

宮崎県一ツ瀬川支流, 秘境「蛇籠川」のヤマメの遺伝系統と 宮崎県の在来ヤマメの遺伝系統

岩槻幸雄¹・松本宏人²・村岡佑樹²・中平育人²・長友智紀²・佐藤 葵¹・
山之内 稔²・田中文也³・稲野俊直⁴・北西 滋⁵

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

² 〒 880-0003 宮崎市高松町 4-52 NPO 法人米良鹿釣倶楽部

³ 〒 511-0914 三重県桑名市中山町 60 マリノリサーチ (株)

⁴ 〒 647-1101 和歌山県新宮市高田 1330 近畿大学水産研究所新宮実験場

⁵ 〒 870-1192 大分市旦野原 700 番地 大分大学理工学部

Abstract

Genetic strains (cytochrome *b* region, 1141 bp) of the *Oncorhynchus masou* complex from Domain's Stream, the Jarougawa River of the Hitotsusegawa River, Miyazaki Prefecture were firstly examined and discussed by their genetic feature, compared with those of other Miyazaki rivers. Two unique and new haplotypes of *Oncorhynchus masou* were detected in the Jarougawa River. Such haplotypes of Group D (Kyushu-Yamame) might be suggested as adapted genetic strains among temperate characteristic rivers under "warm laurel forest" like Miyazaki area, Kyushu, southern Japan.

はじめに

日本最南限の在来ヤマメの生息地は従来明確ではなかったが (Iwatsuki et al., 2019), 宮崎県の福島川であることが全国の遺伝学的調査から明らかになった. サクラマス類 (= サクラマス類似種群) は 4 亜種サクラマス (ヤマメ) *Oncorhynchus masou masou*, アマゴ *O. m. ishikawae*, ビワマス *O. m. subsp.*, およびタイワンマス *O. m. formosanus* が有効種として認められてきた (細谷, 1983; 岩槻ほか, 2020). しかし, それら 4 亜種とは必ずしも一致しない 6 つの遺伝グループの存在と, 支

流や谷ごとに固有の遺伝的特性を有している可能性が報告された (Iwatsuki et al., 2019). このことは, 4 亜種は遺伝的に独立したグループではないこと, 朱赤点の有無などの形態的特性と遺伝的特性が一致していないこと, そして, 支流や谷ごとに遺伝的に異なるグループを形成している可能性があることを示唆している.

在来系統の保全を考慮する場合には, これら遺伝グループを考慮して保全の対策を考慮していくことが重要である. 特に, 九州には琵琶湖のビワマスの遺伝グループを除く 5 遺伝グループの全てが生息しており, 最も遺伝系統の多いことが報告されている (Iwatsuki et al., 2019; 岩槻ほか, 2020). 例えば, 宮崎県の福島川のヤマメは, 従来知られていなかった九州のみで発見された遺伝グループであるグループ D (九州ヤマメ) に入り, 特異な遺伝グループである. 更にそのグループの中で固有ハプロタイプが 2 km 弱の源流域に 3 つも確認され, 日本最南限個体群の在来ヤマメとして判断された (Iwatsuki et al., 2019; 岩槻ほか, 2020). これらの結果は, 九州においてサクラマス類の詳細な遺伝グループを明らかにしていくことは, サクラマス類の在来遺伝系統の保全はもち

Iwatsuki, Y., H. Matsumoto, Y. Muraoka, I. Nakahira, T. Nagatomo, A. Sato, M. Yamanouchi, F. Tanaka, T. Ineno and S. Kitanishi. 2022. Genetic native strains of the *Oncorhynchus masou* complex from Domain's Stream, the Jarougawa River of the Hitotsusegawa River, Miyazaki Prefecture, compared with those of other Miyazaki rivers. *Nature of Kagoshima* 48: 197-208.

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

Received: 14 February 2022; published online: 16 February 2022; https://journal.kagoshima-nature.org/archives/NK_048/048-037.pdf

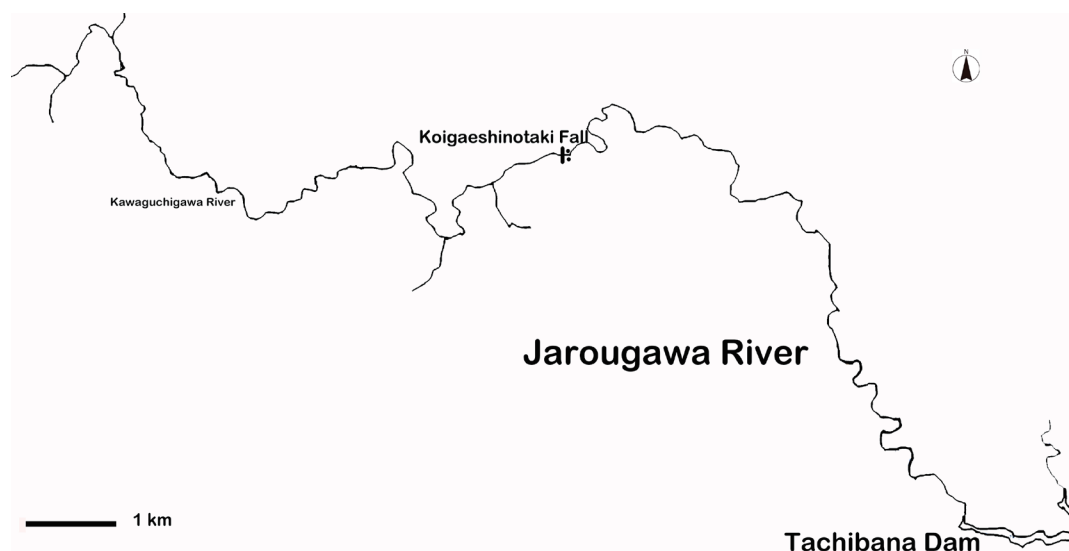


Fig. 1. Map of the Jyarougawa River, Miyazaki Prefecture.

