

さけます情報

サケ科魚類のプロファイル-18 交雑魚

ふくい しょう
福井 翔 (北海道区水産研究所 さけます資源研究部)

はじめに

サケ科魚類における交雑魚は、養殖事業のもとで人工生産されるものから、野外で生まれるものまで多様に存在する。養殖業界では、長野県の「信州サーモン」や、新潟県の「魚沼美雪ます」といった人工生産された交雑魚が新たな高級ブランド魚として注目され、我が国のます類養殖の発展に大きく貢献してきた。一方、野外においても交雑は自然に生じており、カナダのセントローレンス湾周辺のレイクトラウト (*Salvelinus namaycush*) 集団には、そこには現存していないホッキョクイワナ (*Salvelinus alpinus*) の遺伝子が浸透している。こうした自然交雑の事例は、過去の生殖隔離の進化を知るための貴重な題材として注目されてきた。しかし、水産資源の漁獲量の増大を目的として現在まで盛んに実施されてきた種苗放流や他地域からの移植放流によって、野外で放流魚と野生魚が交雑する機会も増えている。こうした人間活動がもたらす交雑は、天然資源の生存や繁殖効率 (適応度) の低下など、在来種が持つ固有の遺伝子組成を崩壊させる要因として懸念されている。

交雑魚の人工生産

養殖業界において、成長率や生存率が高く、肉質が良く、病気に強いことは、優良種としての重要条件であり、交雑はこうした品種を作り出すためのひとつの方法として古くから用いられてきた。サケ科魚類では、1880年代以降に数多くの交雑研究が実施されており、欧州では、タイセイヨウサケ (*Salmo salar*) とブラウントラウト (*Salmo trutta*) の交雑が精力的に実施されている。ブラウントラウト雌×タイセイヨウサケ雄の組み合わせでは正常に受精し、その交雑魚も成熟可能である一方で、その逆の組み合わせでは受精率が極めて低いという報告がある (Day 1886)。鈴木 (1966) の総説によれば、他の研究チームが別の地域集団を用いて同様の試験を再現したところ、Day (1886) を支持する結果が得られる場合もあれば、そうでない結果も得られるなど一貫性が認められなかった。したがって、異種間で人工交配させる際には、使用した親魚の地域性も重要であると考えられている。

こうした異種間交配の試験は、我が国において

も古くから実施されてきた。例えば、カラフトマス (*Oncorhynchus gorbuscha*) とサケ (*Oncorhynchus keta*) の組み合わせでは、カラフトマス雌×サケ雄のふ化率が 81~90%、サケ雌×カラフトマス雄のふ化率が 93%以上であった (疋田・横平 1964)。特に後者は、稚魚期の成長率が高く死亡率も少なかったことから、自然河川への放流が実施されていた。また、1970年代頃には、Suzuki and Fukuda (1971, 1973, 1974) が様々なサケ科魚類を使って、交雑魚の生存率や成長、成熟率 (集団中の成熟個体の割合) を両親種や雑種一世代目 (F1 雑種)、二代目以降の雑種との間で比較している。例えば、F1 雑種と親種の成熟率を比較した結果では、イワナ属内 (イワナ (*Salvelinus leucomaenis*) ×カワマス (*Salvelinus fontinalis*)) もしくはサケ属内 (サクラマス (*Oncorhynchus masou masou*) やビワマス (*Oncorhynchus sp.*), ベニザケ (*Oncorhynchus nerka*) など) の F1 雑種は、全ての組み合わせで 2 歳の秋までに約 90%以上が成熟したものの、属間交配に由来する F1 雑種 (例えば、ブラウントラウト雌×サクラマス雄、カワマス雌×ベニザケ雄) は、2 歳の秋になっても 20%未満の成熟率しか示さなかった。こうした知見から、系統的に遠い種間で交配させることで (例えば、属間)、雑種の妊性 (子孫を残す能力) が低下する (外交弱勢) と考えられてきた。

2000年代に入ると、人工交雑と倍数体育種の技術を併用することで、1~3kg の大型で肉質の良い交雑魚の開発が日本各地で試みられるようになった。ここで言う倍数体育種の技術とは、通常は 2 本の染色体を持つ個体 (二倍体) に対し、受精卵の時に高圧または高温処理を施すことで、3 本 (三倍体) または 4 本 (四倍体) の染色体を持つ



