

# 長野県水産試験場研究報告 第24号

(附 令和5年度 長野県水産試験場事業報告)

BULLETIN  
OF  
NAGANO PREFECTURAL  
FISHERIES EXPERIMENTAL STATION  
No.24

令和7年3月

長野県水産試験場

March 2025

NAGANO PREFECTURAL  
FISHERIES EXPERIMENTAL STATION  
NAGANO JAPAN

# 長野県水産試験場研究報告

## 第24号

### 目次

三間沢川で得られたブラウントラウトとサクラマス群との属間交雑個体

下山 諒・川之辺素一・丸山瑠太 ..... 1

千曲川水系および関川水系のドジョウ集団内における遺伝的攪乱の現状

熊川真二・下山 諒・黒田真道・植木悠登・北野 聡..... 5



# 三間沢川で得られたブラウントラウトと サクラマス群との属間交雑個体

下山 諒・川之辺素一・丸山瑠太

Intergeneric hybrid between brown trout (*Salmo trutta*) and masu salmon (*Oncorhynchus masou*) complex collected in the Mimasawa River.

Ryo Shimoyama・Motokazu Kawanobe・Ryuta Maruyama

一般に属間交雑は生殖的隔離により起こりにくいはずであるが、野生に生息するサケ科魚類間では度々確認されている。例を挙げると、本邦ではサケ属であるサクラマス群とイワナ属の組み合わせの事例が報告されている。<sup>1-7)</sup>野生下で交雑が起きる原因はいくつか考えられるが、本来生息していない外来サケ科魚類の移植放流が自然交雑を促進させる可能性が指摘されている。<sup>3,7,8,9)</sup>

長野県では国外外来のサケ科魚類としてブラウントラウト (*Salmo trutta*) が定着・繁殖している。<sup>10-11)</sup>ブラウントラウトは国際自然保護連合 (IUCN) により「世界の侵略的外来種ワースト 100」に指定され、アメリカでは在来サケ科魚類と交雑可能な外来魚とされている。<sup>12)</sup>本邦でもイワナ (*Salvelinus leucomaenis*) と交雑した報告があり、<sup>13-15)</sup>交雑個体の出現率が高い事例もある。<sup>16)</sup>

長野県水産試験場では在来サケ科魚類の生息河川で、ブラウントラウトの調査を行っている。2020年の信濃川水系三間沢川での調査中に、生息するサケ科魚類とは似つかず、外観では種を同定できない交雑が疑われるサケ科魚類を採捕した。三間沢川では過去にブラウントラウトとイワナの交雑個体が確認されているが、<sup>15)</sup>それらの体表の模様とも異なる外観であった。そこで、交雑が疑われる個体について DNA 分析を行い、親種の解明を試みる。

## 材料と方法

調査は、信濃川水系三間沢川 (36°10'24.2"N 137°52'58.0"E) で行った (図 1)。魚類の採捕には電気ショックカー (SMITH-ROOT 社、ELECTRICFISHER MODEL12) を用いた。これまでの調査で、三間沢川に生息するサケ科魚類としてブラウントラウト、イワナ、ヤマメ (*Oncorhynchus masou masou*)、ブラウントラウト雌×イワナ雄 (交雑個体) が報告されている。<sup>11,15)</sup>2020年11

月4日の調査の際に、交雑が疑われる個体 (以下、No.1 と記す) を1個体採捕した (図 2)。

No.1 の親魚種を特定するためにミトコンドリア DNA の PCR-RFLP 法と短鎖散在反復配列 (以下、SINE と記す) の PCR を行った。供試魚は、No.1 に加え、三間沢川に生息しているサケ科魚類であるブラウントラウト、イワナ、ヤマメ、ブラウントラウト雌×イワナ雄、三間沢川に生息していないがヤマメと同様にサクラマス群であるアマゴ (*Oncorhynchus masou ishikawae*)、人工交配により作出したブラウントラウト雌×アマゴ雄 (図 3) とした。供試魚の右胸鰭もしくは右腹鰭を 99.5%エタノール固定し冷凍保存した。供試魚の由来及び全長について表 1 に示した。

DNA 抽出は、エタノール固定した鰭組織を 3mm 角に切り出し、QIAamp DNA Mini Kit (Qiagen 社) を用いてプロトコルどおりに行った。



図 1 三間沢川の調査地点

ミトコンドリア DNA の PCR-RFLP 法は、下山<sup>15)</sup>の方法に則り行った。

SINE とは、多細胞生物のゲノム中に存在するおよそ 100 から 500 ヌクレオチド程度の短い散在性の反復配列の別名であり、レトロポゾンと総称される一群の反復配列の内の一つである。<sup>17)</sup>ゲノムの特定な座位に着目した

ときに、その位置に存在するレトロポゾンとは特定の生物種のグループにのみ存在するため、種の判別に利用できることとされている。<sup>17)</sup>Murata *et al.*や Takasaki *et al.*はサケ科魚類に挿入された SINE について報告しており、<sup>18-19)</sup>養殖品種判別に活用されるほか、野生に生息するイワナとアマゴの交雑個体の判別で用いられている。<sup>20-21)</sup>そこで、今回はサクラマス群への挿入が報告されている遺伝子座 Hpa-204 の PCR を実施した。<sup>19)</sup>PCR 反応液の組成は PCR-RFLP 法と同様とし、プライマー配列は Takasaki *et al.*に準拠した。<sup>19)</sup>PCR 条件は、94°Cで 5 分の変性後、94°Cで 30 秒、60°Cで 30 秒、72°Cで 60 秒を 35 サイクル行い、最終伸長を 72°Cで 5 分とした。

両手法で得られた消化産物及び PCR 産物は、エチジウムブロマイドで染色した 2%アガロースゲル（株式会社ニッポンジーン、Agarose HS）による電気泳動を行い、トランスイルミネーターでバンドを確認した。

表1 供試魚

No	魚種	供試魚の由来	全長(mm)
1	交雑が疑われる個体	信濃川水系三間沢川	124
2	ブラウントラウト	信濃川水系三間沢川	136
3	ブラウントラウト	信濃川水系三間沢川	145
4	ヤマメ	信濃川水系犀川	204
5	ヤマメ	信濃川水系犀川	162
6	イワナ	信濃川水系三間沢川	216
7	イワナ	信濃川水系三間沢川	223
8	アマゴ	水産試験場飼育個体	138
9	アマゴ	水産試験場飼育個体	157
10	ブラウントラウト雌×イワナ雄	信濃川水系三間沢川	121
11	ブラウントラウト雌×イワナ雄	信濃川水系三間沢川	118
12	ブラウントラウト雌×アマゴ雄	水産試験場飼育個体	110
13	ブラウントラウト雌×アマゴ雄	水産試験場飼育個体	113



図2 交雑が疑われる個体（供試魚 No.1）



図3 人工交配により作出されたブラウントラウト雌×アマゴ雄（供試魚 No.13）

### 結果

PCR-RFLP 法および SINE の電気泳動結果を図 4 に示

した。

PCR-RFLP 法では、No.1、ブラウントラウト、ブラウントラウト雌×イワナ雄、ブラウントラウト雌×アマゴ雄は 180bp、90bp、80bp、50bp 付近、イワナは 340bp、140bp 付近に、ヤマメ、アマゴは 290bp、180bp 付近にバンドが確認された。

SINE では、No.1 及びブラウントラウト雌×アマゴ雄はヘテロのバンド（400bp 付近、200bp 付近）、ヤマメ及びアマゴはホモのバンド（400bp 付近）、ブラウントラウト、イワナ及びブラウントラウト雌×イワナ雄はホモのバンド（200bp 付近）であった。

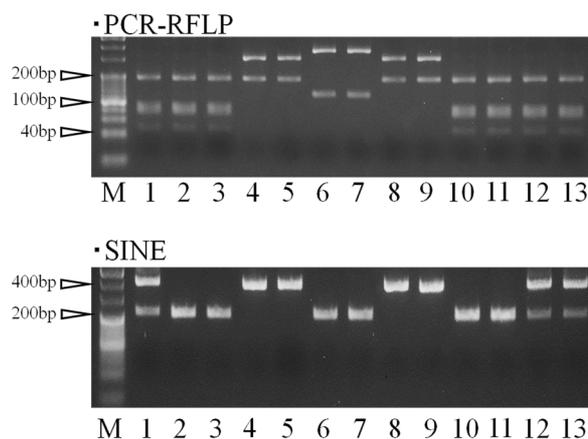


図4 電気泳動像（上図：PCR-RFLP 法、下図：SINE）  
レーン番号は供試魚番号、M：20 bp DNA Ladder

### 考察

ミトコンドリア DNA の PCR-RFLP 法により、No.1 はブラウントラウトと同長のバンドが確認されたことからブラウントラウトが母種であると推定された。三間沢川ではブラウントラウト雌×イワナ雄の組み合わせの交雑個体が確認されている。この組み合わせの交雑個体が親種となった場合も、ブラウントラウトのバンドが出ると想定されるが、この組み合わせには妊性がないことがわかっており、<sup>21)</sup>No.1 の親種ではないと考えられる。

SINE の PCR により、No.1 はサクラマス群特有のバンド（400bp 付近）を含むヘテロのバンドが確認されたことから、サクラマス群の遺伝子を有する交雑個体であるとわかった。ミトコンドリア DNA の PCR-RFLP 法の結果と併せると、200bp 付近のバンドはブラウントラウト由来であると考えられる。

本報の手法では、戻し交雑を含む F2 雑種以降を検出することができず、No.1 が何世代交雑したかは不明である。しかしながら、駆除当日のサケ科魚類採捕尾数が計

276尾であるのに対し、採捕された交雑個体は1尾と極めて少なく、三間沢川においてブラントラウトとサクラマス群の自然交雑が蔓延している可能性は低いと考えられる。

以上から、No.1はブラントラウトを母種とするサクラマス群との属間交雑個体である可能性が高い。なお、三間沢川に生息するサクラマス群はヤマメのみである。<sup>11)</sup>これまでブラントラウトは、イワナ属のイワナやカワマス (*Salvelinus fontinalis*) との自然交雑が報告されているが、<sup>22)</sup>サケ属と自然交雑した事例は筆者が知る限りない。

ブラントラウト雌×ヤマメ雄という組み合わせの人工交配個体は「パールトラウト」という名前で、管理釣り場などで利用されることがある。<sup>23)</sup>三間沢川周辺に管理釣り場を含む養鱒場はなく、No.1はそのような場所からの逸出魚ではないと考える。

人工交配により作出されたブラントラウト雌×サクラマス雄やブラントラウト雌×アマゴ雄は2歳からの成長が親種よりも早いとされている。<sup>24)</sup>そのため、交雑個体が河川内において生残した場合、在来サケ科魚類との個体間競争において優位となる懸念がある。

今回採捕されたNo.1は未成魚であり、生殖腺重量が0.02gと発達しておらず、妊性の有無は確認できなかった。人工交配で作出されたブラントラウト雌×サクラマス雄やブラントラウト雌×アマゴ雄のF1雑種は、ごく一部成熟することがある。<sup>24)</sup>川之辺・近藤<sup>25)</sup>は、その検証を目的にブラントラウト雌×アマゴ雄の人工交配を行ったところ、満3歳の雌個体のうち23%が排卵もしくは卵巣が発達した(図5)。この事例では父種にアマゴを用いているが、亜種関係にあるヤマメを父種とした交雑個体についても同様の特性を有する可能性がある。成熟した交雑個体が、在来種の繁殖活動に参加してしまうと、在来種の繁殖資源を浪費させる懸念がある。また、交雑個体の産する卵の受精能力は不明だが、正常に発生すれば遺伝子浸透を引き起こすかもしれない。

