少し、個体群内の遺伝的多様性が消失したと考えられた。

しかし、そのような個体群内の遺伝的多様性の琵琶湖の東西での違いは本研究の第2章の核ゲノム解析である AFLP 分析からは支持されなかった（湖西の個体群の塩基多様度 0.075-0.119%; 湖東の個体群の塩基多様度 0.067-0.146%）。mtDNA は半数性であり母系遺伝することから、核ゲノムよりも遺伝的浮動の影響を強くうけると考えられている。⁷¹⁾ 実際、個体群サイズが小さいサケ科魚類において、経時変化により、核ゲノムの遺伝子頻度に変動は見られなかったが、mtDNA ハプロタイプは遺伝的浮動の影響により失われたということが報告されている。^{54, 55)}

遺伝的集団構造：平均ペアワイズ F_{st} 値 (0.50) が高いことと、多くの個体群間で F_{st} 値が統計的に有意であることから、個体群間で遺伝的な分化が進んでいることが推測される。本研究では、放流された魚の遺伝的影響を避けるために、琵琶湖

流入河川の源流域で調査を行った。従って、砂防堰堤や滝の上流といった狭い水域では集団サイズが比較的小さく、個体群間での遺伝的交流がほとんどおこらないと考えられる。そのことが原因で、個体群内の遺伝的多様性は減少し、個体群間では遺伝的分化が進んだと考えられる。比較的高い F_{st} 値は、個体群間での移動が妨げられている他のサケ科魚類でも報告されている。^{28, 53, 72)}

琵琶湖水系のイワナの mtDNA の遺伝的変異を AMOVA により分析すると、遺伝的変異は個体群内 (24.37%) よりも、地域の個体群間 (47.24%) や、地域間 (28.39%) で大きかった。地域の個体群間 (47.24%) で遺伝的変異の割合が大きい理由として、個体群間での遺伝的交流がなくなり、集団サイズが小さいことが関連していると考えられる。つまり、分布の南限付近においてはイワナの分布は標高が高いところに限られるため¹³⁾、後氷期の温暖化による琵琶湖の水温上昇に伴い、琵琶湖を通じた分散が起こらなくなったと考えられる。さらに、後氷期には、琵琶湖流入河川の上流部で生息するようになったので、各個体群の集団サイズが小さくなったと考えられる。また、核ゲノム解析である AFLP 法の結果から、琵琶湖水系のイワナ個体群は遺伝的に分化していたので、それぞれの個体群の遺伝的固有性が支持された。⁷³⁾ 以上のように、遺伝様式の異なるミトコンドリア DNA と核 DNA の両解析から琵琶湖水系のイワナ個体群間で遺伝的な分化がみられただけでなく、これらの遺伝的分析を行った個体群間において卵サイズや稚魚期の成長率などの生態学的な違いも報告されている。⁷⁴⁾ さらに、琵琶

表3-5. mtDNAcyt-b領域のハプロタイプ頻度に基づくAMOVA法による琵琶湖水系のイワナ個体群間の遺伝的異質性

変動因	df	平方和	分散成分	全分散に対する割合
地域間	3	40.22	0.195	28.39*
地域の個体群間	12	49.41	0.325	47.24**
個体群内	179	30	0.168	24.37**
合計	194	86.97	0.687	

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$

湖流入河川の姉川水系には特殊な斑紋をもつナガレモンイワナが生息し、その局所個体群を単位とした具体的な保全管理策も提示されている。⁷⁵⁾ 従って、琵琶湖水系のそれぞれの在来イワナ個体群が独自の形質を保持していると考えられるので、各個体群が保全管理の重要な単位であることが示唆された。

分布の辺境に分布する、河川の源流域の孤立化した水域に生息する河川型のサケ科個体群は、種内の遺伝的多様性の保全のために重要であり、保護・保全する必要がある。⁷⁶⁾ 同様に、琵琶湖水系のイワナも、分布の南限付近の河川の源流域に生息することから、保全する価値のある個体群と考えられる。しかし、聞き取り調査の結果からは、養殖イワナの放流歴がなく、在来イワナ個体群が生息していると推定された個体群の中にも、放流イワナに由来すると考えられるハプロタイプが検出されたことから、そのような場所においても、過去に養殖イワナの移植放流が行われたと考えられた(亀甲ほか、未発表データ)。従って、今後は在来イワナ個体群が生息する源流域への養殖イワナの放流は控えることが重要である。

今後琵琶湖水系のイワナの遺伝的個体群構造をより詳細に明らかにするためには、各採集地点についてサンプル数を増やしmtDNAレベルでの解析を進めるほか、マイクロサテライト多型解析などのさらに感度の高い手法の導入が必要と思われる。

第4章 琵琶湖水系のイワナの遺伝的変異と推定集団サイズの関係

背景と目的

第2章と3章の結果から、琵琶湖流入河川の各個体群が遺伝的な特徴を保持していることが明らかになったので、その個体群を単位とした保全管理が必要であることが示された。しかし、各個体群の遺伝的多様性は低いレベルにあることが示されたことから、生残率や繁殖率、そして病気に対する抵抗性といった適応度が減少している

可能性がある。従って、各個体群の長期的な存続を目的としてさらなる適応度の減少を防ぐために、個体群内に十分な遺伝的変異を維持する必要があり、遺伝的変異に関係する要因を検討することは不可欠であると考えられる。

第3章の琵琶湖水系とその周辺の16個体群のミトコンドリアDNAシーケンス分析から、更新世の氷期にイワナは日本海流入河川から河川争奪により琵琶湖北部の流入河川に侵入し、その後琵琶湖水系全体に分布を拡大したことが示唆された。しかし、後氷期の温暖化による琵琶湖や流入河川における水温の上昇に伴い、冷水性魚類であるイワナは流入河川の上流部に生息するよう

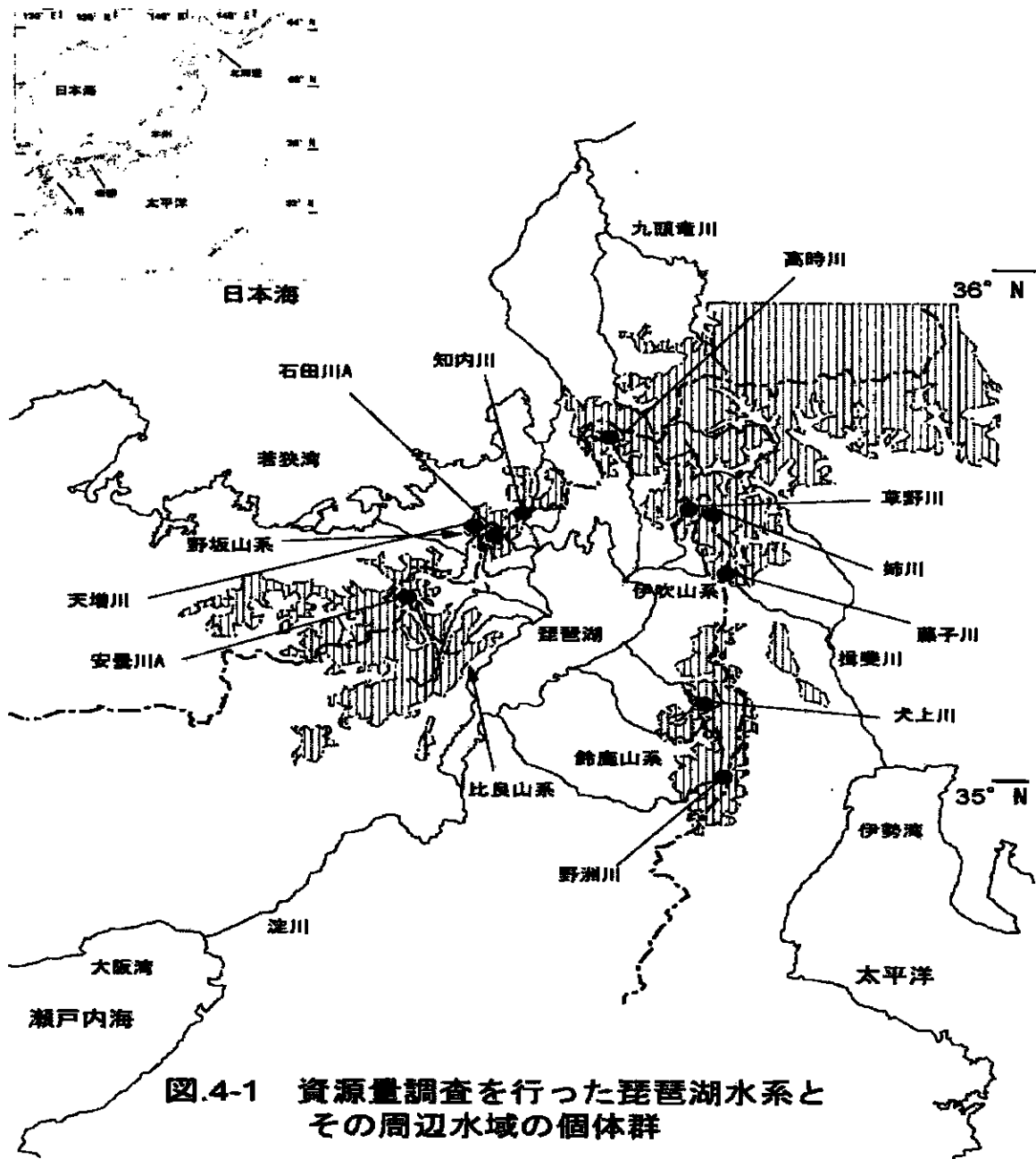


図4-1 資源量調査を行った琵琶湖水系とその周辺水域の個体群

になったため、個体群間で遺伝的分化が進んだと推定された。興味深いことに、琵琶湖西部と周辺水域のすべての個体群はそれぞれ特定のハプロタイプへ固定されていたが、琵琶湖東部の個体群はハプロタイプを2個から3個もっており、前者が後者よりもmtDNAの遺伝的多様性が低いことが示された。琵琶湖の東西の個体群間において、個体群内の遺伝的多様性が異なったのは、分布の形成過程に関わる歴史的な要因か、現在の個体群の集団サイズの違いなどの生態学的な要因にもとづくと考えられる。たとえば、歴史的な要因としては、琵琶湖西部と周辺水域の個体群は、後氷期の温暖化においてボトルネックをうけて、遺伝的多様性を喪失した可能性が考えられる。しかし、ボトルネックなどの歴史的イベントがおきたことを検証することは難しいので、ここでは生態学的な要因に関連する現在の推定集団サイズとイワナが生息する生息域の広さを調べることで、個体群内の遺伝的変異に関連する要因を推測する。

本章では、琵琶湖水系とその周辺水域のイワナ10個体群の遺伝的多様性と現在の推定集団サイズの関係、並びに推定集団サイズと生息域の広さの関係を調べた。目的は、個体群内の遺伝的多様性に影響する要因を明らかにすることである。結果に基づき、分布の南限付近に生息する琵琶湖水系の在来イワナ個体群の保全の目安となる推定

集団サイズと生息域の広さを提言する。

材料と方法

サンプリング: 調査は砂防堰堤や滝の上流に位置する琵琶湖西部流入河川の3支流(安曇川、石田川、知内川)、琵琶湖東部流入河川の5支流(野洲川、犬上川、姉川、草野川、高時川)、日本海流入河川の1支流(天増川)、太平洋流入河川の1支流(藤子川)で行った(図4-1;表4-1)。それぞれの河川でイワナが生息している支流の長さ(潜在的な生息域の広さの指標)は、下流からの魚類の遡上が困難である砂防堰堤や滝から上流に、イワナが明らかに生息できないと考えられる地点までか、2万5千分の1の地形図上で、砂防堰堤や滝から最も上流にある水線の位置までとした。

各支流における集団サイズは鱗を切除したピーターセン法による、標識再捕を行うことにより推定した。⁷⁾ イワナの採捕は2005年5月から10月にかけて、エレクトロフィッシャー(スミス・ルート社、モデル12)を用いて6つの支流(知内川、安曇川、天増川、藤子川、犬上川、野洲川)全域において行い、標準体長をmm単位で計測した。標準体長100mm以下の個体は採捕率が低いので¹²⁾、個体数の推定は、1歳以上と考えられる

表4-1. 2005年に琵琶湖水系とその周辺水域の10個体群で、ピーターセン法により推定された個体数と密度

採集地点*	支流の長さ(m)	調査区間(m)	1回目 捕獲個体数	2回目 捕獲個体数	再捕個体数	再捕率(%)	推定個体数 個体数±標準誤差	推定密度 (推定個体数/100m ²)
琵琶湖西部流入河川								
知内川	370	370	28	14	6	42.9	61.1±27.4	7.5±3.4
石田川A**	1250	1250	26	27	12	44.4	57.2±16.1	4.2±1.2
安曇川A**	1500	1500	31	27	22	81.5	36.7±3.3	1.8±0.2
日本海流入河川								
天増川(北川水系)	1000	1000	38	34	20	58.8	64±11.7	2.5±0.4
太平洋流入河川								
藤子川(揖斐川水系)	350	350	22	22	7	31.8	62.3±26.6	9.7±4.2
琵琶湖東部流入河川								
高時川	1750	1750	15	10	5	50.0	24.1±7.9	6.9±2.3
草野川	3600	3600	81	59	34	57.6	139.6±22.4	7.7±1.2
姉川	1600	1600	18	19	7	36.8	46.5±18.3	2.9±1.1
犬上川	590	590	36	40	21	52.5	68.0±12.2	6.6±1.2
野洲川	400	400	24	16	5	31.3	57.3±28.5	5.5±2.7

*第3章でサンプリングした個体群と一致する。

**イワナとアマゴが同所的に生息していた河川。

標準体長 100mm 以上の個体についてのみ行った。各支流における個体数密度は、推定された個体数を支流の水表面積で除することにより推定した。支流の水表面積は、支流の長さ×平均流れ幅を乗じることにより推定した。

支流全域において、エレクトロフィッシャーによりイワナの採捕をするのが困難と考えられる4支流（石田川、高時川、草野川、姉川）にお

いては、支流内に 200—490m の調査区域を設定し、その区域内でイワナの採捕を行った。調査区域内の個体数や密度の推定は上記と同様に行った。支流全域における個体数の推定は、調査した支流内におけるイワナの生息密度が大きな変動を示さない（亀甲ほか、未発表データ）ことから、調査区域内の推定された生息密度に支流の水表面積を乗じることにより求めた。

(A)

