北海道産カラフトマスの形態変異

下田 和孝,* 神力 義仁, 春日井 潔, 星野 昇^a

(2009 年 7 月 17 日受付, 2009 年 9 月 24 日受理)

北海道立水産孵化場

Variation in morphological characteristics of pink salmon in Hokkaido

KAZUTAKA SHIMODA,* YOSHIHITO SHINRIKI,
KIYOSHI KASUGAI AND NOBORU HOSHINO^a*Hokkaido Fish Hatchery, Eniwa, Hokkaido 061-1433, Japan*

The variation in morphological characteristics of adult pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* collected in nine rivers in Hokkaido, Japan was surveyed in 2005 and 2006. Results of the cluster analysis and discriminant analysis suggested that the difference in meristic counts between the years was greater than that among rivers. The difference in the numbers of dorsal fin rays, anal fin rays and vertebrae between years was greater than that among rivers within year. There was a significant difference in the count of pectoral fin rays and gill rakers of the specimens among rivers, but not between years. Principal component analysis revealed that the 2006 year fish have more dorsal fin rays, anal fin rays and vertebrae, than the 2005 year fish.

キーワード：回帰年，河川間変異，カラフトマス，形態形質

カラフトマス *Oncorhynchus gorbuscha* は、北緯 36 度以北の太平洋，ベーリング海，オホーツク海，日本海および北極海の一部に分布する遡河回遊型のサケ科魚類で，^{1,2)} 本邦では主に北海道のオホーツク海，根室海峡，太平洋および日本海北部に注ぐ河川に遡上する。²⁾ 本種は，ほとんどの個体が満 2 歳で河川回帰し繁殖後に死亡するという特徴的な生活史を有している。^{1,2)} 北海道の河川では稀に満 1 歳の矮小な成熟雄が捕獲されるが，³⁾ こうした個体が自然繁殖に成功した例はこれまでに報告されておらず，隣り合った年級群間での遺伝的交流はほとんど無いものと考えられる。また，北米で実施された交配実験によると，偶数年回帰群と奇数年回帰群を交配すると，F₂ 世代目で回帰率の低下が認められ，⁴⁾ このことから隣り合った年級間での遺伝的交流が起こりづらいたことが示唆される。

ほとんどの個体が満 2 歳で成熟するというカラフトマスの生態的特性に着目した Beacham *et al.*⁵⁾ は，北米太平洋岸の河川に遡上するカラフトマスの集団遺伝解析を行い，同一河川の偶数年回帰群と奇数年回帰群の遺伝的差は同じ遡上年の河川差以上に大きいことを見出すと

ともに，形態形質について河川差と年級群差を検討し，鰭耙数については年級群差が大きく，体型については河川規模による違いが大きいことを明らかにした。北海道産のカラフトマスについてもこれまでに集団遺伝学的研究が行われ，偶数年回帰群と奇数年回帰群の間には大きな遺伝的分化が生じている一方，同一年に回帰した集団であれば河川集団間の遺伝的な差は小さいことが報告されている。⁶⁾ 形態形質に関しては，計数形質や体サイズについて記載が成されるとともに，⁷⁻⁹⁾ 河川間での形態変異についても研究が進められている。⁹⁾ 一方，回帰年間における形態変異に関してはこれまで検討されておらず，河川間変異と回帰年間変異の関係についても明らかにされていない。

本研究では，星野ら⁹⁾ が 2005 年回帰群を対象に収集した形態形質の測定データに，新たに 2006 年回帰群の測定データを加え，北海道産カラフトマスの形態形質について河川間および回帰年間変異を検討した。

試料および方法

標本の収集と測定 本研究では，根室海峡を含む北海

* Tel : 81-123-32-2135. Fax : 81-123-34-7233. Email : shimodak@fishexp.pref.hokkaido.jp

^a 現所属：北海道立中央水産試験場 (Hokkaido Central Fisheries Experiment Station, Yoichi, Hokkaido 046-8555, Japan)

Fig. 1 Map showing sampling rivers of pink salmon used in this study.

