

対馬暖流域の島嶼におけるアユの生息状況と その遺伝的特徴

澤志泰正^{1,4}・東 幹夫²・藤本治彦^{3,5}・西田 瞳^{1,6}

¹〒903-0129 沖縄県西原町千原1 琉球大学理学部海洋学科

²〒852-8131 長崎県長崎市文教町1-14 長崎大学教育学部

³〒903-0816 沖縄県那覇市首里真和志2-43 沖縄県立首里高等学校

⁴現住所: 〒810-0044 福岡県福岡市中央区六本松4-2-1 九州大学比較社会文化研究科
(電子メール: GGA02060@nifty.ne.jp)

⁵現住所: 〒904-2213 沖縄県具志川市田場1570 沖縄県立中部農林高等学校
(電子メール: f_haru@ryukyu.ne.jp)

⁶現住所: 〒917-0003 福井県小浜市学園町1-1 福井県立大学生物資源学部海洋生物資源学科
(電子メール: nishida@fpu.ac.jp)

(1998年2月8日受付; 1998年6月8日改訂; 1998年7月13日受理)

キーワード: アユ, 島嶼集団, 分布, アイソザイム, 遺伝的分化

魚類学雑誌
*Japanese Journal of
Ichthyology*

© The Ichthyological Society of Japan 1998

Yasumasa Sawashi, Mikio Azuma, Haruhiko Fujimoto and Mutsumi Nishida*.
1998. Distribution and genetic characteristics of the ayu on islands in the
Tsushima Current area. *Japan. J. Ichthyol.*, 45(2): 87-99.

Abstract To clarify the distribution and genetic characteristics of the Ayu *Plecoglossus altivelis altivelis* on islands in the Tsushima Current area, ecological and genetic investigation was made at eight islands in four major islands or island-groups, i.e. Cheju Island, Gotou Islands, Tsushima Islands and Oki Islands. We found the Ayu at seven islands in all the four island-groups. Genetic examination with allozyme electrophoresis revealed considerable allele frequency differences between populations of Dougo Island and the other areas at the *PGM-1* locus ($p < 0.001$) and also between those of Fukue Island and the others at the *GPI-1* locus ($p < 0.001$). Although size of these two populations on relatively small islands seemed to be small, genetic variability within each population did not appear so small. These suggest that genetic differentiation of these populations has been primarily due to random genetic drift on smaller islands but has accumulated during a considerable length of time, say several thousand years. We discussed importance of protection of their habitats to conserve these genetically unique populations of the Ayu on small islands.

*Corresponding author: Mutsumi Nishida, Department of Marine Bioscience, Faculty of Biotechnology, Fukui Prefectural University, 1-1 Gakuen-cho, Obama, Fukui 917-0003, Japan (e-mail: nishida@fpu.ac.jp)

アユ *Plecoglossus altivelis* は、日本の陸水域、とくに河川の生物群集において重要な位置を占める種のひとつであるとともに、内水面漁業にとっても重要な魚種である。その遺伝的集団構造は、これまでおもにアイソザイム分析によって研究してきた (Nishida and Takahashi, 1978; 谷口

ほか, 1983; Nishida, 1985, 1986; 関・谷口, 1985; 関ほか, 1988)。そうした研究の結果、アユは大きく日本列島型の模式亜種 *P. a. altivelis* と琉球列島型亜種 *P. a. ryukyuensis* (リュウキュウアユ) の2つに分けられた (Nishida, 1988)。そして、模式亜種の内部では、琵琶湖集団でいくつかの遺伝子座

における対立遺伝子頻度が異なるものの、両側回遊性集団間には大きな遺伝的分化は見い出されてこなかった (Nishida and Takahashi, 1978; 谷口ほか, 1983; 関・谷口, 1985; 関ほか, 1988; 谷口・関, 1989)。ところが最近、模式亜種の分布南限である屋久島に産するアユでは、いくつかの遺伝子座の対立遺伝子頻度が他地域と大きく異なっており、さらに島嶼内においても集団分化が生じているらしいことが明らかになった (澤志ほか, 1993)。また、リュウキュウアユにおいても、奄美大島の2つの地域間で明瞭な遺伝的分化の存在することが解明された (Sawashi and Nishida, 1994; 高木・谷口, 1994)。これらの結果は、他の島嶼集団にも独特な集団分化が生じている可能性があることを示唆するとともに、いわゆる縁辺集団の実態を理解する手がかりを提供するものとも考えられる。

西日本から朝鮮半島に至る地域には多くの島嶼が点在する。そのうち既にアユの生息が確認されている島嶼としては、壱岐 (東ほか, 1977), 対馬 (東ほか, 1976), 五島列島 (東ほか, 1981), 済州島 (Jo, 1980), 隠岐 (大高ほか, 1985) がある。一般に島嶼域ではその河川生態系が脆弱であるにも関わらず開発の程度は決して低くはない。しかし、そこに生息するアユの生息状況の調査も近年には行われていない状況にある。また、これら島嶼に生息するアユの集団遺伝学的な分析は、Nishida and Takahashi (1978)が対馬集団のアイソザイム分析を行ったもの以外はない。そこで、これら対馬暖流域の島嶼を対象とし、アユの生息状況を明らかにするとともに、それについてアイソザイム分析を行い、アユの分布縁辺集団としての島嶼集団の遺伝的特徴を解明することを試みた。

材 料 と 方 法

各島嶼における生息状況調査

対馬暖流域に存在する島嶼である、韓国の済州島、長崎県の五島列島と対馬、ならびに島根県の隠岐諸島を調査対象地域とした (Fig. 1)。壱岐は従来の知見によればアユの分布密度がきわめて低いと思われたため (東ほか, 1977), 調査対象地域から省いた。1992年7-8月に、済州島の5河川、五島列島18河川 (中通島の4河川、若松島の2河川、福江島の12河川)、対馬の29河川、隠岐諸島の18河川 (島後の14河川、島前の西ノ島の4河川) で生息状況調査を行った。さらに、1993年7月に対

馬の3河川で、また1993年8月に中通島の3河川で補足調査を行った。島嶼内のアユの分布パターンが把握できるよう全島のおもな河川を調査対象とするように努めたが、済州島では Jo (1980) がアユの分布を確認した9河川から5河川を選択するに留まった。Fig. 1に各島嶼における調査河川の位置を示し、Table 1には、調査河川名、流程、流域面積、調査地点の河口からの距離、河川形態型、および調査地点の水の濁り具合を、アユの生息密度調査結果とともにまとめた。