図 1. 長野県で生産されている信州サーモン。四倍体ニジマスの雌と二倍体ブラウントラウト雄との掛け合わせによって生まれる (写真提供: 長野県水産試験場)。

個体（全て雌になるが生殖能力を持たない）を作り出す技術のことである。例えば、長野県では四倍体のニジマス（*Oncorhynchus mykiss*）に二倍体のブラントラウトを掛け合わせることで、三倍体の交雑魚である「信州サーモン」の開発に成功している（図1）。「信州サーモン」は、肉質の良いニジマスと、病気に強いブラントラウトの特徴を併せ持つ品種として人気が高い。この他にも、新潟県の「魚沼美雪ます（ニジマス雌×イワナ雄）」、山梨県の「富士の介（ニジマス雌×キングサーモン雄）」、愛知県の「絹姫サーモン（無紋型ニジマス雌×アマゴ雄またはイワナ雄）」などがブランド化に成功している（上記の交雑魚は全て三倍体）。また、食用だけでなく遊漁目的としても交雑魚は作られており、「タイガートラウト（ブラントラウト雌×カワマス雄）」や「ジャガートラウト（イワナ雌×カワマス雄）」、「スプレイク（カワマス雌×レイクトラウト雄）」、「パールトラウト（ブラントラウト雌×ヤマメ雄）」などの二倍体交雑魚を養殖している管理釣り場も多い。このように人工生産される交雑魚は、我が国のます類養殖の発展に大きく貢献している。

野外で自然に生じる交雑

サケ科魚類における交雑は、野外でも生じている。例えば、カナダのセントローレンス湾周辺では、外見上はレイクトラウトとされる全個体が、この地域ではすでに絶滅しているホッキョクイワナのミトコンドリア DNA（mtDNA）を有していた（Wilson and Bernatchez 1998）。この原因について著者らは、ホッキョクイワナの mtDNA はより低水温の環境に有利である可能性を述べている。これに類似した自然交雑の証拠は、我が国の知床半島でも見つかっている（Yamamoto et al. 2006）。知床半島にはイワナは生息していないが、複数のオシヨロコマ（*Salvelinus malma*）集団の中にイワナの mtDNA が浸透していることが明らかとなった。カナダのレイクトラウトとホッキョクイワナの例とは異なり、集団中のすべてのオシヨロコマ個体がイワナの mtDNA を保有しているわけでは



図2. サクラマス×イワナの交雑魚。北海道川汲川にて捕獲（写真提供：森田 健太郎 氏）。

なく、河川ごとにイワナの mtDNA を持つオシヨロコマの割合が異なっている。高水温（12℃）下では、イワナはオシヨロコマよりも種間競争において優位となるため（Taniguchi and Nakano 2000）、今後の地球温暖化の影響を受け、高水温により適したイワナの mtDNA の浸透が進行することが考えられるが、それを裏付ける証拠は得られておらず、今後の研究の進展が期待される。こうした事例の他にも、北海道や本州の河川ではサクラマス（ヤマメ）とイワナの属間交雑の証拠も見つかっている（加藤 1977; 図2）。

人間活動が招く野外の交雑

サケ科魚類では、資源の増大を目的に種苗放流や他地域からの移植放流が盛んに実施されてきた。こうした背景から、移植先に生息している野生魚（もしくは在来種）と放流魚（もしくは外来種）との交雑が世界各地で問題視されている。放流魚と交雑する野生魚の運命は、「F1 雑種の妊性」と「雑種の生存率や繁殖成功率（次世代に残す子供の数）」、「交雑の方向性（母親種と父親種の組み合わせ）」に大きく依存する（Allendorf et al. 2001）。交雑の組み合わせが野生魚雌×放流魚雄で、かつ F1 雑種が不妊の場合は、母親種である野生魚の卵は子孫を残せないために浪費されるため、次世代では野生魚の数が減少し、父親種である放流魚が増加する結果となる。また、交雑の方向性にかかわらず、もし F1 雑種に妊性があれば、両種の遺伝子が混ざり合うことで純粋な野生魚が消失する恐れがある。野生魚と放流魚との交雑に関する研究は、1990年代頃から精力的に進められてきた。欧米では、水産有用種として養殖が盛んなタイセイヨウサケやスチールヘッドトラウトを対象とした研究が多く、2000年代には、実験下で放流魚と雑種の生存率が野生魚よりも低いこと（McGinnity et al. 2003）、野外では雑種二世代目になると繁殖成功率が著しく低下することが明らかとなっている（Araki et al. 2007）。