三間沢川におけるヤマメの繁殖時期は不明だが、三間沢川の上流域である梓川では9月中旬から10月初旬が盛期であるとされている。<sup>4)</sup>また、三間沢川のブラントラウトの繁殖時期は11月下旬だと推察されている。<sup>26)</sup>両種の繁殖時期は重複しておらず、本来であればこの組み合わせで交雑は起こりにくいはずである。自然交雑の方向性は、Kitano *et al.*<sup>13)</sup>が示すように繁殖時期が早い種の産卵行動に、繁殖時期が遅い種のうち早熟の雄が参加することで交雑してしまうケースが一般的である。しかし、本報では繁殖時期が遅いとされる種を母種とする交雑で

あり、それはイワナとの交雑の事例と同様であった。<sup>15)</sup>三間沢川には、繁殖時期が遅いブラントラウトを母種とする交雑が起こりやすい要因があると考えられるが、これを解明するためには、各親種の正確な繁殖時期や繁殖環境を調査することが必要である。

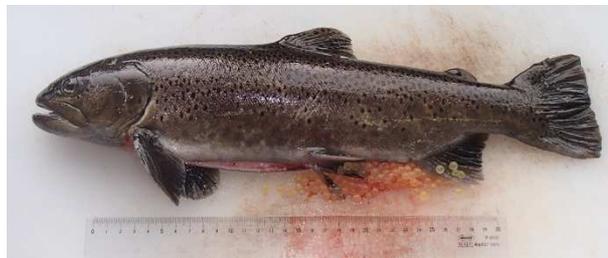


図5 人工交配により作出されたブラントラウト雌×アマゴ雄の成熟魚(雌個体と排卵された卵)

## 要約

1. ブラントラウトが生息している三間沢川で、交雑が疑われる個体を採捕したため、ミトコンドリアDNAのPCR-RFLP法とSINEのPCRにより親種の判別を試みた。
2. その結果、交雑が疑われる個体は母種がブラントラウトであり、サクラマス群の遺伝子を有する交雑個体であることが明らかになった。
3. 三間沢川ではブラントラウトを母種とする属間交雑が起こりやすい可能性がある。それらを解明するためには、親種の正確な繁殖時期や繁殖環境を調査する必要がある。

## 謝辞

本研究を行うにあたり奈良井川漁業協同組合には理解と協力を賜った。深く感謝申し上げます。

## 文献

- 1) 疋田豊彦. 北海道産の俗称“イワメ”について. 北海道立水産孵化場研究報告 1963; **18**: 41-43.
- 2) 加藤憲司. 多摩川上流で採集されたサケ科魚類の自然雑種. 魚類学雑誌 1977; **23** (4) : 225-232.
- 3) 佐藤一彦. ヤマメとイワナの自然交雑について. 淡水魚 増刊・ヤマメ アマゴ特集 1982; 167-172.
- 4) 上原武則. 梓川・稲核ダム下流域で得たヤマメとイワナの雑種について. 長野女子短期大学研究紀要

- 1998 ; **5** : 10-15.
- 5) 向井貴彦, 二村凌, 丹羽大樹, 後藤暁彦, 三輪直生, 石塚航, 矢追雄一, 高木雅紀. 岐阜県揖斐川支流におけるイワナとアマゴの交雑個体の形態および遺伝的特徴. 魚類学雑誌 2015 ; **62**(2) : 149-156.
  - 6) 井藤大樹, 古川学. 徳島県那賀川水系から得られたイワナとアマゴの交雑個体. 徳島県立博物館研究報告 2021 ; **31** : 43-48.
  - 7) Koizumi, I., Kobayashi, H., Maekawa, K., Azuma, N., Nagase, T. 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 2005; **52**: 83-85.
  - 8) 佐藤拓哉. キリクチ (紀伊半島のヤマトイワナ)--分断された小個体群の保全に向けて. 魚類学雑誌 2008 ; **55**(1) : 53-55.
  - 9) 上原武則. サケ科魚類における異属間 (ブラウントラウト×カワマス) の天然交雑. 長野女子短期大学研究紀要 1996 ; **4** : 8-19.
  - 10) 北野聡, 逸見泰明, 柳生将之, 美馬純一. 松本市梓川幹線水路で増加するブラウントラウト *Salmo trutta*. 長野県環境保全研究所研究報告 2013 ; **9**: 67-70.
  - 11) 河野成美, 松澤峻, 沢本良宏. 犀川水系におけるブラウントラウトの生息状況調査-II. 平成 29 年度長野県水産試験場事業報告 2019 ; 16.
  - 12) ISSG:Global invasive species database, <http://www.iucngisd.org/gisd/speciesname/Salmo+trutta> (2024 年 9 月 25 日閲覧)
  - 13) Kitano S, Hasegawa K, Maekawa K. Evidence for interspecific hybridization between native white spotted charr *Salvelinus leucomaenis* and nonnative brown trout *Salmo trutta* on Hokkaido Island, Japan. Journal of FISH BIOLOGY 2009; **74**: 467-473.
  - 14) 下田和孝. 北海道における外来魚問題 (外来サケ科魚類). 日本水産学会誌 2012 ; **78** : 754-757.
  - 15) 下山諒. ブラウントラウトとイワナ間の自然交雑の方向性. 長野県水産試験場研究報告 2022 ; **21** : 7-14.
  - 16) 谷沢弘将, 大浜秀規, 小澤諒, 坪井潤一, 長谷川功. 富士川水系金川におけるブラウントラウト駆除の効果. 山梨県水産技術センター事業報告 2016 ; **43** : 8-16.
  - 17) 岡田典弘. 魚類の繰り返し配列構造. 日本水産学会誌 1996 ; **62**(4) : 689-690.
  - 18) Murata S., N Takasaki, M Saitoh, H Tachida N Okada. Details of retropositional genome dynamics that provide a rationale for a generic division: The distinct branching of all the pacific salmon and trout (*Oncorhynchus*) from the atlantic salmon and trout (*Salmo*). Genetics 1996; **142**: 915-926.
  - 19) Takasaki, N. Murata, S., Saitoh, M., Kobayashi, T., Park, L., & Okada, N. Species-specific amplification of tRNA-derived short interspersed repetitive elements (SINEs) by retroposition: a process of parasitization of entire genomes during the evolution of salmonids. Proceedings of the National Academy of Sciences 1994; **91**(21): 10153-10157.
  - 20) 三浦正之, 平塚匡, 岡崎巧. 短鎖散在反復配列 (SINE) を用いた富士の介の遺伝子判別法. 山梨県水産技術センター事業報告書 2019 ; **6** : 1-9.
  - 21) Suzuki R, Fukuda Y. Sexual maturity of F1 hybrids among salmonid fishes. Bulletin of Freshwater Fisheries Research Laboratory 1973; **23**: 57-74.
  - 22) Westley, P.A.H., Ings, D.W. & Fleming, I.A. A review and annotated bibliography of the impacts of invasive brown trout (*Salmo trutta*) on native salmonids, with an emphasis on Newfoundland waters. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences 2011; **2924**: 1-81.
  - 23) 藤崎信也. サケマスの話 第7回 サケマスの品種改良②. 週刊つりニュース 関東版 2019 年 3 月 15 日. 第 2746 号 株式会社週刊釣りニュース. 東京. 2019 ; 32.
  - 24) 鈴木亮. III. ヤマメ・アマゴの交雑について. 淡水魚ヤマメアマゴ特集. 淡水魚保護協会. 1982 ; 74-77.
  - 25) 川之辺素一, 近藤博文. ブラアマの成熟. 平成 26 年度長野県水産試験場事業報告 2014 ; 1.
  - 26) 河野成美, 下山諒, 山本聡. 三間沢川におけるブラウントラウトの駆除と生息状況. 平成 30 年度長野県水産試験場事業報告 2020 ; 42.

# 千曲川水系および関川水系のドジョウ集団内 における遺伝的攪乱の現状

熊川真二・下山 諒・黒田真道<sup>1</sup>・植木悠登<sup>1</sup>・北野 聡<sup>2</sup>

Genetic status of wild loach population (*Misgurnus anguillicaudatus*) in the paddy fields area of the Chikuma River and Seki River basins, Nagano Prefecture

Shinji Kumakawa, Ryo Shimoyama, Masamichi Kuroda, Yuto Ueki and Satoshi Kitano

日本国内に分布するドジョウ *Misgurnus anguillicaudatus* には、ミトコンドリア DNA および核 DNA 領域の遺伝的解析により識別が可能な 3 つの遺伝的系統が存在し、このうち、A および B-1 系統は日本在来の系統で、B-2 系統は中国大陸から移入した外来系統であることが知られる。<sup>1)</sup> 日本在来の 2 系統のうち、A 系統は北海道・東北から関東・北陸地方にかけての東日本に分布しているのに対し(近年、別種としてキタドジョウ *Misgurnus* sp. (Clade A) の新和名<sup>2,4)</sup> が提唱されている)、B-1 系統は北海道から中国・四国・九州地方に至る日本列島のほぼ全域に広範に分布しており、ハプロタイプの高多様性が高い。<sup>5,7)</sup> 一方、中国大陸由来の B-2 系統は人為的な持ち込みによって国内に移入・定着し、<sup>8)</sup> 関東地方を中心に北海道から中国・四国地方まで分布域を拡大させており、<sup>5,7)</sup> 日本在来の B-1 系統と分布が重なる地域も多い。危惧されるのは B-2 系統の定着による遺伝的攪乱の進行と地域固有の在来集団の消滅であるが、中島<sup>8)</sup> によると、関東地方の北部や大阪・佐渡平野の一部ではすでに在来集団の大部分が B-2 系統のドジョウ、あるいはその交雑集団に置き換わってしまっているという。B-1 系統と B-2 系統との交雑個体は現在、新潟県、栃木県、千葉県、石川県、三重県、鳥取県、島根県、青森県および大阪府の 9 府県<sup>1,7)</sup>、A 系統と B-2 系統との交雑個体は千葉県<sup>9,10)</sup> でそれぞれ採集されたドジョウで確認されているが、長野県内での遺伝的攪乱の現状については、各遺伝的系統の分布の状況を含めてこれまでほとんどわかっていない。

筆者らが 2018-2019 年に長野県内を流れる千曲川水系の上中流域で国外外来種カラドジョウ *Misgurnus dabryanus* とドジョウの混生の実態を調査した際には、38 地点中 25 地点でドジョウの生息を確認できたが、<sup>11)</sup> このときに採集された個体とその地点にもともと生息していた在来系統か、中国大陸由来の外来系統のどちらであるかは、遺

伝的解析を行っておらず不明であった。日本在来系統の 1 つである A 系統は、長野県内においても北陸地方と接する県北部に分布するとされるが、<sup>2,3)</sup> 詳細な生息域については不明である。過去の文献をたどると、<sup>5,7,12)</sup> 長野県内では唯一、上田市を流れる千曲川支流の浦野川に生息するドジョウで遺伝的解析が行われた経過がある。Khan and Arai (2000)<sup>12)</sup> は日本各地に生息するドジョウのアロザイム変異を調べ、浦野川産のドジョウ (1998 年採集個