各河川では、アユ類の生息しそうな中流域を中心に調査地点 (St.) を設けた。調査地点を設置するにあたって、アユの遡上を妨げる滝や堰などが事前に発見された場合、それらの上流域は原則として対象域から省いた。アユの生息確認には調査地点の多くで潜水目視を行ったが、濁りがあつたり水深が30 cm 以下で潜水観察が困難な地点では陸上観察を中心とし、状況に応じて投網等による捕獲確認を試みた。調査方法の詳細は既報のものと同様である (西田ほか, 1992; 澤志ほか, 1992; 澤志ほか, 1993; Sawashi and Nishida, 1994)。設置した調査地点の位置は、済州島は5万分の1地形図上に、その他の島嶼に関しては国土地理院発行の2万5千分の1地形図上に記録し、後日河口からの距離を地形図より求めた。調査河川の流域面積は、五島列島の河川については東ほか (1981), 対馬の河川については長崎県対馬支庁 (1990), 隠岐の島後の河川については大高ほか (1985) や、長崎、島根両県の土木部河川課の二級河川台帳等の資料を参考にした。流域面積に関する既存資料のないものについては2万5千分の1地形図上 (済州島の河川については5万分の1地形図上) で、隣り合う河川との尾根筋を境界線と考えて推定した。ただし、下流域など地形図上で尾根筋が明瞭でない部分については、現地調査で認められた小丘など微細地形を元に推定した。

生息状況調査中は河川近辺の立て看板等に注意を払い、調査以前に該当河川で淡水魚の放流が行われたことが推定された場合には、後日聞き取り調査を行ってその詳細を確認した。

アイソザイム分析

アイソザイム分析には、済州島の中文川 (河川番号 a-4, 37 個体) と外都川 (a-5, 43 個体)、五島列島福江島の一ノ河川 (b-17, 41 個体)、対馬の洲藻川 (c-23, 20 個体) と仁田川 (c-24, 24 個体)、隠岐

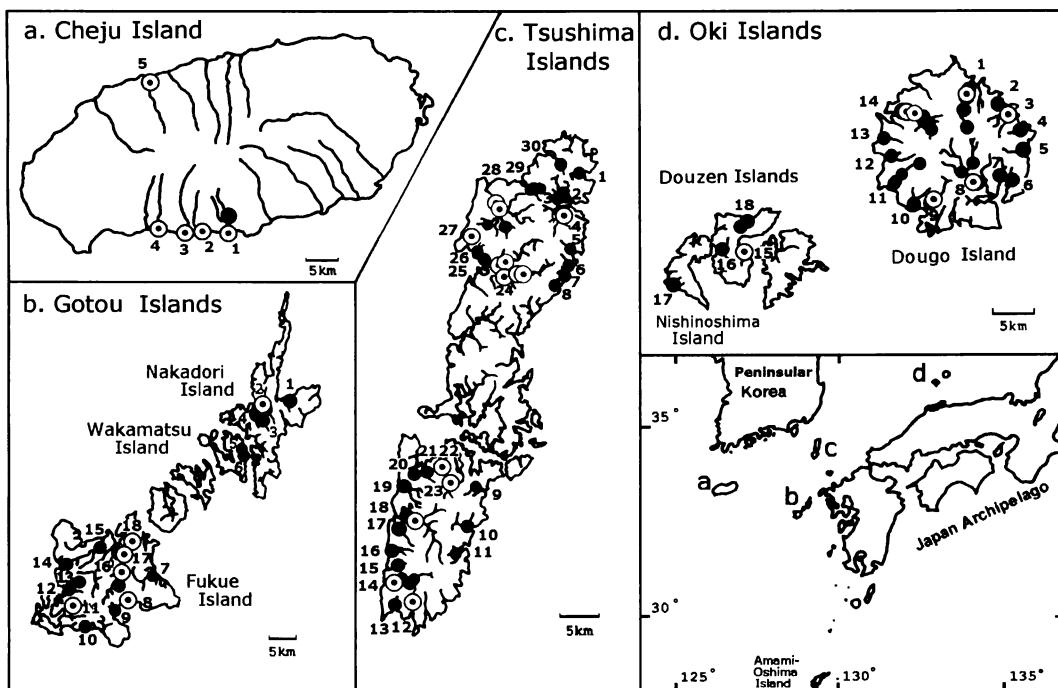


Fig. 1. Map showing study islands in the western Japan and Peninsula Korea: a) Cheju Island, b) Gotou Islands, c) Tsushima Islands and d) Oki Islands. Rivers surveyed for the distribution and abundance of *Plecoglossus altivelis* are indicated with numbers. For the name of rivers, see Table 1. ●: observation stations at which the fish were found; ○: the fish were not found.

島後の中村川 (d-1, 35 個体) と西ノ島の大山 2 号川 (d-15, 6 個体) から 1992 年に採集した標本を用いた (Fig. 1, Table 1)。また、各島嶼集団と朝鮮半島や九州の集団との比較を行うために、朝鮮半島の蟾津江 (Seomjin River) の 30 個体と九州・鹿児島県の天降川 (Amori R.) の 39 個体を用いた。前者は 1992 年 8 月に川岸の商店で購入したものである。後者のうち 19 個体は 1992 年 7 月下旬に採集されたもので、残り 20 個体は、1986 年採集のもの (澤志ほか, 1993) である。さらに、対立遺伝子の確認のために、奄美大島南東部の役勝川 (Yakugachi R.) ならびに南西部の河内川 (Kawauchi R.) から得たリュウキュウアユ *P. a. ryukyuensis* の試料を同一ゲル上に並べて泳動した。

試料の調整法、諸酵素の染色法、デンプンゲルの作成法、分析した酵素と推定される遺伝子座、その酵素がおもに発現する臓器、最適な緩衝液系、遺伝子座と対立遺伝子の命名法、対立遺伝子の移動度の基準、および遺伝子座の表記方法は、Sawashi and Nishida (1994) に従った。

それぞれの遺伝子座における対立遺伝子頻度を地域間で比較するとともに、この遺伝子頻度データに基づき、変異のみられた遺伝子座の割合、多型的遺伝子座の割合、平均ヘテロ接合体率、地域間の遺伝距離 (Nei, 1978)などを算出した。また、求めた遺伝距離を用いて、平均距離法 (UPGMA) によってデンドログラムを作成した。

タに基づき、変異のみられた遺伝子座の割合、多型的遺伝子座の割合、平均ヘテロ接合体率、地域間の遺伝距離 (Nei, 1978)などを算出した。また、求めた遺伝距離を用いて、平均距離法 (UPGMA) によってデンドログラムを作成した。

結果

各島嶼における生息状況

調査した 4 つの島嶼ないし島嶼群、すなわち濟州島、五島列島、対馬、および隠岐諸島のいずれにもアユの分布が確認された。アユは、調べた合計 8 つの島のうち、最も小さな若松島を除く 7 つの島 (濟州島、中通島、福江島、対馬の 2 島、島後、西ノ島) で、その生息が確認された (Table 1, Fig. 1)。以下に、各島での調査結果の概要を記す。なお文章中の河川名と Table 1 に記された河川名称との対応をつけるため、以下の本文では河川名の初出時に Table 1 に示した調査河川番号を添記した。

濟州島では、調査した 5 河川 (a-1, 天地川; a-2, 江汀川; a-3, 道順川; a-4, 中文川; a-5, 外都川) 全てでアユの生息を確認した。アユの生息

Table 1. Results of surveys on the distribution and abundance of *Plecoglossus altivelis altivelis* in rivers on islands in the Tsushima Current area