ろん、九州におけるサクラマス類の分化の過程、さらには九州の淡水魚類相の形成史の推定にもつながるだろう。

一方上記の研究過程で、ヤマメとアマゴの境界として知られる「大島線」に一致せず（大島 1930, 1957）、過去ヤマメ域とされてきた南九州の河川や（岩槻ほか, 2018）、九州最大の河川である筑後川にも、アマゴの放流履歴が無いにも関わらず、在来アマゴが生息している確かな事実も判明してきた（岩槻ほか, 2019）。また、ヤマメ域とされてきた宮崎県の小丸川の過去放流の無い本流最源流でもアマゴが確認された（岩槻ほか, 2018）。宮崎県でアマゴがいるところはないか探索していたところ、一ツ瀬川水系蛇籠川（じゃろうがわ）にはアマゴが生息している話を地元の遊漁者から聞きつけた。

蛇籠川は九州では林道も殆ど川と接しておらず、当然過去ヤマメの放流もごく一部の下流でのみ行われた、殆ど昔からの自然のままの川である（Fig. 1）。昔から人を寄せ付けない川である。九州にもし秘境と呼ぶに相応しい河川を挙げるとしたらこの宮崎県一ツ瀬川支流の蛇籠川を必ず加えなければならないだろう。川の名の通り、立花ダムの上流の海拔約 350 m から海拔約 400 m を、約 13 km に渡って蛇行を繰り返しながらゆったり流

れ、一カ所ヤマメの遡上を阻む「鯉返しの滝」が海拔約 400 m 付近にある（Fig. 1）。正確な滝の高さは不明だが約 5 m 前後だと目視で判断される。海拔約 400 m から約 10 km 強を経て海拔 850 m 付近で源流となる。滝より上流側は河口川（かわのくちがわ）と呼ばれ、1987 年（昭和 62 年）3 月 6 日付けの西日本新聞の記事によれば、「川の口地区に 3 軒ほどの家は無人となっており、壊れた廃屋が残っているだけである。」と報告されている。川の河口（かわのくちがわ）とも呼ばれる。河口川の源流は標高 1146.7 m の無名の山に水源を発し、山を越える西側は大淀川水系綾北川の西米良村村所の尾股集落である。海拔約 550 m 辺りから上流はヤマメが途中遡上出来ないような滝や人の構造物である井堰は全く無い。従って「鯉返しの滝」より上は完全な在来ヤマメが生息する長い水域となっている。

蛇籠川は、南九州の温暖な気候に育まれた照葉樹林の中を流れる川である（Fig. 2）。蛇籠川の下流は立花ダムと寒川ダムがあり、名を変えて三財川となり、途中昭和の終わりには寒川集落があったが平成には廃村となった。近年では立花ダムよりすぐ上流で地元漁協が前年生まれのヤマメ稚魚を初夏か秋に放流している。このヤマメは「鯉返しの滝」直下まで遡上が可能であるため、放流

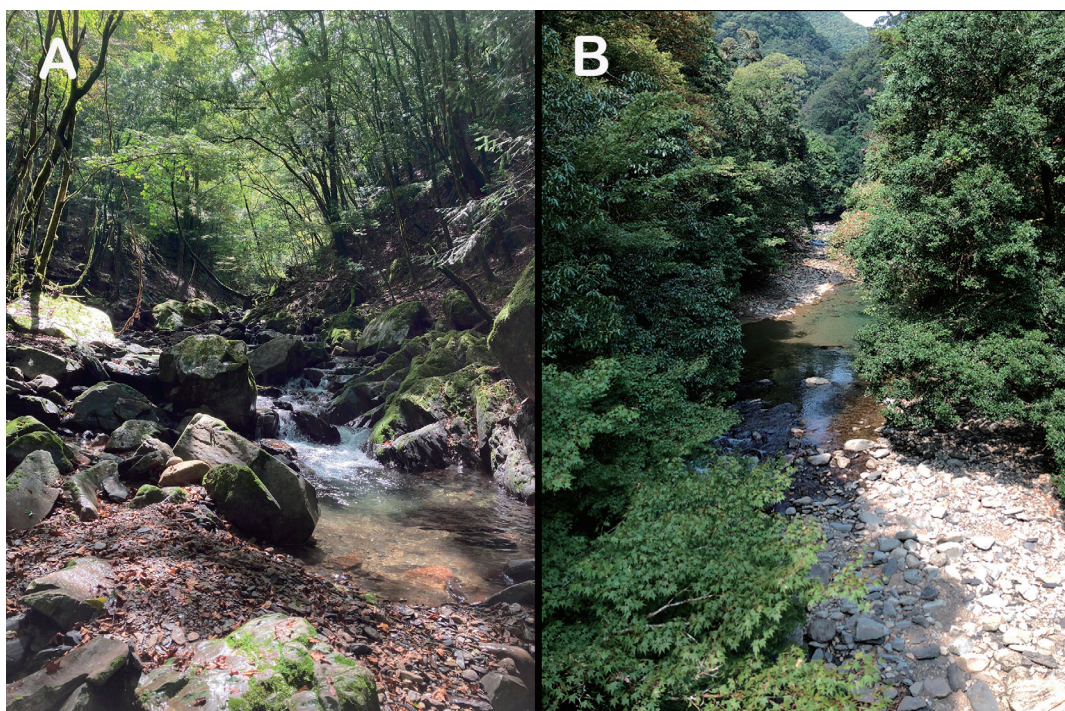


Fig. 2. Landscape of upper and lower river basins of the Jyarougawa River, Miyazaki. A, Upper river basin above Koigaeshinotaki Fall; B, lower river basin below Koigaeshinotaki Fall.

地点から約 13 km 以上もの流程において在来個体群との交雑がどの程度あるのかも興味深い。下流側の流程は海拔約 350 m の立花ダム上の放流地点から途中、寒川ダムを経て、民家のある海拔 50 m の西都市までも 15 km 以上もあり、全流域の 36 km 以上に渡って人は住んでいない。また途中の連続する二つのダムより下流は海拔も低く、水温も高くなるので、ヤマメは殆どみかけないし、冷水を好むヤマメには一般的な見方からすればあまり良くない生息域であると考えられる。

蛇籠川は戦後長く放流の履歴も無く、天然ヤマメの大口が地元民の間で知る人ぞ知る生息地として知られていた。有名な溪流師(たにし)であった山本(1973, 1987)では、蛇籠川は徒歩、テント持参、天然物のエノハ(ヤマメ)豊産地とある。鯉返しの滝上の上流側での過去放流も移殖の噂も一切無い(一ツ瀬川漁協、田中組合長私信)。