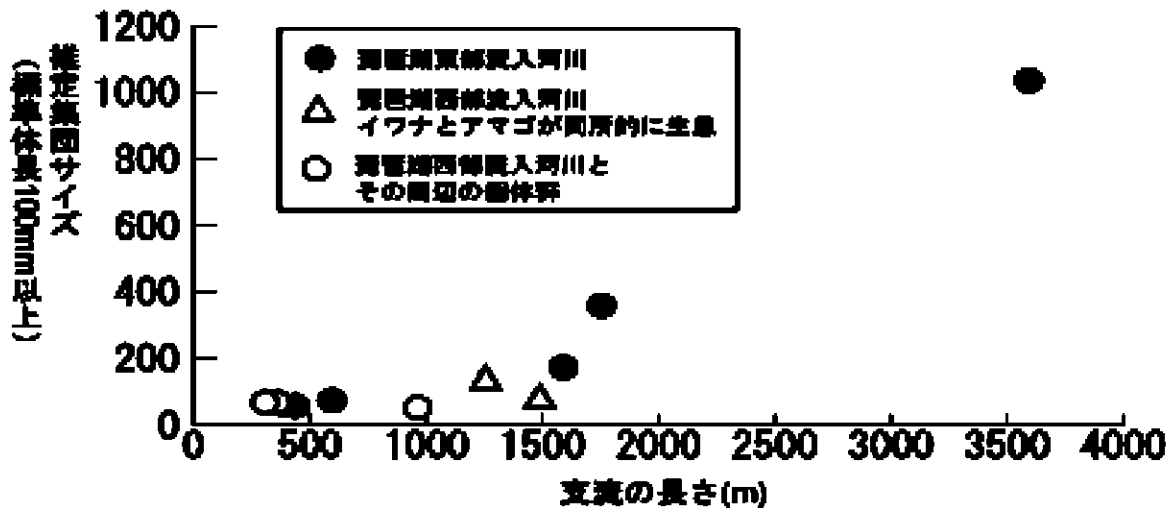


図4-2 (A) 在来イワナ個体群が生息している支流の長さ (m) と推定集団サイズの関係

(B)

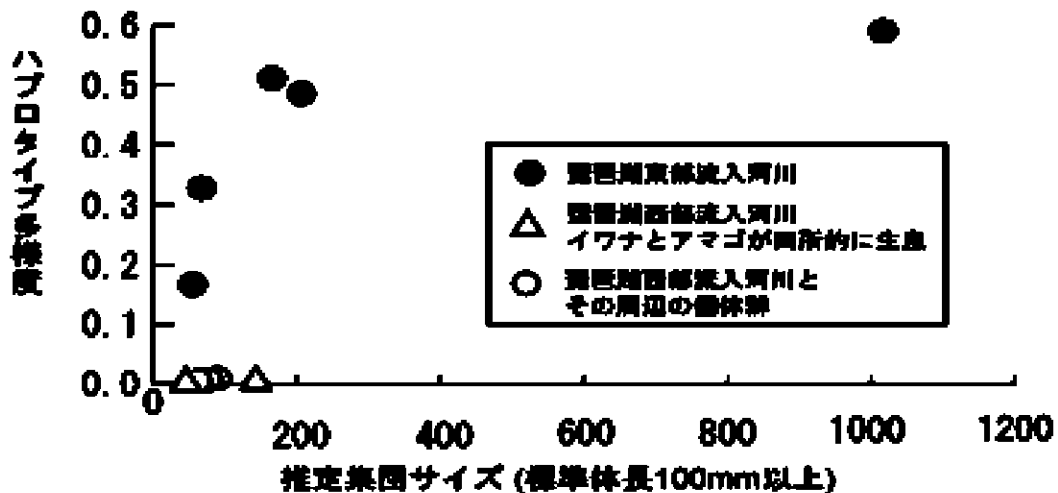


図4-2 (B) 在来イワナ個体群の推定集団サイズとハプロタイプ多様度の関係

ミトコンドリアDNAシトクロームb領域の遺伝的変異は、琵琶湖水系とその周辺水域の個体群の先行研究からのデータを用いた(本研究の第3章)。各個体群の遺伝的変異は、ハプロタイプ多様度により評価した。²⁷⁾次に、推定した集団サイズとイワナが生息している支流の長さの関係、及びハプロタイプ多様度と推定した集団サイズの関係調べた。

結果及び考察

推定集団サイズと支流の長さの関係: 標準体長100mm以上の個体数は、それぞれの支流や調査区域において24.1個体から139.6個体と推定され、密度は100m²あたり10個体以下と推定された(表4-1)。支流の長さが1000m以下では、支流の長さから推定集団サイズの間に関連は見られず、推定集団サイズは100個体以下であったが、支流の長さが1000m以上では、安曇川の個体群を除き、支流の長さが長くなるにつれて、推定集団サイズは増加する傾向が見られた(Spearman's $r = 0.6727$, $P = 0.0436$; 図4-2 (A))。Morita and Yokota は、モデルにより砂防堰堤により分断化されたイワナ個体群の集団存続可能性解析(PVA)を行い、河川残留型のイワナ個体群が100年間存続するのに必要な最小存続集団サイズ(MVP)は、250個体であると報告している。⁷⁸⁾以上のことから、支流の長さが1000m以下の隔離された水域では、長期間存続するのに必要な最低限のイワナ個体数を維持できなかったと考えられる。その原因としてそのような小さな支流では、河川性サケ科魚類にとって重要である深い淵などの生息環境が不足していることが関係していると考えられる。⁷⁹⁾一方、調査した個体群では、安曇川の個体群においてのみ、イワナとアマゴ(*Oncorhynchus masou ishikawae*)が同所的に生息していた。アマゴはイワナよりも種間競争において優位である¹²⁾ことから、隔離された狭い生息域でアマゴとイワナの種間競争が激しくなったため、安曇川のイワナ個体群の集団サイズが減少した可能性が考えられた。

ハプロタイプ多様度と推定集団サイズの関係: 琵琶湖東部流入河川では、推定集団サイズが増加するにつれて、ハプロタイプ多様度も増加する傾向があり(Spearman's $r = 1$, $P = 0.0445$; 図4-2 (B))、推定集団サイズが200個体以下ではハプロタイプ多様度が急速に低下した。このことは、個体数が200個体以下の小集団においては、遺伝的浮動の影響を強くうけて、ハプロタイプ多様度が急速に失われることを示唆している。一方で、琵琶湖西部流入河川とその周辺の河川では、推定集団サイズに関わらず、ハプロタイプ多様度はゼロであった。本章の背景と目的で述べたように、琵琶湖東部流入河川の個体群よりも琵琶湖西部流入河川とその周辺の河川の個体群のハプロタイプ多様度が低いのは、分布の形成過程に関わる歴史的な要因か、現在の個体群の集団サイズなどの生態学的な要因にもとづくと考えられる。前者と後者において、推定集団サイズが同じレベル(約60個体)である個体群においては、後者のほうが前者よりもハプロタイプ多様度は低かったことから、後者のハプロタイプ多様度は歴史的な要因を大きくうけていることが示唆される。以上のことから、琵琶湖東部流入河川では、後氷期以降、ボトルネックを経験せずに、比較的大きな個体群を維持してきたので、個体群内の遺伝的変異は現在の集団サイズと正の相関があったと考えられる。対照的に、琵琶湖西部流入河川と周辺の水域では、後氷期以降、個体数が大きく減少しボトルネックを経験したために、個体群内の遺伝的変異を失い、そのために遺伝的変異と現在の集団サイズに関連がみられないと考えられる。

多くの生物の種内や種間において、集団サイズと遺伝的変異との正の相関が報告されているが²⁷⁾、本研究の結果から、両者の正の相関は、琵琶湖東部のイワナ個体群においてもあてはまると考えられる。同様に、生息域の広さと遺伝的多様性の正の相関は他の淡水魚でも報告されている。^{80, 81)}しかし、琵琶湖西部とその周辺水域のイワナ個体群のように、ボトルネックなどの歴史的イベントを経験した場合は、遺伝的変異と集団サイズに相関は不明である。

分布の南限に生息する在来イワナ個体群保全への提言：本章の結果から、分布の南限付近に生息する隔離された在来イワナ個体群のうち、遺伝的変異が低い集団サイズが 200 個体以下や支流の長さが 1000m 以下の河川に生息する個体群では、長期的に存続する進化的な能力が低いことを示唆している。モデルに基づく分析では、本州中央部の富士川水系に生息する河川型イワナが存続するのに最低限必要な流域は 1.01km²であるが⁸⁾、分布の北方である北海道に生息する河川残留型のイワナが存続するのに最低限必要な流域は 2.3km²である。⁸²⁾ これらの結果は、イワナ個体群が長期的に存続するのに必要な生息域の広さが、分布の南部と北部では異なることを示唆している。従って、分布の南限付近に生息するイワナ個体群が長期的に存続するには、最低限の保全目標として、集団サイズを 200 個体以上に、支流の長さを 1000m 以上に維持することを提案したい。

このように、後氷期における温暖化により、冷水性魚類であるイワナが受けた影響は、琵琶湖の東西で大きく異なることが示唆された。さらに、イワナの分布の南限付近に生息する琵琶湖水系の各個体群が、長期的に存続するのに最低限必要な集団サイズや生息域の広さが明らかになった。遺伝的変異の消失に伴い、実際に個体の適応度が減少している可能性について、今後各個体群の動態を追跡していく必要があると考えられる。

第 5 章 河川型イワナ個体群間の卵サイズ変異

背景と目的

本研究の第 2 章、第 3 章、第 4 章から、琵琶湖水系のイワナは氷期に日本海流入河川から琵琶湖水系に侵入し、分布を拡大した可能性が示された。さらに気候が温暖化した後氷期には、琵琶湖流入河川の上流部に生息するようになったと考えられた。後氷期以降現在に至るまでの約 1 万年間、生息環境としては大変厳しいと考えられる分布の南限付近において、イワナが存続できたのは、

各個体群が河川ごとに適応的に進化した可能性が考えられる。従って、各個体群はその生息環境に適応的な形質を保持していることが予想される。生息環境への適応的な形質としては、魚類では母親の適応度に直接関係する卵サイズの変異が議論の対象にされることが多い。⁸³⁾ 多くのサケ科魚類においても、個体群間で卵サイズに変異があることが知られており、それぞれの生息環境への適応現象であるとされている。⁸⁴⁻⁸⁷⁾ 本研究で明らかになった保全すべき個体群間において、重要な繁殖形質である卵サイズに変異があり、その適応的な意義が明らかになれば、それらの個体群を保全する意義もさらに高まると考えられる。

イワナに関しては、個体群内の卵サイズ変異が幾つか報告されている。例えば、河川残留型と降海型の雌が共存する河川において、両者の間で体サイズと卵サイズの間に関係が異なる、つまり、同じ体サイズなら河川残留型の卵サイズが大きい。⁸⁸⁾ さらに、イワナは個体群内においても卵サイズに変異があり、稚魚期の成長が良い個体は、親になったとき小さい卵を多く産む。⁸⁹⁾ このことから、イワナは稚魚期に経験した環境に応じて可塑的に繁殖資源を分割していると読みとることができ、適応的な表現型可塑性として理解されている。⁸⁹⁾ しかし、これまでのイワナの卵サイズに関する研究は、個体群内での研究が中心であり、個体群間での卵サイズ変異に関する研究は、ほとんど行われていない。⁹⁰⁾ そこで、本章においては、分布の南限にあたる琵琶湖水系とその周辺水域に生息する河川型のイワナ個体群間において、重要な繁殖形質である卵サイズに変異がみられるかどうかを検証し、その適応的意義を考察することを目的とした。

材料と方法

調査場所：調査を行った 7 河川（琵琶湖流入河川；知内川、高時川、草野川、芹川、犬上川、日本海流入河川；天増川、太平洋流入河川；藤子川）を含む琵琶湖水系とその周辺水域のイワナの遺伝的集団構造を解析した結果、個体群間で遺伝的な分化が進んでいることが示された。^{73, 91)} 従って、卵サイズの調査を行った 7 個体群は、地理的

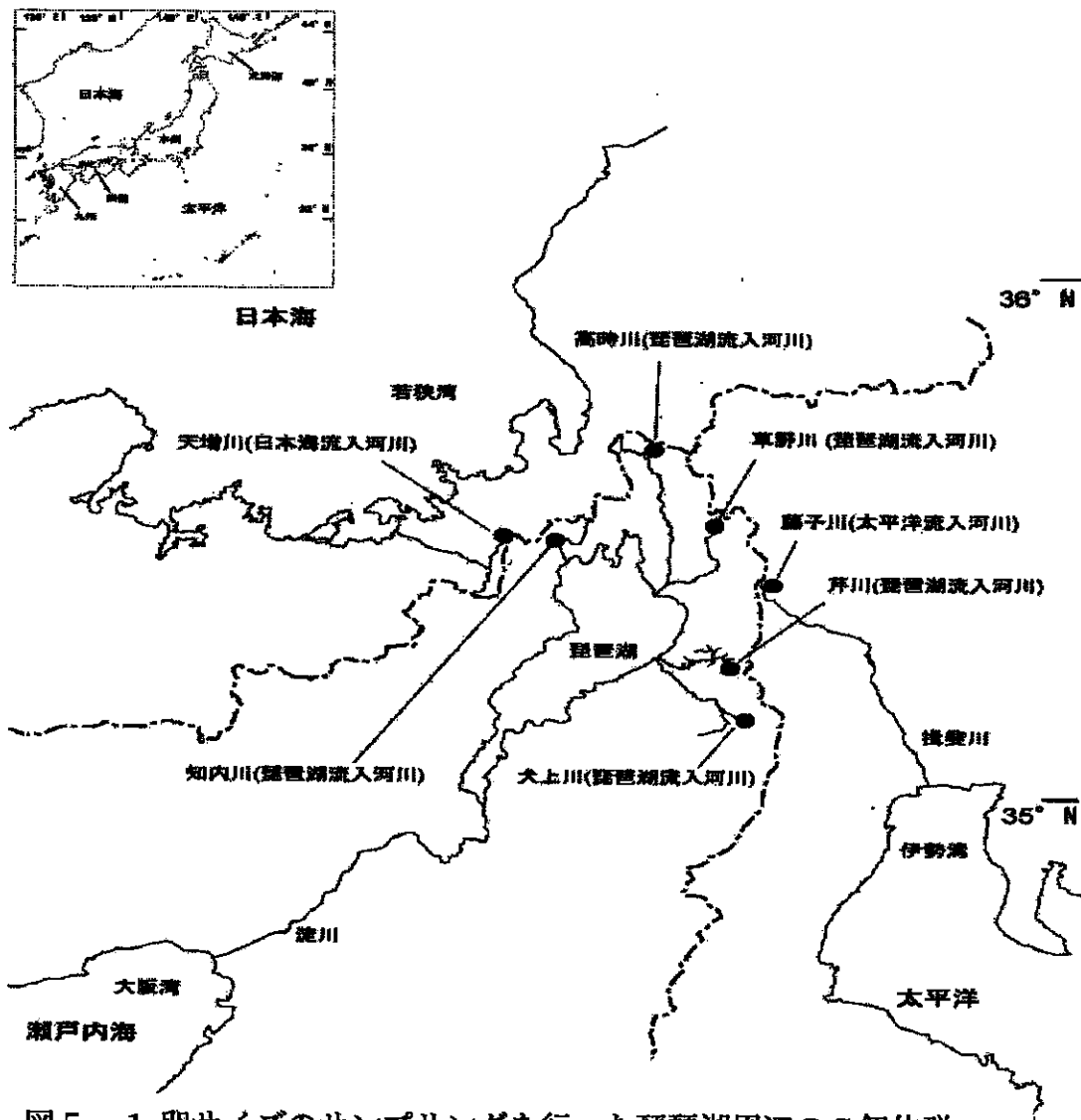


図5-1.卵サイズのサンプリングを行った琵琶湖周辺の7個体群

に近接しているにも関わらず、遺伝的な交流は起こっていないことから、自然選択をうける機能的単位としてみなすことができる(図5-1;表5-1)。調査水域にはイワナ以外の他の魚類は生息しておらず、これらの水域は下流からの魚類の遡上が困難な砂防堰堤や滝の上流の隔離された水域である。これらの水域は、これまで養殖イワナの放流歴がないことから、採捕した個体はすべて在来イワナ個体群であると見なした。イワナの採捕は産卵期間中である2005年10月28日から11月4日に河川ごとに1日か2日かけて、エレクトロフィッシャー(スミス・ルート社、モデル12)を用いて、それぞれの調査水域で行った。