No.* ¹	Name of river	Total length of river (km)	Area of drainage basin (km ²)	Station No.	Distance from the mouth (km)	Reach type	Water* ² clarity	Density* ³
a. Cheju Island (29–31 Aug., 1992)								
a-1	Cheonji R.	9.7	21.8	1	1.8	Bb	B	0
				2	1.1	Bb–Bc	A	+++
a-2	Gangjeong R.	11.4	22.5	1	0.2	Aa	B	++
a-3	Dosun R.	14.1	37.7	1	2.5	Aa	A	+++
a-4	Jungmun R.	14.3	31.0	1	0.2	Bb	C	++++
a-5	Woedo R.	18.6	76.0	1	0.4	Bb–Bc	A	+++
b. Gotou Islands (6–10 Sep., 1992)								
b-1	Okawa R.	3.9	8.1	1	0.2	Bb	A	0, ±* ⁴
b-2	Aikou R.	5.9	7.1	1	1.7	Bb	A	0, 0* ⁴
				2	0.5	Bb	A	0, 0* ⁴
b-3	Sanohara R.	5.4	7.3	1	1.2	Bb	A	0
				2	1.0	Bb	A	0
b-4	Imazato R.	1.9	3.2	1	0.2	Bb	C	0
b-5	Amase R.	0.8	0.8	1	0.1	Aa	B	0
b-6	Nishida R.	1.3	1.1	1	0.1	Aa	A	0
b-7	Fukue R.	8.1	27.6	1	1.3	Bb	B	0
b-8	Masuda R.	2.9	6.1	1	0.2	Bb	B	++
b-9	Tao R.	1.6	2.9	1	0.1	Bb	B	0
b-10	Kotoishi R.	1.0	1.6	1	0.4	Aa	A	0
b-11	Nakasu R.	10.4	17.0	1	1.6	Bb	C	++
b-12	Arakawa R.	3.4	7.9	1	1.6	Bb	A	0
b-13	Shichitake R.	3.1	5.4	1	1.7	Bb	B	0
b-14	Tanna R.	2.4	2.7	1	0.4	Bb	A	0
b-15	Okawara R.	8.7	17.6	1	0.2	Bb	C	0
b-16	Uranokawa R.	4.8	6.8	1	0.5	Bb	D	0
b-17	Ichinoko R.	14.9	30.4	1	4.5	Aa	A	0
				2	3.5	Aa	B	+
				3	0.6	Bb	B	++
				4	0.5	Bb–Bc	B	++
b-18	Okukiba R.	5.2	25.8	1	0.8	Aa	B	++
c. Tsushima Islands (22–26 Aug., 1992)								
c-1	Hitakatsu R.	0.9	1.9	1	0.6	Bb	C	0
c-2	Kusu R.	1.5	5.9	1	1.0	Bb	A	0
c-3	Omasu R.	2.1	2.1	1	0.4	Bb	A	0
c-4	Shushi R.	5.7	18.6	1	2.1	Bb	A	0
				2	1.1	Bb	A	++
c-5	Kin R.	2.6	6.3	1	0.4	Bb	A	0
c-6	Ashimi R.	2.5	3.8	1	0.5	Bb–Bc	A	0
c-7	Hitoe R.	0.7	2.7	1	0.4	Bb	—	0
c-8	Oshika R.	1.4	2.4	1	0.6	Bb	B	0
c-9	Kechi R.	4.1	6.5	1	1.5	Bb	B	0
c-10	Azu R.	1.6	6.3	1	0.4	Bb	A	0
c-11	Kuta R.	1.2	8.1	1	0.1	Bb	B	0
c-12	Azamo R.	2.5	5.1	1	0.6	Bb	A	0, +* ⁵
c-13	Tsutsu R.	2.0	3.6	1	0.2	Bb	C	0, 0* ⁵

Table 1. (Continued)

No.* ¹	Name of river	Total length of river (km)	Area of drainage basin (km ²)	Station No.	Distance from the mouth (km)	Reach type	Water* ² clarity	Density* ³
c. Tsushima Islands (22–26 Aug., 1992)								
c-14	Se R.	7.6	18.0	1	3.8	Aa	B	0
				2	3.3	Bb	B	0, 0* ⁵
				3	1.0	Bb	A	0, 0* ⁵
				4	0.6	Bb–Bc	B	0, ±* ⁵
c-15	Kune R.	3.5	7.0	1	2.1	Aa	C	0
c-16	Koutsuki R.	4.1	6.7	1	0.8	Aa	C	0
c-17	Shiine R.	1.8	6.9	1	1.2	Bb	D	0
c-18	Sasu R.	6.7	40.2	1	4.7	Aa–Bb	A	±
				2	2.6	Bb	A	0
c-19	Are R.	1.3	11.4	1	0.9	Bb	A	0
c-20	Imazato R.	1.2	5.0	1	0.8	Bb	—	0
c-21	Kashi R.	1.9	5.9	1	0.5	Bb	A	0
c-22	Mikata R.	1.1	3.2	1	0.9	Aa	A	±
c-23	Sumo R.	4.4	11.1	1	2.1	Bb	A	+
c-24	Nita R.	10.5	79.9	1	3.7	Bb	C	++
				2	3.2	Bb	B	++
	(Kaidokoro R.)	(12.8)	(26.2)	3	4.2	Bb	B	+
				4	3.9	Aa	A	+
				5	3.2	Bb	A	+
c-25	Koshitaka R.	1.0	2.2	1	0.1	Bb	B	0
c-26	Ina R.	1.8	6.2	1	0.1	Bb	—	0
c-27	Shitaru R.	1.5	2.6	1	0.2	Aa–Bb	B	++
c-28	Sago R.	6.7	53.9	1	8.2	Aa	B	0
				2	8.8	Aa	A	0
				3	5.5	Bb	B	+++
				4	4.3	Bb	C	++
c-29	Sasuna R.	1.5	5.2	1	0.9	Bb	—	0
				2	0.7	Bb	—	0
				3	0.6	Bc	C	0
c-30	Oura R.	2.1	3.1	1	0.4	Bb	B	0
d. Oki Islands (16–20 Aug., 1992)								
d-1	Nakamura R.	8.3	12.4	1	8.2	Aa	A	0
				2	6.4	Aa–Bb	A	0
				3	2.9	Bb	B	0
				4	1.7	Bb–Bc	B	++
				5	1.1	Bc	C	0
d-2	Iibi R.	1.5	2.1	1	0.3	Bb	A	0
d-3	Kasuga R.	4.5	10.1	1	2.1	Bb	A	0
				2	0.8	Bb	A	±
d-4	Uzuki R.	2.7	3.0	1	0.2	Bb	A	0
d-5	Oku R.	3.2	4.8	1	0.3	Bb	A	0
d-6	Iida R.	2.1	2.5	1	0.6	Bb	C	0
d-7	Tougou R.	2.0	4.6	1	0.1	Bb	D	0
d-8	Yabi R.	11.0	48.5	1	7.1	Aa–Bb	A	0
				2	6.5	Bb	B	0
				3	3.3	Bb	C	++
				4	2.7	Bb	C	0
d-9	Sueji R.	6.8	8.4	1	0.5	Bb	A	+
d-10	Tsuma R.	4.4	16.2	1	1.4	Bb	C	0