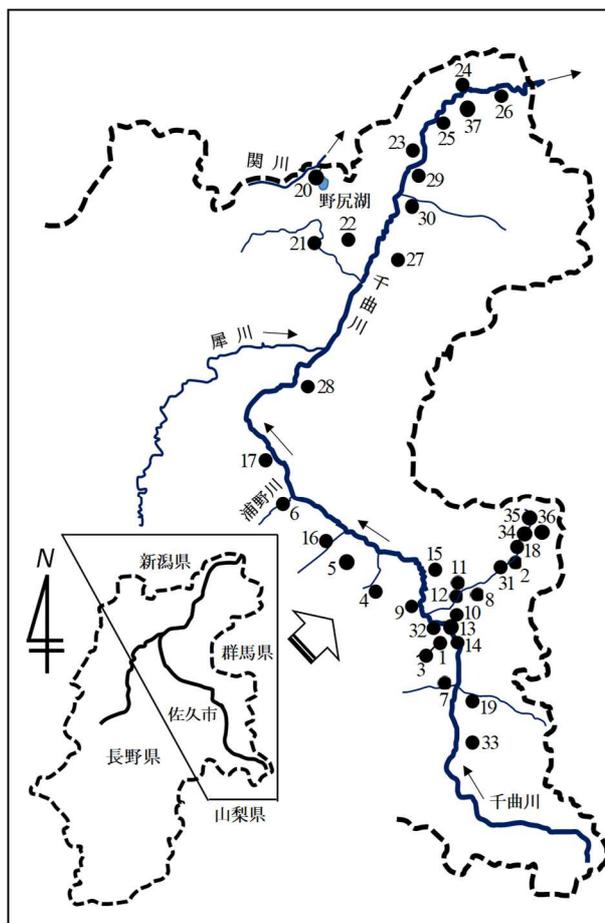


図1 ドジョウの採集地点 (●印の数字は地点番号、市町村・地区名等は表1を参照)

<sup>1</sup> 東京農業大学生物産業学部 海洋水産学科, <sup>2</sup> 長野県諏訪湖環境研究センター

体)が新潟県や栃木県など5県とともに本州中央に分布するグループに属することを明らかにした。その後、Morishima *et al.* (2008)<sup>5)</sup>、Fujimoto *et al.* (2017)<sup>7)</sup>は浦野川産の標本(1998年<sup>5)</sup>または1999年<sup>7)</sup>採集個体)を用いてミトコンドリアDNA領域<sup>5,7)</sup>と核DNA領域<sup>7)</sup>の遺伝的解析を行い、浦野川産のドジョウが遺伝的に中国大陸由来のB-2系統(ミトコンドリアDNA領域の解析では10個体中1個体がB-1系統<sup>5,7)</sup>核DNA領域の解析では10個体全てがB-2系統<sup>7)</sup>)からなる集団であることを明らかにした。千曲川水系の中流域には少なくとも1998年の時点にはB-2系統は移入済みで、本研究の調査地点でもある浦野川においては、すでにこの頃にB-1系統からB-2系統への置き換わりが生じていたことが推察される。

熊川ら<sup>11)</sup>によると、千曲川水系の上中流域にはすでに国外外来種のカラドジョウが広範囲に移入・定着し、ドジョウとカラドジョウが同所的に分布する水域ではドジョウからカラドジョウへの種の置き換わりも進んでいる。幸いにもまだカラドジョウの侵入がなく、ドジョウが単独で分布している農業水路を筆者らは2018-2019年の時点で8地点ほど確認しているが、<sup>11)</sup>1950年代頃に食用として盛んに漁獲されていた頃のドジョウと現在採集できるドジョウとでは、形態の特徴はほぼ同じであっても、遺伝子レベルでは別系統という可能性がある。さらに、カラドジョウが定着済みの水域では、ドジョウ種内で進行している遺伝的攪乱に加え、異種間交雑によるカラドジョウからドジョウへの遺伝子移入も懸念される。<sup>10)</sup>このため、千曲川水系および関川水系における在来系統(AおよびB-1)と外来系統(B-2)の分布状況、各系統間の交雑の有無、そして遺伝子攪乱や置き換わりの進行状況を把握しておくことは、今後、長野県内で在来集団の探

索や保全を進める上での重要な知見になりえる。本研究では、千曲川水系および関川水系の複数地点で採集したドジョウについて核DNA領域の遺伝的解析を行い、地点ごとに種内3系統(A, B-1, B-2)および各系統間の交雑個体の出現割合を調査し、当該流域のドジョウ集団内における遺伝的攪乱の現状を明らかにする。

### 材料と方法

**供試標本** 千曲川水系および関川水系の農業水路等37地点で、2021年6月-2023年6月にタモ網を主に用いて採集したドジョウ180個体を供試標本とした(図1・表1)。内訳は、千曲川水系の上流域(佐久穂町-軽井沢町)が19地点・97個体、中流域(立科町-長野市)が7地点・35個体、下流域(中野市-栄村)が10地点・42個体、関川水系(信濃町)が1地点・6個体である。また、これとは別に、養殖ドジョウとして大分県宇佐市産の3個体(2021年8月に長野市の川魚店から入手)と島根県安来市産の5個体(2021年9月に安来市内のどじょう生産組合から入手)、そして、釣餌用に中国から輸入された冷凍ドジョウ(2021年9月に兵庫県芦屋市の業者から入手)5個体を比較対象として供試標本に加えた(表1)。

**写真撮影と背鰭分枝軟条数の計数** 各供試標本(中国産の輸入冷凍個体は除く)は写真撮影用の小型薄型水槽に入れて魚体の左側面を撮影し、生時における体側の色調や斑紋、尾鰭付け根上部の暗色斑、尾鰭の点列の濃淡または明瞭さなどの色彩的特徴<sup>13)</sup>を個体別に画像に記録することにより、核DNAマーカーを用いた遺伝的解析の結果と個体ごとに照合できるようにした。また、松井・中島<sup>1)</sup>がB-1系統とB-2系統を外部形態から判別する際に重要視した背鰭分枝軟条数については、最終軟条の形状に図2に示した相違があることを考慮して、<sup>14)</sup>計数の際は6aまたは6bのように本数と形状を併せて記録した。

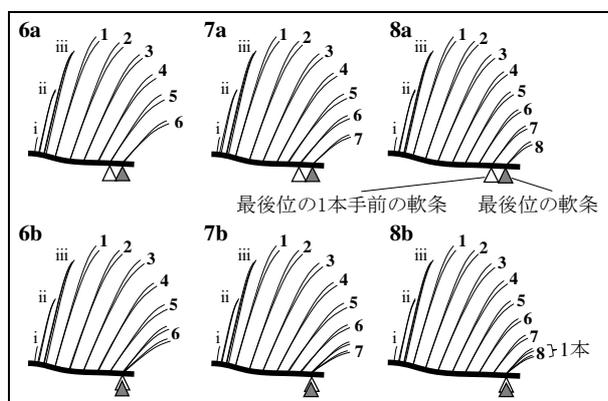


図2 背鰭の最終軟条の形状

a: 最後位と1本手前の軟条の基底部分離する場合, b: 最後位と1本手前の軟条の基底部分岐して2本の軟条ようになっているが、1本として計数<sup>14)</sup>

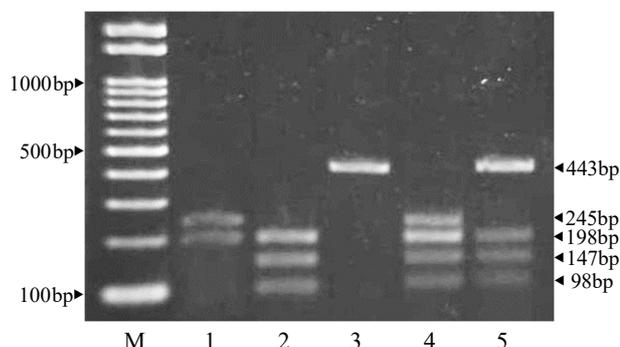


図3 RAG1-RFLP解析<sup>9)</sup>における電気泳動像

M: ladder molecular marker, 1: A, 2: B-1, 3: B-2, 4: A/B-1 hybrid, 5: B-1/B-2 hybrid

**核DNAマーカーによる遺伝的系統判別** 各個体から胸鰭などの鰭をDNA解析用の標本として切り出し、99.5%エタノール中に固定・保存した。その後、鰭標本から2mm角の切片を切り出し、PBS(-)溶液中でホモジネート後、Insta Gene™ Matrix (Bio-Rad) <sup>15)</sup>を用いてDNAを抽出した。ドジョウの遺伝的系統の判別はRAG1-RFLP法 <sup>7,9)</sup>により行った。すなわち、核DNAのRAG1領域(443bp)を標的にPCRで増幅し、得られたPCR産物を制限酵素で消化後、電気泳動でDNA断片の多型を検出した。RAG1-RFLP法 <sup>9)</sup>を行った際の電気泳動像の1例を図3に示す。なお、ドジョウの採集時に37地点中22地点で混獲されたカラドジョウ(表1・図6に地点記載)については、第3口髭長が長く、尾柄高が高いなどの形態的特徴 <sup>11,16)</sup>をもとに、予め解析標本から除外したが、RAG1-RFLP法でB-2系統と判別された個体と養殖・輸入ドジョウについては、Kuroda *et al.* (2024) <sup>10)</sup>のPdaDraマーカーを用いてカラドジョウのゲノムの有無を調べた。

**外部形態の計測** 核DNA解析用の鰭を採取後、10%中性ホルマリンで固定した各標本について、熊川ら <sup>11)</sup>に従って標準体長(SL)、体高(BD)、尾柄高(CPD)、第3口髭長(B3L)の4基本部位を計測し、松井・中島 <sup>1)</sup>がB-1系統とB-2系統を外観的に区別するために着目した尾柄部の長さの指標(尻鰭の位置を基準とする相対的な長さ)として、X:腹鰭基部-臀鰭基部間、Y:臀鰭基底後端部-尾鰭基部間の長さをそれぞれ計測し、Y/X値を算出した(図4)。これらの計測は、デジタルノギス(Mitutoyo, CD-15PS)を用いて0.1mmの精度で行った。



図4 尾柄部の長さの指標(X/Y値)の計測部位

## 結果

**供試標本の外部形態** 千曲川水系および関川水系で採集され、核DNAの解析に供したドジョウ(37地点, n=180)の体長(SL, mm)は74.2±25.0(平均値±標準偏差、以下同様)で、体高(BD, % SL)は13.0±1.1、尾柄高(CPD, % SL)は11.0±1.0、第3口髭長(B3L, % SL)は5.0±0.9、尾柄部の長さを指標するY/X値は1.12±0.17であった(表1)。背鰭分枝軟条数は6本(57個体, 31.7%)および7本(119個体, 66.1%)の個体がそれぞれ全体の約1/3および2/3を占めていたが、8本(4個体, 2.2%)の個体