方法: 採捕したイワナは、2-フェノキシエタノール(200-300ppm)で麻酔し、標準体長(mm単位)、

体重(g単位)を測定した。性別は二次性徴から判別し(婚姻色、体の形、下顎の形態)、成熟した雌個体の腹部を軽く押して排卵した卵を10個のみ、5%のホルマリンに固定した。個体識別するために、個体ごとに頭部にイラストマー標識(ノースウェストマリーテクノロジー)を色の組み合わせを変えて6色打った。麻酔から覚めた後、すべての個体を元の地点に再放流した。Fleming and Ng²²⁾の方法に従い、サンプリングした10個の卵の湿重量(mg)を計測した。10個の卵の平均湿重量はその個体の卵サイズとして比較的信頼できる値であること(同一個体内における卵サイズ変異の変動係数は3.18-6.75%)²²⁾から、次のように計算した。

卵サイズ(mg) = 卵10個の湿重量(mg) / 10
サケ科魚類では、大きい雌ほど卵サイズも大き

表5-1.河川型イワナ7個体群における再生産関連形質(平均値±標準偏差)

同一個体群内における標準体長と卵サイズの回帰直線 $\log_{10}(\text{卵サイズ}) = a + b \log_{10}(\text{標準体長})$

個体群	雌親の 個体数	標準体長(mm)	体重(g)	卵サイズ(mg)	a	b	r
犬上川	31	127.4±20.3	35.7±18.8	52.9±11.7	0.32	0.66	0.502**
知内川	21	151.2±22.7	61.7±30.2	43.6±11.4	-0.4	0.93	0.592**
天増川	19	157±25.8	64.3±32.6	53.7±14.6	-1.17	1.31	0.774**
芹川	24	143.4±17.2	49.2±17.9	60.8±14.6	-1.39	1.47	0.753**
高時川	20	130.1±16.2	35.9±17.1	52.8±14.4	-0.22	0.91	0.392 ns
草野川	18	151.6±27.6	56.3±40.6	55±14.8	-0.91	1.21	0.720**
藤子川	19	169.6±24.1	72.7±34.4	55.3±12.2	-0.41	0.97	0.667**

ns, $p > 0.05$; ** $p < 0.01$

くなることが知られている。^{84-89, 93)} 従って、卵サイズの変異は体サイズの増加に伴う変異を反映している可能性がある。相対成長による調整を行うことで、体サイズに関わらず、特定の形質を標準化することができ、その形質を個体群間で比較することができる。^{84, 85, 87, 94)} 従って、異なる体サイズを示す個体群の卵サイズを比較するために、卵サイズを以下のように標準化した。標準化の方法は Ihssen et al.⁹⁴⁾ の下記の式に従った。

$$C_t = C_o \times (L/L_o)^b$$

C_t は標準化した卵サイズ、 C_o はその個体の実測値の卵サイズ、 L は全個体の平均標準体長(145.51mm)、 L_o はその個体の実測値の標準体長、 b は共分散分析により求めた $\log C_o$ と $\log L_o$ の回帰係数であり、1.027 である。分散分析(ANOVA)を用いて、個体群間の標準化した卵サイズを比較し、シェッフエの多重比較を行った。

結果

個体群内の卵サイズ変異: 平均標準体長は犬上川の127.4mmから、藤子川の169.6mmまでであった(表5-1)。平均体重は犬上川の35.7gから、藤子川の72.7gまでであった。標準化する前の平均卵サイズは知内川の43.6mgから芹川の60.8mgであった。同一個体群内における、標準体長と卵サイズの回帰直線では、7個体群中6個体群にお

いて有意な正の相関があった($p < 0.05$; 表5-1)。

個体群間の卵サイズ変異: 個体群間の比較では、標準化した卵サイズにおいて有意に異なった($F_{6, 145} = 12.67$, $p < 0.0001$)。芹川と犬上川は共に、高時川と草野川を除く他の個体群と、有意に卵サイズが異なったが($p < 0.02$)、両者には有意差がなかった($p = 0.999$)。高時川は、藤子川と知内川と有意に異なった($p < 0.043$)。残りの組み合わせには、有意差がなかった($p = 0.149$)。ギンザケ(*Oncorhynchus kisutch*)の個体群間の卵サイズを比較した Fleming and Gross は、緯度が高くなるほど卵サイズが小さくなる傾向がある⁸⁴⁾ことを示し、このギンザケ個体群間でみられた卵サイズ変異は孵化時の水温に関係があることを示唆した。本研究のイワナ個体群においては、水温データは得られなかったため、卵サイズと各個体群の緯度、経度、標高、そして水温の指標として $\text{水温} = 56.364 - 1.120 \times \text{緯度} - 0.005 \times \text{標高}^{13)}$ との相関を分析した。標準化した卵サイズと、個体群の位置する緯度($r = -0.401$, $N=7$)、経度($r = -0.044$, $N=7$)、標高($r = 0.271$, $N=7$)、水温の指標($r = 0.218$, $N=7$)との間に相関はなかった。一方で、調査時での標準体長100mm以下の個体(当歳魚)の平均標準体長は、標準化した卵サイズとの間には負の相関があった(図5-2; $r = -0.845$, $N=7$, $p = 0.017$)。

考察

10～11 月中における雌親の排卵状況は調査した個体群間でほぼ同じであり、さらに産卵活動も10月下旬から11月上旬とほぼ同じ時期であった(亀甲ほか、未発表データ)ので、調査した個体群間における産卵時期はほぼ同じ時期であると考えられる。従って、調査時における当歳魚の標準体長は、稚魚期における成長率の指標としてみることができる。サケ科魚類では、稚魚期において成長がよかった雌は、親になったとき小さい卵を多く産むことが知られており、これは、稚魚期における成長条件に応じた適応的な表現型可塑性と考えられている。^{89, 95-97)} 同様に、サクラマス (*Onchorhynchus masou*) 個体群間において成長率と卵サイズとの間に負の相関があることが知られており、餌料環境と水温に関係した成長率が

個体群間で異なるため、卵サイズと卵数に変異が見られたとされている。⁸⁷⁾ 以上の結果から、本研究で見られたイワナ個体群間における卵サイズ変異は、河川間での異なる環境条件下において、母親の適応度を高める適応的なものと考えられることができる。つまり、本研究においては、卵数は調べていないものの、稚魚期の成長条件が良い河川では、小さい卵を多く産むことが雌親の適応度を上げることに、逆に稚魚期の成長条件が悪い河川では、大きい卵を少なく産むことが雌親の適応度を上げることになるかと推測される。本研究における結果は、卵サイズと卵数との間にトレードオフの関係が成立するとすれば、環境が悪ければ大きな卵を、その逆の環境では小さな卵を産むと予測される Sibly et al.⁹⁸⁾ のモデルの結果と一致する。一方、成長率と卵サイズにそのような関係がみられない例^{99, 100)} もある。

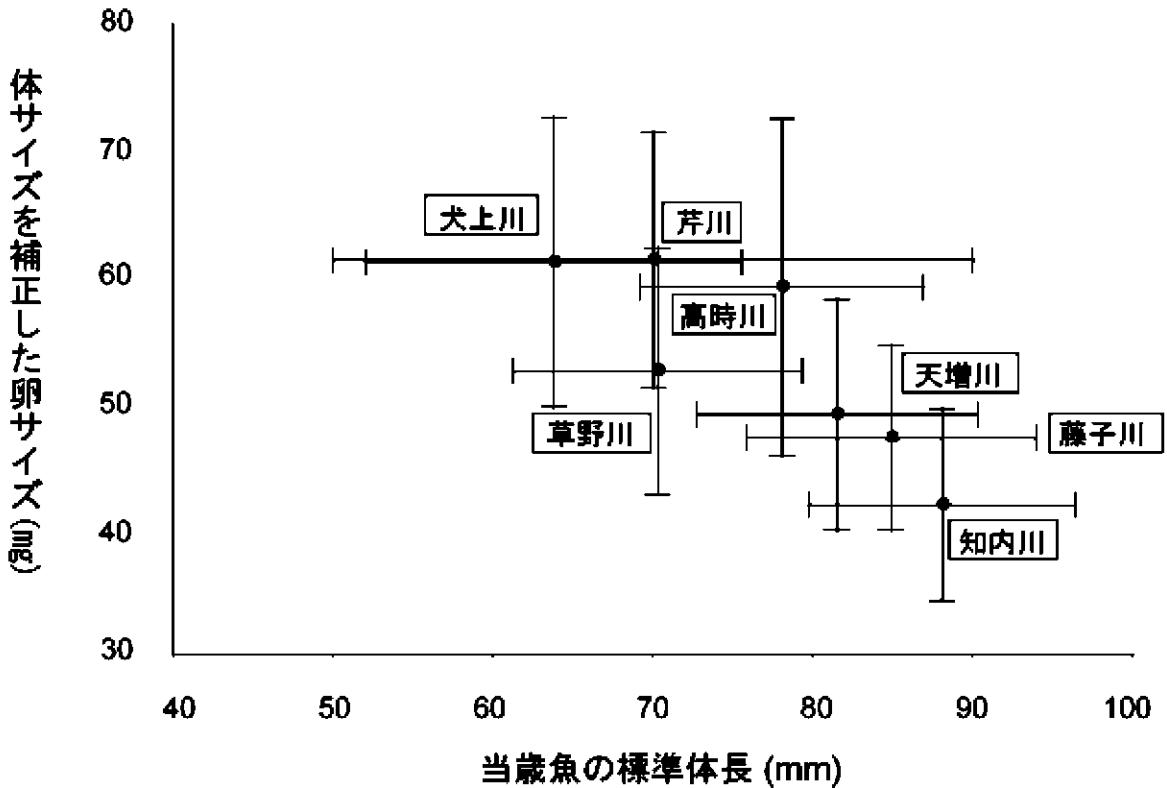


図5-2.河川型イワナ7個体群における当歳魚の標準体長と体サイズを補正した卵サイズの関係

河川型イワナ個体群における卵サイズに、変異があることを示した本研究は、イワナの生息環境は地理的に近接していても、その環境条件は大きく異なるということを示唆している。本研究においてみられたイワナ卵サイズの変異は、異なる環境条件への表現型可塑性だけでなく、地域特異的な適応によって生じた遺伝的な違いによる可能性も考えられる。地域特異的な適応であるかどうかを検証するには、同一環境条件で飼育する¹⁰⁾などの更なる調査が必要である。本研究で調査した河川型イワナ個体群は、本研究の第2章と第3章から遺伝的に分化しており、河川間での遺伝的交流もほとんど起こらないと考えられていることから、それぞれの個体群を保全管理の単位としてみなす必要があると考えられる。卵サイズのような適応的な形質においても、個体群間で遺伝的な分化が認められれば、さらにそれぞれの個体群を保全する意義が高まると考えられる。従って、本研究で見られた卵サイズの違いが遺伝的な基盤に基づくと示すことは、次の重要な課題といえる。一方で、各個体群の餌条件や水温などの環境条件は検討されていない。従って、さらに調査河川数を増やして、卵サイズと餌条件や水温などの環境条件との関係を確認する必要がある。

第6章 琵琶湖流入河川姉川水系

支流に生息する特殊斑紋イワナ

(ナガレモンイワナ) の出現率と 流程分布

背景と目的

本研究の第2章、第3章、第5章において、琵琶湖水系のイワナは河川ごとに遺伝的に特徴があり、さらにそれぞれの生息環境に適応し、独自に進化してきたことが示された。従って、河川

ごとのイワナが保全管理の単位として重要であり、その生息状況に応じた保全管理策を講じる必要があると考えられる。しかし、すべての個体群の生息状況を把握することは大変労力がかかるので、過去に生息状況が報告されている代表的な琵琶湖水系の在来イワナ個体群の現在の状況をまず把握し、過去と比較することにより、その個体群の保全管理策を考察する。その琵琶湖水系の在来イワナ個体群は、特殊斑紋イワナである姉川水系に生息するナガレモンイワナである。そこで、本章では、姉川水系のナガレモンイワナ個体群の保全に向けた基礎資料を得るために、同水系の一支流に生息するナガレモンイワナの出現率や流程分布を調査した。そして、本章では、調査

