

水産学シリーズ131

スズキと生物多様性  
—水産資源生物学の新展開

田中 克・木下 泉 編

別 刷

2002.4

## 10. 東アジアのスズキ属

横川 浩 治\*

スズキ属魚類は東アジアの主に沿岸域に分布し、いくつかの種が知られている。本章では、筆者らによるこれまでの研究成果などから本属魚類の種分化と各種の生物学的特徴について概説する。

### §1. スズキ属魚類の分類

スズキ属 (*Lateolabrax*) は、硬骨魚綱 (Osteichthyes), スズキ目 (Perciformes), スズキ亜目 (Percoidei), スズキ科 (Percichthyidae) に属する。科については長らく Percichthyidae に含まれるとされてきたが、現在その帰属については定見がなく、Moronidae が妥当ではないかともいわれている<sup>1)</sup>。分類上“スズキ”という名前が並び、スズキ目の進化の本流にあるグループと思われがちだが、実はこのスズキ亜目は単系統ではなく、系統のはっきりした他のグループに属さない魚類をまとめた分類群と考えられている<sup>2)</sup>。

従来のスズキ科も多くの属から成っていて、明らかに多系統の分類群と考えられる<sup>2)</sup>。特にスズキ属は、脊椎骨が多いことなどからスズキ科の中でも少数グループになる。

*Lateolabrax* 属は Bleeker<sup>3)</sup> によってスズキ *L. japonicus* を模式種として創設され、長らく 1 属 1 種とされてきた。その後、Katayama<sup>4)</sup> がヒラスズキ *L. latus* を記載し、スズキ属魚類は 2 種となった。

### §2. スズキ属魚類第 3 種の発見

最近、Yokogawa and Seki<sup>5)</sup> は、養殖用種苗として日本に大量に移入されている中国産スズキの形態的および遺伝的特徴を調べ、日本産のものと比較検討を行った。

中国産スズキは一般に体側に多くの小黑点があることで特徴づけられるが、

\* 香川県水産試験場

さらに多くの形態形質について調べた結果、側線鱗数、鰓耙数、脊椎骨数の3形質において日本産のものと大きな差がみられた(図10・1)。これらすべての形質で両者のヒストグラムは明瞭に分離しており、この3形質を組み合わせることによって両者を形態的に完全に識別することが可能であった。両者の相違