しかし、立花ダムのすぐ上では昭和の終わりから平成の最初以降、漁協による種苗放流が続けられている。宮崎県水産試験場百年史と宮崎県の

ヤマメ研究に携わってきた第 8 番目の著者の歴史的経緯の正しい情報がある(宮崎県水産試験場 2003)。宮崎県水産試験場米良試験地(2009 年廃止)でのヤマメ養殖が可能となり、義務放流が盛んになってきた 1980 年(昭和 55 年)頃から一ツ瀬川漁協による放流がなされ、初期は蛇籠川と同じ一ツ瀬川水系の禁漁区の石堂川のヤマメを親魚とする種苗が生産され、この蛇籠川にも放流が始まった昭和の後半頃の初期の放流の時期に放流された可能性がある。また平成になってからは耳川産のヤマメ種苗が放流されてきた経緯がある。

この状況下で、この長くて緩やかに流れる溪流、蛇籠川には上述の 5 遺伝グループ(Iwatsuki et al., 2019; 岩槻ほか, 2020)のどの系統が生息するのか、単独の遺伝系統なのか、複数の遺伝系統が生存しているのか、源流、中流、下流側と同じ遺伝系統なのか、滝の上と下ではどうか、立花ダムのすぐ上で 20 年以上も毎年数千尾程度の放流がなされてきたが、どのような遺伝学的影響を与えたのか、非常に興味のあるところである。

そこで、上記の疑問を解決するため、調査を行った。なお、最下流部の一部で放流された種苗は耳川産や水産試験場の石堂川産種苗であることから、その遺伝系統を押さえた上で、蛇籠川全域の採集調査を行い、その遺伝系統を解明する計画を立てた。また、鯉返しの滝の下流側では本来生息しないとされるアマゴが釣獲された話もあるのでアマゴが生息しているかどうかの有無も確かめた。同時に宮崎県内の主要河川での在来ヤマメの遺伝系統 (Iwatsuki et al., 2019) とその後の県内の調査結果を整理して、蛇籠川と宮崎県内の一般的な在来ヤマメの遺伝学的特性の共通性と異質性について本報告で検討・言及したい。

調査方法と解析法

調査範囲は模式図で示した (Fig. 1)。予備調査は、2017年6月17日にダム上の漁協のヤマメ放流地点 (ダム上のバックウォーターから約1 km 上流付近) から上流で実施された。その後2回目は万が一の場合を備えて泊まりの準備もした。2017年7月15日の調査では鯉返しの滝を目指し、この滝の下流の長い流域のサンプル入手を目的とした。

鯉返しの滝より上流側の調査を計画したが、山越えて尾根側から源流に入るルートは大雨で崖が崩落して山道を塞いでおり、僅かな雨が重なると山道を通れず、2018–2020年度は数度の入渓を試みたが調査出来なかった。ようやく2021年5月8日に3回目の蛇籠川の上流側の河口川 (河の口川) に入渓できた。

この調査と並行して宮崎県水産試験場が1970年から継代飼育されてきた一ツ瀬川水系の禁漁区の石堂川のサンプル (宮崎県水産試験場, 2003) 及び平成になってから一ツ瀬川に放流されてきた耳川産ヤマメを親魚にして継代飼育した2005年のサンプル、並びに2021年に放流場所で採捕された一ツ瀬川 (8個体) と小丸川 (4個体) のサンプルを解析した。

更に、宮崎県の日向灘に注ぐ主要河川である北から五ヶ瀬川、五十鈴川、耳川、名貫川、小丸川、一ツ瀬川、大淀川、加江田川、広渡川、福島

川と、東シナ海に注ぐ川内川の調査 (Iwatsuki et al., 2019) と、その後のヤマメの在来調査の解析結果を整理した。

得られたサンプルは、採捕個体から切除した脂鰭からDNA抽出を行い、遺伝解析をすることで各流域に生息する系統の把握を行った (Iwatsuki et al., 2019)。DNAの抽出はIwatsuki et al. (2019) と同じ方法に従った。脂鰭を細かく刻み、TESU4buffer (10mM Tris-HCl, pH7.5, 20mM EDTA, pH8.0, 1%SDS, 4M urea) を200 µl 加え、Proteinase K (富士フイルム和光製薬株式会社) を5 µl 加え攪拌し、55°C で組織が完全に溶解するまで過熱した後、フェノール・クロロホルム法 (Sambrook and Russell, 2001) を用いて抽出を行った。抽出した全DNAを鋳型にして、ミトコンドリアDNAのCyt-b領域をPCR法により増幅した。PCRはPCR反応液15 µl でおこない、1.5 µl のDNA溶液、Primer 1.5 µl, Go Tap® Green Master Mix (Promega, Madison) 7.5 µl と Nuclease-Free Water (タカラバイオ社, 東京) 3 µl を用いた。PCR反応に用いたプライマーは以下を用いた。cyt-b_F1 (5'-GACACAAGATAAGTCATAATTCC-3'), Onco-R1 (5'-CTATAAGAACAAAGGATTGAA-3'), Onco-F2 (5'-CTCTGACCCGATTTTTCGC-3'), Onco-R2 (5'-ACCTCCGACTTCCGGATTACA-3')。前記4つのプライマーセットのうち、Cyt-b領域の前半部は94°C 1 min, 51°C 1 min, 72°C 1 min を1サイクルとし、40サイクル行い、後半部は、94°C 30 sec, 55°C 30sec, 72°C 1 min を1サイクルとし、40サイクル行った。PCR産物のシーケンス解析は株式会社ファスマックに委託した。

シーケンス解析によって得られた塩基配列データ Clustal X (Thompson, 1997) にかけて、アライメントの後 TCS.1.13 (Clement et al., 2000) で最節約法を用いてハプロタイプネットワーク樹を作成し、ハプロタイプを決定した。ハプロタイプはIwatsuki et al. (2019) を踏襲した。未報告のハプロタイプについては、DDBJ に登録しアクセッションナンバーを得た。Hap-D8 は LC655693, Hap-D9 は LC655694 である。



Fig. 3. Yamame, *Oncorhynchus masou masou* in upper river basin of the Jyarougawa River above Koigaeshinotaki Fall, Miyazaki. A, 140 mm SL; B, 165 mm SL.