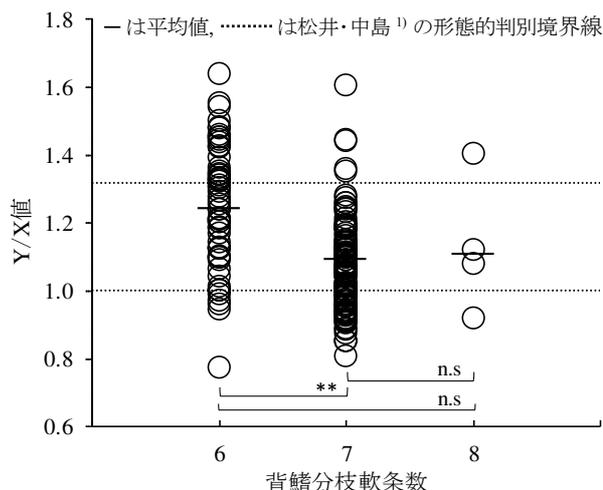


図5 千曲川水系および関川水系で採集されたドジョウの背鰭分枝軟条数とY/X値

も僅かに確認された(表1)。Y/X値は背鰭分枝軟条数が6本の個体が1.24±0.18、7本の個体が1.07±0.13、8本の個体が1.13±0.20で(図5)、背鰭分枝軟条数が6本の個体で有意にY/X値が大きかった(Scheffeの多重比較, 6本と7本間で $p<0.01$ )。

**核DNAマーカーによる遺伝的系統判別** 千曲川水系および関川水系で採集されたドジョウ180個体のうち、4個体(2.2%)は日本在来のA系統、36個体(20.0%)は日本在来のB-1系統、99個体(55.0%)は中国大陸由来のB-2系統で(計139個体, 77.2%)、残りの41個体(22.8%)のうち5個体(2.8%)はA系統とB-1系統間の交雑個体(A/B-1 hybrid)、35個体(19.4%)はB-1系統とB-2系統間の交雑個体(B-1/B-2 hybrid)、1個体(0.6%)はA系統とB-2系統間の交雑個体(A/B-2 hybrid)であることが今回の遺伝的解析で明らかになった(表1)。採集地点別の各遺伝的系統の分布の状況を図6に、各系統(A, B-1, B-2)および各交雑個体(A/B-1 hybrid, B-1/B-2 hybrid, A/B-2 hybrid)の代表的な個体の外観を図7に示す。

A系統は新潟県境に近い関川水系の信濃町(St.20)の農業水路(池尻川流域)で3個体が確認され、千曲川水系においても上流域の佐久市(St.3)で1個体が確認された。また、千曲川下流域の飯山市(St.24)と木島平村(St.29)、上流域の佐久市(St.13)の3つの農業水路ではA系統とB-1系統が交雑したことを示す交雑個体(A/B-1 hybrid)が、中流域の上田市(St.16)の農業水路ではA系統とB-2系統が交雑したことを示す交雑個体(A/B-2 hybrid)が各1個体確認された。

B-1系統は千曲川水系の16地点(上流域6, 中流域2, 下流域8地点)と関川水系1地点の計17地点で確認され、



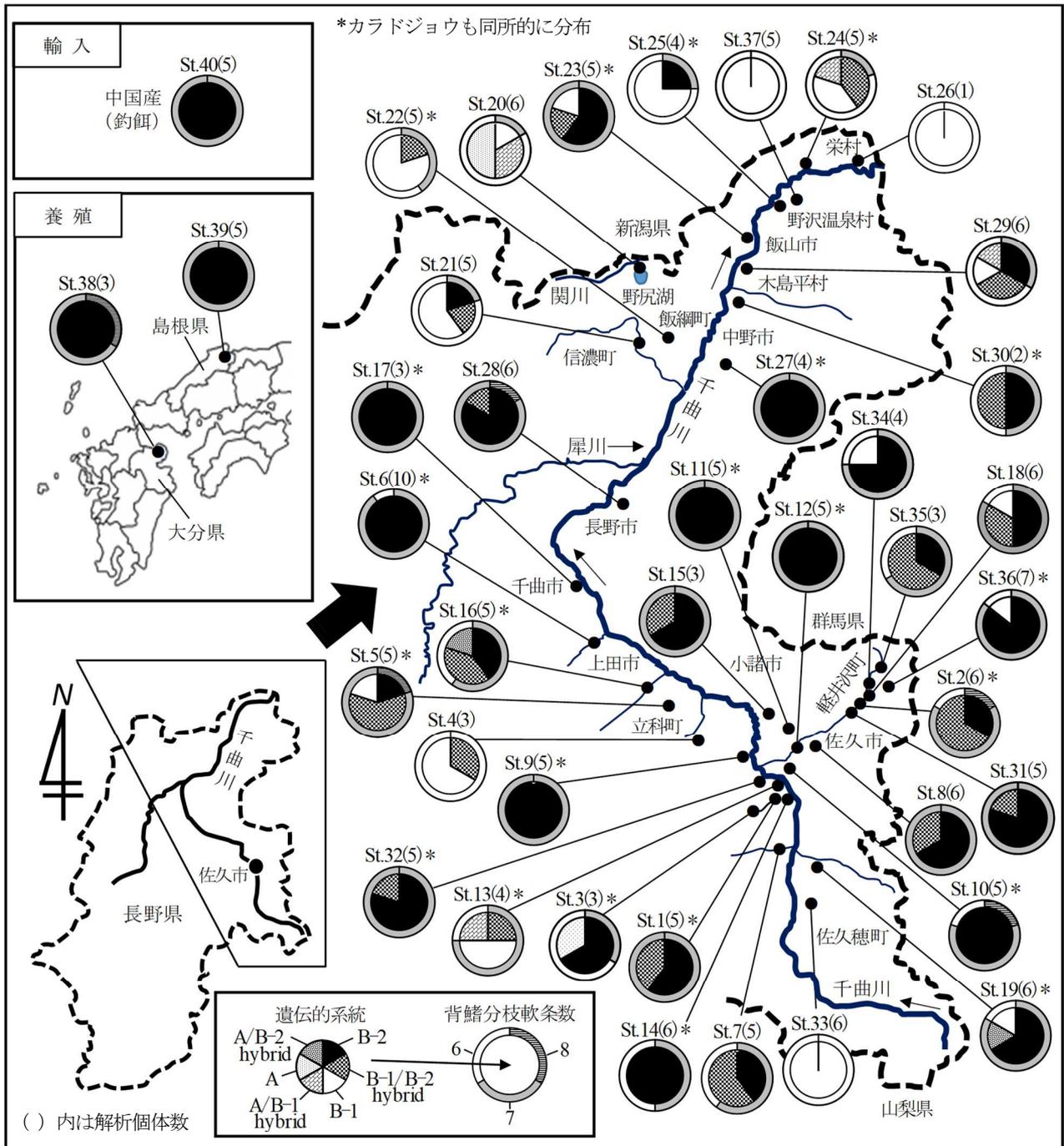


図6 千曲川水系および関川水系で採集されたドジョウの核DNAマーカーに基づく遺伝的系統の分布

関川水系および千曲川水系の約4割の地点にB-1系統の遺伝子を持った在来個体が残存していることが判明した。ただし、各地点に出現した遺伝的系統の組合せを集計して遺伝的攪乱の進行順に表2に示したように、B-1系統を含む集団の中にはB-2系統や、B-2系統との交雑により誕生した交雑個体(B-1/B-2 hybrid)、あるいは両者を含んでいる集団(表2-⑦, ⑧, ⑨)が多く、B-1系統の個体のみで構成される純粋な在来集団(表2-⑥)は、千曲川水系上流域の佐久穂町(St.33)と下流域の野沢温泉村(St.37)

の2つの農業水路で確認できただけであった。B-1系統が1個体だけ採集された千曲川下流域の栄村(St.26)の農業水路についても断定はできないが、もう1つの純粋な在来集団である可能性がある。

B-2系統は関川水系を除く千曲川水系の29地点(上流域17, 中流域6, 下流域6地点)で確認され、千曲川水系のすでに約8割の地点にB-2系統の遺伝子を持った外来個体に移入・定着している現状が明らかになった。B-2系統が移入したB-1系統の集団(表2-⑦)には、B-1系統と

の交雑により誕生した交雑個体 (B-1/B-2 hybrid) が加わり (表 2- ⑧, ⑨)、その後、もともと生息していた B-1 系統が消滅して B-2 系統と交雑個体 (B-1/B-2 hybrid) だけの集団 (表 2- ⑩) となり、最終的には上流域の佐久市 (St.3, 9, 10, 11, 12, 14)、中流域の上田市 (St.6) と千曲市 (St.17) のような B-2 系統の個体のみで構成される完全な外来集団 (表 2- ⑪) へと置き換わる方向で遺伝的攪乱が進行していく状況が捉えられた。なお、1998 年の時点で B-1 系統から B-2 系統への置き換わりがあったと推定される浦野川<sup>5,7)</sup> (St.6) では、それから 23 年経過した現在も B-1 系統は確認されなかった。

A 系統と B-1 系統間の交雑個体 (A/B-1 hybrid) は、A

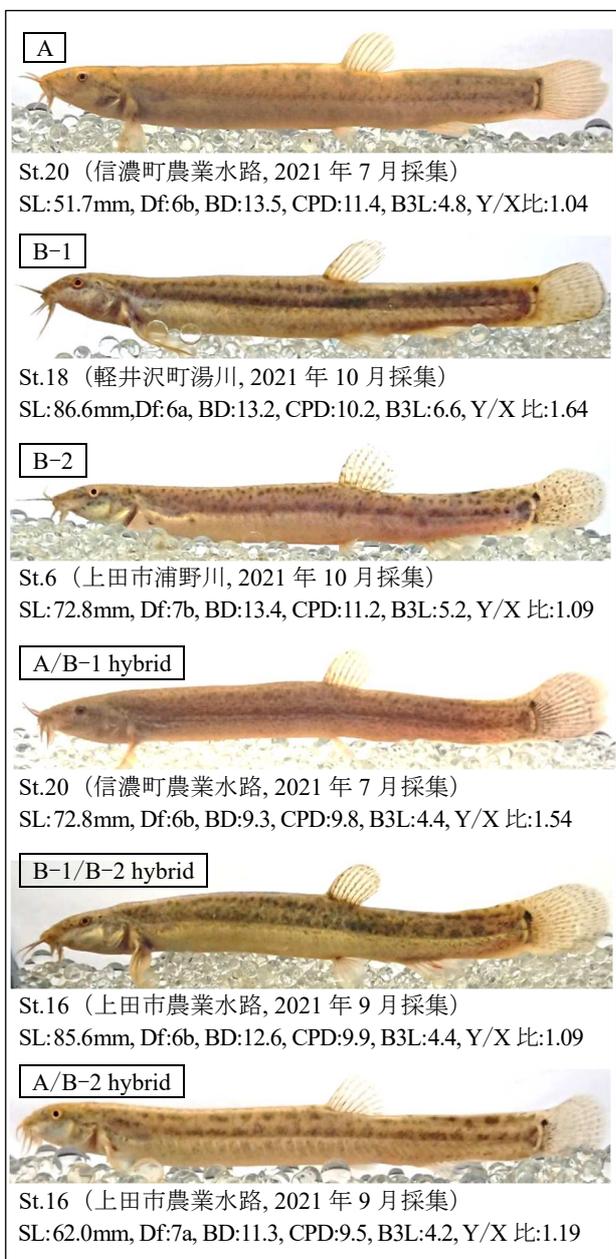


図 7 各系統 (A, B-1, B-2) および交雑個体 (A/B-1 hybrid, B-1/B-2 hybrid, A/B-2 hybrid) の代表的な個体の外観