Table 1. (Continued)

No.* ¹	Name of river	Total length of river (km)	Area of drainage basin (km ²)	Station No.	Distance from the mouth (km)	Reach type	Water* ² clarity	Density* ³
d. Oki Islands (16–20 Aug., 1992)								
d-11	Nagu R.	5.8	8.4	1	5.4	Aa	A	0
				2	2.0	Aa–Bb	A	0
				3	0.7	Bb	B	0
				4	0.2	Bb	B	—
d-13	Nagaoda R.	2.9	3.5	1	0.2	Aa	C	0
				2	0.0	Aa	A	0
d-14	Omosu R.	7.5	43.3	1	6.5	Bb	A	0
				2	4.9	Bb	A	0
				3	2.9	Bb	C	0
				4	2.2	Bb	C	++
				5	1.2	Bc	B	+
				6	0.6	Bc	D	0
d-15	Oyama-nigou R.	2.0	2.6	1	0.1	Bb	B	±
d-16	Mita R.	2.5	4.5	1	0.1	Bb	C	0
d-17	Mitabe R.	1.5	2.6	1	0.0	Bc	D	0
d-18	Mimiura R.	1.3	2.0	1	0.1	Aa	C	0

*¹ See Figure 1.

*² A: observed clearly more than 3 m, B: observed less than 3m, C: observed less than 1m, D: not observed due to low water clarity, -: no data.

*³ 0:0 (inds./10 m²), ±: <0.05, +: 0.05–0.5, ++: 0.5–5, +++: 5–50, ++++: 50<, -: Fish were not observed, but their feeding traces were observed.

*⁴ Data from the survey on 4 & 5 Aug., 1993.

*⁵ Data from the survey on 31 July, 1993.

が確認された調査地点は、日本の河川と比べるとまだあまりコンクリート護岸が施されていなかつたが、その上流には滝、あるいは人工構造物があり、流域面積に対するアユの生息可能な流程は短かった。各河川のアユの産卵場候補地に注目すると、日本で産卵場としてアユが通常利用している浮き石状の砂礫によって河床が構成される早瀬は、中文川で見られたのみであった。調査対象から省いた小河川の多くは中流部から下流部にかけて部分的な水涸れをおこし止水化していた。

五島列島では、中通島と福江島でアユの生息を確認した。このうち中通島では、1992年の調査ではアユを目撃することができなかったが、1993年の追加調査で大川(b-1)にて5個体を確認した。福江島では13河川のうち4河川(b-8, 増田川; b-11, 中須川; b-17, 一ノ河川; b-18, 奥木場川)で生息を確認した。福江島北東部に位置する一ノ河川と奥木場川における調査地点は河床の人為的な改変やコンクリート護岸が少なく比較的自然度

が高かったが、多くの河川で改修工事が行われており、そこでのアユの生息環境は必ずしも良くなかった。

対馬では、調査した30河川のうち9河川(c-4, 舟志川; c-12, 浅藻川; c-14, 瀬川; c-18, 佐須川; c-22, 箕形川; c-23, 洲藻川; c-24, 仁田川; c-27, 志多留川; c-28, 佐護川)で生息を確認した。このうち仁田川と佐護川はアユの生息密度が高かった。しかし仁田川は上流でダム工事が行われており、佐護川はパルプ工場の排水や農業・生活排水が流入し、アユにとっての生息環境は必ずしも良くないと判断された。多くの河川では河川改修工事が盛んで、遡上を阻害する可能性のある農業用の取水堰や落差工も見られた。

隠岐では、島後ならびに島前の西ノ島ともにアユの生息が確認された。島後では、調査した14河川のうち5河川(d-1, 中村川; d-3, 春日川; d-8, 八尾川; d-9, 末路川; d-14, 重栖川)で生息を確認した。そのうち比較的の生息密度が高かった

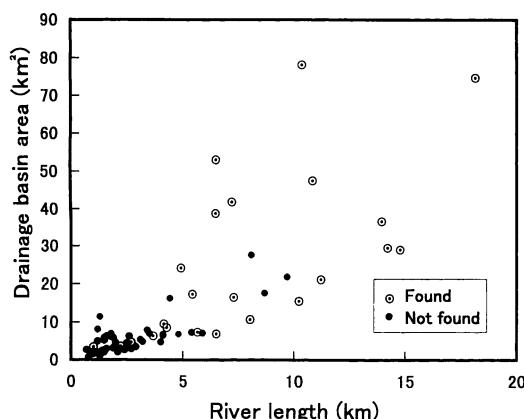


Fig. 2. Length and drainage basin area of rivers and occurrence of the Ayu. ●: rivers where *Plecoglossus altivelis altivelis* were found; ○: the fish were not found.

のは、中村川、八尾川、ならびに重柄川であった。また那久川(d-11)では河床の石の上に「食み跡」のみを見い出した。多くの河川で河川改修が施され、農業用取水堰や落差工のためにアユの生息域は下流部に限られていたが、そこではまだ農業・生活排水の影響を受けていた。一方、西ノ島では調査した4河川のうち大山2号川(d-15)のみでアユの生息を確認できたが、コンクリートたたきを有する1mの落差工が河口から約100mの位置にあり、それより上流ではアユの生息は確認されなかった。この区間に生息するアユの個体数は多く見積もつても数十個体であった。

島嶼におけるアユの生息が確認された河川の流域面積は24.7 km² (± 21.55)、流程は7.6 km (± 4.54)で、生息しない河川の流域面積5.6 km² (± 4.79)と流程2.6 km (± 1.78)より大きく、アユの生息は相対的に規模の大きな河川を中心としているという傾向が認められた(Mann-WhitneyのU検定: 流域面積, U=438, $p<0.001$; 流程, U=166, $p<0.001$) (Figs. 1, 2)。

過去の移植放流の経緯

今回調査対象とした地域においては、過去に五島列島の福江島と隠岐の西ノ島にアユの人工種苗が放流された経緯があることが明らかになった。福江島西部の玉之浦町では、1989年に4.7万尾、1990年に4万尾の人工種苗アユが放流された(玉之浦町経済課、私信)。移入された種苗の親魚は、長崎県内の種苗生産業者が放流の前年に筑後川と

球磨川で採集したもので、この業者は毎年300万粒の卵から30–50万尾の稚魚を生産していたという(九州林産、私信)。一方、西ノ島では同島にある島根県栽培漁業センターが、1976–1978年に江ノ川産アユの人工種苗生産をしており(吉尾・常磐, 1976; 松森・高橋, 1976; 松森, 1977; 松森・常磐, 1978), 当時、アユの生息が確認されていなかった大山2号川にも数千尾が放流された。ただし、今回調査した他の3河川ではその放流以前にアユの生息が確認されたことがあったという(鈴木、私信)。