結果・考察

蛇籠川の生息実態と遺伝系統 調査の結果、鯉返しの滝の上流では、ヤマメはパーマークが丸い特徴を持ち、背部には大きな黒点が多数認められ、腹部にもパーマークと同じ色彩特徴をもつ小暗色斑を多数持っていた (Fig. 3A–B)。この特徴は所謂マダラと呼ばれてきた九州のヤマメの典型的な特徴である (山本, 1973; 佐藤, 2020)。これらの全ての個体の遺伝系統は Hap-D9 ($n=9$) であった。

しかし、鯉返しの滝下流では、パーマークは丸くて小さいものから長楕円のもの認められ (Fig. 4A)、滝上流と下流側では明らかに色彩の特徴は異なっていた (Figs. 2–3)。鯉返しの滝下流域で立花ダムより上流側では、平坦な平瀬が長

く続き、ほぼ砂利の川の溪相となっている (Fig. 2B)。源流部でようやく弱い段差のある溪相に変わる (Fig. 2A)。滝下流はヤマメには餌場もなく休憩する場所もありない変化に富まないとも言える環境である。蛇籠の名の通りカーブする周辺にやや大きな石が多く、増水時や危険を感じた時の避難場所や隠れ家もあるが多くない。下流部は照葉樹林が自然のままで素晴らしい溪相だが、海拔 350–550 m と低く、直射日光が当たるので夏場は 20°C 近くの高温になりがちで、ヤマメにとってはあまりよくない生息域であろう。

毎年ヤマメが数千尾放流されているにも関わらず、予想に反して魚影が極端に薄く、下流側では合計 2 回の調査だが、ルアーにより最初の調査ではたった 1 尾、2 回目も 3 尾で合計 4 尾しか採

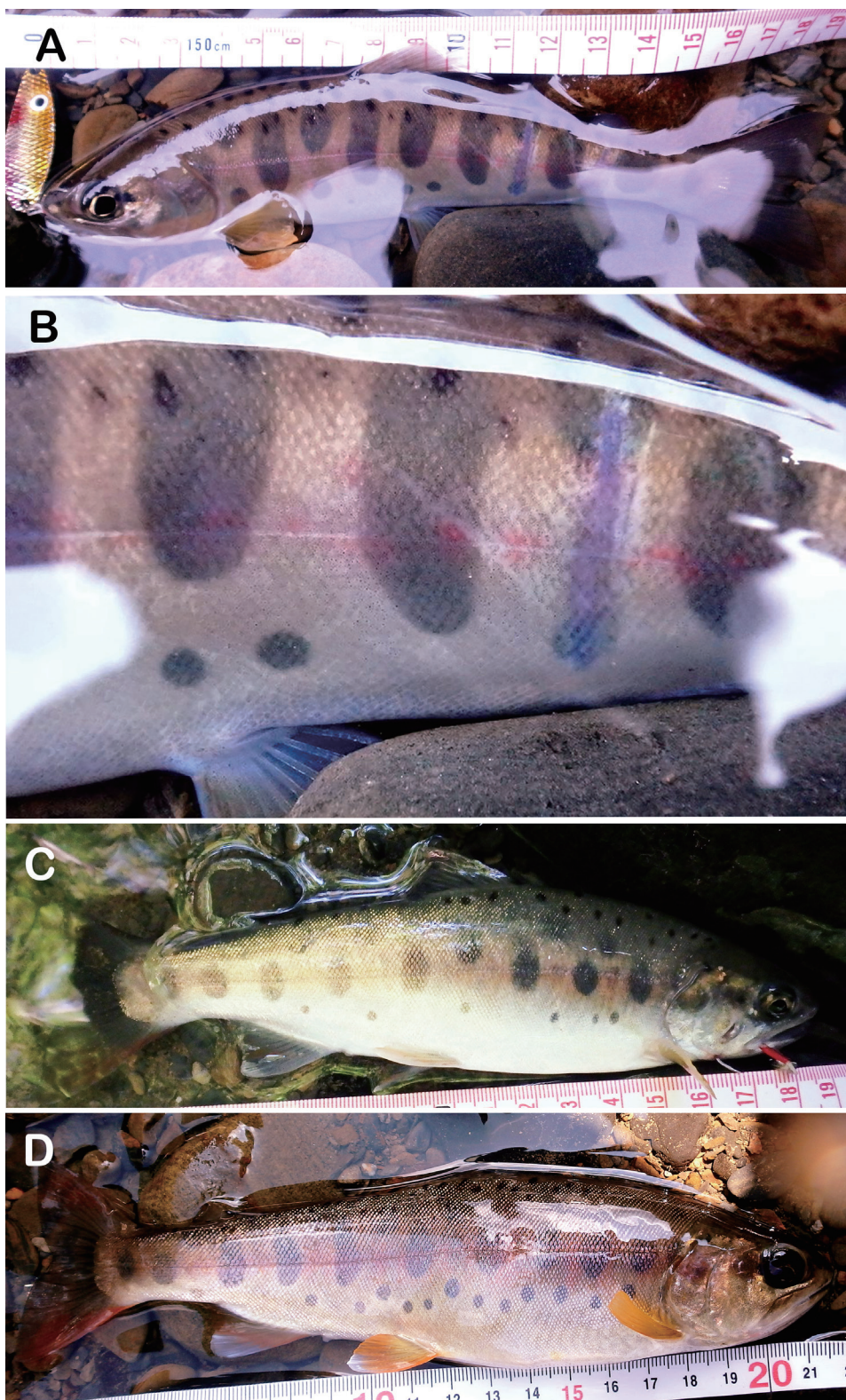


Fig. 4. Yamame, *Oncorhynchus masou masou* in upper river basin of the Jyarougawa River below Koigaeshinotaki Fall, Miyazaki. A, 155 mm SL; B, close up of lateral body of A's specimen; C, ca. 175 mm SL; D, ca. 170 mm SL.