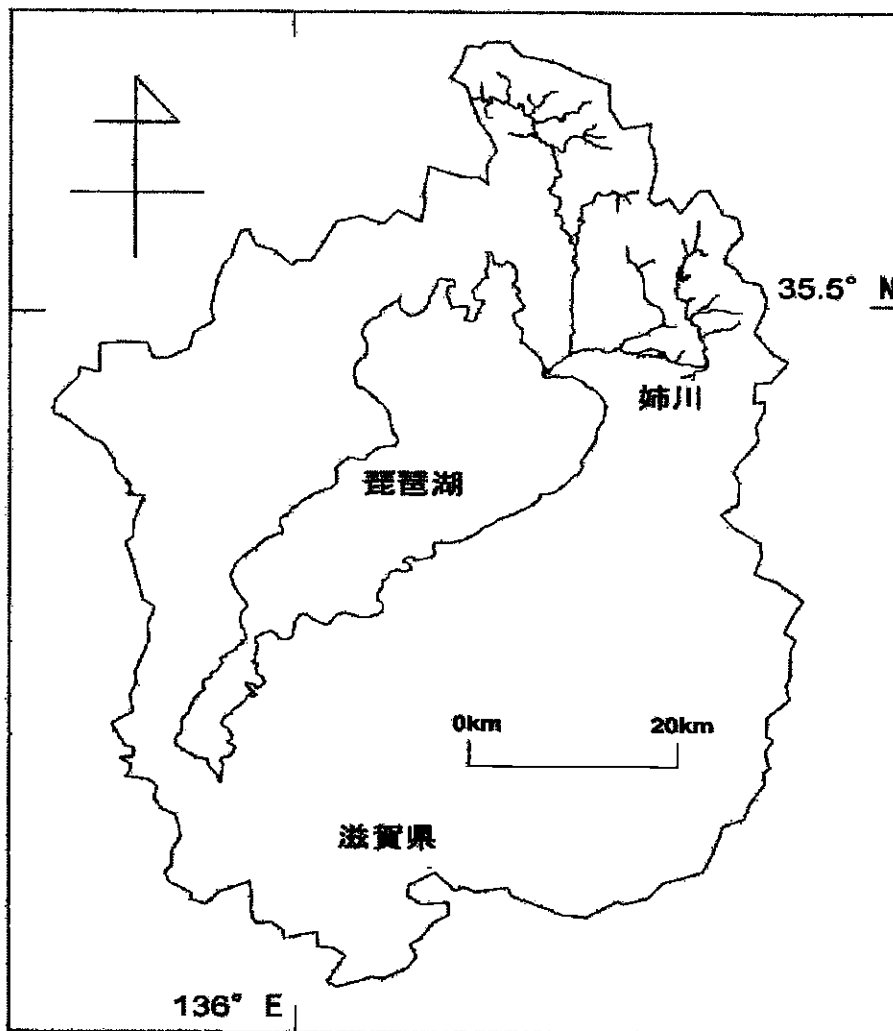


図6-1.ナガレモンイワナが生息する姉川水系

結果に基づき、姉川水系における在来イワナ個体群の保全策について議論する。

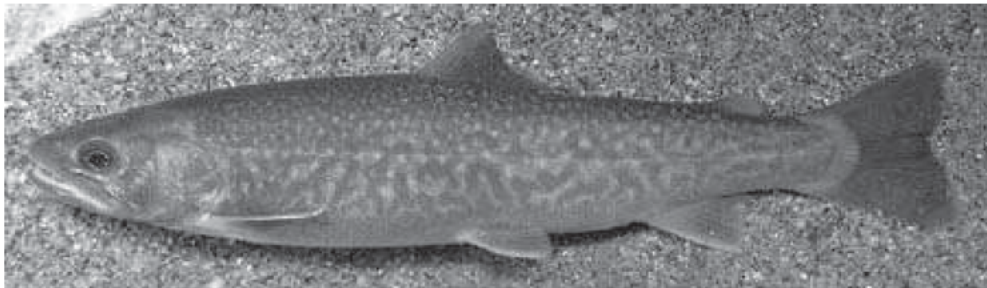
材料と方法

調査場所:調査は、琵琶湖流入河川の姉川水系の本流に接する谷において行った(図 6-1)。調査地の詳しい所在は保護の目的のため公表しない。本谷は標高約 1200 m を源とし、標高 670 m で本流に接する深い V 字谷である(平均河床勾配=約 20%)。流程は約 1.5km であり、平均流れ幅は 1.95 m であった。この谷は姉川との合流点より約 150 m 上流に落差約 10 m の砂防堰堤があるため、下流からの魚類の遡上は困難である。姉川上流漁業協同組合員への聞き取り調査によると、この砂防堰堤の下流までは漁業権魚種として滋賀県醒井養鱒場で生産されたニッコウイワナ (*S. l. pluvius*) が放流されていた。調査区間は砂防堰堤から上流約 700 m にある滝(落差約 3 m)までの区間と、砂防堰堤から上流約 400 m 付近に

流入する支流の上流約 120 m にある滝(落差約 2 m)までの区間の合計 820 m とした(図 6-3)。調査区間内にはこれらの滝以外に、下流からの魚類の遡上が困難と考えられる滝が、砂防堰堤から本流の上流約 500 m と 660 m 付近に存在していた(それぞれ落差約 10 m と約 5 m)。

出現率と流程分布:イワナの採捕は、エレクトロフィッシャー(スミス・ルート社、モデル 12)を用いて行った。捕獲された個体は、武田³³⁾を参考に、虫喰模様の有無からナガレモンイワナ(図 6-2A)とそれ以外の普通タイプのイワナ(図 6-2B)に判別した。2005 年 8 月 26 日と 30 日に調査区間全域における採捕を計 2 回行った。エレクトロフィッシャーでは、当歳魚の採捕が困難であることから¹²⁾、ナガレモンイワナの出現率や流程分布の解析は、当歳魚と 1 歳魚以上に区分して行った。当歳魚と 1 歳魚以上の区分は、100 mm を境界として体長組成が明瞭に区分されたため、

A



B



図 6-2. A ナガレモンタイプのイワナ

B 普通タイプのイワナ

標準体長100 mmを基準として便宜的に区分した。1回目(26日)に採捕した個体については、砂防堰堤から採捕した地点までの距離(m)と標準体長(1 mm単位)、さらに体重(0.1 g単位)を測定し、標識を付けた後、採捕した場所へ放流した。採捕魚への標識は、尾鰭の先端を3-5 mm角程度切除することによった。2回目(30日)に採捕した個体については、無標識の個体のみ1回目と同様に砂防堰堤からの距離、標準体長、体重を測定して、採捕した場所へ放流した。なお本研究

では、イワナの捕獲個体数が少なく、再捕率も低かったため(当歳魚の総捕獲個体数42個体、1回目捕獲個体数28個体、2回目捕獲個体数14個体のうち2個体は標識個体、再捕率14%;1歳魚以上の総捕獲個体数19個体、1回目捕獲個体数10個体、2回目捕獲個体数9個体のうち1個体は標識個体、再捕率11%)、標識再捕法による個体数推定は行わなかった。

これら2回の採捕結果に基づき、ナガレモンイワナの捕獲個体数をイワナの総捕獲個体数で除

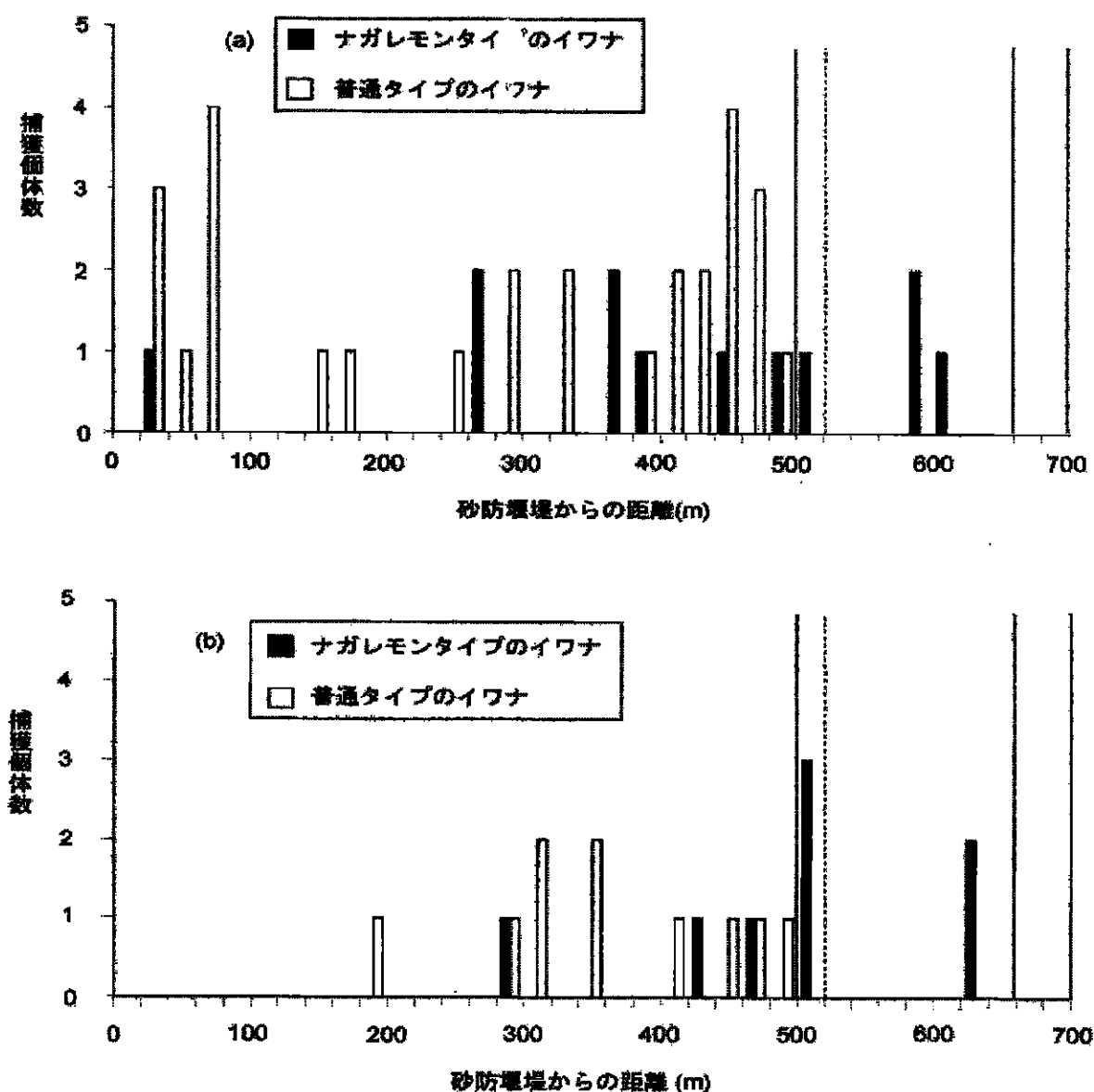


図6-3. (a)当歳魚と(b)1歳魚以上のナガレモンタイプのイワナと普通タイプのイワナの流程分布

して、ナガレモンイワナの出現率を算出した。砂防堰堤から上流約 500 m にある落差 10 m の滝(以下、滝 A; 図 6-3) は下流からの魚類の遡上が困難である最上流に位置する滝と考えられる。このため、この滝の上流で捕獲されたイワナの個体に対するナガレモンイワナの出現頻度を別に算出した。また、現在のナガレモンイワナの出現頻度を、武田³³⁾における出現頻度と比較した。さらに、当歳魚と 1 歳魚以上でのナガレモンイワナの出現頻度も比較した。これらの出現頻度の比較には、フィッシャーの正確確率検定を用いた。

また、ナガレモンイワナと普通タイプのイワナの流程分布を調べるために、それぞれのイワナが捕獲された砂防堰堤からの距離を比較した。捕獲した個体の標準体長を、ナガレモンイワナと普通タイプのイワナで比較した。これらの比較には、Mann-Whitney の *U* 検定を用いた。

結果

出現率と流程分布: 調査水域全域からの 2 回の採捕調査によって、当歳魚と 1 歳魚以上を含むナガレモンイワナ 20 個体と普通タイプのイワナの 38 個体を捕獲した(表 6-1)。調査区間全域におけるナガレモンイワナの出現率は、全体で 0.34 であった。年齢別の出現率では、当歳魚と 1 歳魚以上でそれぞれ 0.30 と 0.44 であり(表 6-1)、ともに半数に満たなかった。一方、滝 A の上流においては、総捕獲個体数は 5 個体と少ないものの、それらはすべてナガレモンイワナであった(表

6-1)。本研究のナガレモンイワナの出現率は、武田(1975)が報告した出現率(採捕した 38 尾中 38 尾がナガレモンイワナ)よりも、有意に減少していた(フィッシャーの正確確率検定、 $P < 0.05$)。当歳魚と 1 歳魚以上間でのナガレモンイワナの出現頻度には、有意な差は認められなかった(フィッシャーの正確確率検定、 $P = 0.913$)。

ナガレモンイワナは、当歳魚と 1 歳魚以上ともに、普通タイプのイワナに比べて調査河川内の上流域に分布する傾向が認められた。両イワナの流程分布を比較すると、当歳魚と成魚とともに、ナガレモンイワナが有意に上流に位置していた(当歳魚: ナガレモンイワナ、平均±標準偏差=407±166 m, $n=12$ 。普通タイプのイワナ、平均±標準偏差=280±174 m, $n=28$ 。図. 6-3A、表 6-2; Mann-Whitney の *U* 検定、 $U_{cal}=101.5$, $P < 0.05$; 成魚: ナガレモンイワナ、平均±標準偏差=496±107 m, $n=8$ 。普通タイプのイワナ、平均±標準偏差=358±93 m, $n=10$ 。図. 6-3B、表 6-2; Mann-Whitney の *U* 検定、 $U_{cal}=14.0$, $P < 0.05$)。

体長の比較: 当歳魚の平均標準体長には、ナガレモンイワナと普通タイプのイワナの間で有意な差が認められなかった(ナガレモンイワナ、標準体長 41—83 mm、平均±標準偏差=59±11 mm, $n=12$ 。普通タイプのイワナ、標準体長 43—79 mm、平均±標準偏差=58±10 mm, $n=28$ 。Mann-Whitney の *U* 検定、 $U_{cal}=151.0$, $P=0.626$ 、表 6-3)。同様に、1 歳魚以上の個体の平均標準体長についても、ナガレモンイワナと普通タイプの

表6-1. 2005年8月に琵琶湖流入河川姉川水系において捕獲したナガレモンタイプのイワナと普通タイプのイワナの捕獲数と出現率

型	年齢		合計
	当歳魚	1歳魚以上	
ナガレモンタイプのイワナ ^a	12 (3)	8 (2)	20 (5)
普通タイプのイワナ ^a	28 (0)	10 (0)	38 (0)
ナガレモンタイプの出現率 ^b	0.30 (1.0)	0.44 (1.0)	0.35 (1.0)

^a 砂防堰堤から上流500mに位置する滝の上流で捕獲したナガレモンタイプと普通タイプのイワナの捕獲数を()

^b 砂防堰堤から上流500mに位置する滝の上流で捕獲したナガレモンタイプの出現率を()に示す。

イワナの間で有意な差は認められなかった(ナガレモンイワナ、標準体長 146—219 mm、平均±標準偏差=169±34 mm、n=8。普通タイプのイワナ、標準体長 102—197 mm、平均±標準偏差=154±35 mm、n=10。Mann—Whitney の U 検定、 $U_{cal}=34.0$ 、 $P=0.594$ 、表 6-3)。