道のオホーツク海岸に注ぐ9河川を調査対象とした (Fig. 1)。これらの河川で孵化放流事業の採卵用親魚として2005年および2006年に捕獲されたカラフトマスを測定に用いた。ただし、知来別川の供試魚は捕獲直後の個体であり、未排卵の雌や未排精の雄が多く含まれていたのに対し、その他の河川の供試魚は、採卵および採精に使用するまで蓄養した個体であった。使用した標本の数、体サイズおよびサンプリングを行った月日をTable 1に示した。

収集した標本について標準体長を測定し生殖腺から性別を判定した後、計数形質の測定部位（胸鱗、腹鱗、背鱗、臀鱗、鰓および脊椎骨）を摘出し、各鱗の鱗条数、鰓耙数および脊椎骨数を計数した。鰓耙数については、鰓を摘出する際に一部の個体で第一鰓弓を損傷したため、本研究では全個体について第二鰓弓を計数に用いた。また、脊椎骨数には尾鱗椎にあたる2個の椎体を含めなかった。

データ解析 計数形質の河川差、回帰年差および性差の有無を明らかにするために、これらを従属変数とした3元配置の分散分析を形質毎に行った。次に、計数形質の河川間および回帰年間での類似性を群平均法によるクラスター分析により調べた。さらに、主成分分析によりカラフトマスの形質の変異を解析し、河川間および回帰年間における特徴を抽出するとともに、判別分析で第1、第2主成分得点による河川間および回帰年間の判別率を求めた。クラスター分析、主成分分析および判別分析は雌雄別に行った。クラスター分析では各群の平均値を解析に用い、主成分分析および判別分析では個体毎のデータを用いた。その際、次式を用いて雌雄毎に各形質の実測値 (X_i) を、平均値が0、標準偏差が1となるように標準化することで、形質間の寄与の均一化をはか

Table 1 Standard length (mean with SD, cm) and number of individuals of female and male pink salmon sampled in the nine rivers in 2005 and 2006

Sampling	Date	River	Female			Male		
			Mean	SD	<i>n</i>	Mean	SD	<i>n</i>
Aug. 30	2005	Chiraihetsu	40.2	1.70	17	40.7	1.51	17
Sep. 10	2005	Tonbetsu	43.6	3.17	31	51.5	2.70	30
Sep. 19	2005	Shokotsu	43.5	2.16	28	47.2	4.15	23
Sep. 21	2005	Yubetsu	44.8	2.31	27	50.9	4.61	24
Sep. 12	2005	Shari	43.3	1.87	30	49.4	4.48	30
Sep. 13	2005	Iwaobetsu	43.7	2.90	30	46.5	5.79	30
Sep. 14	2005	Sashirui	43.5	1.89	29	49.4	3.72	31
Sep. 5	2005	Tohoru	43.9	2.88	30	48.6	6.36	30
Sep. 5	2005	Nishibetsu	42.8	2.33	30	46.5	5.25	30
Sep. 15	2006	Chiraihetsu	43.5	2.50	25	47.6	3.41	25
Sep. 15	2006	Tonbetsu	43.1	3.16	25	47.3	5.81	25
Sep. 27	2006	Shokotsu	44.2	2.21	24	46.6	4.69	25
Sep. 6	2006	Yubetsu	45.8	2.31	25	46.8	6.52	25
Sep. 27	2006	Shari	44.9	2.52	25	48.8	4.86	25
Sep. 26	2006	Iwaobetsu	46.1	2.04	25	48.2	4.57	25
Sep. 13	2006	Sashirui	44.9	2.10	25	51.9	5.59	25
Sep. 11	2006	Tohoru	44.4	3.37	25	48.5	6.05	25
Sep. 11	2006	Nishibetsu	45.1	3.18	24	46.5	4.81	25