外来種と在来種の交雑については、北米の絶滅危惧種カットスロートトラウト（*Oncorhynchus clarkii*）と移入種のニジマスとの交雑が世界で最も有名な事例のひとつである。両者の雑種は生殖可能であることから、純粋なカットスロートトラウトの遺伝的絶滅や繁殖効率の低下が懸念されている（Allendorf et al. 2001; Muhlfeld et al. 2014）。また、交雑魚が純粋なカットスロートトラウトと形態的に酷似していることから、アメリカ合衆国の内務省は、外来ニジマスの遺伝子混合率が 20% 未満である個体群（河川）を在来カットスロートトラウトの個体群として保全対象とすることが決められている（U.S. Fish and Wildlife Service 2003）。

しかし、ある河川を対象にカットスロートトラウトとニジマス、交雑魚の繁殖成功率（ここでは、稚魚まで生存できた子供の数）を比較したところ、外来ニジマスの遺伝子含有率が約20%の個体の繁殖成功率は、純粋な在来種より50%も低いことがわかった（Muhlfeld et al. 2009）。つまりこれは、ごく僅かな外来遺伝子含有率が、野外の個体群増加率を著しく低下させることを意味している。在来種の遺伝的な固有性を守るだけでなく、在来種個体群の性質を改変させないためにも、20%という保全対策方針基準の再考が求められている。

こうした交雑の問題は、日本も例外ではない。例えば、北海道の空知川水系や長野県の梓川では、カワマスとイワナの種間交雑が報告されており（図3）、外交弱勢によって純粋な親種よりも雑種の繁殖成功率の方が顕著に低いことが明らかとなった（Fukui et al. 2018）。また、北海道の然別湖への流入河川では、固有種のミヤベイワナと移植されたサクラマスの交雑魚が見つまっている（Koizumi et



図3. 種間交雑が報告されているカワマス(上段)、雑種(中段)、イワナ(下段)。すべて北海道空知川水系で成熟していたオス。カワマスは二次性徴が顕著である一方、イワナはそれほど顕著な二次性徴を示さず、雑種はその中間の形質を持つ。



図4. ミヤベイワナ×サクラマスの交雑魚。北海道然別湖への流入河川(止別川)にて捕獲(写真提供: 小泉逸郎氏)。

al. 2005; 図4)。他にも、北海道の常呂川や富山県の神通川などで報告されているサクラマスとアマゴの亜種間交雑や（田子 2002; 藤井 2008; 北西ら 2017）、サクラマスでの北海道系と関東系の集団間で生じる交雑も大きな問題になりえる。サクラマスは、河川で一生を過ごす河川残留型（残留型）と、約1年間の海洋生活を送る降海型が存在し、なかでも降海型は、北日本の沿岸漁業における重要な水産有用種となっている（長谷川・佐橋 2019）。サクラマスの降海型は本州西部から北海道にかけて出現する。南方（北陸など）では降海型の割合は低いものの、北方にいくにつれてその割合は高くなり、北海道ではほぼ100%のメスが降海型になるとみられている（待鳥・加藤 1985）。残留性の高い南方由来のアマゴや関東系のサクラマスが北日本に移植されると、交雑を介して在来集団の降海率を低下させたり（大熊ら 2016）、降海型サクラマスの小型化を招く恐れがある（田子 2002）。サクラマスの在来集団が固有に持つ遺伝子組成の崩壊だけでなく、降海型サクラマスの資源量減少や小型化を防ぐためにも、各亜種および集団が持つ遺伝構造の解明と遺伝的攪乱の実態把握が必要である。

引用文献

- Allendorf, F. W., Leary, R. F., Spruell, P., Wenburg, J. K. 2001. The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends in Ecology & Evolution*, 16: 613-622.
- Araki, H., Cooper, B., Blouin, M. S. 2007. Genetic effects of captive breeding cause a rapid, cumulative fitness decline in the wild. *Science*, 318: 100-103.
- Day, F. 1886. On the Hybridization of Salmonidae at Howietoun. *Report of the British Association for the Advancement of Science*, 55: 1059-1063.
- 藤井 真. 2008. 常呂川におけるサクラマス(ヤマメ)とアマゴの遺伝的攪乱について—第2報—。育てる漁業, 427: 3-5.
- Fukui, S., May-McNally, S. L., Taylor, E. B., Koizumi, I. 2018. Maladaptive secondary sexual characteristics reduce the reproductive success of hybrids between native and non-native salmonids. *Ecology and Evolution*, 8: 12173-12182.
- 長谷川 功・佐橋 玄記. 2019. サクラマス 日本系. 平成30年度国際漁業資源の現況, 61: 1-8.
- 疋田 豊彦・横平 与三郎. 1964. サケ科交雑種の生物学的研究—サケとカラフトマスの人工交雑について—. 北海道さけ・ますふ化場研報, 18: 57-67.
- 加藤 憲司. 1977. 多摩川上流で採集されたサケ科魚類の自然雑種. *日本魚類学会誌*, 23: 225-