考察

イワナ資源量：亀甲ほか(本研究の第 4 章)が、2005 年に滋賀県内において自然再生産で維持されている 13 の個体群について 180 m から 1000 m の調査区間を定めて、本研究と同様な手法を用いて行った資源量調査では、捕獲された 1 歳魚以上の総個体数は 25 個体から 140 個体であった(総捕獲個体数の平均±標準偏差=61±29 尾)。本研究では 820 m と比較的長い調査区間を定めたにもかかわらず、捕獲された 1 歳魚以上のイワナの総個体数は 19 個体であった。このことは、本谷のイワナ個体数は滋賀県内の他の野生イワナ個体群よりも少ない可能性を示唆する。本谷のイワナ資源量が少ない原因としては、主に遊漁による高い漁獲圧の影響と生息環境の悪化が考えられる。前者については、イワナ釣りによる個体群への影響は非常に大きい¹⁰⁾ことから、遊漁対象として希少価値が高い本谷のイワナに対する釣獲圧の高さが考えられる。また後者については、河川改修と流量の減少などが考えられる。調査区間の下流部では、武田³³⁾がナガレモンイワナの生息を報告した 1970 年代にはなかったと考えられるスキー場の駐車場が建設され、それに伴う土砂の流出により、イワナの産卵や生息場所として重要な淵や平瀬が減少している可能性が高い。¹⁰⁾¹⁰²⁾ また、砂防堰堤から約 700 m 上流付近にある滝の下には、取水口が設置されていた。この取水口の正確な設置時期は不明であるが、1995 年から 1998 年までの間に設置されたと考えられる(斉藤裕也、私信)。取水によって下流の流量が減少した場合、魚類の生息空間の減少や移動経路の分断、餌となる水生生物の流下量減少なども考えられるため¹⁰³⁾、それらがイワナの生息地に与える影響も無視できない。

ナガレモンイワナの出現頻度：本研究で得られたナガレモンイワナの出現率は、武田³³⁾が報告した出現率よりも、大きく減少していた。ナガレモンイワナの出現頻度が減少した要因としては、1) ニッコウイワナとの交雑、2) ナガレモンイワナへの選択圧の増加、3) 本谷のイワナ個体群サイズが小さいことによる偶発的な要因、が考えられる。本研究だけでは、ナガレモンイワナが減少した要因として、上記いずれの説明が妥当かは決定づけられない。しかし、第 1 の要因に関しては、放流された非在来のニッコウイワナとの交雑が近年における在来イワナ個体群の主要な減少要因として挙げられている。⁹⁾³⁹⁾ 本研究の調査河川においても、ナガレモンイワナは普通タイプのイワナより上流域に分布しており、さらに調査区間の下流ではニッコウイワナが放流されていた。従って、調査区間内でのナガレモンイワナの減少要因の一つに、ニッコウイワナの放流による交雑の影響が推測される。第 2 の要因については、前段落で議論したような比較的近年に起こった物理的環境の変化から、ナガレモンイワナに特異的な選択圧が増加したか、もしくはナガレモンイワナに対する釣り等による人為的な選択圧が増加した可能性が挙げられる。実際、後者については、ナガレモンイワナが釣獲対象として人気が高いために持ち帰られやすいと考えられる。¹⁰⁴⁾ 第 3 の要因については、すでに議論したように、本谷の個体群サイズが小さいことから、全く偶発的にナガレモンタイプの出現率が低下したという可能性が考えられる。

在来イワナ個体群は、放流が行われている水域よりも上流部で、下流からの魚類の遡上が困難と考えられる水域に生息すると推定されている。¹¹⁾ 本研究の滝 A の上流では、採捕個体すべてがナガレモンイワナであり、さらに聞き取り調査の結果から、この上流水域へのニッコウイワナの放流も行われていないと考えられる。つまり、滝 A の上流の個体群は、ニッコウイワナの遺伝的影響をうけていない在来のナガレモンイワナ個体群であり、滝 A の下流の個体群は、ニッコウイワナの遺伝的影響をうけている可能性が考えられる。特に第 1 の要因に関しては、滝 A 上流の個

体群が在来であるか、滝 A 下流の個体群が放流魚の遺伝的影響をうけているかどうかについて、分子遺伝学的手法を用いて検討する必要がある。

保全へ向けた提言:本谷は滋賀県内の野生イワナ個体群の中でも特に資源量が少なく、下流からの魚類の遡上が困難である隔離された個体群である。調査開始地点の砂防堰堤の下流には放流されたニッコウイワナが生息するので、まずは本谷全体に生息するナガレモンイワナを回復させることが必要である。そのためには、砂防堰堤から上流水域全体を、周年禁漁区域に設定するという遊漁規則の改正を行う必要がある。そして、本谷のイワナは隔離された個体群であるため、他の支流からの個体の移動による個体数の回復は見込めず、さらにそのような隔離された個体群では、環境の攪乱等による個体群の回復が遅れることも報告されている。¹⁰⁵⁾ 従って、隔離された水域内における環境収容力を引き伸ばすために、取水口の撤去も含めた生息環境の改善を行う必要がある。また、ナガレモンイワナと普通タイプのイワナが、両方生息している滝 A 下流の個体群が、放流魚の遺伝的影響をうけていることが確認できれば、その交雑個体群を除去することも検討する必要もあろう。さらに、支流で生まれたイワナ稚魚は、除々に本流に降下して生活する¹⁰⁶⁾ことから、滝 A 上流のナガレモンイワナの下流域への自然分散により、滝 A 下流でのナガレモンイワナの個体数の回復過程を含む本谷全体のイワナの生息状況を継続的にモニタリングする必要がある。

第 7 章 総合考察

本研究の結果、琵琶湖水系のイワナは、水系として河口がある太平洋側の集団でなく、山を隔てているものの、地理的に近い日本海の集団に起源

があることが示唆された。さらに、琵琶湖流入河川の最上流部に生息する河川ごとの個体群が、それぞれ遺伝的な特徴を維持しているだけでなく、適応的な形質を有していることから、保全管理の単位として重要であることが分かった。これは、養殖イワナの遺伝的影響を避けるためにその放流歴がないと考えられる個体群を調査対象とし、核ゲノムとミトコンドリア DNA との両方の遺伝情報を複合的に用いるだけでなく、検体を殺さない標識再捕調査を行うことによって、従来行われてきた形態学的解析やアロザイム解析では不明なまま残されてきた部分を明らかにできたものである。

本章では、第 2 章から第 6 章で得られた結果を総括し、興味深い点をより発展的に考察するとともに、本研究の総合的な結果と従来の知見とを合わせた上で問題点や疑問点について議論する。さらに、今後残された課題についても整理を行う。

琵琶湖水系のイワナの分布形成過程について

日本のほぼ中央に位置する琵琶湖は、その生成の歴史が極めて古くかつ多様な環境を持つ我が国最大の湖で、多くの生物が生息し固有の魚類が多いことでも知られている。^{107, 108)} その魚類の由来について、コイ属やフナ属に関しては、朝鮮半島や中国東部から、今から 500 万年前（鮮新世）から 100 万年前（前期更新世）に琵琶湖水系に侵入し、琵琶湖の広くて深い沖合環境ができた中期更新世から後期更新世に、その環境に適応して琵琶湖水系内で固有種として分化したと考えられている。¹⁰⁸⁾ 一方で、シマドジョウ (*Cobitis taenisi*) やハス (*Opsariichthys uncirostris uncirostris*) などの一部の魚類に関しては、地理的には近いが水系としては異なる日本海側の水系との関連が指摘されていた。^{69, 109)} しかし、本研究で示唆されたように、琵琶湖水系全域に生息する魚類が、日本海側の水系に起源するという報告は他魚種では知られていない。日本海流入河川から琵琶湖流入河川に侵入してきたイワナが、琵琶湖水系全域に分布を拡大できたのは、氷期に琵琶湖を通じた分散がおきたことが関係していることは既章で考察したとおりであるが、この分散を可能にしたのは、

イワナがもつ柔軟で多様な生活様式であったと考えられる。つまり、イワナには降湖型や河川残留型、さらに降湖型や河川型などの多くの生活史多型がみられ、気候や生活環境の変化に対応できる変異性がある。¹¹⁰⁾ 実際には、北半球一円に生息しているイワナ属魚類は、更新世の氷期には氷床の被覆をわずかにのがれた陸水地（レフュジア）に隔離され、間氷期には氷床の衰退に伴って大規模かつ急速に分散したことが報告されているが（レイクトラウト *Salvelinus namaycush*;^{111, 112)} ブルチャー *Salvelinus confluentus*;^{50, 53, 113)} カワマス *Salvelinus fontinalis*;^{114, 115)} アルプスイワナ *Salvelinus alpinus*;^{116, 117)}）、この分散を可能にしたことはイワナ属魚類がもつ柔軟で多様な生活様式であったと考えられている。¹¹⁸⁾ 氷期の気温低下量は 6-8℃と推定されており¹¹⁹⁾、気候が寒冷化した最終氷期には、琵琶湖の水温も低下したと考えられる。従って、然別湖に生息するオショロコマ (*Salvelinus malma malma*) の亜種ミヤベイワナ (*Salvelinus malma miyabei*) の生活史のように¹¹⁰⁾、氷期に琵琶湖水系に侵入してきたイワナは最終氷期には琵琶湖を生活史の一時期に利用し、流入河川で産卵するという降湖型の生活史をおくったと推察される。つまり、最終氷期には、琵琶湖を通じて流入河川ごとの個体群間で遺伝的な交流があったと考えられるので、琵琶湖水系のイワナは一つの任意交配集団であったと推察される。

しかし、気候が温暖化する後氷期になると、琵琶湖だけでなく琵琶湖流入河川の水温も上昇したと考えられる。本州に生息するイワナの場合、生息可能な水温は河川の上流域に限られるため¹³⁾、分布の南限にあたる琵琶湖水系に生息するイワナも、1 万年前の後氷期には現在のように、琵琶湖流入河川の上流域で一生を過ごす河川型の生活をおくるようになったと考えられる。現在、琵琶湖の年間平均の水表水温（17.1 度、琵琶湖環境科学センター）は、日本の最南限の湖沼型イワナが生息する富山県の有峰湖¹²⁰⁾の年間平均の水表水温（9 度、北陸電力 私信）よりもはるかに高いことから、後氷期には琵琶湖水系のイワナは、琵琶湖を通じて分散しなかったと考えられ

る。琵琶湖流入河川の上流域は、湖西の比良山系、野坂山系と湖東の鈴鹿山系、伊吹山系に位置することから、後氷期にはそれぞれの山系間では、遺伝的な交流がほとんど起こらず、分断化がおきたと示唆される。そのために本研究では、山系ごとの個体群で遺伝的な特徴が見られたと考えられる。さらに、琵琶湖水系はイワナの分布の南限にあたることから、イワナが生息できる適水温は琵琶湖流入河川の上流域の中でも支流の狭い水域であると考えられる。つまり地理的には近い個体群間でも、ほとんど遺伝的交流は起こらず、さらに集団サイズが小さいことも関係して、個体群間での遺伝的分化も進んだと考えられる。以上のように、琵琶湖水系という小さい地理的スケールにおいて、高度な遺伝的分化がみられた理由として、後氷期には琵琶湖を通じた分散が起こらず、琵琶湖流入河川上流部で生息するようになったことが大きく影響していると考えられる。

また、琵琶湖の東西で個体群内の遺伝的多様性が異なることについては、両者間での流入河川の長さや避難所（レフュジア）となった標高が高い山系の広さが異なるためであったと考えられることが本研究から示唆された。琵琶湖水系で発見されたハプロタイプは 9 割近くが Hap-19 と Hap-18 をもつイワナであったことから、琵琶湖水系のイワナ個体群をつくりあげたのはきわめて少数の雌個体であったことが示唆される。したがって、琵琶湖水系のイワナ祖先集団の遺伝的変異は少ないと考えられるので、後氷期における温暖化の影響は、イワナの分布の南限にあたる琵琶湖水系では、生息環境が限られた湖西の個体群内の遺伝的変異の減少により顕著に現れたと考えられる。イワナで見られたような琵琶湖の東西の個体群内の遺伝的多様性の違いが、サケ科魚類の南限にあたる琵琶湖水系に生息する他の冷水性サケ科魚類であるアマゴ (*Oncorhynchus masou ishikawae*) やピワマス (*Oncorhynchus masou subsp.*)¹²¹⁾においても見られるのか検証してみることは、後氷期における温暖化が与えた北方系魚類への影響を検証するうえで意義深いと考えられる。

以上の考察から、琵琶湖水系のイワナは、琵琶

琵琶湖に生息する他の固有な魚類と比較すると、琵琶湖に侵入してきた時代は比較的最近であると考えられる。しかし、他の魚類と同様に、イワナが琵琶湖水系で分布を広げることができたのは、琵琶湖とその流入河川が主要な役割を果たしたと考えられる。イワナの自然分布は、琵琶湖水系を境にして不連続になる、つまり琵琶湖水系はイワナの周縁個体群である¹²⁾という事実は、生息環境としては厳しいイワナの南限において、古い歴史をもつ琵琶湖水系に多様な淡水環境があったことに起因する。また、それを可能にしたのが、琵琶湖水系の環境と結びついた、イワナがもつ柔軟で多様な生活様式であったと思われる。

本研究の結果と成瀬・吉安（1983）の結果との比較

成瀬・吉安は、琵琶湖水系においては、イワナ頭上を主な分類形質として、琵琶湖東部流入河川では、ヤマトイワナが、西部流入河川にはニッコウイワナが生息し、ヤマトイワナは太平洋流入河川から分水嶺を超えて琵琶湖東部流入河川に侵入定着し、ニッコウイワナは日本海流入河川から分水嶺を超えて琵琶湖西部流入河川に侵入定着したと考えた。¹⁶⁾しかし、本研究の結果では、琵琶湖水系の祖先集団は日本海流入河川から琵琶湖流入河川に侵入し、琵琶湖水系全域に分布を広げたと示唆された。さらに一部の個体群は琵琶湖水系から、太平洋流入河川への侵入定着した可能性が示唆された。このことは、ミトコンドリア DNA 解析による分類と、従来の斑紋の変異による分類に整合性が得られないという結果⁷⁾を支持するものである。その理由の一つとして、現在 4 亜種に分類されているイワナの斑紋の変異が最近（つまり後氷期以後に）生じたものであれば、ミトコンドリア DNA では、その変異を検出することはできないことが考えられる。筆者自身も琵琶湖水系の在来イワナ 4 系統を醒井養鱒場で飼育していたが、飼育して 1 週間もたたないうちに、体側の斑紋の色が薄くなり、それぞれの個体群が自然環境下でみせていた斑紋の特徴が失われたことを経験した。このことはイワナの斑紋は環境条件により、非常に変わりやすく、分類形

質として用いるのには適当でないことを示唆している。また、本研究におけるイワナ調査においては、採捕した個体はすべて麻酔をかけて写真撮影を行ったが、斑紋の違いに琵琶湖の東西の個体群間で、大きな違いは確認できなかった。むしろ、東西ではなく、河川ごとに斑紋の有無や色合いなどに特徴があることが確認された（亀甲ほか 未発表データ）。以上のことから、イワナの分布の南限にあたる琵琶湖水系のイワナでは、東西で‘ヤマトイワナ’や‘ニッコウイワナ’という異なる 2 亜種が分布する¹⁶⁾のではなく、その分布形成過程や他の個体群との隔離の時間の長さ、天然魚の個体数の少なさから地域や個体群の固有性が高い‘琵琶湖水系の在来イワナ個体群’として認識し、保全管理していくことが今後は必要であると考えられる。