表 2 千曲川水系および関川水系の各地点に出現した遺伝的系統の組合せ

遺伝的系統	千曲川			関川	計	
	上流	中流	下流			
① A A/B-1 B-1				1	1	
② A		B-2	1		1	
③ A/B-1 B-1 B-1/B-2	1		1		2	
④ A/B-1 B-1 B-1/B-2		B-2		1	1	
⑤ B-1/B-2 A/B-2 B-2			1		1	
⑥ B-1		1	2		3	
⑦ B-1		B-2	2	1	3	
⑧ B-1 B-1/B-2			1	1	2	
⑨ B-1 B-1/B-2		B-2	2	1	2	5
⑩ B-1/B-2		B-2	7	2	1	10
⑪ B-2		B-2	5	2	1	8
計		19	7	10	1	37

①→⑤は A 系統が分布または分布が推定される 6 地点、⑥→⑪は A 系統が分布しない 31 地点

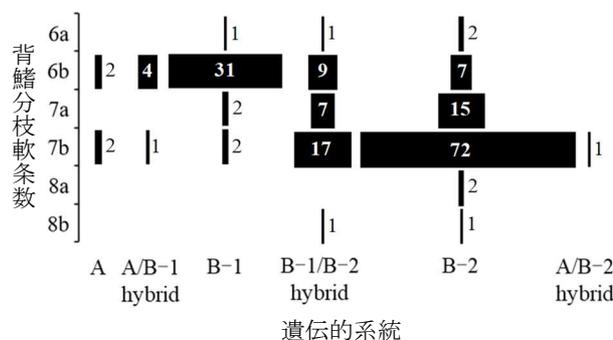


図 8 千曲川水系および関川水系で採集されたドジョウの遺伝的系統と背鰭分枝軟条数 (数字は個体数)

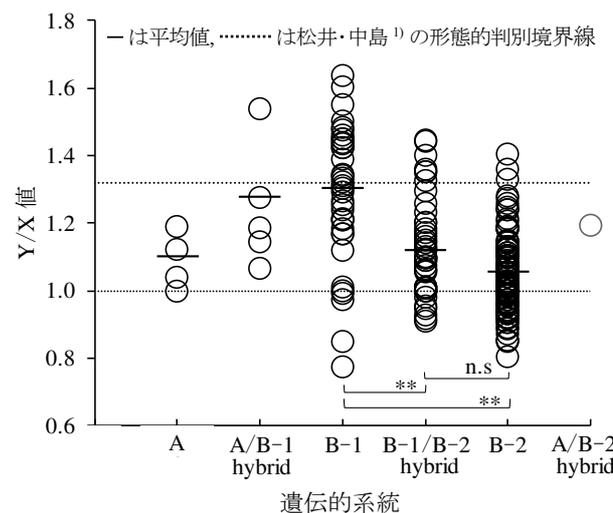


図 9 千曲川水系および関川水系で採集されたドジョウの遺伝的系統と Y/X 値

系統の分布域とみられる千曲川水系の下流域 2 地点と関川水系 1 地点で計 4 個体が確認されただけであるが、B-1 系統と B-2 系統間の交雑個体 (B-1/B-2 hybrid) は千曲川水

表3 千曲川水系および関川水系で採集されたドジョウ（養殖・輸入含）の遺伝的系統と色彩的特徴

遺伝的系統	体側の色調*		体側の斑紋*		尾鰭付け根上部の暗色斑*		尾鰭の点列*	
	背面側は濃色 腹面側は淡色	背面側、腹面側が共に濃色	明瞭	やや不明瞭	有	無	明瞭	不明瞭
A	4 (100)	0 (0)	0 (0)	4 (100)	4 (100)	0 (0)	0 (0)	4 (100)
A/B-1 hybrid	5 (100)	0 (0)	4 (80.0)	1 (20.0)	5 (100)	0 (0)	4 (80.0)	1 (20.0)
B-1	36 (100)	0 (0)	23 (63.9)	12 (36.1)	36 (100)	0 (0)	33 (91.7)	3 (8.3)
B-1/B-2 hybrid	35 (100)	0 (0)	28 (80.0)	7 (20.0)	33 (94.3)	2 (5.7)	26 (74.3)	9 (25.7)
B-2	99 (100)	0 (0)	83 (83.8)	16 (16.2)	97 (98.0)	2 (2.0)	87 (87.9)	12 (12.1)
A/B-2 hybrid	1 (100)	0 (0)	1 (100)	0 (0)	8 (100)	0 (0)	8 (100)	0 (0)
(B-2 養殖)	8 (100)	0 (0)	8 (100)	0 (0)	8 (100)	0 (0)	8 (100)	0 (0)
(B-2 輸入)	5 (100)	0 (0)	5 (100)	0 (0)	5 (100)	0 (0)	5 (100)	0 (0)

(上段：個体数, 下段：%) \* 旗ら (2020) の判定基準<sup>13)</sup> による

系の 21 地点（上流域 9, 中流域 5, 下流域 7 地点）で広範囲に確認され（表 2）、B-1 系統からなる在来集団に B-2 系統の外来遺伝子を持った個体に移入・定着し、系統間雑種が生じることで引き起こされる遺伝的攪乱が、長野県内の主要河川である千曲川水系でも確実に進行している現状が明らかになった。

**遺伝的系統と背鰭分枝軟条数** 千曲川水系および関川水系で採集されたドジョウの背鰭分枝軟条数を遺伝的系統別に図 8 に示す。日本在来の B-1 系統では 6 本が 32 個体（88.9%）、7 本が 4 個体（11.1%）で、約 9 割の個体は 6 本であった。一方、中国大陸由来の B-2 系統では 6 本が 9 個体（9.1%）、7 本が 87 個体（87.9%）、8 本が 3 個体（3.0%）で、約 9 割の個体は 7 または 8 本であり、両系統を比較すると B-1 系統は B-2 系統に比べて有意に背鰭分枝軟条数が少なかった（Fisher の正確確率検定, 6 本と 7-8 本間の 2×2 検定で  $p < 0.01$ ）。B-1 系統と B-2 系統間の交雑個体 (B-1/B-2 hybrid) では 6 本が 10 個体（28.6%）、7 本が 24 個体（68.6%）、8 本が 1 個体（2.8%）で、両系統の中間的な本数を示した。日本在来の A 系統では 6 本が 2 個体（50.0%）、7 本が 2 個体（50.0%）で、A 系統と B-1 系統間の交雑個体 (A/B-1 hybrid) では 6 本が 4 個体（80.0%）、7 本が 1 個体（20.0%）、A 系統と B-2 系統間の交雑個体 (A/B-2 hybrid) では 7 本が 1 個体であった。

なお、背鰭の最終軟条の形状（図 2）に関しては、A 系統では全ての個体、B-1 系統においても大部分の個体は最後位とその 1 本手前の軟条の基底部分が接する b タイプ（主に 6b）であったが、B-2 系統および B-1 系統と B-2 系統間の交雑個体 (B-1/B-2 hybrid) では、最後位とその 1 本手前の軟条の基底部分が分離する a タイプ（主に 7a）が B-1

系統に比べて比較的多く出現した（図 8）。

**遺伝的系統と尾柄部の長さ** 千曲川水系および関川水系で採集されたドジョウの Y/X 値を遺伝的系統別に図 9 に示す。Y/X 値は A 系統が  $1.09 \pm 0.09$  (1.00-1.19)（平均値 ± 標準偏差（範囲）, 以下同様）、B-1 系統が  $1.28 \pm 0.20$  (0.77-1.64)、B-2 系統が  $1.06 \pm 0.12$  (0.80-1.44) で、A 系統と B-1 系統間の交雑個体 (A/B-1 hybrid) では  $1.24 \pm 0.18$  (1.07-1.54)、B-1 系統と B-2 系統間の交雑個体 (B-1/B-2 hybrid) では  $1.14 \pm 0.15$  (0.91-1.44)、A 系統と B-2 系統間の交雑個体 (A/B-2 hybrid) では 1.20 であった。系統間で比較すると、B-1 系統は B-2 系統および B-1/B-2 hybrid に比べて有意に Y/X 値が大きかった（Scheffe の多重比較,  $p < 0.01$ ）。

**遺伝的系統と色彩的特徴** 千曲川水系および関川水系で採集されたドジョウ（養殖・輸入含）の色彩的特徴を遺伝的系統別に表 3 に示す。A 系統においては観察数が 4 個体と少ないが、体色の色調は背面側が濃色で腹面側は淡色、

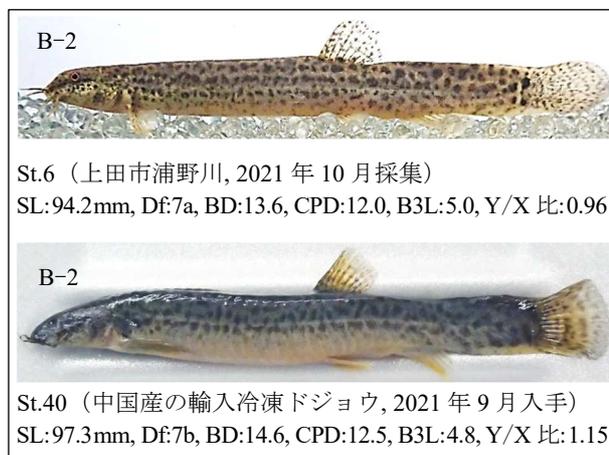


図 10 ヒョウモンドジョウに外観が酷似した個体

体側の斑紋はやや不明瞭で、尾鰭付け根上部に暗色斑が有り、尾鰭の点列は不明瞭という特徴が見られた。B-1 系統においては、体側の色調は背面側が濃色で腹面側は淡色、体側の斑紋は明瞭またはやや不明瞭で、尾鰭付け根上部に暗色斑が有り、尾鰭の点列は明瞭という特徴が観察されたが、ほぼ同様の特徴は B-2 系統においても観察されており、これらの色彩的特徴に B-1 系統と B-2 系統を区別しうる有意な差異はなかった (Fisher の正確確率検定,  $p > 0.05$ )。なお、体側の斑紋が明瞭である B-2 系統の中には、ヒョウモンドジョウ *Misgurnus* sp. OK の形態的特徴<sup>2)</sup> (背鰭分枝軟条数が 7 本で、体表に眼径より大きな暗色斑点、いわゆる「豹紋模様」が比較的密に分布し、体高や尾柄高が高い) を満たす個体が 5 個体 (St.2, 6, 19, 31, 32) 確認され、中国産の輸入ドジョウ (St.40) にも同様の個体が 1 個体確認されたが (図 10)、いずれの個体も口髭が長いとされるもう一つの形態的特徴<sup>2)</sup> には合致していなかった。

**養殖ドジョウ** 核 DNA の解析に供した養殖ドジョウ (2 産地,  $n=8$ ) は、体長 (SL, mm) が  $74.5 \pm 12.9$  (平均値  $\pm$  標準偏差、以下同様)、体高 (BD, % SL) が  $14.5 \pm 1.2$ 、尾柄高 (CPD, % SL) が  $12.4 \pm 0.9$ 、第 3 口髭長が (B3L, % SL)  $6.1 \pm 0.7$  で、背鰭分枝軟条数は 7 本が 7 個体 (87.5%)、8 本が 1 個体 (12.5%) であった (表 1)。遺伝的系統は全ての個体が B-2 系統に判別された (表 1・図 6)。Y/X 値は  $1.10 \pm 0.11$  (1.01-1.29) で、色彩的特徴 (表 3) を含めて千曲川水系および関川水系で採集された B-2 系統と有意な差はなかった。