各集団における遺伝子頻度と集団間の遺伝距離

遺伝的支配様式の推定できた29アイソザイム遺伝子座のそれぞれについて、各個体の遺伝子型を判定し、この遺伝子型データをもとに11集団における遺伝子頻度を求めた。分析した全集団を対象とすると合計15遺伝子座に集団内あるいは集団間の変異が認められ、リュウキュウアユを除いた9集団では計12の遺伝子座が多型的であった(Table 2)。そのうちGPI-1とPGM-1の遺伝子頻度において一部の集団に明瞭な差異が認められた(Fig. 3)。これらの遺伝子座に着目すると、まず注目されるのは、隠岐の島後の中村川集団でPGM-1遺伝子座の遺伝子頻度が他地域の集団と大きく異なっていることである。すなわち、他の集団では α 遺伝子の頻度が0.934–1.000と高いのに対し、中村川ではその頻度が0.125と低く、他の集団ではほとんど見られない ϵ 遺伝子の頻度が0.850に達している。その差異は統計的に有意であった($p<0.001$, χ^2 検定)。かつて人工種苗アユが放流されたことのある島前の西ノ島の大山2号川が島後からわずか19 kmのところにある。しかし、大山2号川集団のPGM-1遺伝子座では、調査個体数が少ないものの、 α 遺伝子の頻度が1.000と他の集団の標準的な数値を示していた。

注目される第2の点は、五島列島の福江島の一つの河川集団におけるGPI-1遺伝子座の遺伝子頻度である。そこでは、他の集団で頻度の高い α 遺伝子の頻度が0.244と低い一方、他ではほとんど見られない ϵ 遺伝子が比較的高頻度(0.205)で存在し、他地域の集団の遺伝子頻度との差異は統計的に有意であった($p<0.001$, χ^2 検定)。

調査した全遺伝子座の遺伝子頻度データを基にして求めたNei(1978)の遺伝距離(D)をTable 3にまとめた。この値を用いて作成したUPGMA デンド

Table 2. Allele frequencies at polymorphic loci in populations of *Plecoglossus altivelis* from Japan and Korea

Locus	Allele	Cheju Is.		Gotou Iss.		Tsushima Iss.		Oki Iss.		Korea	Kagoshima	Amami-oshima Is.	
		Jungmun R. N=37	Woedo R. N=43	Ichinoko R. N=41	Sumo R. N=20	Nita R. N=24	Nakamura R. N=35	Oyama- nigou R. N=6	Seomjin R. N=30	Amori R.* ¹ N=39	Kawauchi R.* ² N=44	Yakugachi R.* ² N=38	
<i>AAT-1</i>	<i>a</i>	1.000	1.000	.962	1.000	1.000	.967	.917	1.000	.952	1.000	1.000	
	<i>b</i>			.038			.033	.083		.048			
<i>AAT-2</i>	<i>a</i>	.017						.083					
	<i>b</i>	.983	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	.917	1.000	1.000	1.000	1.000	
<i>EST-3</i>	<i>a</i>												
	<i>b</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	.964			
	<i>c</i>									.036			
<i>GPI-1</i>	<i>a'</i>									.015			
	<i>a</i>	.649	.691	.244	.775	.813	.569	.667	.696	.576	1.000	1.000	
	<i>b</i>	.351	.309	.551	.225	.188	.414	.333	.304	.409			
	<i>c</i>			.205			.017						
<i>GPI-2</i>	<i>a</i>										.338		
	<i>b</i>									.015	.663	1.000	
	<i>c</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	.985			
<i>GDA</i>	<i>a</i>	1.000	.983	1.000	.950	.929	.955	1.000	.947	.896	1.000	1.000	
	<i>b</i>		.017				.045		.026	.083			
	<i>c</i>				.050	.071			.026	.021			
<i>IDH-1</i>	<i>a</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000			
	<i>b</i>										1.000	1.000	
<i>IDH-2</i>	<i>b</i>						.019	.083					
	<i>c</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	.981	.917	1.000	1.000	1.000	1.000	
<i>LDH-2</i>	<i>a</i>										1.000	1.000	
	<i>b</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000			
<i>ME-1</i>	<i>a</i>	1.000	1.000	.963	1.000	1.000	.983	.917	.974	.955	1.000	1.000	
	<i>b</i>			.037			.017	.083	.026	.045			
<i>MPI</i>	<i>a</i>	.018		.017					.017	.043			
	<i>b</i>	.982	1.000	.983	1.000	.938	.970	1.000	.950	.943	1.000	1.000	
	<i>c</i>				.063	.030			.033	.014			
<i>PGDH</i>	<i>b</i>	1.000	1.000	.976	1.000	1.000	1.000	1.000	.974	.986	1.000	1.000	
	<i>c</i>			.024					.026	.014			
<i>PGM-1</i>	<i>a</i>	1.000	1.000	.934	.972	1.000	.125	1.000	1.000	1.000	.667	.068	
	<i>b</i>			.053	.028						.333	.932	
	<i>c</i>			.013			.850						
	<i>d</i>						.025						
<i>PGM-2</i>	<i>c'</i>										1.000	1.000	
	<i>c</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000			
<i>SOD</i>	<i>b</i>										1.000	1.000	
	<i>c</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	.985			
	<i>d</i>									.015			
P1* ³		0.103	0.069	0.207	0.103	0.103	0.241	0.172	0.172	0.310	0.069	0.035	
P2* ⁴		0.035	0.035	0.069	0.069	0.103	0.069	0.172	0.103	0.103	0.069	0.035	
H(%)* ⁵		1.8	1.6	3.3	1.8	1.9	3.7	4.0	2.6	4.0	3.1	0.4	

*¹ The total of fish collected in 1986 (N=20) and 1992 (N=19).

*² Data from Sawashi and Nishida (1994).

*³ Frequency of polymorphic loci. A locus is considered polymorphic when the frequency of the most common allele is less than 1.00.

*⁴ Frequency of polymorphic loci. A locus is considered polymorphic when the frequency of the most common allele is less than 0.95.

*⁵ Unbiased average heterozygosity (Nei, 1978).

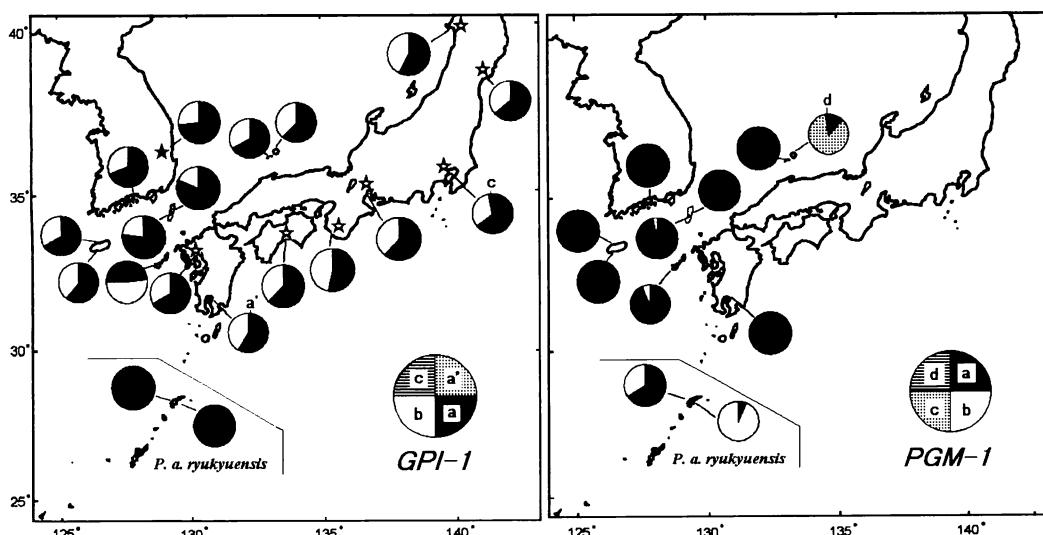


Fig. 3. Geographic distribution of alleles at the *GPI-2* and *PGM-1* loci in populations of *Plecoglossus altivelis altivelis* and *P. a. ryukyuensis*. Data on the *GPI-2* locus for some localities with open asterisks are from Taniguchi and Seki (1989) and with solid asterisk is from Seki et al. (1988).