Table 1. Frequency individuals of different haplotypes in the Jyarougawa River (two river basins above or below Koigaeshinotaki Fall), Hitotsusegawa River and other represented rivers from Miyazaki Prefecture.

| River name | Haplotype of <i>Oncorhynchus masou masou</i> , defined by Iwatsuki et al. (2019, 2020) and this study | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|----|----|----|----|----|-----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|---------------|
| | A1 | A2 | A3 | B3 | B6 | C1 | C8 | D1 | D4 | D5 | D6 | D7 | D8 | D9 | E4 | E6 | Unidentified* |
| Jyarougawa River of the Hitotsuse | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Upstream region above Koigaeshinotaki Fall in Jyarougawa River | | | | | | | | | | | | | | 9 | | | |
| Lowerstream region below Koigaeshinotaki Fall in Jyarougawa River | | | | | | | | | 1 | | | | 2 | 1 | | | |
| Rivers having estuarine in Hyuga Nada Sea | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Gokasegawa River | | 10 | | | 1 | | | | | | | | | | | | 2 |
| Isuzugawa River | | | | 1 | | | | | | | | | | | | | 3 |
| Mimigawa River | 1 | 14 | 14 | 1 | | 5 | | | | | | | | | 1 | | 4 |
| Tsuno River | | 3 | | | | | | | | | | | | | | | |
| Omarugawa River | | 3 | | 1 | | | | | 1 | | | | | | 2 | | |
| Hitotsusegawa River except Jyarougawa R. | | 5 | | | | | | 8 | 1 | | | | | | 1 | | |
| Ooyodogawa River | | 3 | | | | | | 1 | | | | | | | | | 5 |
| Kaedagawa River | | 1 | | | | | | | | | | | | | | | |
| Hirotogawa River | | 1? | | | | | | | | 8 | 8 | 1 | | | | | |
| Fukushima River | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| River having estuarine in East China Sea | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Sendagawa River | 3 | | | 5 | | | | | | | | | | | | | 13 |
| Total | 4 | 40 | 14 | 8 | 1 | 5 | | 9 | 2 | 8 | 8 | 1 | 2 | 10 | 2 | 2 | 27 |
| Ishidou River Strain in cultured stock of Miyazaki Prefectural Fisheries Station | | | | | | | | | 18 | | | | | | | | |
| Tamagawa River Strain in cultured stock of Miyazaki Prefectural Fisheries Station (introduced from Tokyoto-Naisuimen-Suisanshikenjyo in 1969) | | 2 | 3 | | | | 8** | | | | | | | | | | |
| Released fish into the Hitotsuse River by M fish farm | | 2 | | | | | | 1 | | | | | | | | | |

*Five haplotypes are not correctly judged whether or not each haplotype is a native population from Miyazaki (3 in Group B [1 haplotype], 4 in Group C [1 haplotype], 17 in Group D (2 haplotypes), 3 in Group E [1 haplotype]) judged by Iwatsuki et al. (2019) because cultured juvenile were released before as both records and/or rumors of eyed eggs released without permission. ** "Sequence data of cytochrome *b* (1140 bp) is same as "Accession No. D58402 and F1435612" and designated as C group's C8.

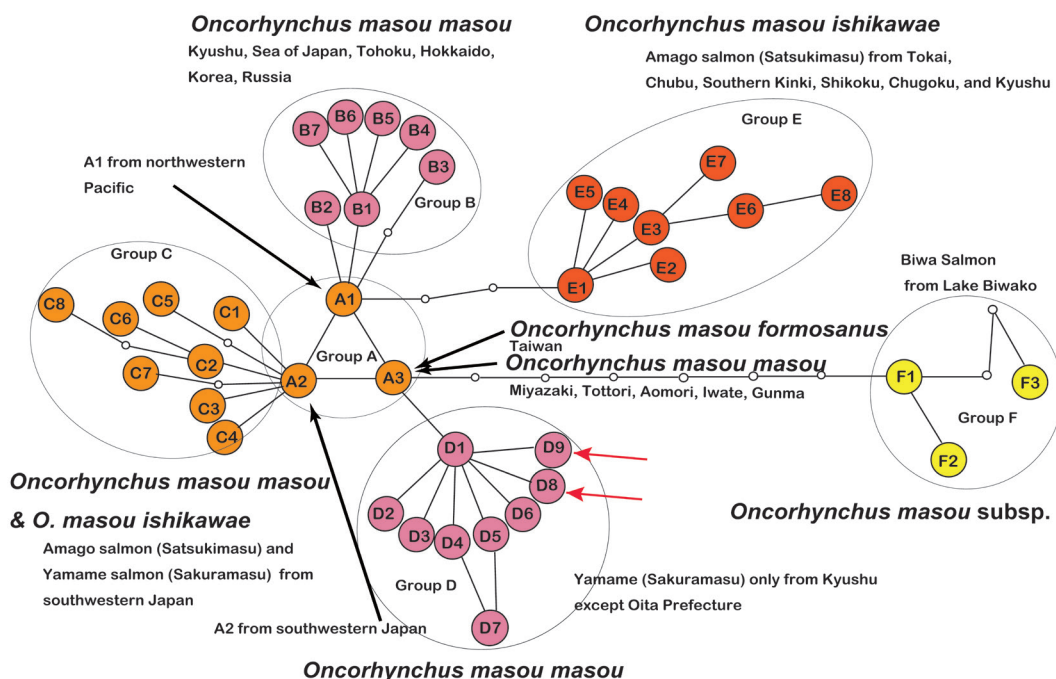


Fig. 5. Haplotype network (including new haplotypes) of the *Oncorhynchus masou* complex from northwestern Pacific (revised figure of Iwatsuki et al., 2019).

集されなかった。鯉返しの滝下流の立花ダムより上流側では、アマゴがいたと地元遊漁者の聞きこみ情報があったが、通常のアマゴの体表側面にある明白な朱赤点とは異なり、側線上に不明瞭な赤い斑紋が続くような特徴で、通常のアマゴの朱赤点とは異なっていた (Fig. 4A–C)。地元の遊漁者が言う朱赤点とはこの特徴であった。朱赤点の明瞭なアマゴの系統 (グループ A, グループ C, グループ E) は確認出来なかった。前述の 2 回の調査は、どちらも解禁日の 3 月から 2 か月以上過ぎた 5 月と 7 月に調査を実施し、例年 7 月に放流されているので、放流直後の 7 月はもう少し釣獲されてもいいはずである。しかし、生息域は長し、多くの釣り客により釣り荒れたために少ないという状況にはみえない。1980 年代 (昭和 55 年) までは尺もの等の大物や生息密度も地元の人の聞きこみからかなり高かったことから生息数の極端な低さは他に何か理由があるはずと思われる。

滝の下流側では Cyt-*b* のハプロタイプは Hap-D4 ($n=1$), Hap-D8 ($n=2$), Hap-D9 ($n=1$) が確認された (Table 1; Fig. 5)。上記の長楕円の