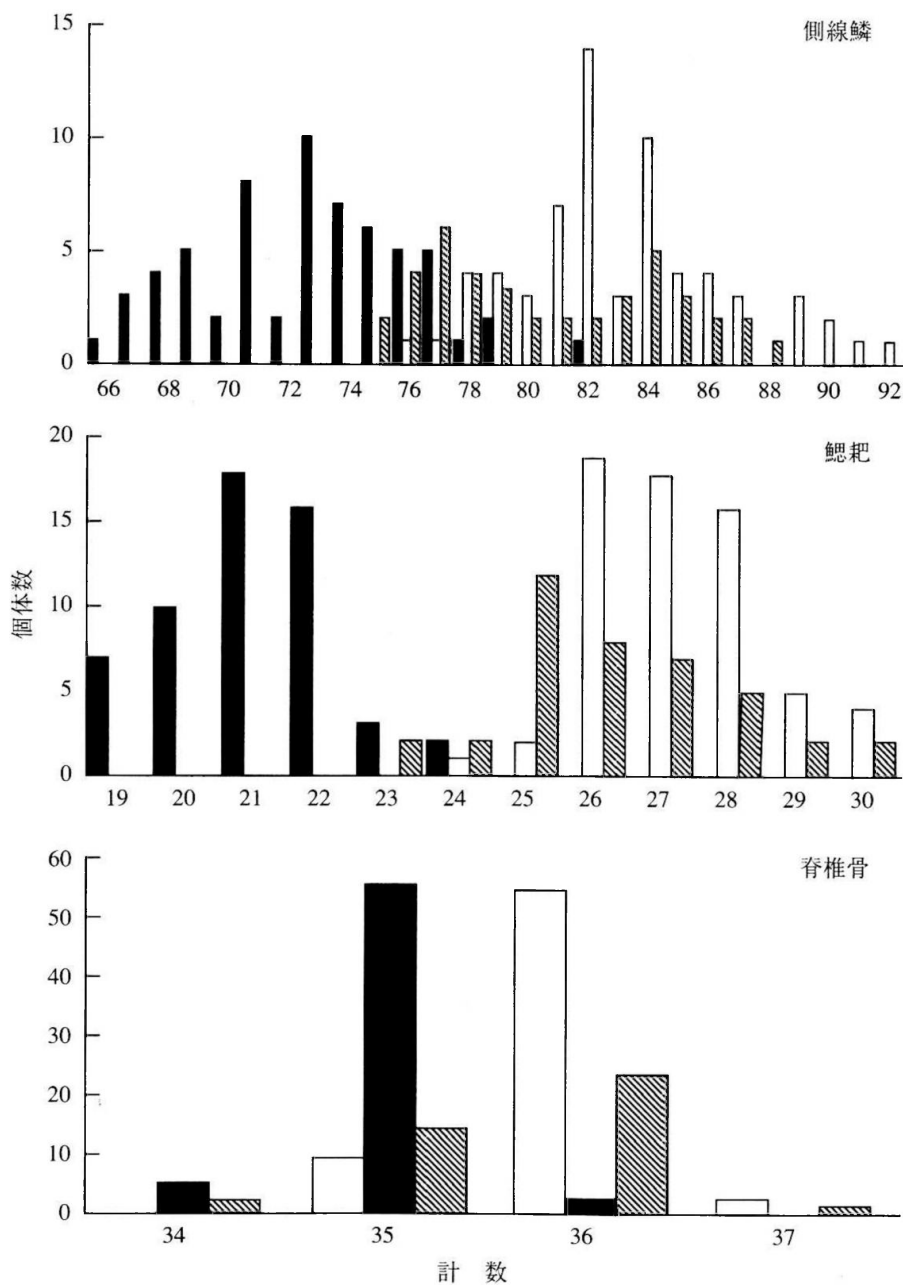


図10・1 特徴的な計数形質の頻度分布。白：*Lateolabrax japonicus*（日本産スズキ）；黒：*L. sp.*（中国産スズキ）；斜線：有明海産スズキ