ログラム (Fig. 4)で見ると、模式亜種アユの内部では島後の中村川集団が他の集団から最も離れており (平均 $D=0.0263$), 次に一ノ河川集団で (0.0059), 済州島の中文川と外都川, 鹿児島の天降川集団, 対馬の仁田川と洲藻川の集団, 島前の大山2号川, および朝鮮半島の蟾津江間の距離は, それぞれ小さかった (平均 $D=0.0005$ – 0.0013).

考 察

分布様式と集団構造

今回調査した4つの島嶼ないし島嶼群のいずれにおいても, アユの生息が観察され, 対馬海流域の主要島嶼におけるアユの分布が改めて確認された. 調べた8島のうち唯一アユが観察されなかつた若松島は今回調査した中でも最小の島であり, 今回調査した島嶼域の全域にアユは広く分布するとしてよい.

アユが生息する島嶼におけるその分布パターンを

Table 3. Nei's (1978) genetic distance between eight populations of *Plecoglossus altivelis*

	Jungmun R.	Woedo R.	Ichinoko R.	Sumo R.	Nita R.	Nakamura R.	Oyama-nigou R.	Seomjin R.	Amori R.	Kawauchi R.
Jungmun R.										
Woedo R.	0.000									
Ichinoko R.	0.004	0.005								
Sumo R.	0.000	0.000	0.008							
Nita R.	0.001	0.001	0.009	0.000						
Nakamura R.	0.026	0.026	0.026	0.026	0.028					
Oyama-nigou R.	0.001	0.001	0.005	0.001	0.002	0.027				
Seomjin R.	0.000	0.000	0.006	0.000	0.001	0.026	0.001			
Amori R.	0.001	0.001	0.004	0.002	0.002	0.026	0.001	0.001		
Kawauchi R.	0.207	0.206	0.218	0.204	0.205	0.225	0.208	0.206	0.207	
Yakugachi R.	0.241	0.240	0.249	0.237	0.238	0.241	0.242	0.240	0.241	0.016

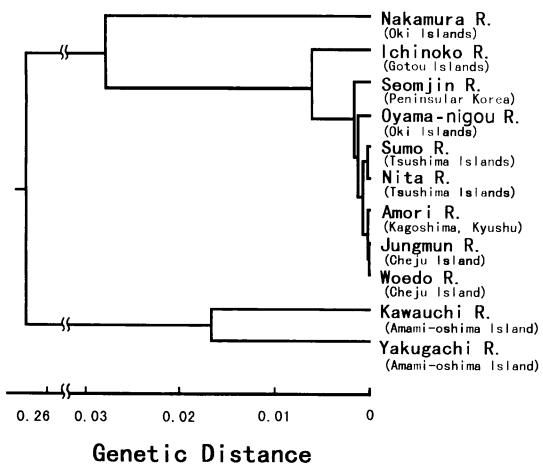


Fig. 4. UPGMA dendrogram derived from Nei's genetic distances (1978) mainly for local island populations of *Plecoglossus altivelis*.

検討すると、ひとつの特徴が認められた。それは、分布パターンの情報が不足する済州島を除き、各島にはアユが生息する河川としない河川とがあり、生息河川は非生息河川の間に点在することである (Fig. 1)。そして、アユの生息が認められるのは、それぞれの島において相対的に流域面積が広く流程の長い河川である場合が多いことである (Fig. 2)。こうした河川はまた、河口域が広いか内湾に注ぐ傾向がある。先に調査した屋久島のアユの分布パターン (澤志ほか, 1993) や奄美大島のリュウキュウアユの分布パターン (西田ほか, 1992) には、これとほぼ同様の傾向があった。こうした分布パターンが生じる要因として、まず大きな河川は渴水時も比較的水量が豊富で水温変化や水質悪化が起こりにくく生息環境が安定していることが考えられるが、とくに産卵場に適した場所が存在し、ある程度の個体数が生息できる空間が確保されやすいことがあげられる。次によく発達した河口や内湾の存在は、仔魚の滞留場所としてその無効分散を少なくしたり (西田ほか, 1992)、稚仔魚期の餌の確保に役立っているものと推察される。これら2つの点によって、生息河川には安定的に集団が維持されてきたと考えられる。しかし、その集団の大きさは、大河川たり得ないという島嶼域の河川特有の制約によって制限され、島嶼全体に広く稚仔魚を供給するには至らないのであろう。

このような分布パターンが長期間にわたって維持されているとすれば、今回調査した各島嶼内の河川集団も相互にある程度遺伝的に分化している可

能性がある。屋久島集団では南北地域間で遺伝的分化のあることが見い出され (澤志ほか, 1993)、奄美大島のリュウキュウアユにおいても、南東部と南西部の2つの地域間で分集団化していることが明らかになっている (Sawashi and Nishida, 1994; 高木・谷口, 1994)。しかし、今回の調査地域内では、島内分化を積極的に示すデータは得られなかった。

一方、島嶼間では遺伝的分化を示唆するデータが得られた。すなわち、五島列島の福江島の一ノ河川集団の *GPI-1* 遺伝子座の遺伝子頻度、ならびに隠岐の島後の中村川集団の *PGM-1* 遺伝子座の遺伝子頻度が、それぞれ他と大きく異なっていた。これら福江島と隠岐の島後では、済州島や対馬ほどそこに生息するアユの集団サイズが大きいとは考えられず (Table 1)、その集団サイズの小さいことが、この現象に関わっているのかもしれない。しかし一方、五島列島と隠岐は、人工種苗アユが放流されたことのある島もある。従って、今回のアイソザイム分析結果への放流の影響の有無について、まず検討しておく必要がある。