パーマールを持ち、側線上に不明瞭な赤い斑紋をもつのが、D4 であった (Fig. 4A–B)。残りの 3 個体のハプロタイプは異なる二つ (Hap-D8 と Hap-D9) であったが、丸いパーマールが 8 個ぐらいのもの (Fig. 4C)、丸と長楕円が不規則に合体したようなパーマールの特徴を有していた (Fig. 4D)。前者が Hap-D8 で、後者が Hap-D9 であった。Hap-D4 とその他の 3 個体とは色彩が全く異なっていた。鯉返しの上流の蛇籠川の河口川では、2 回の調査でハプロタイプは Hap-D9 ($n=9$) のみが採集され、ほぼ同じ上述した丸いパーマールを有していた (Fig. 3A–B)。蛇籠川の Hap-D8 と Hap-D9 は今回発見された九州ヤマメの遺伝系統の新しいハプロタイプで、この蛇籠川でのみ確認される固有な遺伝系統と判断される。

蛇籠川の遺伝学的な解析結果を、既存の分かってきた遺伝情報 (Iwatsuki et al., 2019; 岩槻ほか, 2020; 本研究) から検討してみると、滝下の下流側の Hap-D4 は 1969 年 (昭和 44 年) の秋に宮崎県の一ツ瀬川水系石堂川 (永年禁漁) で採集された在来親魚を用いた継代種苗のハプロタイプであ

り、石堂川はこの特有のハプロタイプであった。これは、宮崎県水産試験場が1970年代初期（昭和45年）にヤマメの種苗生産に成功して、県内の養殖業者に供給されて昭和40年代後半には県内の河川に放流された可能性のあるハプロタイプである（宮崎県水産試験場, 2003; Iwatsuki et al., 2019）。Hap-D4は、本来の一ツ瀬川以外で在来の可能性のある宮崎県内の流域では小丸川だけでしかみつかっていない。従って、在来系統の可能性も残るものの、色彩が他の個体と違うことから初期の放流事業で放流された生残りの可能性が高いと考えられる。

1969年（昭和44年）に、東京都水産試験場奥多摩分場が種苗生産に成功した多摩川産ヤマメ親魚から得られたヤマメ種苗が、宮崎県水産試験場小林分場（現在の内水面支場）と鹿児島県水産試験場大口養魚場に持ち込まれた（Iwatsuki et al., 2019）。後者の種苗はその後関西に本拠を置く財団法人淡水魚保護協会により歴史的な放流事業として知られ、屋久島に放流されたヤマメの系統でもある（今井, 1975）。この種苗の2系統は継代飼育されたサンプルが宮崎県水産試験場に残っており、サンプルの解析を実施し、その結果をTable 1に示し、それらを多い順に列挙するとHap-C8 ($n=8$, DDBJにおけるAccession Number D58402と同じ), Hap-A3 ($n=3$), Hap-A2 ($n=2$)であった。後者のA2とA3は宮崎県の在来と判断した所からもみつかったので区別が出来ないが、Hap-C8は県内の養殖種苗ではみついているが、在来と判断した蛇籠川を含む宮崎県の河川からはみつかっていない（Table 1）。東京都水産試験場奥多摩分場の継代飼育の種苗はその後30年近く宮崎県水産試験場で継代飼育されてきたが、平成に入った1990年代では地元在来ヤマメを重要視することになっていたので売買や放流は中止された。しかし、Hap-C8は特徴的な遺伝系統であり、在来としてみられる生息域は中央構造線の西の端の九州と諏訪湖周辺とフォッサマグナにあたる関東周辺でみられ、途中の中国地方、四国や紀伊半島を含む近畿地方と岐阜県周辺からはなぜか確認されていない（Iwatsuki et al., 2019）。

九州では大分県の大野川や筑後川、球磨川でもみついている（Iwatsuki et al., 2019）。宮崎県の河川でみつかったもおかしいかも知れない。

更にHap-D9（Fig. 4D）は立花ダムの放流地点近傍で採集され、Hap-D9は上流側の個体が下流側に流されてきたか、昔から居たのかも知れない。Hap-D8（Fig. 3C）は鯉返しの滝のすぐ下流側で採捕された。滝下で戦後の1945年以降のすぐの頃ころから普通にみられた在来のヤマメのパーマークは丸くて腹側の暗色斑は比較的少なかったとされる（越智陽一郎私信）。Hap-D8を持つ個体がこの特徴を持っていたことから、このハプロタイプは古くから蛇籠川全域に生息するヤマメが保有している在来遺伝系統であることが示唆された。

平成になってからの1992年（平成4年）以降では放流種苗は耳川流域にあるM養魚場の種苗を用いていた。M養魚場のヤマメは1980年代（昭和55年）では宮崎県水産試験場から供給された種苗で種苗生産を行っていたが、当時地元耳川産のヤマメを親魚として種苗生産されるように変わった。地元の椎葉村漁協も在来系統のヤマメを好むようになり平成以降では放流種苗は地場の耳川産を使用する方針に転換した。過去耳川の在来調査で確認されているヤマメは圧倒的にHap-A2とHap-A3が多く、その他にはHap-C1, Hap-A1とHap-E6であった。しかし、蛇籠川から1尾もこの遺伝系統はみつかっていない。

この理由として、そもそも上記の放流ものの耳川産の種苗はどちらかと言えば山岳溪流に近いところで採捕された親魚の種苗であり、蛇籠川の滝下のような平瀬が延々と続く砂利環境には適していない可能性がある。放流地点近傍に放流されたヤマメの満1, 2年魚がいてもいいはずだが、異常なほど魚影密度が低い。平成になってからは毎年放流されているにも関わらず、1尾も放流のハプロタイプがみつかっていない。これらのことから、放流された個体は定着できず、子孫を残せていない可能性が高い。また、放流魚の行動特性が在来魚の行動特性と違うことが知られており（Yamamoto and Reinhardt, 2003）、遺伝系統を押さ

えた上での行動特性の解明は誰も研究していない。今回のような遺伝系統と行動特性の研究を増やして生物学的情報を蓄積する必要がある。

放流地点から鯉返しの滝までは 13 km 近くもあるが、この間堰堤や滝がなく、普段は流れも弱いことから、放流魚は鯉返しの滝まで遡上が出来るはずである。しかし滝下の蛇籠川の上流側でも放流ものの上記の遺伝系統がみられないことから滝下流の水域まで遡上していないと考えられること、放流後一時期放流されたものはその周辺で留まるが、大雨が降ると隠れ家や休憩する岩場や淵も余りないので、大雨の度に放流魚の密度が減少する傾向が伺える話があることから(越智陽一郎氏私信)、直ぐ下流の立花ダムにまで流されている可能性が高い。過去の放流による効果やその後の移動に関する研究をみると(本多ほか, 1977; 新妻ほか, 1985; 関ほか, 2000), イワナは放流地点より上流側に移動するが、ヤマメやアマゴは秋までは残ることもあり、その後餌を求めてか、越冬のため下流部のダム湖や河川下流に降下してしまう報告が多いことが知られている。