は仔稚魚期の形態にも明瞭に観察されている<sup>6)</sup>。

さらに、遺伝形質としてアイソザイム（酵素多型）を調べた。特徴的な遺伝子座における両者の遺伝子組成を円グラフにして図 10・2 に示す。後述する一

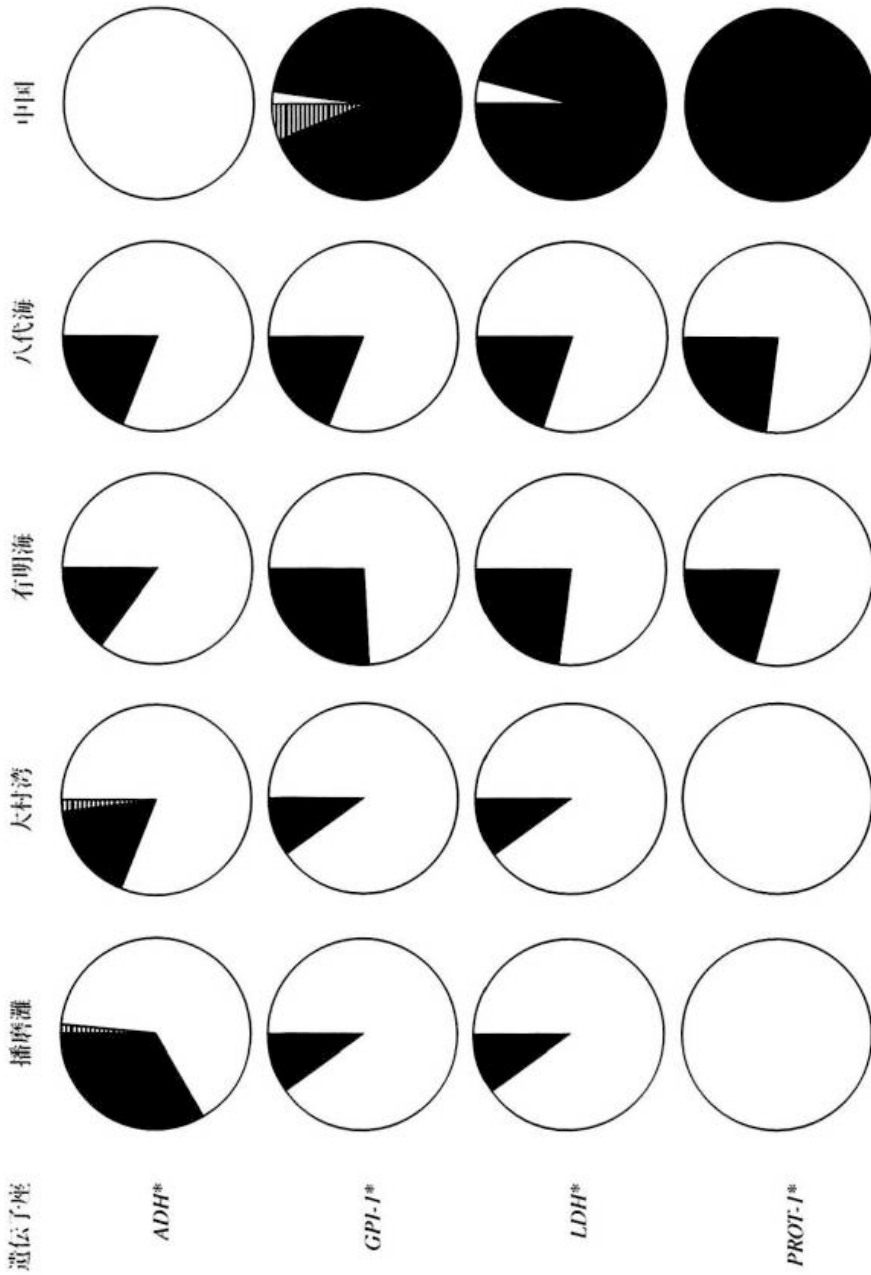


図 10・2 いろいろな個体群の特徴的な遺伝子座における遺伝子組成

部の例外を除いて日本産のスズキは地域間でかなり類似した遺伝子組成を示した<sup>7)</sup>。これらの遺伝子座のうち、*GPI-1\** と *LDH\** 遺伝子座では両者間で主対立遺伝子が置換し、*PROT-1\** 遺伝子座では対立遺伝子の完全置換がみられた。日本産（播磨灘産）と中国産の間の Nei の遺伝的距離<sup>8)</sup> を計算したところ 0.174 となり、種間の水準に達しているものと考えられた。

以上の形態的、遺伝的差異により、これまでスズキと同一種と考えられてきた中国産スズキは明らかに独立種であり、スズキ属魚類の第 3 種であることが判明した。中国産スズキはまだ学名が確定していないので、とりあえず *Lateolabrax* sp. とする。

### §3. 特殊な有明海産スズキ集団

前述のように中国産スズキは体側に多数の小黒点があることで特徴づけられるが、日本の有明海に生息するスズキもそれに類似した形態をもつことが知られている。Kinoshita ら<sup>9)</sup> は仔稚魚の形態的特徴から有明海産スズキの特殊性を指摘し、さらに Yokogawa ら<sup>7)</sup> は有明海産スズキの成魚を形態的、遺伝的に調べ、他の地域のスズキとは異なる特殊な個体群であることを明らかにした。そこでこれ以降、種と地域個体群を区別するために、独立種であるスズキ属の 3 種を学名で、地域個体群を“～産”と表現することにする。

有明海産は体側に小黒点があるが、*Lateolabrax* sp. ほど顕著ではなく、調べた標本のうちの約 40% の個体では全く黒点がなかった。形態形質について、前述の *L. japonicus* と *L. sp.* で大きな差がある 3 形質について見ると、いずれの形質でも有明海産の値は *L. japonicus* の方に偏ってはいるものの、*L. japonicus* と *L. sp.* の中間的な頻度分布を示した（図 10・1）。

遺伝的特徴について、有明海産スズキはすべての遺伝子座で Hardy-Weinberg の遺伝平衡によく適合し、単一のメンデル集団であると考えられた。有明海産の遺伝子組成は他の *L. japonicus* の地域個体群とはかなり相違し、*L. japonicus* と *L. sp.* を識別するためのマーカーとなる遺伝子座においてむしろ *L. sp.* に近い傾向を示した（図 10・2）。特に、*L. japonicus* と *L. sp.* で遺伝子が完全置換している *PROT-1\** 遺伝子座ではヘテロ個体が多く出現し、*L. sp.* の対立遺伝子が約 21% 含まれていた（図 10・2）。

これは、有明海産が *L. japonicus* と *L. sp.* の交雑集団に由来する可能性を示唆し、形態的特徴において有明海産が *L. japonicus* に偏りながらも両種の間隔的な傾向を示すことから支持される。

この有明海のスズキ集団が成立した要因については、以下のようないくつかの仮説が考えられるが、仮説 3 あるいは仮説 4 の自然な移入交雑の可能性が強いのではないかと推定される。

仮説 1：ある時代に *Lateolabrax sp.* が大陸から有明海に人為的に移植され、その影響で交雑集団が形成された。

仮説 2：*L. japonicus* と *L. sp.* が分化していく過程で、途中の段階の両者の中間的な形質をもったものが有明海に隔離された。

仮説 3：*L. japonicus* と *L. sp.* が種分化した後に、自然な状態で *L. sp.* が有明海に大量に侵入し、そこで移入交雑を起こして現在のような集団が形成された。

仮説 4：*L. japonicus* と *L. sp.* が種分化した後に、地殻変動、気候変動などによって両者の大規模な混合が生じ、広い範囲で交雑集団が形成され、その一部が現在でも有明海に隔離されている。

九州の西海岸は地形が非常に複雑で、有明海をはじめとして八代海や大村湾などの閉鎖的な海域が存在する。有明海産はこのような閉鎖的な環境によって隔離されて成立したと考えられるが、同様の形質をもった個体群が他海域にも存在する可能性があるため、有明海以外のこれら閉鎖海域のスズキについてもアイソザイムを調べた (図 10・2)。