五島列島・福江島の一ノ河川集団の遺伝子組成への放流の影響は、次の2点からほとんどないと考えられる。1点目は放流地域と分析個体の採集地点の地理的距離である。人工種苗が放流されたのは福江島の西部の河川であり、一ノ河川では放流が行われていない。放流した河川と一ノ河川の間には、2万5千分の1地形図上では外洋に面した河川の見られない半島を回って30 km以上の距離があり、多くの仔稚魚がこの間を移動する可能性は低いと思われる。2点目は、人工種苗の持つ遺伝的特徴である。福江島に放流された稚魚は大量の天然親魚からの種苗生産によるが、この人工種苗の親魚が採集された筑後川と球磨川のうち、筑後川集団の *GPI-1* の遺伝子頻度は谷口・閔 (1988) によって朝鮮半島や他の日本列島主要島の集団と同様の遺伝子頻度であることが明らかにされている。また球磨川におけるアユの総流下仔魚数と遡上稚魚数はともに多いことから (熊本県水産研究センター内水面研究所, 1995)，その集団サイズは十分に大きいことが予想され、併せて他地域との遺伝的交流も頻繁に行われていると考えられるため、両集団の *GPI-1* の遺伝子頻度が既に分析された日本列島主要島のものから大きく偏るとは考えにくい。そのため、放流された人工種苗の *GPI-1* における遺伝子頻度は *r* 遺伝子が 60–70%, *c* 遺伝子が 30–40% の割合となることが期待される。この

2点から一ノ河川の集団の特異性が人工種苗の影響を大きく受けているとは考えにくい。放流による影響があるとすれば、それは放流個体起源の a および b 遺伝子が一ノ河川集団に混入することによって c 遺伝子の頻度を減少させたというケースであろうが、その場合は今回見い出された一ノ河川集団の特徴を弱めこそすれ、特異性をもたらすものとはならない。

隠岐については、分析個体を採集した中村川から約40kmにある西ノ島の大山2号川に人工種苗が移植放流された。しかし、大山2号川をはじめ島前の河川は全て貧弱で、生息域や産卵環境が著しく制限される。そこに産したわずかな仔魚が中村川に移入するとは考えにくい。今回分析した大山2号川産アユの個体数は6個体と少ないものの、*PGM-I*における遺伝子頻度は大山2号川と中村川の間で有意差が認められていることから、中村川への放流個体の影響は考えなくてよさそうである。

島嶼集団の遺伝的特異性

濟州島の2集団および対馬の2集団は、他地域の集団からの分化程度が小さかった。一方、五島列島の一ノ河川集団や隠岐の中村川集団は遺伝的特異性が大きかった。最終氷期には、今回調査した島嶼はいずれも海平面の低下によって朝鮮半島や九州と直接つながるか近接した。こうした時期には、アユ集団は遺伝子の交流を頻繁に行っていったと考えられる。したがって、今回観察された集団の分化程度の違いは、各島と他の地域との接続・分離の歴史の違いによってもたらされているとは考えにくく、むしろ、集団の大きさによるところが大きいと推察される。今回調査した島嶼のうちでは、濟州島と対馬は最も大きく、存在する河川も相対的に大きかったし、実際、今回観察されたアユの個体数も多かった(Table 1)。それに対して、分化した集団の存在した五島列島や隠岐は小さな島であり、一ノ河川や中村川も小さな河川で、実際に観察されたアユの数も決して多いものではなかった(Table 1)。したがって、一ノ河川集団や中村川集団の遺伝的特異性は、各々が小集団で存続しているため生じる遺伝子頻度の機会的浮動によるところが大きいと推察される。これと同様の現象は、屋久島集団ですでに確認されている(澤志ほか, 1993)。

これまでに分析された日本列島や韓国のアユの両側回遊型集団間の遺伝距離はすべて0.003以下

であった(関・谷口, 1985; 関ほか, 1988; 谷口・関, 1989)。この遺伝距離の近さから、谷口・関(1989)は両側回遊型アユには地理的品種に相当するような集団はない結論している。本研究では、隠岐・島後の中村川と他の集団の間に0.026–0.028、また五島列島の一ノ河川と、中村川をのぞいた他の4地域の集団間には0.004–0.009の遺伝距離が得られた。これらの値は谷口・関(1989)が示した朝鮮半島や日本列島の集団間の値より大きい。とくに中村川の遺伝距離は、谷口・関(1989)が求めた琵琶湖陸封集団と両側回遊型集団との間の距離(0.025)に匹敵する。中村川と他地域の集団間の遺伝距離は、今回新たに分析した*PGM-I*遺伝子座の対立遺伝子頻度が大きく異なっていることの影響を受けているので数値の直接比較はしにくいが、いずれにしても、一ノ河川集団や中村川集団が遺伝的特異性を有していることは確かである。

このように遺伝的に特異な地域集団が存在するとなると、その保全上の「価値」についての議論が必要であろう。人工種苗においても、不特定の遺伝子座の対立遺伝子頻度が、標準的なものから大きくずれることがあり得る。そして、対立遺伝子頻度から算出される遺伝距離も大きな値をとることがある。とくに継代飼育された人工種苗では、遺伝子頻度の機会的浮動や選択圧の影響は大きいと考えられる。しかし、人工種苗では同時に、低頻度で存在する遺伝子が排除されやすい。ところが中村川集団では、多型的遺伝子座の割合は0.069と低いものの、変異のある遺伝子座の割合は0.241と高かった。この事実は、頻度の低い希な対立遺伝子が多数保有していることを示すもので、中村川集団が、継代飼育された人工種苗ほどには集団サイズが小さくなることがなかった集団であることを意味する。このことは、本集団がある程度の時間を費やし、遺伝的変異を積み重ねてきたことを示唆する。その時間は、この海域の島嶼が最終的に分離した最終氷期以後のことと考えられるので、地史的時間としては決して長くはない。しかし、個々の地域環境に適応的な遺伝的資質を保有している可能性もあり、こうした特異な縁辺部の集団は、地理的品種、あるいはそれに相当するものとして、その保全を考える「価値」があるという見方もできるかもしれない。

島嶼集団の保護

日本列島や朝鮮半島に分布する集団の遺伝的差異がほとんど見出されてこなかったのに対し、島嶼集団の中には遺伝的に特異な地域集団のあることが示された。アユは日本の内水面漁業における重要な魚種のひとつであり、遺伝的に特異な地域集団に「価値」があるとするならば、これら島嶼集団の積極的な保護策を考えていく必要がある。

近年これらの島嶼では開発が進んでおり、今回調査した島嶼のうち、アユの生息を確認したほとんどの河川で、その集水域のダム開発、中下流域の河川改修工事、農業用堰、農業・生活排水等の影響が認められた。島嶼では川の流程が短いことから、アユ類の生活場所となる中流域の面積が非常に限られており、アユ類を保護するためには河川環境の人為的搅乱は最小限に食い止めねばならない。

本研究では、島嶼における遺伝的に特異なアユ集団は、島嶼という限られた生息域に隔離され、遺伝的な変異を蓄積してきた結果であろうと考えた。このような縁辺集団の遺伝的分化の様式は、他の生物にも共通する点が多いであろう。生物によって集団の大きさや分散様式は異なるものの、島嶼では他地域集団との遺伝的隔離はより起こりやすいと考えられる。同時に島嶼は、各生物種の生息域が限定されている一方で、離島振興法等によって乱開発が進む地域もある。島嶼におけるアユ集団の保護策は、他の河川生物はもとより島嶼生態系全般に当てはまる面があると思われる。島の生態系全体をも視野に入れて、アユ集団の保護策を整えていく必要があるのでなかろうか。