った。

$$u = (X_i - \mu) / \sigma$$

ただし、 u は標準化後の値、 μ は実測値の平均値、 σ は実測値の標準偏差である。

結 果

各計数形質について河川・回帰年・雌雄別に平均値を求め (Fig. 2)、3元配置分散分析により河川差、回帰年差および性差の有無を調べた (Table 2)。腹鱗条数は河川差、回帰年差および両者の交互作用が検出された。2006年回帰群の腹鱗条数は、雌雄ともに斜里川からサシリ川にかけて少ない傾向があったが、同様の傾向は2005年回帰群では認められなかった。背鱗条数、臀鱗条数および脊椎骨数は、河川差、回帰年差および性差のいずれもが検出され、なかでも回帰年差の F 値が高かった。背鱗条数および臀鱗条数は2006年回帰群で0.5~1本多く、この傾向は雌で顕著であった。2006年回帰群の脊椎骨数は、雌雄ともに前年と比べ平均で0.4個多かった。胸鱗条数と鰓耙数は河川差だけが検出された。両形質について回帰年と雌雄を込みにして河川間での違いに着目すると、胸鱗条数は湧別川以南の河川で多い傾向があり、鰓耙数は渚滑川からサシリ川にかけての河川で多い傾向があった。

クラスター分析によるデンドログラムをFig. 3に示した。雌では、2005年の岩尾別川回帰群および当幌川回帰群が2006年回帰群のクラスターに含まれたことを除き、回帰年毎のクラスターが形成された。雄では、

Fig. 2 Meristic counts of female and male pink salmon sampled in the nine rivers in 2005 and 2006 (mean with SD).

Table 2 Results of three-way layout ANOVA for meristic count in pink salmon

		Pectoral fin rays	Pelvic fin rays	Dorsal fin rays	Anal fin rays	Gill rakers (2nd arch)	Vertebrae
River	<i>F</i>	7.755	6.220	1.965	5.663	2.534	3.163
	<i>P</i>	<0.001	<0.001	0.048	<0.001	0.010	0.002
Year	<i>F</i>	0.520	6.401	157.164	202.690	2.098	48.066
	<i>P</i>	0.471	0.012	<0.001	<0.001	0.148	<0.001
Sex	<i>F</i>	0.032	0.866	15.322	4.770	0.622	7.445
	<i>P</i>	0.857	0.352	<0.001	0.029	0.430	0.006
River * Year	<i>F</i>	1.073	5.885	1.605	4.234	0.953	2.158
	<i>P</i>	0.379	<0.001	0.119	<0.001	0.471	0.029
River * Sex	<i>F</i>	0.908	1.484	1.748	1.571	0.516	1.208
	<i>P</i>	0.509	0.159	0.084	0.129	0.845	0.291
Year * Sex	<i>F</i>	0.656	4.096	3.525	0.001	0.474	0.001
	<i>P</i>	0.418	0.043	0.061	0.974	0.491	0.985
River * Year * Sex	<i>F</i>	2.340	1.766	2.160	1.359	0.318	1.361
	<i>P</i>	0.017	0.080	0.028	0.211	0.960	0.210

Fig. 3 Dendrograms, based on cluster analysis by group average method, for meristic counts of female and male pink salmon in 2005 (○) and 2006 (●).

Table 3 Eigenvalues and factor loadings of first and second principal components of meristic counts in female and male pink salmon

		Female		Male	
		PC1	PC2	PC1	PC2
Eigenvalue		1.58	1.34	1.51	1.26
Percentage of variance		26.4	22.3	25.2	20.9
Cumulative percentage		26.4	48.7	25.2	46.1
Factor loadings	Pectoral fin rays	0.09	0.80	0.29	0.59
	Pelvic fin rays	0.17	0.45	0.41	0.50
	Dorsal fin rays	0.81	-0.09	0.76	-0.33
	Anal fin rays	0.80	-0.09	0.77	-0.29
	Gill rakers (2nd arch)	0.12	0.67	0.30	0.42
	Vertebrae	0.47	-0.19	0.05	-0.54