琵琶湖水系のイワナの保全管理について

本研究の結果から、琵琶湖水系のイワナは河川ごとに遺伝的に特徴があり、さらに適応的な形質を保持しており、形態学的にも分化した個体群が存在していることが示された。従って、その河川ごとの個体群がそれぞれ特徴のある形質を保持していると考えられたので、その個体群を単位とした保全管理が重要であると考えられる。サケ科魚類の地域適応（local adaptation）は、遺伝的な交流がほとんどなく、生息環境の違いが大きいと考えられる地理的スケール（数百キロメートル以上離れた個体群間）だけでなく、遺伝的交流が可能で、生息環境が大きく違わないと考えられる小さな地理的スケール（数キロメートルしか離れていない個体群間）でも報告されている。²⁹⁾ 遺伝子の交換が大きければ、それに打ち勝つための自然選択も大きくなければならないし、逆に遺伝子の交換が小さくなるほど、わずかな選択でも集団間の違いとして十分蓄積可能であると考えられる。³²⁾ 従って、琵琶湖水系のイワナは、後氷期以降は山系間や個体群間で分断され、個体群間の遺伝子の交換が小さかったために、個体群間での水温や餌環境などの生息環境の違いがたとえわずかであっても、適応的な形質である卵サイズに変

異がみられた可能性が考えられる。今後、各個体群の水温や餌環境等の生息環境を把握することが重要と考えられる。

また、琵琶湖水系のイワナ個体群が、各河川環境に適応な形質を保持している可能性が示唆されたことから、保全や増殖を進めるうえで留意しておく必要がある。滋賀県では、1970年代から醒井養鱒場で生産された他府県産由来の養殖イワナを、増殖を目的として、琵琶湖流入河川に画一的に放流してきた。¹⁸⁾しかし、それぞれの個体群が養殖イワナとの交雑により、固有の適応的な形質を失う危険性が指摘されている。³⁰⁻³²⁾従って、今後は在来イワナ個体群が生息している水域への養殖イワナの放流や他の水域からのイワナの移植は、控える必要があると考えられる。

本研究の結果から、保全すべき琵琶湖水系の在来イワナ個体群の生息地の多くは、琵琶湖流入河川の最上流部の砂防堰堤や滝の上流などの狭い隔離された水域に生息し、大部分の個体群の集団サイズは200個体以下であった。¹²³⁾隔離された河川型イワナ個体群の有効集団サイズは、推定された集団サイズの3分の1程度であることから¹²⁴⁾、琵琶湖水系の隔離された在来イワナ個体群も、有効集団サイズは100個体以下であると推測される。隔離集団で、突然変異による新しい遺伝子の供給と遺伝的浮動による遺伝子の損失のバランスを考えると、その集団内の遺伝的多様性を保つには約500という有効集団サイズが必要であるとされている。¹²⁵⁾従って、琵琶湖水系の在来イワナ個体群の大部分は長期的な存続が危ぶまれると考えられるので、個体数のさらなる減少を防ぎ、個体群の回復を図ることが急務であると考えられる。そのためには、隔離された在来イワナ個体群が生息している水域を禁漁区域に設定することで、個体数を回復させるだけでなく¹²⁶⁾、禁漁区域内における環境収容力を引き延ばすために、人工産卵場の造成等の生息環境の改善¹²⁸⁾も検討していくことも必要であると考えられる(本研究の第6章)。さらに、分布の南限に生息するゴギやヤマトイワナの地域個体群であるキリクチ個体群のような隔離された集団サイズが小さいイワナ個体群においては、適応度が低い

奇形個体が出現し^{22, 26)}、近親交配による遺伝的劣化が起きている可能性が指摘されている。²⁶⁾¹²⁹⁾分布の南限にあたる琵琶湖水系においても、生息域が1km未満の小さい集団サイズの個体群では、奇形個体が出現することから(亀甲ほか、未発表データ)、ゴギやキリクチ個体群と同様に遺伝的劣化が起きている可能性がある。従って、琵琶湖水系の在来イワナ個体群においても、隔離された小個体群間での遺伝的交流を図ることで、遺伝的多様性を回復させる遺伝的管理(genetic management)も検討していく必要があると考えられる。¹³⁰⁾

また、イワナは定住性が比較的高いとはいえ¹⁰²⁾、砂防堰堤の存在は明らかにイワナの移動(遡上、降下)を阻害する。とくに支流や枝川は貧弱に見えても、イワナの繁殖の場として重要な意味をもつ。^{106, 131)}本研究において琵琶湖水系で最も生息域が広く個体数が多かった草野川(河川の長さ3.5km; 標準体長100mm以上の推定個体数約1000個体)における標識再捕調査から、支流を産卵や稚魚期の成育場として利用し、成魚は本流で生活するという可能性が示唆された(亀甲ほか、未発表データ)。従って、琵琶湖水系の中でも、草野川のように比較的生息域が広い個体群では、本流と支流のつながりを今後も維持することが重要であると考えられるので、砂防堰堤等の河川工作物を設置することは控え、川全体としてメタ個体群を維持することが重要であると考えられる。^{132, 133)}

一方、砂防堰堤は下流からの魚類の遡上は困難なため、在来個体群と堰堤下流の非在来個体群との交雑を防ぐ働きもある。¹¹⁾従って、そのような水域の砂防堰堤には、魚道を設置しないように留意する必要がある。米国では、ダムなどによって下流の個体群と隔離することで、外来サケ科魚類の侵入を免れ、在来サケ科魚類を保全する隔離管理(Isolation management)が、カットスロートトラウト(*Oncorhynchus clarki*)などで積極的に用いられているが、狭い水域内で小さい集団サイズで個体群を維持することの弊害も指摘されている。¹³⁴⁾従って、放流された養殖イワナとの交雑を防ぐために、短期的な保全策として、砂防

堰堤を使用した隔離管理 (Isolation management) を用いて、琵琶湖水系の在来イワナ個体群を保全していくことは有効であると考えられる。しかし、既に議論したように長期的に個体群が存続するためには、他の支流への移動を確保する水系ネットワークの回復や生息環境の改善も検討していく必要があると考えられる。

今後の課題

本研究の結果から、日本海流入河川から琵琶湖水系に侵入してきたイワナは、さらに太平洋流入河川にまで分布を拡大した可能性が考えられた。従って、琵琶湖水系と地理的に近い揖斐川、長良川、木曾川などの太平洋流入河川や九頭竜川などの日本海流入河川の解析個体数を増やすことで、分布の南限付近でのイワナの地理的起源や分散の方向など、氷期における分散過程をより詳細に把握できるかもしれない。¹³⁵⁾ また、ピワマスやアマゴなどの琵琶湖水系に生息する他のサケ科魚類についても、イワナと同様な遺伝的集団構造が見られるのか検証することは、サケ科魚類の分布の南限にあたる琵琶湖水系において、北方系魚類であるサケ科魚類がどのようにして分布域を形成することができたのか理解するうえで重要であると考えられる。

また、琵琶湖水系のイワナ個体群は後氷期以降現在に至るまで、それぞれの琵琶湖流入河川的环境下で適応的に進化してきたと考えられる。しかし、本研究ではそれら河川ごとの水温や餌環境といった具体的な環境条件は、部分的にしか得られなかった。今後は、そのような河川の生息環境と合わせて、その個体群の成長や生残率などの生態的特徴を把握することで、保全や増殖に利用していくことが重要な課題だと考えられる。

さらに近年、放流する水域に由来する養殖個体 (地場産) は、他の水系に由来する継代飼育された養殖個体よりも高い放流効果が得られることがブラウントラウト (*Salmo trutta*) やアマゴ (*Oncorhynchus masou ishikawae*) 等のサケ科魚類やアユ (*Plecoglossus altivelis*) で報告されている。¹³⁶⁻¹³⁸⁾ 滋賀県での放流用種苗のイワナは他の水系由来であり、しかも約 30 代継代飼育されている。

これにかわって、地場産である琵琶湖水系のイワナを放流用種苗として利用できれば、高い放流効果が期待できると考えられる。これまでの滋賀県や日本のイワナの放流事業に関しては、増殖を目的とした放流試験が中心であった。¹³⁹⁾ しかし、今後の滋賀県におけるイワナの放流事業に関して、在来イワナ個体群の利用やその保全も考慮にいたった放流事業を展開していく必要があると考えられる。

要 約

1. AFLP 法による琵琶湖流入河川のイワナの遺伝的多様性と集団構造^{7,3)}

イワナ (*Salvelinus leucomaenis*) の分布の南限付近にあたる琵琶湖水系において、6 河川 7 水域の野生個体群と養殖イワナの集団構造、および遺伝的多様性の経時的変化を AFLP 法により推定した。118 種類の多型的増幅断片を用いた主座標分析では、放流が行われていない水域の野生個体群については、養殖イワナとは異なる位置にプロットされ、その遺伝的影響は受けていないことが支持された。また、それぞれの個体は河川ごとにまとまる傾向が見られ、河川間に遺伝的分化が進んでいることが示唆された。野洲川の個体群は、他の個体群とは遺伝的にやや異なっており、地理的位置関係とよく一致した。一方で、養殖イワナと過去にその放流歴のあった芹川の個体群は遺伝的に近く、芹川の個体群は養殖イワナに由来することが支持された。2002 年および 2003 年における塩基多様度は、放流歴のある芹川 ($\pi = 0.278\%$) や養殖イワナ (0.316%) に比べて、6 水域 (針畑川、石田川、高時川の 2 支流、姉川、野洲川) では比較的低い値 (0.067-0.146%) であった。1994 年に採集した個体からの塩基多様度を 2002 年および 2003 年のものと比較したところ、4 河川 5 水域 (石田川、高時川の 2 支流、姉川、野洲川) では大きな変化が見られず低レベルで推移していたが、針畑川の個体群においては減少していた。以上の結果から、琵琶湖水系のイワナは、少なくとも河川ごとに遺伝的に異なっており、大部分の個体群では低いレベルで遺伝的多様性を保っていることから、在来イワナ個体群を保全するためには、在来イワナ個体群が生息する場所への養殖イワナの放流を控える必要性が考えられた。

2. ミトコンドリア DNA 塩基配列分析によ

る琵琶湖水系のイワナの起源と分散過程⁹⁾

琵琶湖水系のイワナ (*Salvelinus leucomaenis*) における起源や分散過程、遺伝的集団構造を推定するために、ミトコンドリア DNA 塩基配列分析による系統地理解析を行った。2 つのハプロタイプが琵琶湖水系で最も主要であり、近接する日本海流入河川でも見られた。この結果から、更新世の氷期に、イワナは近接する日本海流入河川から、琵琶湖北部の流入河川に河川争奪などにより侵入し、琵琶湖水系全体に分布を拡大したと考えられる。個体群内の多様性は琵琶湖の西側が東側より低く、前者が後者よりも、河川長さが短いことに関連して、後氷期により個体数が減少したと考えられる。ペアワイズ F_{st} 値の平均値が高く (0.50)、多くの個体群間での F_{st} が有意であったので、個体群間で遺伝的な分化が進んでいると考えられる。その原因としてどの個体群も、他の支流の個体群との遺伝的な交流が不可能な、隔離された小集団であると考えられる。AMOVA 解析から、個体群内 (24.37%) よりも、地域の個体群間 (47.24%) や、地域間 (28.39%) で大きかった。これらのことから、琵琶湖水系における河川ごとの在来イワナ個体群が、保全管理に有効な単位であることが示唆された。

3. 琵琶湖水系のイワナの遺伝的変異と推定集団サイズの関係^{1,2,3)}

他の個体群から隔離され、小集団化した在来イワナ個体群の遺伝的多様性に関連する要因を推測するために、推定集団サイズとイワナが生息する支流の長さの関係、及びハプロタイプ多様度と推定集団サイズの関係、分布の南限付近にあたる琵琶湖水系とその周辺の水域の 10 個体群を対象に調べた。支流の長さが 1000m 以上では、支流の長さが長いほど推定集団サイズは大きかったが、1000m 以下ではその傾向は見られなかった。琵琶湖東部流入河川では、推定集団サイズが大きいかほどハプロタイプ多様度は増加した。一方で、琵琶湖西部流入河川と周辺水域では、支流の長さに関わらず、ハプロタイプ多様度に変異は見られなかった。以上の結果から前者では、後氷期以降

比較的大きな集団サイズを維持してきたが、後者では、集団サイズが大きく変動したために、遺伝的多様性を喪失したと考えられる。分布南限付近の在来イワナ個体群が長期的に存続するには、支流の長さが 1000m 以上と 200 個体以上の個体数が最低限必要であることが示唆された。

に分布しており、さらに滝の上流では、ナガレモンイワナのみ捕獲できた。以上の結果から、生息環境の改善や禁漁措置、そして放流魚の除去が、ナガレモンイワナ個体群を保全するにあたり重要であると考えられる。

4. 河川型イワナ個体群間の卵サイズ変異⁷⁴⁾

多くのサケ科魚類では、個体群間で卵サイズに変異があることが知られており、それは各個体群の生息環境への適応現象と考えられている。そこで、本研究では、河川型イワナ個体群間の卵サイズの変異を検討し、その適応的意義についても考察した。2005 年の 10 月下旬から 11 月上旬に、養殖イワナの放流歴がない琵琶湖水系とその周辺の水域の 7 河川において、採捕したイワナの卵を、個体ごとに 10 個サンプリングし、卵サイズを計測した。その結果、他のサケ科魚類と同様に、同一個体群内では、体サイズが大きい個体ほど卵サイズが大きかった。一方で、個体群間においても、体サイズを補正した卵サイズで変異が見られ、卵サイズと調査時の当歳魚の体長に負の相関が認められた。また、以上の結果から、河川型イワナ個体群においては、稚魚期の成長率が低い環境では大きな卵を、その逆の環境では小さな卵を産むことが母親の適応度を高めるとする Sibly et al. (1988) の説が支持された。

5. 琵琶湖流入河川姉川水系支流における特殊斑紋イワナ（ナガレモンイワナ）の出現率と流程分布⁷⁵⁾

2005 年 8 月に、琵琶湖流入河川姉川水系支流においてヤマトイワナ (*S. l. japonicus*) の変異型であり、絶滅の恐れがあるナガレモンイワナの出現率と流程分布を調査した。調査区間内では、ナガレモンイワナを 20 尾、普通型のイワナを 38 尾捕獲できた。ナガレモンイワナの出現率は 1970 年代と比較して大きく低下しており、養殖イワナの移植放流によりその遺伝的特性が失われたことが推察される。ナガレモンイワナは、普通型のタイプのイワナよりも、調査区間内の上流

謝 辞

本研究をまとめるにあたり、常に懇切なるご指導と論文校閲の労を頂いた京都大学総合博物館の中坊徹次教授に心からの感謝の意を表します。京都大学農学研究科の豊原治彦准教授および京都大学農学研究科海洋生物増殖学分野の田川正朋准教授には、本論文を査読いただき、貴重な御指摘を賜りました。厚く御礼申し上げます。京都大学農学研究科の田中克名誉教授には、本研究を開始する機会を与えて下さり、研究に関する貴重な御意見を賜りました。厚く御礼申し上げます。京都大学農学研究科海洋生物増殖学分野の中山耕至助教および京都大学フィールド科学教育研究センターの甲斐嘉見助教には、本研究を行うにあたり遺伝子解析の御指導や、終始研究全般にわたる御指導御鞭撻をいただきました。厚く御礼申し上げます。