八代海産の遺伝子組成は全般に有明海産とかなりよく似ており、特に交雑度の指標となる *PROT-1\** 遺伝子座の遺伝子組成は極めて類似していた (図 10・2)。このことから、八代海産も有明海産と同様に *L. japonicus* と *L. sp.* の交雑集団に起源するものと考えられた。一方、大村湾産は有明海産や八代海産とは異なり通常の *L. japonicus* に類似した遺伝子組成を示した。特に、*PROT-1\** 遺伝子座で *L. sp.* に特有の \*170 対立遺伝子が全く出現しないことから (図 10・2)、この個体群は交雑集団由来ではないものと判断される。ただ、*ADH\** 遺伝子座の遺伝子組成が通常の *L. japonicus* の集団と異なることが特徴的であるが (図 10・2)、この理由については後述する。

このように、*L. japonicus* と *L. sp.* の交雑集団は有明海と八代海に存在するのに対して近隣の大村湾には分布しない。その原因はそれぞれの海域の海底地形と水深で説明できよう。即ち、大村湾は全体的に浅くて平坦な海底地形で、水深は最大でも 20 m 程度であり<sup>10)</sup>、おそらく何回か襲来した氷河期には完全に干上がってしまったものと推定される。もし氷河期以前に交雑集団がここに存在したとしても生き残ることはなく、現在の集団はおそらく最終氷期以降にあらたに侵入して定着したものと推定できる。そして、閉鎖的な海域であるがゆえに外海域の集団とは遺伝的に隔離され、そのために遺伝子組成がやや特殊化した可能性が考えられる。あるいは、大村湾が氷河期以前に完全に閉じた淡水湖であったと仮定すると、交雑集団はここに侵入できなかったことになる。

それに対して有明海や八代海では、湾口部付近などには水深 50 m を超える場所があり<sup>11)</sup>、氷河期にも完全には干上がらなかったために交雑集団が生き残ったのではないかと考えられる。しかし不思議なことに、これらの海域は閉鎖的とはいっても湾口を通じて外海に開いており、外海の集団との交流も十分に想定されるが、これまでの遺伝的分析結果は有明海産、八代海産ともに外海の集団とは交流をもたず、内海だけで生活史を完結している可能性を示唆している。このように保守的な集団が保持されるメカニズムはたいへん興味深く、今後さらに追求していく必要があろう。

このように、有明海産および八代海産は *L. japonicus* と *L. sp.* の交雑集団に由来する特殊な集団と考えられるが、ここで、*L. sp.* の種の表徴である体側の黒点に注目し、有明海産について黒点のない個体（通常型）と黒点のある個体（黒点型）の 2 つのグループに分けて形態的、遺伝的特徴を比較したところ、形態形質、遺伝形質ともに通常型に比べて黒点型はやや *L. sp.* に近いことがわかった<sup>7)</sup>。

体側に黒点のあるスズキは、有明海産ばかりではなく通常の *L. japonicus* の幼魚期にもよくみられ、いわゆるセイゴの黒点型と称されるが、このような黒点は成長に伴って次第に消失していく。このセイゴの黒点型と通常型についても同様に検討したところ、有明海産スズキの通常型と黒点型の場合と全く同様に、通常型に比べて黒点型が形態的、遺伝的にやや *L. sp.* に近いことが明らかとなった<sup>12)</sup>。

つまり、いずれの場合も黒点のある個体群の方が形態的、遺伝的に *L. sp.* に近いことを示している。一つの可能性として、ポリジーン<sup>13)</sup>の作用によって、*L. sp.* に特有の遺伝子を量的に多くもつ個体が形態的にも *L. sp.* に近くなるのではないかとの考えが推定される。これは、かつて起こったであろう *L. japonicus* と *L. sp.* の大規模な交雑によって生じた遺伝子流入の残存なのかも知れない。

かつてスズキ属魚類の分類学的再検討を行なった Katayama<sup>14, 15)</sup> は、黒点の形状や他の形態形質が、*L. japonicus*、有明海産、*L. sp.* と連続的に変異するとみなし、このことから彼は *L. sp.* を *L. japonicus* の形態変異と結論づけた。つまり、この有明海産の存在があったために種分化の実体が浮かび上がらなかったものと思われるが、近年における分子遺伝学的手法の普及はこのような形態分類の限界をカバーし、あらたな知見を生み出しつつある。

#### §4. スズキ属魚類の形態的、生態的特徴と種分化

##### 4・1 形態的特徴

スズキ属 3 種の形態模式図を図 10・3 に示す。まず、*Lateolabrax latus* は背鰭軟条数が多いことと側線下方鱗数が少ないことで他の 2 種と分けられる。他の 2 種の形態的相違はこれまで述べてきた通りであるが、その他に、未成魚では胸鰭有鱗域の大きさの違いや頭頂部の鱗列の発達の違いなども有効な識別形質となる<sup>5)</sup>。