2006 年当幌川回帰群を除き、回帰年毎のクラスターが形成された。河川間の関係についてみると、隣接する河川で一つのクラスターを形成する場合がある一方で（例えば、2006 年回帰群雌の頓別川と渚滑川）、遠隔河川どうしが同一クラスターに含まれる場合もあり（例えば、2006 年回帰群雄の岩尾別川、頓別川、西別川）、クラスターの形成パターンに地理的な傾向は見出せなかった。

主成分分析の結果、第 1 主成分と第 2 主成分により雌では全分散の 48.7% が、雄では 46.1% が説明された (Table 3)。第 1 主成分の因子負荷量は、雌雄ともに背鰭条数および臀鰭条数で高い正の値を示した。また、雌では脊椎骨数の因子負荷量も高かった。第 2 主成分の因子負荷量は雌雄ともに胸鰭条数、腹鰭条数および鰓耙数で高い正の値を示した。これに加え雄では脊椎骨数でも高い負の値を示した。第 1、第 2 主成分得点の分布

Fig. 4 Plots of first and second principal component scores based on six meristic counts of female and male pink salmon in 2005 and 2006. ● Chiraihetsu R., ○ Tonbetsu R., □ Shokotsu R., ◇ Yubetsu R., ▲ Shari R., × Iwaobetsu R., ■ Sashirui R., + Tohoru R., △ Nishibetsu R.

(Fig. 4) をみると、雌では第 1 主成分の正負が回帰年と対応し、2005 年回帰群は負の個体が、2006 年回帰群は正の個体がそれぞれ 80% 以上を占めた。つまり 2006 年回帰群の雌は、背鰭条数、臀鰭条数および脊椎骨数が多い点で特徴づけられた。判別分析によると雌の第 1、第 2 主成分による正準判別率は、回帰年間で 78.5%、河川間で 17.0% であった。雄の回帰年間における正準判別率は 67.2%、河川間では 18.1% であり、回帰年間

の判別率は雌よりも低かった。また、第1, 第2主成分得点の分布でも雌ほどの明瞭な回帰年差は見られなかった (Fig. 4)。

考 察

クラスター分析において大きくは回帰年毎のクラスターが形成されたことに加え、判別分析における判別率が河川間よりも回帰年間で高かったことから、北海道のオホーツク海岸の河川に遡上するカラフトマス⁶⁾の形態変異は、河川間よりはむしろ回帰年間で大きいと考えられる。これは、岡崎⁶⁾が集団遺伝学的手法を用いた研究によって得た結果と同様であった。主成分分析によると、2005年回帰群と比べ2006年回帰群は、背鰭条数、臀鰭条数および脊椎骨数が多いという特徴を有し、この傾向は特に雌において顕著であった。

サケ科魚類の形態変異は、生息環境と遺伝の双方の影響を受けることが知られ、カラフトマスでは遡上する河川の規模によって頭長や尾柄高に違いが見られるとともに、⁵⁾ 胸鰭条数や腹鰭条数の遺伝率が高い値を示すことも報告されている。¹⁰⁾ カラフトマスは、ほとんどの個体が満2年で繁殖することから、¹⁾ 年級群間の遺伝的交流は非常に限られている。このことから、今回認められた回帰年間で形態的差異に遺伝的要因が関与している可能性が考えられる。一方、今回は2年級群の標本を比較に使用したことから、年による環境の違いが形態形質に影響を及ぼした可能性も否定できない。これら2つの可能性のうちいずれが回帰年間における形態変異の主要因であるか特定するには、偶数年回帰群と奇数年回帰群についてそれぞれ3年級群以上の集団を対象に系統間での形態的差異を検討するとともに、飼育交配実験によって各形態形質の遺伝性について明らかにする必要がある。また、サケ科魚類の形態形質は、産卵時期によって異なることを示唆する報告もあり、¹¹⁾ 今後、こうした点についても研究を進める必要がある。