三重大学生物資源学部の原田泰志教授には、本研究を開始する機会を与えて下さり、またナガレモンイワナと卵サイズに関して貴重な御意見を賜りました。厚く御礼申し上げます。福井県立大学の小北智之助教には、イワナの卵サイズに関して、貴重な御意見を賜りました。厚く御礼申し上げます。京都大学フィールド科学教育研究センターの上野正博助教には、統計的手法の解析について御指導いただきました。厚く御礼申し上げます。

三重大学生物資源学部の佐藤拓哉博士、鹿野雄一博士、竹内大介氏、筏泰介氏、中部電力の中西嘉人氏、テクノ中部の北村氏にはイワナの調査を手伝っていただいただけでなく、ナガレモンイワナに関して貴重な御意見を賜りました。厚く御礼申し上げます。山梨県水産技術総合センターの加地弘一氏、長野県水産試験場の河野成実氏、群馬県水産試験場の小林保博氏には貴重な在来イワナのサンプルを提供していただきました。厚く御礼申し上げます。プロファ設計株式会社の斉藤裕也氏には、姉川水系のナガレモンイワナにおける過去の生息状況を教えていただきました。厚く御礼申し上げます。滋賀県内の河川漁業協同組合の皆さまには、過去のイワナの分布や放流歴などを

教えていただきました。厚く御礼申し上げます。

滋賀県立琵琶湖博物館の桑原雅之主任学芸員、高島市立今津中学校の来見誠二教諭、中央水産研究所の山本祥一郎主任研究官、井口恵一郎室長および中村智幸主任研究官には、本研究を行うにあたりイワナの調査方法を含め、研究全般にわたって御指導御鞭撻をいただきました。厚く御礼申し上げます。

滋賀県水産試験場の藤岡康弘場長には、終始研究全般にわたる御指導御鞭撻をいただいただけでなく、本研究を取りまとめる機会をいただきました。厚く御礼申し上げます。

滋賀県水産試験場醒井養鱒分場の元分場長の高橋哲博士と龍谷大学の高橋さち子博士、滋賀県水産試験場の元場長の岩崎治臣氏および滋賀県庁水産課の林英志課長には、本研究を行う機会を与えていただくだけでなく、終始研究全般にわたる御指導御鞭撻をいただきました。厚く御礼申し上げます。

滋賀県水産試験場の職員の皆さまには、山奥での大変厳しいイワナの調査にも関わらず、調査に御同行御協力いただきました。厚く御礼申し上げます。

引用文献

- 1) Kawanabe, H. (1989) : Japanese char(r(r))s and masu-salmon problems: a review. *Physiol. Ecol. Japan. Spec.*, 1, 13-24.
- 2) 細谷和美. 2000. サケ科. 中坊哲司(編), pp.298-301. 日本産魚類検索, 第二版. 東海大学出版会, 東京.
- 3) 丸山隆. 2001. ニッコウイワナ. 川那部浩哉・水野信彦・細谷和海(編), pp. 114-119. 日本の淡水魚(改訂版). 山と溪谷社, 東京.
- 4) 中野繁・前川光司. 1994. イワナ-生活史変異と人為的環境改変, 川と海を回遊する淡水魚-生活史と進化. 後藤晃・塚本勝巳・前川光司(編), pp. 86-100. 東海大学出版会, 東京.
- 5) Nagasawa K. 1989. Color variation of spots in *Salvelinus leucomaenis* in northern Honshu, Japan. *Physiol Ecol Japan Spec*1:69-76
- 6) 山本 聡・小原昌和・沢本良宏・築坂正美. 2000. 長野県産イワナの斑点の変異. 長野県水産試験場研究報告 4:16-23
- 7) Yamamoto S, Morita K, Kitano S, Watanabe K, Koizumi I, Maekawa K, Takamura K. 2004. Phylogeography of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Zool Sci* 21: 229-240
- 8) 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
- 9) Sato T. 2006. Threatened fishes of the world: Kirikuchi charr, *Salvelinus leucomaenis japonicus* (Oshima, 1961) (Salmonidae). *Environ Biol Fish.* DOI, 10. 1007/s10641-006-0020-6
- 10) 佐藤拓哉・渡辺勝敏. 2004. 世界最南限のイワナ個体群“キリクチ”の産卵場所特性, および釣獲圧が個体群に与える影響. 魚類学雑誌, 51: 51-59
- 11) 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. 砂防学雑誌, 53:3-9
- 12) 佐藤拓哉・名越 誠・森 誠一・渡辺勝敏・鹿野雄一. 2006. 世界最南限のイワナ個体群“キリクチ”の個体数変動と生息状況. 保全生態学研究. 11 : 13-20.
- 13) Nakano S, Kitano F, Maekawa K. 1996. Potential fragmentation and loss of thermal habitats for charrs in the Japanese archipelago due to climatic warming. *Freshw Biol* 36:711-722
- 14) 木村清朗. 2003. 西中国地方のイワナ(ゴギ). 環境庁自然環境保局野生生物課(編), pp.191-192. 改訂・日本の絶滅のおそれのある野生生物—レッドデータブック—4 汽水・淡水魚類. 財団法人 自然環境研究センター, 東京.
- 15) 田中哲夫. 2003. 紀伊半島のイワナ(キリクチ). 環境庁自然環境保局野生生物課(編), pp.193-194. 改訂・日本の絶滅のおそれのある野生生物—レッドデータブック—4 汽水・淡水魚類. 財団法人 自然環境研究センター, 東京.
- 16) 成瀬智仁・吉安克彦. 1983. 頭上班よりみた日本在来イワナ *Salvelinus leucomaenis* について—その動物地理学的考察—. 木村英造(編), pp.109-126. 財団法人淡水魚保護協会機関誌 淡水魚増刊 イワナ特集. 財団法人淡水魚保護協会, 大阪.
- 17) 斉藤寿彦・太田洋晶. 2003. イワナ. さけ・ます資源管理センターニュース 10: 12-14.
- 18) 鎌田 淡紅朗. 1979. 滋賀県におけるアマゴ・イワナの自然分布と放流事業. 財団法人 滋賀県自然保護財団, pp. 615-622. 滋賀県の自然, 滋賀.
- 19) Nakajima T. 1986. Pliocene cyprinid pharyngeal teeth from Japan and East Asia Neogene cyprinid zoogeography. In Eds. Uyeno T, R Arai, T Taniuchi and K Matsuura “Indo-Pacific Fish Biology”, pp.502-513. Proceeding of the Second International Conference on the Indo-Pacific Fishes. Ichthyol Soc Japan
- 20) Rossiter, A. 2000. Lake Biwa as a topical ancient lake. pp. 571-598. Rossiter, A.H. and H. Kawanabe eds. In “Ancient Lakes: Biodiversity, Ecology and Evolution” Ed by Academic Press, London
- 21) Kawabe, T. 1989. Stratigraphy of the lower part of

- the Kobiwako Group around Ueno basin, Kinki district, Japan. *J Geosciences Osaka City Univ* 32:39-52
- 22) Morita K, Yamamoto S. 2000. Occurrence of a deformed white-spotted charr, *Salvelinus leucomaenis* (Pallas), population on the edge of its distribution. *Fish Man Ecol* 7:551-553
- 23) 藤岡康弘. 2005. 要注目種. 滋賀県生きもの総合調査委員会(編), pp.475. 滋賀県で大切にすべき野生生物—滋賀県レッドデータブック 2005 年版. サンライズ出版, 滋賀.
- 24) Allendorf FW, Leary RF. 1986. Heterozygosity and fitness in natural populations of animals. In "Conservation Biology: The Science of Scarcity and diversity" Ed by Soulé ME. Sinauer Associates, Sunderland, pp57-76
- 25) Kawamura K. 2005. Low genetic variation and inbreeding depression in small isolated populations of the Japanese Rosy Bitterling, *Rhodeus ocellatus kurumeus*. *Zool Sci* 22:517-524
- 26) Sato T. 2006. Occurrence of deformed fish and their fitness-related traits in Kirikuchi charr, *Salvelinus leucomaenis japonicus*, the southernmost population of the genus *Salvelinus*. *Zool Sci* 23:593-599
- 27) Frankham R. 1996. Relationship of genetic variation to population size in wild life. *Coserv Biol* 10:1500-1508
- 28) Yamamoto S, Morita K, Koizumi I, Maekawa K. 2004. Genetic differentiation of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) populations after habitat fragmentation: Spatial-temporal changes in gene frequencies. *Conserv Genetics* 5:529-538
- 29) Taylor EB. 1991. A review of local adaptation in Salmonidae, with particular reference to Pacific and Atlantic salmon. *Aquaculture* 98:185-207
- 30) Waples R. 1991. Genetic interactions between hatchery and wild Salmonids: lessons from the Pacific Northwest. *Can J Aquat Sci* 48(suppl. 1):124-133
- 31) Ferguson A, Taggart JB, Prodohl PA, McMeel O, Thompson C, Stone C, McGinnity P, Hynes RA. 1995. Population and conservation. *J Fish Biol* 47 (Suppl A): 103-126
- 32) 上田直久. 2001. 米国における淡水サケ科魚類の遺伝学的保安全管理. *水産育種* 31:1-4
- 33) 武田恵三. 1975. 琵琶湖水系に生息する特殊斑紋のイワナ. *魚類学雑誌* 21: 198-202
- 34) 武田恵三. 1980. イワナ, 特殊斑紋イワナとその進化の可能性について. 木村英造(編), pp.25-29. 財団法人淡水魚保護協会機関誌淡水魚増刊 イワナ特集. 財団法人淡水魚保護協会, 大阪.
- 35) 武田恵三. 1998. 野洲川の在来イワナとナガレモンイワナ. *関西自然科学* 47: 1-4
- 36) 藤岡康弘. 2005. 保全すべき群集・群落・個体群. 滋賀県生きもの総合調査委員会(編), pp.475. 滋賀県で大切にすべき野生生物—滋賀県レッドデータブック 2005 年版. サンライズ出版, 滋賀.
- 37) Nakajima M, Fujio Y. 1995. Genetic differentiation among local populations of the Japanese char *Salvelinus leucomaenis*. *Fish Sci* 61:11-15
- 38) 菊池美保・池田実・藤尾芳久. 1997. アイソザイムおよび RAPD 分析によるイワナ集団の遺伝的変異性と分化. *水産育種*, 25; 27-36
- 39) 後藤裕康・前田泰宏・木島明博. 1998. アイソザイムからみた大井川流域におけるイワナ 2 河川集団の遺伝的差異. *水産育種*, 26: 41-47
- 40) Vos P, Hogers R, Blecker M, Reijans M, Van de Lee T, Hornes M, Fritjers A, Pot J, Peleman J, Kuiper M, Zabeau M. 1995. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Research* 23:4407-4414
- 41) Bensch S, Åkesson M. 2005. Ten years of AFLP in ecology and evolution: why so few animals? *Mol Ecol* 14:2899-2914
- 42) Borowsky RL. 2001. Estimating nucleotide diversity from random amplified polymorphic DNA and amplified fragment length polymorphism data. *Mol Phylogenet Evol* 18:143-148

- 43) Lesica P, Allendorf FW. 1995. When are peripheral populations valuable for conservation? *Conserv Biol* 9:753-760
- 44) Mougél C, Thioulouse J, Perrière G, Nesme X. 2002. A mathematical method for determining genome divergence and species delineation using AFLP. *Int J Syst Evol Microbiol* 52:573-586
- 45) Sakaizumi M, Moriwaki K, Egami N. 1983. Allozymic variation and regional differentiation in wild populations of the fish *Oryzias latipes*. *Copeia* 1983:311-318
- 46) Shimizu T, Taniguchi N, Mizuno M. 1993. An electrophoretic study of genetic differentiation of a Japanese freshwater goby, *Rhinogobius flumineus*. *Jpn J Ichthyol* 39:329-343
- 47) Watanabe K, Nishida M. 2003. Genetic population structure of Japanese bagrid catfishes. *Ichthyol Res* 50:140-148
- 48) Watanabe K, Mori S, Nishida M. 2003. Genetic relationships and origin of two geographic groups of the freshwater threespine stickleback, 'Hariyo'. *Zool Sci* 20:265-274
- 49) Bernatchez L, Wilson CC. 1998. Comparative phylogeography of Nearctic and Palearctic fishes. *Mol Ecol* 7:431-452
- 50) Taylor EB, Pollard S, Louie D. 1999. Mitochondrial DNA variation in bull trout (*Salvelinus confluentus*) from northwestern North America: implications for zoogeography and conservation. *Mol Ecol* 8:1155-1170
- 51) Borowsky RL, Vidthayanon C. 2001. Nucleotide diversity in populations of balitorid cave fishes from Thailand. *Mol Ecol* 10:2799-2805
- 52) Vrijenhoek RC, Douglas ME, Meffe GK. 1985. Conservation genetics of endangered fish populations in Arizona. *Science* 229:400-402
- 53) Costello AB, Down TE, Pollard SM, Pacas CJ, Taylor EB. 2003. The influence of history and contemporary stream hydrology on the evolution of genetic diversity within species: an examination of microsatellite DNA variation in bull trout, *Salvelinus confluentus* (Pisces: Salmonidae). *Evolution* 57:328-344
- 54) Hansen MM, Loeschcke V. 1996. Temporal variation in mitochondrial DNA haplotype frequencies in a brown trout (*Salmo trutta* L.) population that shows stability in nuclear allele frequencies. *Evolution* 50: 454-457
- 55) Laikre L, Jorde PE, Ryman N. 1998. Temporal change of mitochondrial DNA haplotype frequencies and female effective size in a brown trout (*Salmo trutta*) population. *Evolution* 52:910-915
- 56) Taniguchi N, Sumantadinata K, Iyama S. 1983. Genetic change in the first and second generations of hatchery stock of black seabream. *Aquaculture* 35:309-320
- 57) Tessier N, Bernatchez L, Wright JM. 1997. Population structure and impact of supportive breeding inferred from mitochondrial and microsatellite DNA analysis in land-locked Atlantic salmon *Salmo salar* L. *Mol Ecol* 6: 735-750
- 58) 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
- 59) Araguas RM, Sanz N, Pla C, Gracia-Marín JL. 2004. Breakdown of the brown trout evolutionary history due to hybridization between native and cultivated fish. *J Fish Biol* 65 (Sup A):28-37
- 60) 鷹見達也・吉原拓志・宮腰靖之・桑原 連. 2002. 北海道千歳川におけるアメマスから移入種ブラウントラウトへの置き換わり. *日本水産学会誌* 68 : 24-28
- 61) Kubota H, Doi T, Yamamoto S, Watanabe S. 2007. Genetic identification of native populations of fluvial white-spotted charr *Salvelinus leucomaenis* in the upper Tone River drainage. *Fish Sci* 73:270-284
- 62) Thompson JD, Higgins DG, Gibson TJ. 1994. CLUSTAL W: improving the sensitivity of

- progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Res* 22: 4673-4680
- 63) Swofford DL. 2000. PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony, version 4. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- 64) Clement M, Posada D, Crandall KA. 2000. TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Mol Ecol* 9:573-586
- 65) Felsenstein J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791
- 66) Nei M. 1987. *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University Press, New York.
- 67) Excoffier L, Laval G, Schneider S. 2005. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* 1:47-50
- 68) Excoffier L, Smouse PE, Quattro JM. 1992. Analysis of molecular variance from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131: 479-491
- 69) Kimizuka Y, Kobayashi H 1983. Geographic distributions of karyological races of *Cobitis biwae* (Cobitidae). *Jpn J Ichthyol* 30:308-312
- 70) 松浦旅人 1999 琵琶湖北岸、野坂山地における谷中分水界の形成過程. *季刊地理学*, 51:179-187
- 71) Hinten G, Harriss F, Rossetto M, Braverstock PR. 2003. Genetic variation and inland biogeography: Microsatellite and mitochondrial DNA variation in island populations of the Australian bush rat, *Rattus fuscipes greyii*. *Conservation genetics* 4:759-778
- 72) Bouza C, Arias J, Castro J, Sanchez L, Martinez P. 1999. Genetic structure of brown trout, *Salmo trutta* L., at the southern limits of the distribution of anadromous form. *Mol Ecol* 8:1991-2002
- 73) Kikko T, Kai Y, Kuwahara M, Nakayama K. 2008. Genetic diversity and population structure of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) in the Lake Biwa water system inferred from AFLP analysis. *Ichthyol Res* 55: 141-147
- 74) Kikko T, Harada Y, Takeuchi D, Kai Y. 2008. Interpopulation variation in egg size of fluvial white-spotted charr, *Salvelinus leucomaenis*. *Fish Sci* 74:935-937
- 75) 亀甲武志・佐藤拓哉・鹿野雄一・原田泰志・甲斐嘉晃. 2007. 琵琶湖流入河川姉川水系支流に生息する特殊斑紋イワナ（ナガレモンイワナ）の出現率と流程分布. *魚類学雑誌* 54:79-85
- 76) Northcote TG. 1992. Migration and residency in stream salmonids-some ecological considerations and evolutionary consequences. *Nordic J Freshw Res* 67:5-17
- 77) Seber GAF. 1973. *The Estimation of Animal Abundance and Related Parameters*, Griffin, London.
- 78) Morita K, Yokota A. 2002. Population viability of stream-resident salmonids after habitat fragmentation: a case study with white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) by an individual based model. *Ecological Modelling* 155:85-94
- 79) Novinger DC, Rahel FJ. 2003. Isolation management with artificial Barriers as a conservation strategy for cutthroat trout in headwater streams. *Conserv Biol* 17:772-781
- 80) Hanfling B, Brandl R. 1998. Genetic variability, population size and isolation of distinct populations in the freshwater fish *Cottus gobio* L. *Mol Ecol* 7:1625-1632
- 81) Laroche J, Durand JD. 2004. Genetic structure of fragmented populations of a threatened endemic percoid of the Rhône River: *Zingel asper*. *Heredity* 92:329-334
- 82) Morita K, Yamamoto S. 2002. Effects of habitat fragmentation by damming on the persistence of stream-dwelling charr populations. *Coserv Biol* 16:1318-11323
- 83) 井口恵一郎. 2001. 個体から集団レベルの適応: アユ. 後藤晃・井口恵一郎 (編) , pp. 43-64.

- 水生動物の卵サイズ 生活史の変異・種分化の生物学.海ゆう舎,東京.
- 84) Fleming IA, Gross MR. 1990. Latitudinal clines: a trade-off between egg number and size in Pacific salmon. *Ecology* 71: 1-11
- 85) L'Abée-Lund JH, Hindar K. 1990. Interpopulation variation in reproductive traits of anadromous female brown trout, *Salmo trutta* L. *J Fish Biol* 37: 755-763
- 86) Quinn TP, Hendry AP, Wetzel LA. 1995. The influence of life history trade offs and the size of incubation gravels on egg size variation in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Oikos* 74: 425-438.
- 87) Tamate T, Maekawa K. 2000. Interpopulation variation in reproductive traits of female masu salmon, *Oncorhynchus masou*. *Oikos* 90:209-218.
- 88) Morita K, Takashima Y. 1998. Effect of female size on fecundity and egg size in white-spotted charr: comparison between sea-run and resident forms. *J Fish Biol* 53:1140-1142
- 89) Morita K, Yamamoto S, Takashima Y, Matsuishi T, Kanno Y, Nishimura K. 1999. Effect of maternal growth history on egg number and size in wild white-spotted char (*Salvelinus leucomaenis*). *Can J Fish Aquat Sci* 56: 1585-1589
- 90) 森田健太郎.2003.卵サイズの多様性.中園明信(編).pp.48-65.水産動物の性と行動生態.恒星社厚生閣,東京.
- 91) Kikko T, Kuwahara M, Iguchi K, Kurumi S, Yamamoto S, Kai Y, Nakayama K. 2008. Mitochondrial DNA population structure of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) in the Lake Biwa water system. *Zool Sci* 25: 145-152
- 92) Fleming I A, Ng S. 1987. Evaluation of techniques for fixing preserving, and measuring salmon eggs. *Can J Fish Aquat Sci* 44: 1957-1962
- 93) Beacham TD, Murray CB. 1993. Fecundity and egg size variation in North American Pacific salmon (*Oncorhynchus*). *J Fish Biol* 42: 485-508.
- 94) Ihssen PE, Evans DO, Christie WJ, Reckahn JA, DesJardine RL. 1981. Life history, morphology and electrophoretic characteristics of five allopatric stocks of lake whitefish (*Coregonis clupeaformis*) in the Great Lakesregion. *Can J Fish Aquat Sci* 38:1790-1807.
- 95) Lobon-Cervia J, Utrilla CG, Rincon PA, Amezcua F. 1997. Environmentally introduced spatio-temporal variations in the fecundity of brown trout *Salmo trutta* L.: trade-offs between egg size and number. *Freshw Biol* 138:277-288
- 96) Olsen EM, Vollestad LA. 2003. Microgeographical variation in brown trout reproductive traits:possible effects of biotic interactions. *Oikos* 100:483-492
- 97) Einum S, Kinnison MT, Hendry AP. 2004. Evolution of egg size and number. Hendry AP and Stearns SC (eds), pp.126-153. In: *Evolution Illuminated: salmon and their relatives*. Oxford Univ. Press.
- 98) Sibly R, Calow P, Smith RH. 1988. Optimal size of seasonal breeders. *J Theor Biol* 133: 13-21
- 99) Quinn TP, Vollestad LA, Peterson J, Gallucci V. 2004. Influences of freshwater and marine growth on the egg size-egg number tradeoffs in coho and Chinook salmon. *Trans Am Fish Soc* 133:55-65
- 100) Campbell B, Beckman BR, Fairgrieve WT, Dickey JT, Swanson P. 2006. Reproductive investment and growth history in female coho salmon. *Trans Am Fish Soc* 135:164-173
- 101) Kokita T. 2004. Latitudinal compensation in female reproductive rate of a geographically widespread reef fish. *Environ Biol Fish* 71:213-224
- 102) Nakamura T, Maruyama T, Watanabe S. 2002. Residency and movement of stream-dwelling Japanese charr, *Salvelinus leucomaenis*, in a central Japanese mountain stream. *Ecol Freshwat Fish* 11:150-157
- 103) 近藤卓哉・竹下直彦. 2005. イワメの生態—

- 移動, 成長, および産卵. 片野修・森誠一(編), pp. 232-239. 希少淡水魚の現在と未来—積極的保全のシナリオ—. 信山社, 東京.
- 104) 佐藤成史. 1998. 瀬戸際の溪流魚たち. つり人社, 東京. 284 pp.
- 105) Sato T. 2006. Dramatic decline in population abundance of white-spotted charr after a severe flood and debris flow in a high gradient stream. *J Fish Biol* 69:1849-1854
- 106) 中村智幸. 1998. イワナにおける支流の意義. 森誠一(編), pp.177-187. 自然復元特集 4 魚からみた水環境—復元生態学に向けて/河川編一. 信山社サイテック, 東京.
- 107) 友田淑朗. 1978. 琵琶湖とナマズ, 日本の野生動物, 10, 汐文社, 東京, 326 pp.
- 108) 中島経夫. 1987. 日本の淡水魚類, pp. 215-229. 東海大学出版会, 東京.
- 109) Okazaki T, Jeon S-R, Kitagawa T. 2002. Genetic differentiation of Piscivorous Chub (genus *Opsarichthys*) in Japan, Korea and Russia. *Zool Sci* 19:601-610
- 110) 前川光司. 1987. サケ・マス類の生活多型と種内分化. 水野信彦・後藤晃(編), pp.112-123. 日本の淡水魚-その分布, 変異, 種分化をめぐる. 東海大学出版会, 東京.
- 111) Wilson CC, Hebert PDN. 1996. Phylogeographic origins of lake trout (*Salvelinus namaycush*) in eastern North America. *Can J Fish Aquat Sci* 53:2764-2775
- 112) Wilson CC, Hebert, PDN. 1998. Phylogeography and postglacial dispersal of lake trout (*Salvelinus namaycush*) in North America. *Can J Fish Aquat Sci* 55:1010-1024
- 113) Kanda N, Allendorf FW. 2001. Genetic population structure of bull trout from the Flathead river basin as shown by microsatellites and mitochondrial DNA markers. *Trans Am Fish Soc* 130: 92-106
- 114) Perkins DL, Krueger CC. 1993. Heritage brook trout in Northeastern USA: Genetic Variability within and among populations. *Trans Am Fish Soc* 122:515-532
- 115) Angers B, Bernatchez L. 1998. Combined use of SMM and Non-SMM methods to infer fine structure and evolutionary history of closely related brook charr (*Salvelinus fontinalis*, Salmonidae) populations from microsatellites. *Mol Biol Evol* 15:143-159
- 116) Wilson CC, Hebert PDN, Reist JD, Dempson JB. 1996. Phylogeography and post glacial dispersal of arctic charr *Salvelinus alpinus* in North America. *Mol Ecol* 5:187-197
- 117) Brunner PC, Douglas MR, Osinov A, Wilson CC, Bernatchez L. 2001. Holarctic phylogeography of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Evolution* 55: 573-586
- 118) 石城謙吉. 1984. イワナの謎を追う. 岩波書店, 東京. 216 pp.
- 119) 米倉伸之・貝塚爽平・野上道男・鎮西清高. 2001. 日本の地形 1 総説. 東京大学出版会, 東京. 351 pp.
- 120) 山本祥一郎・中野繁・徳田幸憲. 1992. 人造湖におけるイワナの生活史変異とその分岐. *日本生態学会誌* 42:149-157
- 121) 藤岡康弘. 1990. ビワマス, 魚と卵, 159:25-38
- 122) 今西錦司. 1967. イワナ属-その日本における分布. 森下正明・吉良竜夫(編), pp. 9-46. 自然-生態学的研究. 中央公論社, 東京.
- 123) Kikko T, Kai Y, Nakayama K. 2009. Relationships among tributary length, census population size and genetic variability of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) in the Lake Biwa water system. *Ichthyol Res* 56:100-104
- 124) Maekawa K, Koseki Y, Iguchi K, Kitano S. 2001. Skewed reproductive success among male white-spotted charr land-locked by an erosion control dam: Implications for effective population size. *Ecol Res* 16:727-735
- 125) 鷺谷いづみ・矢原徹一. 1996. 保全生態学入門. 文一総合出版, 東京. 270 pp.
- 126) Nakamura T, Maruyama T, Nozaki E. 1994.

- Seasonal abundance and the re-establishment of iwana charr *Salvelinus leucomaenis* f. *pluvius* after excessive sediment loading by road construction in the Hakusan National Park, central Japan. *Environ Biol Fish* 34:97-107
- 127) 中村智幸・丸山 隆・渡邊精一. 2001b. 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
- 128) 中村智幸. 1999. 人口産卵場におけるイワナの産卵と産着卵のふ化. 日本水産学会誌, 65 : 434-440
- 129) 原田泰志. 1999. 小集団化に伴う遺伝的劣化. 森誠一 (編) , pp. 33-41. 淡水生物の保全生態学, 信山者サイテック, 東京.
- 130) Yamamoto S, Maekawa K, Tamate T, Koizumi I, Hasegawa K, Kubota H. 2006. Genetic evaluation in artifically isolated populations of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*). *Fish Res* 78:352-358
- 131) 久保田仁志・中村智幸・丸山隆・渡辺精一. 2001. 小支流におけるイワナ, ヤマメ当歳魚の生息数, 移動分散および成長. 日本水産学会誌 67 : 703-709
- 132) 前川光司. 1999. 溪流魚の生態と砂防工事の影響. 太田武彦・高橋剛一郎 (編) , pp. 89-105. 東京大学出版会, 東京.
- 133) Koizumi I, Maekawa K. 2004. Metapopulation structure of stream-dwelling Dolly Varden charr inferred from pattern of occurrence in the Sorachi River basin, Hokkaido, Japan. *Freshw Biol* 49: 973-981
- 134) Fausch KD, Rieman BE, Young MK, Dunham JB. 2006. Strategies for conserving native salmonid populations at risk from nonnative fish invasions: Tradeoffs in using barriers to upstream movement. General technical report RMRS-GTR-174
- 135) 渡辺勝敏・高橋洋・北村晃寿・横山良太・北川忠夫・武島弘彦・佐藤俊平・山本祥一郎・竹花祐介・向井貴彦・大原健一・井口恵一郎. 2006. 日本産淡水魚類の分布域形成史：系統地理的アプローチとその展望. 魚類学雑誌 53:1-39
- 136) Caudron A, Champignelle A, Guyomard R. 2006. Assessment of restocking as a strategy for rehabilitating a native population of brown trout *Salmo trutta* L. in a fast-flowing mountain stream in the northern French Alps. *J Fish Biol* 69 (Suppl A):127-139
- 137) 宮本敦史. 2004. 第 8 章 三重県. 木村清朗 (編) , pp. 204-220. イワナ, ヤマメ, アマゴの増殖と管理 有用資源生態系管理手法開発事業報告書. 全国内水面漁業共同組合連合会, 東京.
- 138) Iguchi K, Mogi N 2007. Effect of introducing wild paternity on stock performance of hatchery-reared ayu. *Fish Sci* 73:845-850
- 139) 丸山隆. 2004. 増殖の状況. 木村清朗 (編) , pp. 52-54. イワナ, ヤマメ, アマゴの増殖と管理 有用資源生態系管理手法開発事業報告書. 全国内水面漁業共同組合連合会, 東京.