*L. sp.* を特徴づける体側の黒点については、*L. sp.* でも個体によっては黒点がほとんどなかったり、まれには黒点の全くない個体も存在する。逆に、*L. japonicus* でも前述のようなセイゴの黒点型があるので、単純に黒点の有無だけで種を判別するのは難しく、正確な同定のためには前述のような形態形質を詳しく調べる必要がある。

##### 4・2 生態的特徴

食性については、3 種ともに魚類、甲殻類などを主とした肉食性であり、特に *L. latus* では仔稚魚期からその傾向が強いようである<sup>16)</sup>。

淡水に対する順応性はこれら 3 種でかなりの相違が認められる。*L. sp.* では淡水に対する嗜好性がかなり強く、中国の広東省にある西江では河口から 300



～400 km 上流の梧州や桂平まで遡る<sup>17)</sup>。また台湾では *L. sp.* が純淡水中で養殖され、淡水中での繁殖も可能である<sup>18-20)</sup>。 *L. japonicus* も *L. sp.* と同じく淡水に対する嗜好性は強いが、*L. sp.* ほど顕著ではない。それらに対して *L. latus*

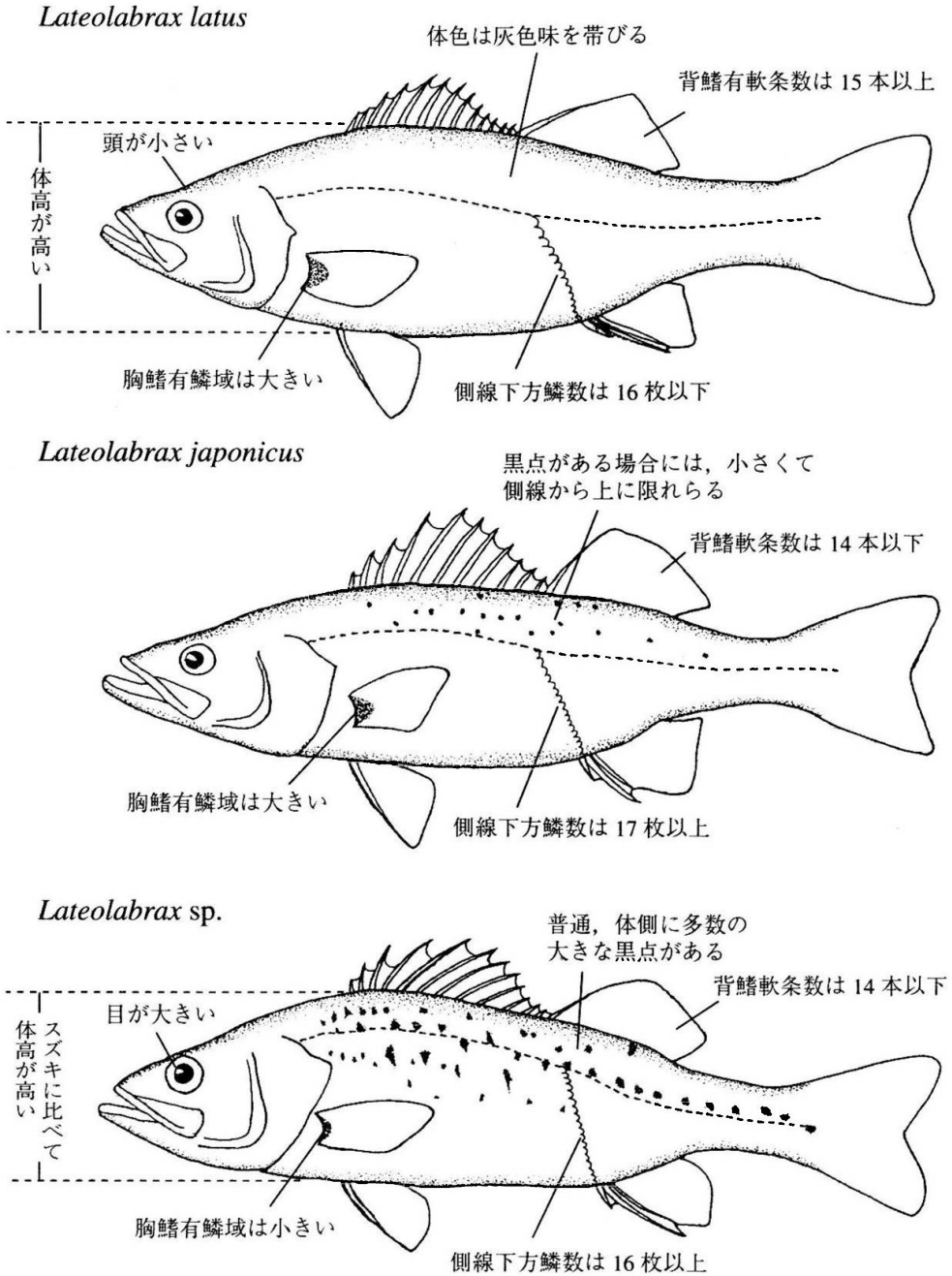


図 10・3 スズキ属 3 種の形態模式図

では淡水に対する嗜好性は弱く、生活域のほとんどは海水域であり、仔稚魚期に河口域に滞留することはあるものの<sup>16)</sup>、河川を遡上することは少ない。