一方河川環境である溪相が海拔 800 m もあり、淵や段差がある生息水域では、在来魚も放流魚も豪雨さえなければ淵に留まれるが(Sakata et al., 2005), 蛇籠川では海拔も 350–550 m で低く緩やかな砂利川で隠れるところもない特殊な生息環境なので、大雨になると下流側に一気に水路となって流される可能性が非常に高いと推察される。

これまでの調査より、1 つの谷で広域分布するハプロタイプが複数確認されることは普通だが(Iwatsuki et al., 2019), 1 つの谷からその河川の固有ハプロタイプが複数みつかることはあまり多くない。日本最南限個体群の 3 つの固有ハプロタイプがみつかった福島川と同様に、何らかの特殊な物理環境の影響が示唆される。物理環境との関連性は不明であるが、この Hap-D8 と Hap-D9 の 2 つのハプロタイプを持つ集団は宮崎県の守るべきヤマメ個体群であり、特徴的な環境に生息する固有な遺伝系統であると示唆される。今後の遺伝系統と環境適応性は今後解明すべき課題でもある。

宮崎県の河川における在来ヤマメの遺伝系統

一ツ瀬川水系蛇籠川を含む宮崎県の主要な河川で在来と判断された谷のハプロタイプを Table 1 に示した(Iwatsuki et al., 2019; 岩槻ほか, 2020; 本研究)。出現頻度の多い遺伝系統は、過去の報告あるいは未発表データを加味して考慮すると、多い順に、グループ A の Hap-A2 (福島川, 広渡川, 大淀川, 一ツ瀬川, 耳川, 小丸川, 名貫川, 五ヶ瀬川(五ヶ瀬川と祝子川), Hap-A3 (大淀川, 一ツ瀬川, 耳川, 名貫川), グループ D の Hap-D1 (大淀川, 一ツ瀬川水系椎葉村合戦原「九州大学農学部附属演習林内の禁漁区」を含む 3 支流等), グループ B の Hap-B03 (ヤマメ; 川内川, 五十鈴川, 耳川, 小丸川), グループ C の Hap-C1 (耳川), グループ A の Hap-A1 (川内川, 耳川), グループ E の Hap-E4 (小丸川) と Hap-E6 (耳川, 一ツ瀬川)であった。

Hap-A2 は宮崎県のほぼ全河川の在来生息地と判断される水域から確認されている。これは、グループ A の遺伝系統のグループであり、中央構造線と関東フォッサマグナ(Fossa Magna)周辺の西南日本に広く生息する遺伝系統で、朱赤点があったり無かったりする従来知られていない遺伝系統である(Iwatsuki et al., 2019; 岩槻ほか, 2020)。このグループは、日本海側の山陰や北陸、太平洋岸の殆ど各県の主要な河川でも確認されている。ただし、概ねの傾向として、その河川の本流筋の最源流付近の谷で在来個体群としてみつかることが多い。Hap-A3 も宮崎県の 4 水系からみつかっており、このハプロタイプはタイワンマスと同じ遺伝系統であり、九州全域、本州日本海、東北地方の太平洋岸から関東までみられる。北海道を除く従来のヤマメ域とされる流域に出現し、不思議なことに大陸のロシアや韓国からはみつからない(Iwatsuki et al., 2019; 岩槻ほか, 2020)。この遺伝系統は養殖種苗にも多くみられるので、放流の実績のあったところは在来判定には注意が必要な遺伝系統である(Iwatsuki et al., 2019; 岩槻ほか, 2020)。さらに、ヤマメの分布域とされる大陸、九州や本州日本海側、北海道から本州太平洋岸の関東まで広く分布する遺伝系統

である Hap-B3 も宮崎県内の複数河川から見つかった。これらのことから、国内の他地域と同様に、宮崎県内河川においても広域分布するハプロタイプが広く分布していることが明らかとなった。

上記の結果から、九州の一つの県である宮崎県にもビワマスを除く 5 グループ（グループ A－E）の全ての遺伝系統が確認されたことになる。グループ D は温暖な日向灘に面する宮崎県の河川で予想以上にハプロタイプの数が多く分化が進んでいる様子が窺えた。分布の中心（日本に進出した後の起源 [出発点]）付近には異なる遺伝系統が多い傾向があり、その中心から遠くなるにつれて種類（ウナギ類；黒木・塚本，2011）や遺伝系統（タイ科キチヌ；岩槻・千葉，2012）が少なくなることは知られている。サクラマス類と同じく河川を介在する東アジアの台湾海峡付近に生息する固有種のタイ科キチヌは、稚魚期に河口で過ごし、サクラマス類と同じように陸地の河川を介在し、沿岸域に沿って氷河期にはベトナムまで南下分散し、間氷河期には日本海の東北地方やロシアのウラジオストク付近にまで分布してきたと判断される。ミトコンドリアの D-loop でみるとキチヌの起源は台湾海峡付近では、3 つの遺伝グループがすべて存在し、また D-loop のハプロタイプ数が圧倒的に多い（岩槻・千葉，2012）。

サクラマス類の生態や生活史を考慮すると、生まれた産卵場に戻る比較的強い母川回帰という習性と、第 4 紀以降の氷河期と間氷期の気候変動を通じた分布域と集団サイズの大きな変化、多様な日本の山岳渓流を含む河川中流以上の生息環境の多様性から、それぞれの環境に適応した集団へ遺伝的分化が起って日本の河川に適応してきたのであろう。

また、過去放流の多い河川でも詳細な聞きこみを含めた滝や井堰を含めた河川の生息実態の調査を行えば、在来系統のヤマメ個体群は思わぬ水域で発見され、意外と今でも在来ヤマメの個体群が生残している水域があることが今回の調査で示唆された。そのため、それらの在来個体群の正確な実態を明らかにして、今後の宮崎県の河川に分

布する固有な在来系統のヤマメ個体群が絶滅しないように社会環境と照らし合わせて最善の方法を模索し、人との関係で地域のヤマメを保全することが我々の責務であり、温暖化が今後進むであろう現代に、未来の渓流魚の保全の方向を真剣に考える段階にある。