**輸入ドジョウ** 核 DNA の解析に供した中国産ドジョウ ( $n=5$ ) は、体長 (SL, mm) が  $95.3 \pm 4.6$ 、体高 (BD, % SL) が  $14.5 \pm 0.9$ 、尾柄高 (CPD, % SL) が  $11.8 \pm 0.7$ 、第 3 口髭長 (B3L, % SL) が  $5.1 \pm 0.4$  で、背鰭分枝軟条数は 7 本が 4 個体 (80.0%)、8 本が 1 個体 (20.0%) であった (表 1)。遺伝的系統は全ての個体が B-2 系統に判別された (表 1・図 6)。Y/X 値は  $0.99 \pm 0.11$  (0.85-1.15) で、色彩的特徴 (表 3) を含めて千曲川水系および関川水系で採集された B-2 系統と有意な差はなかった。

**カラドジョウゲノムの有無** 千曲川水系の 2 地点 (上流域の St.1 と下流域の St.27) で採集された B-2 系統のドジョウ 2 個体については、PdaDra 解析でラダーを伴う明瞭なスメア状の電気泳動パターン<sup>10)</sup> が示されたことから、カラドジョウと B-2 系統間の雑種であると判断された。これ以外の B-2 系統、養殖・輸入ドジョウ (B-2 系統) においては明瞭なスメア状の PCR 産物は観察されなかった。

## 考 察

**長野県内における遺伝的系統の分布** 日本在来の A 系統は、今回の調査で県北部の関川水系の 1 地点のほか、千曲川上流域の 1 地点でも確認された。また、A 系統と B-1 系統間の交雑個体が千曲川上流域の 1 地点と下流域の 2 地点で、A 系統と B-2 系統間の交雑個体が千曲川中流域の 1 地点で確認された。長野県内における A 系統の分布域はこれまで北陸地方と接する県北部だけと考えられていたが、<sup>2,3)</sup> 今回の情報を加えると県東部の千曲川上流域にまで及ぶことになる。ただし、その分布は局所的で、すでに他系統との交雑も進んでいることから、純系を保持するのが困難なレベルまで生息数は減少している可能性がある。

もう 1 つの日本在来系統で、日本列島のほぼ全土に広範に分布する B-1 系統は、<sup>5-7)</sup> 長野県の主要水系である千曲川水系にも広く分布し、食用として利用されてきた系統と考えられるが、県内における分布の状況についてはこれまで報告例がなく、詳細は不明であった。人為的な持ち込みによって国内に移入・定着した中国大陸由来の B-2 系統<sup>5-8)</sup> の県内における分布についても同様である。今回、筆者らは千曲川水系および関川水系の 37 地点で調査を行い、日本在来の B-1 系統が関川水系の 1 地点と千曲川水系の約 4 割の地点 (16 地点) に残存していることを明らかにするとともに、中国大陸由来の B-2 系統が千曲川水系の約 8 割の地点 (29 地点) に移入・定着し、多くの地点で B-1 系統との交雑個体 (B-1/B-2 hybrid) が出現している現状を明らかにした。千曲川水系ではすでに遺伝的攪乱が着実に進行しており、B-1 系統の個体のみで構成される純粋な在来集団は、もはや上流域などのごく限られた水域でしか発見できない可能性がある。今回の調査では、B-1 系統の個体が消滅し、B-2 系統とその交雑個体だけで構成される集団が最多の 13 地点で確認されており (表 2)、これらの集団が今後 B-2 系統の個体のみで構成される完全な外来集団に移行していくのはもはや時間の問題と思われた。A 系統に比べると明らかに分布域が広い日本在来の B-1 系統においても、千曲川水系ではすでに純系を保持するのが困難なレベルまで遺伝的攪乱のエリアは拡大している。

**遺伝的系統の形態的判別** 日本列島に元々分布していた在来ドジョウは、中国大陸由来の外来ドジョウに比べて背鰭分枝軟条数が少なく、尾柄部が長い傾向がある。<sup>1,17)</sup> 今回の調査で千曲川水系および関川水系で採集されたドジョウにおいても、遺伝的解析によって日本在来の B-1 系統と判別された個体の約 9 割は背鰭分枝軟条数が 6 本であったのに対して、中国大陸由来の B-2 系統と判別された個体では約 9 割が 7 本または 8 本で、B-1 系統の方が有意に軟条数が少ないこと ( $p < 0.01$ )、また、尾柄部の長さを指標する Y/X 値においても、B-1 系統と判別された個

体では  $1.29 \pm 0.19$  (0.77-1.64) であったのに対して、B-2 系統と判別された個体では  $1.06 \pm 0.13$  (0.80-1.44) と、B-1 系統の方が有意に大きい (すなわち、尾柄部が長い) ことから ( $p < 0.01$ )、これを支持する。

松井・中島<sup>1)</sup>は、遺伝的な方法を用いずに B-1 系統と B-2 系統を簡便に判別する手法として、背鰭分枝軟条数と尾柄部の長さの指標 (Y/X 値) に着目した形態的判別手法を開発した。これを千曲川水系および関川水系で採集されたドジョウにおいて検証した結果を表 4 に示す。当手法に従うと、背鰭分枝軟条数が 6 本で  $Y/X > 1.00$ 、7 本で  $Y/X > 1.32$  の判別基準<sup>1)</sup>を満たす 56 個体は B-1 系統に、背鰭分枝軟条数が 6 本で  $Y/X < 1.00$ 、7 本で  $Y/X < 1.32$ 、8 本で  $Y/X < 2.05$  の判別基準<sup>1)</sup>を満たす 124 個体は B-2 系統に判別されるが、遺伝的判別の結果と照合した的中率は、B-1 系統の判別の際には 53.6% (30 個体) と低く、実際には B-2 系統である個体を B-1 系統と誤判別 (9 個体, 16.1%) したり、遺伝的な方法でのみ判別可能な交雑個体 (B-1/B-2 hybrid) を B-1 系統と判別 (11 個体, 19.6%) してしまう不具合が認められた。B-2 系統の判別の際の的中率は 72.6% (90 個体) とやや高かったが、B-1 系統を B-2 系統と誤判別 (6 個体, 4.8%) したり、交雑個体 (B-1/B-2 hybrid) を B-2 系統と判別 (24 個体, 19.4%) する不具合が同様に確認された。外部形態からの系統判別が可能となれば、市民が参加した活動、例えば地域固有の B-1 系統の集団を探索するような取り組みにも利用できることが期待されたが、千曲川水系および関川水系のように交雑個体の出現が多く、かつ A 系統も分布するような水域においては、今回検証されたように形態からの系統判別は不可能である。このため、採集したドジョウについては鰭の一部を採取して遺伝的な方法で系統判別を行う必要がある。

**中国系ドジョウの国内への侵入と背景** 大阪府内には 1999 年まで全く分布していなかった B-2 系統の中国系ド

表 4 形態的判別手法による簡便な系統判別と核 DNA マーカーによる遺伝的系統判別結果の相違

背鰭分枝軟条数	形態的判別手法による簡易判別		各 DNA マーカーによる遺伝的系統判別				
	Y/X 値	B-1	B-2	B-1	B-2	B-1/B-2	A* A/B-1*B-2*
6	> 1.00	53		29	8	10	(2) (4)
	< 1.00		5	3	1	1	
7	> 1.32	3		1	1	1	
	< 1.32		115	3	86	22	(2) (1) (1)
8	> 2.05						
	< 2.05		4		3	1	
計		56		30	9	11	(2) (4)
			124	6	90	24	(2) (1) (1)

ジョウが、2001 年以降に府内で急速に分布を拡大した要因の一つは、大阪府内の釣具店でタチウオ釣りの生餌として販売されている中国系ドジョウ (カラドジョウを含む) の野外放流と考えられている。<sup>1)</sup> 中国から生きたドジョウが輸入されるようになったのは 1972 年の中国との国交回復後といわれ、<sup>18)</sup> 輸入ドジョウの踊り食いが大流行した 1980 年代に、全国で中国系の活ドジョウに起因する寄生虫疾患 (剛棘顎口虫症) が多発したことは多くの文献に記載されている (例えば、安藤<sup>19)</sup>、赤羽<sup>20)</sup>、荒木<sup>21)</sup>、村田ら<sup>22)</sup>)。これらの輸入ドジョウが日本国内で台頭を始めた背景には、国内の天然ドジョウの漁獲量減がある。昭和初期の 1935 年前後には推定で年 5,000 トン<sup>23)</sup> (これを裏付けるように 1935 年には東京、大阪、京都、名古屋の 4 大都市のみで 2,600 トン近くの需要があった<sup>24)</sup>)、1941 年にも 1,600 トン<sup>25)</sup> (渡辺によると 1,010 トン<sup>23)</sup>) に達した全国の漁獲量は、1950 年代後半から 1960 年代にかけて魚毒性の強い農薬の使用<sup>35)</sup>を背景に減少した (図 11)。その後、1964 年にはいったん 1,006 トンにまで漁獲量は回復を見せたが、1970 年代後半から漸減傾向が続き、年 1,000 トン前後の食用需要<sup>23)</sup>を満たす目的で中国、韓国、台湾産の輸入ドジョウが大量に輸入されるようになった。<sup>36)</sup> 輸入数量に関する情報は少ないが、韓国産については 1976 年に 300 トン、<sup>37)</sup> 中国産については 2007 年度に 237 トン、2008 年度に 200 トン (厚生労働省: <https://www.mhlw.go.jp/houdou/2009/03/h0305-3.html>, 2024 年 10 月 1 日) といった実績が確認できる。なお、最大の輸入国である中国では 2000 年代からドジョウ類の水田養殖が盛んになり、日本の市場に出回るドジョウ類はこの頃からすべて養殖ものに代わった。<sup>38)</sup> カラドジョウを含む中国でのドジョウ類の養殖生産量は 2016 年には 400,209 トン<sup>39)</sup> に達したが、2020 年は 367,428

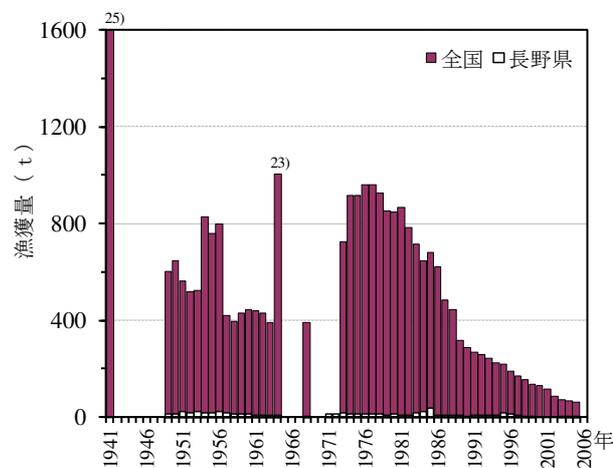


図 11 全国および長野県のドジョウ漁獲量 (1941 年<sup>25)</sup>, 1964 年<sup>23)</sup>, 1948-1963・1968・1971-2006 年<sup>26-34)</sup>。空白は統計値なし)