成長に関して、*L. latus* についてはよくわかっていないが、*L. japonicus* と *L. sp.* の間では *L. sp.* の方がかなり成長が卓越することが知られている。天然における *L. japonicus* と *L. sp.* の成長について、日本と中国の文献に基づいて作成したグラフを図 10・4 に示す。これを見ると *L. sp.* の方が明らかに成長が速く、各年齢とも *L. sp.* の方が 10 cm 程度大きい。

佐藤<sup>25)</sup> は、同じ環境条件下で *L. japonicus* と *L. sp.* を長期飼育して成長を比較した結果、*L. sp.* の方が著しく成長が卓越することを報告した。このことから、*L. sp.* の成長が速いのは両種が生息する環境条件の相違によるものではないことが理解される。これは養殖用魚種としては非常に好ましい形質といえるが、*L. sp.* の餌料転換効率が特に優れているというわけではなく、通常の魚類では摂餌活性の低下する冬季にもよく餌を食べることによると推察されている<sup>25)</sup>。

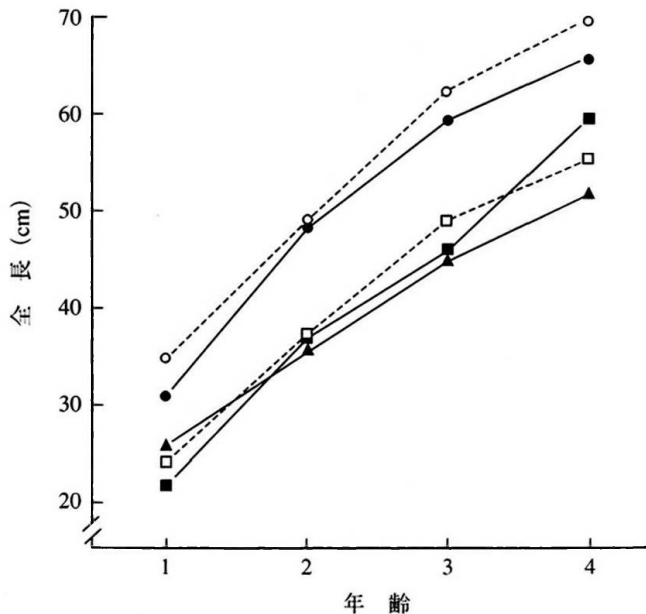


図 10・4 天然における *Lateolabrax japonicus* と *Lateolabrax sp.* の成長。○：中国<sup>21)</sup>，●：中国<sup>22)</sup>，■：播磨灘<sup>23)</sup>，□：房総半島<sup>23)</sup>，▲：仙台湾<sup>24)</sup>

### 4・3 分 布

*Lateolabrax latus* は、本州、四国、九州の太平洋側と日本海の西部、さらに朝鮮半島の南海岸にも分布し、*L. japonicus* に比べて資源量はかなり少ないようである。*L. japonicus* よりもやや暖海性で、東京湾から北にはほとんど分布しないようである。

*L. japonicus* は、北海道南部以南の日本列島全域から朝鮮半島南東部の沿岸域に広く分布し、ロシアの沿海州方面にも生息する。主要な分布域は、日本海側では能登半島以南、太平洋側では房総半島以南であり、それより北になると資源量はかなり少なくなる。また、他の2種も含めてスズキ属魚類は南西諸島と沖縄には分布しないが、これは珊瑚礁域の環境が本属魚類の生息に適さないものと思われる。

*L. sp.* は、朝鮮半島西岸から黄海、渤海、台湾、香港、海南島の近海まで分布する。Yokogawa and Tajima<sup>26)</sup> は台湾産の *L. sp.* を形態的、遺伝的に調べたが、中国産の *L. sp.* とは亜種の水準に近い相違がみられた。また、中国大陸産の地域個体群の間でも同様の大きな遺伝的差異もみられている<sup>27)</sup>。*L. sp.* は大陸の沿岸に非常に広範囲に分布することからこのような地域集団もかなり存在する可能性も考えられ、今後の調査研究が必要である。