島嶼域のアユ集団の保護策を考える際には、遺伝学的な視点が重要で、遺伝的特異性や変異性の確認のためのモニタリングが必要であると考えられる。本研究で遺伝分析に使用したアイソザイム分析法では、試料を得るために標本個体を捕殺せざるを得ないのが現状である。今回の研究では、隠岐島前の大山2号川で個体群の10%近い個体を分析のために採集することとなつたが、これでは、集団保護・保全のためのものとしては不都合である。幸いなことに、近年では、ポリメラーゼ連鎖反応(PCR)法を用いた特定DNA部位の増幅が可能となり、アユでもこの方法を用いてDNA分析が始まっている(Iguchi et al., 1997)。こうした方法を用いるならば、脂鰓や数枚の鱗、あるいは鰓の一部など、個体を殺さずに採取した試料をもとにDNA

分析が可能である。今後はこうしたDNAレベルの分析による遺伝的モニタリングが、上記の目的に沿って活用されていくことを期待したい。

謝 詞

琉球大学理学部の西島信昇氏と諸喜田茂充氏は研究の便宜を終始図って下さった。韓国におけるアユの調査と標本採集は済州大学校海洋科学大学の孫泰俊氏の協力がなければ実現不可能であった。五島列島の調査では長崎県福江水産改良普及所の金子仁志氏、長崎県上五島水産業改良普及所の浦賢二郎氏ならびに上五島高等学校の岩永節子氏に、対馬の調査では琉球大学理学部の伊澤雅子氏に、隠岐島前の調査では島根県栽培漁業センターの川島隆寿氏と清川智之氏に、朝鮮半島の調査では木浦大学の宋泰坤氏に便宜を図っていただいた。アユの人工種苗放流については、福江島における事例を玉之浦町経済課と九州林産に、また隠岐島前ににおける事例を島根県栽培漁業センターの鈴木博也氏にお聞きすることができた。また野津大氏は隠岐における生物関連資料の収集にご協力いただいた。以上の方々に厚く謝意を表する。なお、本研究の一部は文部省科学研究費によった。

引 用 文 献

- 東 幹夫・道津喜衛・柳 昌之・村田 博. 1981. 五島列島における淡水魚類の分布. 長崎生物学会(編), pp. 207-223. 五島の生物. 長崎生物学会, 長崎.
- 東 幹夫・藤吉勇治・村田 博・柴原克巳. 1977. 壱岐における淡水魚類の分布. 長崎生物学会(編), pp. 313-330. 壱岐の生物. 長崎生物学会, 長崎.
- 東 幹夫・村田 博・平山俊郎・大串正弘. 1976. 対馬における淡水魚類の分布. 長崎生物学会(編), pp. 289-306. 対馬の生物. 長崎生物学会, 長崎.
- Iguchi, K., Y. Tanimura and M. Nishida. 1997. Sequence divergence in the mtDNA Control region of amphidromous and landlocked forms of ayu. Fisheries Science, 63: 901-905.
- Jo Jae-Yoon. 1980. On the freshwater fish fauna on Jeju Island. Bull. Mar. Resour. Res. Inst. Jeju Nat. Univ., 4: 7-14. (In Korean.)
- 熊本県水産研究センター内水面研究所. 1995. 球磨川における流下仔アユ調査. 全国湖沼河川養殖研究会アユ増殖研究部会, アユの増殖研究, (13): 179-184.
- 松森栄三. 1977. 屋外水槽におけるアユの種苗生産. 島根県栽培漁業センター事業報告書: 18-22.
- 松森栄三・常磐 茂. 1978. 屋外水槽におけるアユの種苗生産. 島根県栽培漁業センター事業報告書: 30-34.
- 松森栄三・高橋伊武. 1976. 屋外水槽による生産試験. 島根県栽培漁業センター事業報告書: 24-32.
- 長崎県対馬支庁. 1990. 河川. 対馬自治連絡協議会(編),

- pp. 209–211. つしま百科（第5版）。対馬自治連絡協議会、巖原。
- Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, 89: 583–590.
- Nishida, M. 1985. Substantial genetic differentiation in ayu, *Plecoglossus altivelis* of the Japan and Ryukyu Islands. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 51: 1269–1274.
- Nishida, M. 1986. Geographical variation in the molecular, morphological and reproductive characters of ayu *Plecoglossus altivelis* in the Japan-Ryukyu Archipelago. *Japan. J. Ichthyol.*, 33: 232–248.
- Nishida, M. 1988. A new subspecies of the ayu, *Plecoglossus altivelis*, (Plecoglossidae) from the Ryukyu Islands. *Japan. J. Ichthyol.*, 35: 236–242.
- Nishida, M. and Y. Takahashi. 1978. Enzyme variation in populations of ayu, *Plecoglossus altivelis*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 44: 1059–1064.
- 西田 瞳・澤志泰正・西島信昇・東 幹夫・藤本治彦。1992. リュウキュウアユの分布ならびに生息状況—1986年の調査結果—。日本水産学会誌, 58: 199–206.
- 大高裕幸・尾島邦昭・須永哲雄。1985. 隠岐(島後)における淡水魚の分布。香川生物, 13: 23–30.
- Sawashi, Y. and M. Nishida. 1994. Genetic differentiation in populations of the Ryukyu-ayu *Plecoglossus altivelis ryukyuensis* on Amami-oshima Island. *Japan. J. Ichthyol.*, 41: 253–260.
- 澤志泰正・佐藤尚二・西田 瞳。1992. 奄美大島南部におけるリュウキュウアユの分布ならびに生息状況 1990年12月の調査結果。沖縄島嶼研究, 10: 43–57.
- 澤志泰正・藤本治彦・東 幹夫・西島信昇・西田 瞳。1993. 琉球列島北部におけるアユの分布ならびにその遺伝的・形態的特徴。日本水産学会誌, 59: 191–199.
- 関 伸吾・谷口順彦。1985. 西南日本におけるアユ地方集団間の遺伝的分化。高知大学海洋生物研究センター研究報告, 7: 39–48.
- 関 伸吾・谷口順彦・川 祥麟。1988. 日本及び韓国の天然アユ集団間の遺伝的分化。日本水産学会誌, 54: 559–568.
- 諸喜田茂充・西島信昇・伊野波盛仁。1975. 沖縄アユの産卵生態—アユ保護の必要性—。沖縄生物学会誌, 13: 12–17.
- 高木基裕・谷口順彦。1994. DNA フィンガープリントにおけるリュウキュウアユの遺伝変異保有量と地理的分化。水産育種, 20: 29–37.
- 谷口順彦・関 伸吾。1989. アユ。水産資源保護協会(編), pp. 352–370. 昭和61–63年度海洋生物集団の識別等に関する先導的評価手法の開発事業報告書, アイソザイムによる魚介類の集団解析。水産資源保護協会, 東京。
- 谷口順彦・関 伸吾・稻田義和。1983. 兩側回遊型、陸封型および人工採苗アユ集団の遺伝的変異保有量と集団間の分化。日本水産学会誌, 49: 1655–1663.
- 吉尾二郎・常磐 茂。1976. アユ種苗生産A屋内水槽による生産試験。島根県栽培漁業センター事業報告書: 19–23.