謝 辞

全国規模のサクラマス類の地理的遺伝系統の調査の際に多くの人から地元の放流実態と在来情報を入手することが出来た。それらの重要な情報を頂いた方々は Iwatsuki et al. (2019) に既に名前を挙げて謝辞を申し上げた。今回の調査では一ツ瀬川水系の一ツ瀬川漁業協同組合の田中 寛組合長と西米良村漁業協同組合の甲斐法長組合長から蛇籠川を含む一ツ瀬川の各支流の過去の放流の経緯・実態や在来ヤマメの生息情報を提供していただいた、宮崎県水産試験場のヤマメの種苗生産や増殖事業に関する一連の研究に従事された栗田壽男氏・小田茂幸氏・兒玉龍介氏・田牧幸一氏・田口智也氏・谷口基氏・上林大介氏に感謝する。蛇籠川のヤマメの過去の情報を頂いた漁協や地元遊漁者や、全国のヤマメやアマゴの色彩的特徴を教えてくださいいただいた佐藤成史氏（フィッシングライター・フォトグラファー）にお礼申し上げる。また本研究の一部はパタゴニア環境助成プログラム基金、JSPS 科研費（JP19K12418 と JP21K06320）の助成を受けた。

引用文献

- Clement, M., D. Posada and K. Crandall. 2000. tcs: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology*, 9: 1657–1660.
- 原子力発電環境整備機構. 2017. 3. 日本列島の地質構造の変遷, pp. 20–43. 自然現象の長期的な影響評価に係る情報整備一仕様書. 原子力発電環境整備機構, 東京.
- 本多信行・土屋 保・鈴木惇悦・網田健次郎. 1977. 在来マス類の放流効果に関する研究 (1). 新潟県内水面水産試験場調査研究報告, 5: 1–13.
- 細谷和海. 2013. 94 サケ科 Salmonidae, pp. 362–368, 1833–1835. 中坊徹次編, 日本産魚類検索全種の同定 第 3 版. 東海大学出版会, 秦野.
- 今井貞彦. 1975. 屋久島の実験, pp. 44–48. 木村英造 (編) 淡水魚. 財団法人淡水魚保護協会, 大阪.
- 岩槻幸雄・千葉 悟. 2012. 第 6 章 東アジアにおけるキチヌの外部形態と遺伝的集団構造, pp. 97–111. 松浦啓一 (編) 黒潮の魚たち. 東海大学出版会, 東京.

- Iwatsuki, Y., T. Ineno, F. Tanaka and K. Tanahara. 2019. The southernmost population of *Oncorhynchus masou masou* from Kyushu Island, Japan and gross genetic structure of the *O. masou* complex from the northwestern Pacific, pp. 101–118. In Gwo, J.-C., Y.-T. Shieh and C. P. Burridge (eds.) The Proceedings of the International Symposium on the 100th Anniversary of the Discovery of Formosa Landlocked Salmon, Taiwan Ocean University Press.
- 岩槻幸雄・佐藤純一・芳野孝晃・工藤隆志・重石智規・平松穰二・河野哲也・藤原 肇・野瀬誠一郎・首藤泰善・棚原 奎・繁野智則. 2019. 筑後川水系のアマゴの生息実態. *Bungoensis*, 3: 17–26.
- 岩槻幸雄・佐藤成史・安本潤一・田中文也・魚矢隆文・山之内 稔・大出水友和・棚原 奎・長友由隆・松本宏人. 2018. ヤマメ域とされる南九州の河川における朱点のあるアマゴの生息. *宮崎の自然と環境*, 3: 47–53.
- 岩槻幸雄・田中文也・稲野俊直・関 伸吾・川嶋尚正. 2020. サクラマス類似種群 4 亜種における Cytochrome *b* 全域 (1141 bp) 解析による 6 つの遺伝グループの生物学的特性と地理的遺伝系統 (Iwatsuki et al., 2019 の解説). *Nature of Kagoshima*, 47: 5–16.
- 黒木真理・塚本勝巳. 2011. 旅するウナギ 1 億年の時空を越えて. 東海大学出版会, 東京. 278 pp.
- Larkin, M. A., G. Blackshields, N. P. Brown, R. Chenna, P. A. McGettigan, H. McWilliam, F. Valentin, I. W. Wallace, M. A. Wilm, R. Lopez, T. J. D. Thompson, T. J. Gibson and D. G. Higgins. 2007. Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics*, 23: 2947–2948.
- 宮崎県水産試験場. 2003. 宮崎県水産試験場百年史. 宮崎県, 210: 97.
- 宮崎県. 2021. 宮崎のダム. 宮崎県土整備部河川課. 8 pp.
- 新妻賢政・高越哲男・渡辺謙太郎・鈴木 馨・成田宏一. 1985. 阿賀川水系に於けるヤマメ放流効果調査. 福島県内水面水産試験場研究報告, 5: 17–43.
- 大島正満. 1930. ヤマメとアマゴの分布境界線に就て. *地評*, 6: 635–656.
- 大島正満. 1957. 九州に於けるヤマメとアマゴの分布. *動物学雑誌*, 66: 21–24.
- 関 泰夫・内田建哉・星野正邦・佐藤五郎. 2000. 北ノ又川に放流されたヤマメの越冬降湖回遊新潟県内水面水産試験場調査研究報告, 24: 19–26.
- Sakata, K., T. Kondou, N. Takeshita, A. Nakazono and S. Kimura. 2005. Movement of the fluvial form of masu salmon, *Oncorhynchus masou masou*, in a mountain stream in Kyushu, Japan. *Fisheries Science*, 71: 333–341.
- 佐藤成史. 2020. 瀬戸際の渓魚たち. 増補版. 西日本版. つり人社, 東京. 256 pp.
- Templeton, A. R., K. A. Crandall and C. F. Sing. 1992. A cladistic analysis of phenotype associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. III. Cladogram estimation. *Genetics*, 132: 619–633.
- 山本素石. 1973. 西日本の山釣. 付・西日本渓魚の棲息地. 釣り友社, 大阪. 494 pp.
- Yamamoto, T. and U. G. Reinhardt. 2003. Dominance and predator avoidance in domesticated and wild masu salmon *Oncorhynchus masou*. *Fisheries Science*, 69: 88–94.