次に、個々の形質の変異に着目すると、腹鰭条数、背鰭条数、臀鰭条数および脊椎骨数については回帰年差と河川差の双方が検出されたのに対し、胸鰭条数と鰓耙数については河川差のみが検出された。胸鰭条数は湧別川以南の河川で多くなる傾向を示すとともに、鰓耙数は渚滑川からサシルイ川にかけての河川で多い傾向があった。前述したようにカラフトマスの形態形質は生息環境と遺伝の影響を受けることから、^{5,10)} 両形質の河川間変異にもこれら双方が関与していることが考えられる。前者については、サケ科魚類では初期発生時の水温条件によって計数形質が変化することから、^{12,13)} 河川水や孵化用水の水温条件の違いが両形質の変異傾向と対応している可能性が考えられる。一方、後者については、河川間での遺伝的な差は小さいとする研究結果⁶⁾からは、形態

変異の河川差に遺伝的な影響は小さいものと推察されるが、この報告⁶⁾では本研究よりも地理的に狭い範囲の3河川の集団を対象としていることから、より広範囲の河川集団を遺伝解析の対象とした場合には、何らかの地理的傾向が見出される可能性は否定できない。

サケ科魚類の生残率は地理的に近接した集団間で共変動することが知られ、¹⁴⁻¹⁶⁾ この共変動には沿岸水温などの地域的スケールで変化する海洋環境が関係すると考えられている。^{15,16)} 北海道のカラフトマスについても近接した地域間で漁獲量が共変動することが報告されている。⁹⁾ この報告では、漁獲量の変動傾向に基づいて北海道のカラフトマス資源が4地域、すなわち稚内～猿払、雄武～羅臼、標津～落石および浜中～釧路に分けられることを示している。これら4地域のうち雄武～羅臼が、本研究で調査対象とした河川のうち渚滑川～サシルイ川の範囲に概ね対応している。星野ら⁹⁾ が示した漁獲動向の地域区分は、形態変異の地理的傾向と一致している可能性があり、本種の地域集団の分布を反映していることも考えられる。

カラフトマスは、産卵の際に母川だけでなく母川の近隣河川にも遡上することが知られている。¹⁾ 北海道で実施された標識放流でも、高い母川回帰性を示唆する結果が報告されている一方、¹⁷⁾ 母川以外に遡上した例も報告されている。¹⁸⁾ 本研究や星野ら⁹⁾ において形態形質や漁獲動向に地域性が認められたことを考え合わせると、北海道のカラフトマスは母川回帰を基本としながらも相互に行き来のある複数の河川集団で一つの地域集団を形成し、北海道にはこうした地域集団が複数存在する可能性が考えられる。北海道におけるカラフトマスの孵化放流事業では、しばしば母川以外への稚魚の放流も実施されている。¹⁹⁾ 河川間での移出入が天然魚においても起こり得るという生態的特性を考慮するならば、近隣河川間での移植放流は必ずしも本種の生態的特性に反しているとは言えないが、地域集団間の地理的境界を超えるような遠隔河川間での移植放流は、個々の地域集団の持つ形態的・生態的特性に何らかの影響を及ぼす可能性がある。今後、遺伝学的手法や形態学的手法を用いた集団解析を進めるとともに、増殖事業の実施にあたっては、こうした科学的知見に基づいて移植元と移植先の河川を決めることが必要である。

謝 辞

本研究で使用した標本をご提供いただいた宗谷管内さけ・ます増殖事業協会、北見管内さけ・ます増殖事業協会および根室管内さけ・ます増殖事業協会の皆様、および、研究全般にわたり御協力いただいた北海道立水産孵化場の佐々木義隆氏、竹内勝巳氏、藤原真氏、宮腰靖之氏および川村洋司氏をはじめ職員の皆様に感謝申し上げます。