*L. sp.* と *L. japonicus* の分布域の境界は朝鮮半島南西部と推定され、その付近の海域では両種が同所的に生息している可能性が考えられる。筆者は、朝鮮半島南西部の河東（ハドン）という場所から得られた30個体の *Lateolabrax* のアイソザイムを調べたが、それらは *L. japonicus* と遺伝的にほとんど差がなく、また両種間の雑種  $F_1$  も発見されなかった\*1。このことから、*L. japonicus* と *L. sp.* は生態的に生殖隔離しており、自然の状態では両種は交雑しないか、あるいは雑種をつくったとしてもそれが生殖に関与しないことが推察される。しかし、人工的には雑種は容易に作出され、両種の雌雄いずれの組み合わせの交雑にも成功している\*2。

なお、最近ではオーストラリアで *L. japonicus* の生息が確認されているが、

\*1 横川浩治、未発表

\*2 W. Lee, S. Yang, E. Kwak, S. Shin, D. Jin, K. Han and J. Shin : 4th Japan-Korea Joint Sympo. Aquacult. Program Absts., p 30.

これは天然分布ではなく、卵稚仔がタンカーのバラスト水によって輸送されて定着したものと考えられている<sup>28)</sup>。

#### 4・4 種分化

Yokogawa<sup>27)</sup>によって調べられたアイソザイム系遺伝子のデータによるスズキ属3種の遺伝的分岐図を図10・5に示す。それによれば、今から220万年くらい前の鮮新世中期にまず *Lateolabrax latus* がこれら3種の共通の祖先種から最初に種分化し、その後、約90万年くらい前の更新世前期に *L. japonicus* と *L. sp.* が分かれたことになる。3種の共通の祖先種から前がどのようなグループとつながってくるのかはいまのところよくわかっていないが、非常に興味深い課題である。

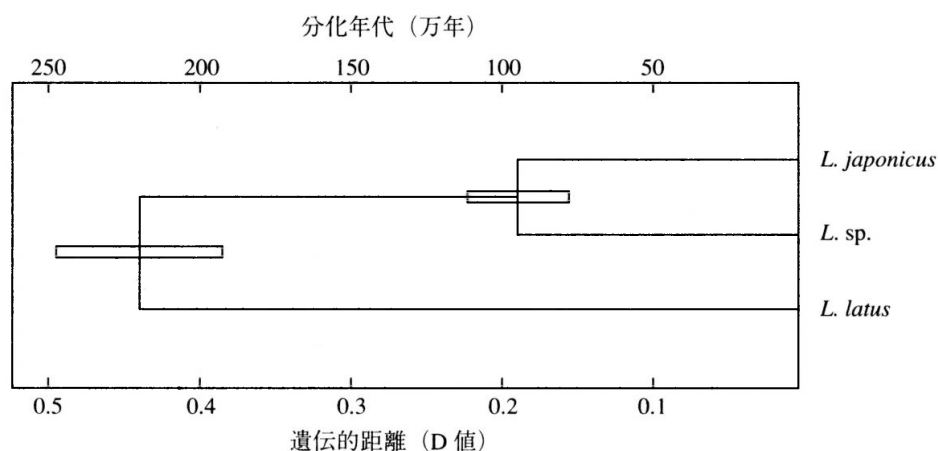


図10・5 スズキ属3種の遺伝的分岐図。白抜きのパバーは95%信頼区間を示す

前述のように、*L. sp.* が中国大陸沿岸から朝鮮半島にかけて広く分布するのに対して、*L. latus* と *L. japonicus* の分布は日本列島あるいは日本海の沿岸に限られ、これら2種が日本近海で種分化した可能性がうかがわれる。日本海では、かつては朝鮮海峡の閉塞により閉鎖的環境であったことが推定されており<sup>29, 30)</sup>、特に *L. latus* が分化したのはこの日本海の閉鎖が原因である可能性も考えられる。

また、100万年くらい前には東シナ海に巨大な閉鎖水域が形成されたことが推定されていて<sup>31, 32)</sup>、*L. japonicus* と *L. sp.* が分化したのはこのような地理

的障壁が原因である可能性も考えられる。特にこの時期の九州西部はかなり複雑な地形だったようで、有明海の集団が隔離されたのも、あるいはこの時期なのかも知れない。

### §5. 外来種による生態的攪乱

日本へは養殖用種苗としてこれまでに夥しい数の *Lateolabrax* sp. が中国から移入されて各地で養殖されているが、養殖生簀が台風などのために壊れて自然海に散逸していることも少なくないようである<sup>33)</sup>。

特に愛媛県の南部ではこの *L.* sp. の養殖尾数が多く、そのために散逸した尾数も多いようである。宇和島市の来村（くのむら）川の河口はスズキ狙いのルアー釣りでも有名だが、この場所では、数年前までは在来の *L. japonicus* もかなり普通に釣れていたのが、最近ではルアーで釣れるのはほぼ100%が *L.* sp. になってしまっている。この場所にいた在来のスズキはこの外来種に生息場所を奪われてしまった可能性が高く、憂慮すべき事態であるといわざるを得ない。