トン<sup>40)</sup>、2022年は374,981トン<sup>41)</sup>とやや減少している。

江戸後期の1791年(寛政3)に発刊された浮世絵本「京鹿の子娘鮎汁」<sup>42)</sup>に、東京両国の「やなぎばし」という小料理屋で客が看板に「どじゃう御吸物、一膳16文」(現在の価格で約250円<sup>43)</sup>)と書かれたドジョウ汁を食す姿が描かれているが、ドジョウを丸ごと牛蒡、大根などの具と一緒に味噌で煮込んだドジョウ汁<sup>44)</sup>は、当時の江戸庶民のファストフードであった。今でも隅田川添いの浅草や両国等にドジョウの食文化が色濃く残る東京の台所、東京都中央卸売市場でのドジョウの取扱量(1953-2023年)<sup>45,46)</sup>は、1977-1994年にかけて1979年の349トンをピークに300トン前後を維持していたが、1994年以降は減少の一途をたどり、直近の2023年には5.2トンにまで減少した(図12)。1970-2000年代までは取引量の大半を占めていたといわれる中国系ドジョウの取扱量(東京都や千葉県の内輸入業者の扱が多い<sup>47)</sup>)も、2009年に成田空港検疫所で基準を超える残留農薬が検出されたことを契機に激減し、近年は青森県と北海道産の国産の天然ドジョウが約7割<sup>46)</sup>を占める。ドジョウの蒲焼きで有名な石川県の台所、金沢市中央卸売市場のドジョウ取扱量(ピークは1990年の149トン)においても、1985-1991年までは中国系ドジョウが約半分を占めていたが、その後激減し、2002年以降は国産の天然ドジョウと養殖ドジョウにとって代わられた。<sup>48)</sup>2012年以降は東京市場を上回るドジョウの取扱量がある金沢市場においても、直近の2023年は11.8トンと漸減傾向が続く。<sup>49)</sup>なお、大分県や島根県などで生産される養殖ドジョウについては、東京の老舗料理屋などと直取引している場合が多く、その流通量については市場統計では把握しにくい面がある。

長野県内では1950年代に年10-20トン、1970-80年代には1985年の36トンをピークに年10-30トンのドジョウの漁獲量があった(図11)。県内の市町村誌を調べた浦山<sup>50)</sup>によると(当時119市町村)、ドジョウの料理は64の

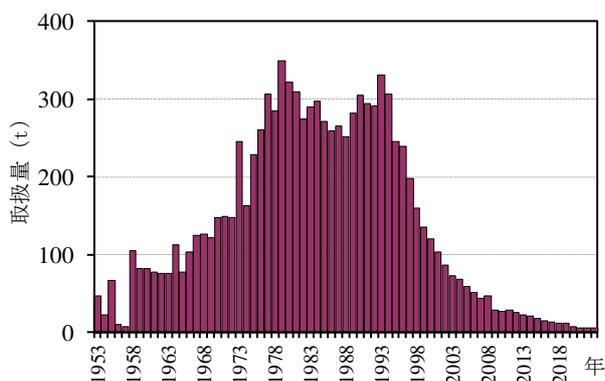


図12 東京都中央卸売市場におけるドジョウ取扱量<sup>45,46)</sup>

市町村誌に登場しており、このうち、柳川風の煮物(16市町村)とドジョウ汁(14市町村)が伝統食として多くの地域で食された。また、ドジョウはかつて来客時や祭り等の御馳走で、<sup>50)</sup>千曲川水系上流域の佐久地方では「ザッコずし」と呼ばれるドジョウのずしが昭和30年頃(1955年)に作られていた。<sup>51)</sup>これは稲刈り前の落水時に水田で捕獲されたドジョウ類やフナなどのザッコ(小魚の総称)を甘辛く煮付け、押しずしにしたもので、この地方ではホンドジョウ、オオノロ<sup>52)</sup>とも呼んだドジョウ(B-1系統と推定)のほか、周辺流域の水田で確認されるヒガシシマドジョウ *Cobitis* sp. BIWAE type C やホトケドジョウ *Lefua echigonia*<sup>11)</sup>も一緒に食されたと推察される。近年は、若い世代ほどドジョウの食経験は減少する傾向にある。<sup>53)</sup>

**中国系ドジョウの千曲川水系へ侵入と背景** 長野県内でドジョウが第5種共同漁業権の対象魚種であるのは、諏訪湖水系(内共第5号)の2漁業協同組合(以下、漁協)と天竜川水系(内共第6号)の1漁協だけである。このため、千曲川水系(内共第1号・2号)および関川水系(内共第18号)の河川等に地元の漁協が増殖を目的にドジョウを放流することは原則考えられない。国内では例えば香川県東部の河川のように、地元の漁協が1970年代に台湾産や中国産の輸入ドジョウを放流していたことが放流記録から明らかになっている地域はあるが、<sup>54)</sup>多くの地域では中国系ドジョウが侵入した年代や経路の特定には至っていない。

向井ら<sup>55)</sup>は、岐阜県に中国系ドジョウが侵入した経路について考察する中で、中国大陸から持ち込まれ、関東地方に定着した中国系ドジョウが、関東地方から他地方へのドジョウ類の移殖を介してカラドジョウとともに二次的に拡散していった可能性を挙げている。本県は海なし県であるため、西日本の釣具店でタチウオ釣りの釣餌(生餌)として流通する中国系ドジョウ<sup>14,18)</sup>が生きたまま県内へ持ち込まれ、水路等に遺棄されることは考えにくく、長野県民が海釣りに訪れる新潟県上越市内などの釣具店で実際に確認したところ、冷凍を含め、活のドジョウを釣餌として取り扱う実態はなかった。したがって、中国系ドジョウが長野県内の千曲川水系に侵入した経路については、関東地方などに定着した中国系ドジョウが食用もしくは養殖の目的で移殖され、移殖先から逸出した個体が水路等を介して水系全体に拡散していったという可能性が最も考えやすい。

長野県には海がないゆえに、古くから淡水魚を蛋白源として利用する食習慣がある。<sup>53)</sup>とりわけ千曲川水系上流域の佐久市や中流域の上田市には、淡水魚を専門に取扱う川魚店(養殖場を含む)が多い。コイなどの淡水魚を調理加工して販売するような店舗では、唐揚げや鍋用などで需要がある活ドジョウについても、地元産で充足できない

分については関東地方などの他産地から仕入れ、販売する実態が過去にも現在にも存在する。ドジョウは逃亡しやすい魚の典型で、<sup>23)</sup> 網で抄い計量する際や、蓄養中の水路等への逸出は防ぎきれない。このため、店先の排水路を介しての農業水路、さらにその先の河川への逸出は、長年にわたり各所で繰り返されてきた可能性がある。千曲川水系の上中流域に中国系ドジョウが広範囲に拡散していった背景には、こういった長野県の淡水魚を愛する魚食文化との関りがあるのかもしれない。一方、新潟県境に近い千曲川水系の下流域で中国系ドジョウの拡散が比較的強く抑えられている現状については、流域に川魚店等が存在しない立地に加え、中山間地特有の勾配のある地形が中国系ドジョウの山間部への遡上を妨げている可能性がある。

なお、長野県内では1960年代後半から休耕田等を利用したドジョウ養殖が試みられていたようで、<sup>25)</sup> 1973-1976年には県全体で2-6トンの収穫量<sup>28)</sup>がある。養殖用の種苗の多くは近くの川魚店等を通して食用とほぼ同じものを仕入れていたと考えられるので、千曲川水系の上中流域に中国系ドジョウが広範囲に拡散した背景には、影響の程度は不明であるが、粗放的なドジョウの養殖圃場を起源とした逸出個体の関与もあることが推察される。

**養殖ドジョウの遺伝的系統** ドジョウの養殖は現在、大分県、島根県、石川県などで行われているが、<sup>8)</sup> 本研究で供試した大分県宇佐市産および島根県安来市産の養殖ドジョウは、いずれも遺伝的には日本在来のB-1系統ではなく、中国大陸由来のB-2系統であった。大分県では種苗生産用の親魚に隣県の福岡県柳川産由来の継代飼育魚を用いているが、<sup>56)</sup> 今回供試した宇佐市産の養殖ドジョウは、尾柄部の膜鰭が顕著に発達して尾柄高が高く、外観的な特徴はカラドジョウに酷似した(図13)。大分県ではかつて種苗量産化試験の中で中国産または韓国産のカラド

ジョウを親魚として使用した経緯があるため、<sup>57)</sup> 大分県内で養殖されているドジョウの集団内にカラドジョウの遺伝子が移入している可能性が疑われたが、今回のPdaDraマーカーを用いた解析で宇佐市産の養殖ドジョウからカラドジョウのゲノムは検出されなかった。ただし、ドジョウとカラドジョウ間の雑種個体とドジョウとの間で戻し交雑が生じると、PdaDra解析では過去における交雑を検出できない可能性が考えられるので、これらの養殖ドジョウへのカラドジョウの遺伝子移入を完全に否定できるものではないと考える。今回、千曲川水系の2地点でドジョウとカラドジョウ間の雑種個体と判断される個体が確認できたように、既存のRAG1-RFLP解析との併用で、カラドジョウとドジョウの雑種第1代(F1)の検出は可能である。ドジョウとカラドジョウが同所的に分布する水域では、今後これらの解析も必要になるであろう。島根県産の養殖ドジョウについても、吉郷<sup>17)</sup>は安来市産のドジョウの中に尾柄部が短い個体が混じることから、親魚が他産地に由来する可能性を指摘した。今回供試した安来産の養殖ドジョウも体高が高く、尾柄部が短い特徴があり、体側の斑紋を含めて千曲川水系の農業水路で採集されたB-2系統の個体と酷似した(図13)。以上により、国内主要2産地の養殖ドジョウの生産に、養魚場周辺に生息する在来の野生ドジョウの系統が使われていないのは明らかである。

**長野県内における在来系ドジョウの保全** 近年、中国から食用目的で輸入される中国系ドジョウ(B-2系統)の取扱量は大幅に減少している。このため、清水<sup>58)</sup>が言うように、さらなる国外遺伝子の移入は今後抑えられる可能性がある。今後、長野県内で地域固有の在来の集団(AおよびB-1系統)の保全を考えるとすれば、すでに多くの水域に移入・定着したB-2系統を起源とする二次的な拡散を防がなければならない。ドジョウは水田に高度に適応した生活様式を持つことから水田魚類<sup>59)</sup>と呼ばれるが、例えば農業従事者が他の地域からドジョウを持ち込んで放流するような行為、<sup>60)</sup> すなわち、千曲川水系では平地に多く見られるB-2系統やカラドジョウを水路等で採集し、中山間地の休耕田等に持ち込んで粗放的に養殖を行うような行為は、本来、地域固有の在来系統であるB-1系統が生息する、もしくは生息していた水域にB-2系統の中国系ドジョウやカラドジョウを移入・定着させてしまう事態を招く。千曲川水系の上流域には現在、業としてドジョウの養殖を試みる者は若干名存在する。養殖圃場の周辺に野生ドジョウがいないとして、他県で生産された養殖ドジョウを親魚として導入した場合には、そこが起源となって下流域に非在来性のドジョウを大量に流出させてしまうリスクをとらなう。したがって、養殖用の親魚には地元のB-1系統