ます。

文 献

- 1) Heard WR. Life history of pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*. In: Groot C, Margolis L (eds). *Pacific Salmon Life Histories*. University of British Columbia Press, Vancouver. 1991; 121-230.
- 2) 宮本真人. カラフトマス *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum). 「新 北のさかなたち」(上田吉幸, 前田圭司, 嶋田 宏, 鷹見達也編) 北海道新聞社, 札幌. 2003; 142-145.
- 3) 疋田豊彦. 北海道で捕られた小型カラフトマス. さけ・ますふ研報 1984; **38**: 83-88.
- 4) Gharrett AJ, Smoker WW, Reisenbichler RR, Taylor SG. Outbreeding depression in hybrids between odd- and even-broodyear pink salmon. *Aquaculture* 1999; **173**: 117-129.
- 5) Beacham TD, Withler RE, Murray CB, Barner LW. Variation in body size, morphology, egg size, and biochemical genetics of pink salmon in British Columbia. *Trans. Am. Fish. Soc.* 1988; **117**: 109-126.
- 6) 岡崎登志夫. サケ属魚類の遺伝的構造と資源変動. 漁業資源研究会議報 1991; **27**: 17-30.
- 7) 疋田裕雍. 北海道沿岸及び河川で捕られる太平洋鮭鱒類. 孵化場試験報告 1956; **11**: 25-44.
- 8) 疋田豊彦, 寺尾俊郎. 千歳川で再びカラフトマス捕らる. さけ・ますふ研報 1967; **21**: 77-79.
- 9) 星野 昇, 藤原 真, 春日井 潔, 宮腰靖之, 竹内勝巳. 北海道におけるカラフトマスの集団構造: 奇数年回帰群にみられる漁獲動向および形態的特徴の地域変異. 北海道立水産孵化場研報 2008; **62**: 1-14.
- 10) Funk WC, Tyburczy JA, Knudsen KL, Lindner KR, Allendorf FW. Genetic basis of variation in morphological and life-history traits of a wild population of pink salmon. *J. Hered.* 2005; **96**: 24-31.
- 11) 久保達郎. 脊椎骨数に見られる知内川のサケ魚群の特異性. 北大水産彙報 1956; **6**: 266-270.
- 12) Kwain WH. Embryonic development, early growth, and meristic variation in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) exposed to combinations of light intensity and temperature. *J. Fish. Res. Board Can.* 1975; **32**: 397-402.
- 13) Beacham TD, Murray CB. The effect of spawning time and incubation temperature on meristic variation in chum salmon (*Oncorhynchus keta*). *Can. J. Zool.* 1986; **64**: 45-48.
- 14) Pyper BJ, Mueter FJ, Peterman RM. Across-species comparisons of spatial scales of environmental effects on survival rates of northeast Pacific salmon. *Trans. Am. Fish. Soc.* 2005; **134**: 86-104.
- 15) Mueter FJ, Ware DM, Peterman RM. Spatial correlation patterns in coastal environmental variables and survival rates of salmon in the north-east Pacific Ocean. *Fish. Oceanogr.* 2002; **11**: 205-218.
- 16) Pyper BJ, Mueter FJ, Peterman RM, Blackburn DJ, Wood CC. Spatial covariation in survival rates of north-east Pacific pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2001; **58**: 1501-1515.
- 17) 小林哲夫, 阿部進一, 尾崎豊志. 遊楽部川におけるサケ・マス生態調査 3. カラフトマスの回帰について. さけ・ますふ研報 1978; **32**: 1-8.
- 18) 真山 紘. カラフトマス—放流による遺伝形質混乱の危機. 「日本の海洋生物—侵略と攪乱の生態学」(沖山宗雄, 鈴木克美編) 東海大学出版会, 東京. 1985; 27-35.
- 19) さけ・ます増殖事業成績書 (平成9~16年度). 北海道さけ・ます増殖事業協会, 札幌. 2006.