おわりに、今後の展望として、*Lateolabrax* sp. の分類学的再記載、有明海産および八代海産スズキの生物学的特性の詳細な研究、日本の天然海域で野生化した *L.* sp. の追跡などが重要であると思われる。特に有明海産スズキについては、現在、生態的、生理的なアプローチによってその実体が解明されつつあり、今後の研究の発展が期待される。

### 文 献

- 1) J. R. Waldman : Systematics of *Morone* (Pisces : Moronidae), with notes on the lower percoids, City University of New York, 1986, 150pp.
- 2) J. S. Nelson : Fishes of the world, 3rd ed., John Wiley & Sons, Inc., 1994, xvii+600 pp.
- 3) P. Bleeker : *Verh. Batav. Genootsch. Kunst. Wet.*, 26, 1-132, 8 pls. (1854-57).
- 4) M. Katayama : *Japan. J. Ichthyol.*, 6, 153-159 (1957).
- 5) K. Yokogawa and S. Seki : *Jpn. J. Ichthyol.*, 41, 437-445 (1995).
- 6) 中山耕至・木下 泉・青海忠久・中坊徹次・田中 克 : 魚雑, 43 : 13-20 (1996).
- 7) K. Yokogawa, N. Taniguchi and S. Seki : *Ichthyol. Res.*, 44, 51-60 (1997).
- 8) M. Nei : *Amer. Nat.*, 106, 283-292 (1972).
- 9) I. Kinoshita, S. Fujita, I. Takahashi, K. Azuma, T. Noichi and M. Tanaka : *Jpn. J. Ichthyol.*, 42, 165-171 (1995).
- 10) 鎌田泰彦 : 第21章 有明海, I 地質, 日本

- 全国沿岸海洋誌 (日本海洋学会沿岸海洋研究部会編), 東海大学出版会, 1985, pp.815-830.
- 11) 飯塚昭二: 第22章 大村湾, I地質, 日本全国沿岸海洋誌 (日本海洋学会沿岸海洋研究部会編), 東海大学出版会, 1985, pp.879-884.
  - 12) 横川浩治: 水産育種, 22, 67-75 (1995).
  - 13) 大羽 滋: 集団の遺伝, 東京大学出版会, 1977, 164pp.
  - 14) M. Katayama: Fauna Japonica, Serranidae, Biogeogr. Soc. Japan, 1960, viii+189 pp., 86pls.
  - 15) M. Katayama: *Bull. Fac. Edu. Yamaguchi Univ.*, (9), 63-96 (1960).
  - 16) S. Fujita, I. Kinoshita, I. Takahashi, K. Azuma: *Jpn. J. Ichthyol.*, 35, 365-370 (1988).
  - 17) C. Zheng, eds.: *Fishes of Zhujiang*, Science Press, 1989, xxviii+642pp.
  - 18) H. Tang: *Bull. Taiwan Fish. Res. Inst.*, 38, 65-70 (1985).
  - 19) C. Huang and H. Tang: *Bull. Taiwan Fish. Res. Inst.*, 44, 77-84 (1988).
  - 20) C. Huang and H. Tang: *Bull. Taiwan Fish. Res. Inst.*, 48, 107-114 (1990).
  - 21) X. Wu, G. Yang, P. Le and H. Huang, eds.: *Economical animals in China*, Fresh-water fishes. Science Press, 1979, vi+153 pp.
  - 22) C. Liu and K. Qin: *Fauna Liaoningica, pisces*, Liaoning Sci. Tech. Press, 1987, 20+552 pp.
  - 23) 安田秀明・小池 篤: 日水誌, 16, 256-258 (1950).
  - 24) 小坂昌也: 東海大海紀要, 3, 67-85 (1969).
  - 25) 佐藤公一: 大分水試調研報, 16, 36-43 (1996).
  - 26) K. Yokogawa and T. Tajima: *Fisheries Sci.*, 62, 361-366 (1996).
  - 27) K. Yokogawa: *Suisanzoshoku*, 46, 315-320 (1998).
  - 28) J. R. Paxton and D. F. Hoese: *Jpn. J. Ichthyol.*, 31, 369-372 (1985).
  - 29) 鮎野義夫: 日本海の謎, 築地書館, 1975, iii+189 pp.
  - 30) 鮎野義夫: 福井県大論集, 4, 25-32 (1994).
  - 31) 木崎甲子郎・大城逸朗: 海洋科学, 9, 542-549 (1977).
  - 32) 木村政昭: 音波探査からみた琉球弧の第四紀陸橋. 中川久夫教授退官記念地質学論文集, 1991, pp.109-117.
  - 33) 横川浩治・末友浩一・村上健一・澁谷竜太郎・関 伸吾・辻野耕實・宮川昌志: 魚雑, 43, 31-37 (1996).