- 232.
- 北西 滋・向井 貴彦・山本 俊昭・田子 泰彦・尾田 昌紀. 2017. サクラマス自然分布域におけるサツキマスによる遺伝的攪乱. 日本水産学会誌, 83: 400-402.
- Koizumi, I., Kobayashi, H., Maekawa, K., Azuma, N., Nagase, T. 2005. Occurrence of a hybrid between endemic miyabe charr *Salvelinus malma miyabei* and introduced masu salmon *Oncorhynchus masou masou* in the Lake Shikaribetsu system, Hokkaido, Japan. *Ichthyological Research*, 52: 83-85.
- 待鳥 精治・加藤 忠彦. 1985. サクラマス (*Oncorhynchus masou*) の産卵群と海洋生活. 北太平洋漁業国際委員会研究報告, 43:1-118.
- McGinnity, P., Prodohl, P., Ferguson, A., Hynes, R., Maoileidigh, N., Baker, N., Cotter, D., O'Hea, B., Cooke, D., Rogan, G., Taggart, J., Cross, T. 2003. Fitness reduction and potential extinction of wild populations of Atlantic salmon, *Salmo salar*, as a result of interactions with escaped farm salmon. *Proceedings of the Royal Society B*, 270: 2443-2450.
- Muhlfeld, C.C., Kalinowski, S.T., McMahon, T.E., McMahon, T.E., Taper, M.L., Painter, S., Leary, R.F., Allendorf, F. W. 2009. Hybridization rapidly reduces fitness of a native trout in the wild. *Biology Letters*, 5: 328-331.
- Muhlfeld, C.C., Kovach, R.P., Jones, L.A., Al-Chokhachy, R., Boyer, M.C., Leary, R.F., Lowe, W.H., Luikart, G., Allendorf, F.W. 2014. Invasive hybridization in a threatened species is accelerated by climate change. *Nature Climate Change*, 4: 620-624.
- 大熊 一正・福田 勝也・戸嶋 忠良・小野 郁夫. 2016. 関東産河川型オスサクラマスとの交配による千歳川産サクラマス種苗のスモルト化への影響. 日本水産学会誌, 82: 18-27.
- 鈴木亮. 育種学的にみた魚類の交雑. 1966. 日本水産学会誌, 32:677-688.
- Suzuki, R., Fukuda, Y. 1971. Survival potential of F1 hybrids among salmonid fishes. *Bulletin Freshwater Fisheries Research Laboratory*, 21: 69-83.
- Suzuki, R., Fukuda, Y. 1973. Appearance and numerical characters of F1 hybrids among salmonid fishes. *Bulletin Freshwater Fisheries Research Laboratory*, 23: 5-32.
- Suzuki, R., Fukuda, Y. 1974. Intercrossing and backcrossing of F1 hybrids among salmonid fishes. *Bulletin Freshwater Fisheries Research Laboratory*, 24: 10-30.
- 田子 泰彦. 2002. サクラマス生息域である神通川へのサツキマスの出現. *水産増殖*, 50: 137-142.
- Taniguchi, Y., Nakano, S. 2000. Condition-specific competition: implications for the altitudinal distribution of stream fishes. *Ecology*, 81: 2027-2039.
- U.S. Fish and Wildlife Service. 2003. Endangered and threatened wildlife and plants: reconsidered finding for an amended petition to list the westslope cutthroat trout as threatened throughout its range. In *Federal Register*, pp. 46989-47009.
- Wilson, C.C., Bernatchez, L. 1998. The ghost of hybrids past: Fixation of arctic charr (*Salvelinus alpinus*) mitochondrial DNA in an introgressed population of lake trout (*S. namaycush*). *Molecular Ecology*, 7: 127-132.
- Yamamoto, S., Kitano, S., Maekawa, K., Koizumi, I., Morita, K. 2006. Introgressive hybridization between Dolly Varden *Salvelinus malma* and white-spotted charr *Salvelinus leucomaenis* on Hokkaido Island, Japan. *Journal of Fish Biology*, 68: 68-85.