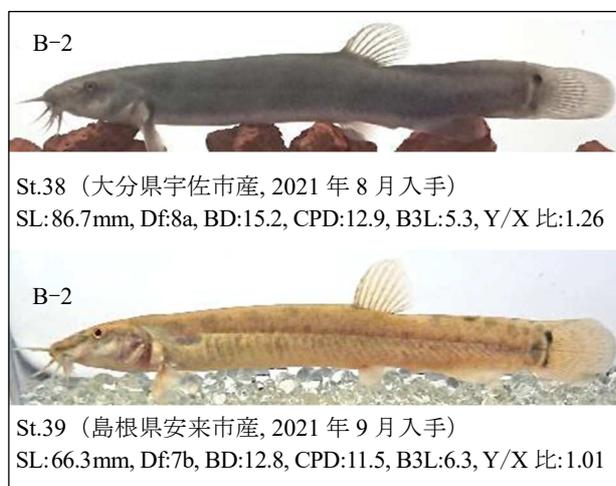


図13 養殖ドジョウ(上:大分県, 下:島根県)

のドジョウを採集して使用するのが原則望ましい。ただし、ドジョウとカラドジョウは口髭の長さなどの外観上の違いで容易に判別ができるが、<sup>1)</sup> 日本在来の B-1 系統と中国大陸由来の B-2 系統のドジョウについては外部形態からの判別は不可能であり、遺伝的な方法で系統判別を行わなければならない点が大きな課題といえる。ドジョウは「環境省レッドリスト 2020」(環境省: <https://www.env.go.jp/press/107905.html>, 2024 年 11 月 11 日) では「準絶滅危惧種」に選定されており、「長野県版レッドリスト (2015)」<sup>6)</sup> では情報不足としながら、中国系ドジョウとの交雑の懸念をあげている。長野県内に生息するドジョウが種としての絶滅は免れたとしても、在来ドジョウの遺伝子が完全に失われ、すべてが中国系ドジョウに置き換わっていたという将来が到来しないことを切望する。

### 要 約

- 1 千曲川水系および関川水系で採集された 37 地点・180 個体のドジョウを用いて核 DNA マーカーによる遺伝的系統判別を行い、形態的判別の精度についても検証した。
- 2 ドジョウ種内 3 系統のうち、日本在来の A 系統が 4 個体 (2.2%)、日本在来の B-1 系統が 36 個体 (20.0%)、中国大陸由来の B-2 系統が 99 個体 (55.0%) 確認され、各系統間の交雑個体として A 系統と B-1 系統間の交雑個体が 5 個体 (2.8%)、B-1 系統と B-2 系統間の交雑個体が 35 個体 (19.4%)、A 系統と B-2 系統間の交雑個体が 1 個体 (0.6%) 確認された。
- 3 交雑個体の多い地域では形態からの系統判別は不可能であり、遺伝的な方法で系統判別を行う必要がある。
- 4 千曲川上中流域に B-2 系統の中国系ドジョウが広範囲に拡散した背景には、長野県の伝統的な魚食文化との関りがあると考えられた。

### 謝 辞

福岡県保健環境研究所の中島 淳博士にはドジョウの A 系統についての情報と文献の供与を賜った。また、公益財団法人 後藤安田記念東京都市研究所 市政専門図書館には東京都中央卸売市場の水産物取扱量の資料の複写に協力をいただいた。これらの方々には厚くお礼申し上げます。

### 文 献

- 1) 松井彰子, 中島 淳. 大阪府におけるドジョウの在来および外来系統の分布と形態的特徴にもとづく系統判

- 別法の検討. 大阪市立自然史博物館研究報告 2020; **74**: 1-15.
- 2) 中島 淳, 内山りゅう. 「日本のドジョウ 形態・生態・文化と図鑑」山と溪谷社, 東京. 2017.
  - 3) 北九州・魚部 (編) 「特盛どじょう本」北九州・魚部, 北九州. 2017.
  - 4) 環境省自然環境局野生生物課少種保全推進室. ドジョウ. 「環境省レッドリスト 2018 補遺資料 (別添資料 7)」環境省, 東京. 2018; 22.
  - 5) Morishima K, Nakamura-Shiokawa Y, Bando E, Li YJ, Boron A, Khan MMR, Arai K. Cryptic clonal lineages and genetic diversity in the loach *Misgurnus anguillicaudatus* (Teleostei: Cobitidae) inferred from nuclear and mitochondrial DNA analyses. *Genetica* 2008; **132**: 159-171.
  - 6) 小出水規行, 竹村武士, 渡部恵司, 森 淳. ミトコンドリア DNA によるドジョウの遺伝特性—チトクローム b 遺伝子の塩基配列による系統解析—. 農業農村工学会論文集 2009; **259**: 7-16.
  - 7) Fujimoto T, Yamada A, Kodo Y, Nakaya K, Okubo-Murata M, Saito T, Ninomiya K, Inaba M, Kuroda M, Arai K, Murakami M. Development of nuclear DNA markers to characterize genetically diverse groups of *Misgurnus anguillicaudatus* and its closely related species. *Fish. Sci.* 2017; **83**: 743-756.
  - 8) 中島 淳. ドジョウの実態とその保全. 農業および園芸 2020; **95**: 113-122.
  - 9) Kuroda M, Fujimoto T, Yamaha E, Arai K. Improvement in group identification of dojo loach, *Misgurnus anguillicaudatus*, using PCR-restriction fragment length polymorphism. *Conservation Genet Resour.* 2021; **13**: 457-463.
  - 10) Kuroda M, Azuma N, Fujimoto T, Arai K. Development of a repetitive DNA marker for identification of the exotic large-scale loach introduced to Japan. *Fish. Sci.* 2024; **90**: 53-64.
  - 11) 熊川真二, 新海孝昌, 茂木昌行. 千曲川上中流域の水田地帯への国外外来種カラドジョウの侵入およびドジョウとの混生の実態. 長野県水産試験場研究報告 2020; **19**: 12-23.
  - 12) Khan MR, Arai K. Allozyme variation and genetic differentiation in the loach, *Misgurnus anguillicaudatus*. *Fish. Sci.* 2000; **66**: 211-222.
  - 13) 旗 薫, 小池花苗, 丹野夕輝, 中島 淳. 宮城県で確認されたドジョウ(クレード A)(コイ目ドジョウ科)雄個体の遺伝的・形態的特徴. 伊豆沼・内沼研究報告 2020; **14**: 15-32.
  - 14) 中坊徹次. 「日本産魚類検索 全種の同定 第二版」(中坊徹次編) 東海大学出版会, 東京. 2000.
  - 15) 下山 諒. ブラウントラウトとイワナ間の自然交雑の方向性. 長野県水産試験場研究報告 2022. **21**; 7-14.
  - 16) 小出水規行, 森 淳, 水谷正一, 渡部恵司, 竹村武士, 西田一也. 農村生態系保全に向けてのドジョウとカラドジョウの簡易な種判別式. 農村工学研究所技報 2012; **212**: 167-175.
  - 17) 吉郷英範. 山口県東部で採集された外来の可能性のあるドジョウ属 (コイ目ドジョウ科). 比婆科学 2007; **223**: 7-20.
  - 18) 齊藤英俊, 丹羽伸彰, 河合幸一郎, 今林博道. 西日本における釣り餌として流通される水生動物の現状. 広島大学総合博物館研究報告 2011; **3**: 45-57.
  - 19) 安藤勝彦. IV線虫類 7. 顎口虫症 (2) 日本顎口虫. 「日本における寄生虫学の研究 7」目黒寄生虫館, 東京. 1999;

- 497-509.
- 20) 赤羽啓栄. IV線虫類 7.顎口虫症 (1)剛棘顎口虫・ドロレス顎口虫.「日本における寄生虫学の研究7」目黒寄生虫館, 東京. 1999; 475-495.
  - 21) 荒木恒治. 食品由来の寄生虫疾患. 環境感染 1989; **4**: 19-24.
  - 22) 村田以和夫, 宮沢貞雄, 伊藤勝男, 松崎 修, 名雪雅義. 1981~1983年に築地中央市場へ入荷した輸入ドジョウおよび日本産淡水・汽水魚介類の寄生虫検索成績. 東京都立衛生研究所研究年報 1984; **35**: 163-174.
  - 23) 渡辺恵三.「ドジョウー水田養殖の実際ー」(特産シリーズ 16) 農山漁村文化協会, 東京. 1967.
  - 24) 神戸大学経済経営研究所 新聞記事文庫・中外商業新報. 水田に泥鰌を養殖する方法【A】農家副業として. 農家副業(2-110). 1935.
  - 25) 石田力三. ドジョウ.「養魚講座第5巻 ヘラブナ・ドジョウ・スッポン・ブラックバス」(大島康夫, 稲葉伝三郎監修) 緑書房, 東京. 1969; 109-187.
  - 26) 農林省農林経済局統計調査部.「昭和30-37年漁業養殖業漁獲統計表」農林統計協会, 東京. 1956-1963.
  - 27) 農林省農林経済局統計調査部.「昭和38-45年漁業養殖業生産統計年報」農林統計協会, 東京. 1964-1972.
  - 28) 農林省農林経済局統計情報部.「昭和46-51年漁業養殖業生産統計年報」農林統計協会, 東京. 1973-1978.
  - 29) 農林水産省経済局統計情報部.「昭和52-平成10年漁業養殖業生産統計年報」農林統計協会, 東京. 1979-2000.
  - 30) 農林水産省大臣官房統計情報部.「平成11-13年漁業養殖業生産統計年報」農林統計協会, 東京. 2001-2003.
  - 31) 農林水産省大臣官房統計部.「平成14年漁業養殖業生産統計年報」農林統計協会, 東京. 2004.
  - 32) 農林水産省大臣官房統計部.「平成15-17年漁業養殖業生産統計年報」農林水産省大臣官房統計部, 東京. 2005-2007.
  - 33) 農林省農林経済局統計情報部.「水産業累年統計 第3巻 都道府県別統計」農林統計研究会, 東京. 1978.
  - 34) 農林水産省経済局統計情報部.「水産業累年統計 第2巻 生産統計・流通統計」農林統計研究会, 東京. 1979.
  - 35) 河野友美. ドジョウ(泥鰌).「魚II」(新・食品事典4) 真珠書院, 東京. 1991; 359-362.
  - 36) 古賀正崇, 石橋純子, 石井洋一, 長谷川英男, 崔 東翊, 羅 燦楹. 輸入ドジョウ *Misgurnus anguillicaudatus* から得られた顎口虫幼虫の形態および実験感染. 寄生虫学雑誌 1985; **34**: 361-370.
  - 37) N.Y. 日本における「ドジョウ」の養殖. 日本農芸化学会誌 1979; **53**: 61-62.
  - 38) 原 裕太. 中国における水田養殖業および水田養殖研究の展開と課題. E-journal GEO 2021; **16**: 70-86.
  - 39) Z Luo, X H Bai, Z G Zhang, S Hao, W P Jia, J L Liu, P Shao, W L Zhou, S M Feng. Streptococcus infections in cultured pond loach *Paramisgurnus dabryanus* in China. *Fish. Pathology* 2019; **54**: 12-15.
  - 40) M Wang, W Xu, J Zou, S Li, Z Song, F Zheng, W Ji, Z Xu, Q Wang. The programming of antioxidant capacity, immunity, and lipid metabolism in Dojo Loach (*misgurnus anguillicaudatus*) larvae linked to sodium chloride and hydrogen peroxide pre-treatment during egg hatching. *Front. Physiol.* 2021; **12**: article768907, 1-13.
  - 41) 高橋隆行. 中国養殖見聞録 7. コロナ渦明けの中国養殖業界〜淡水魚その他編〜. 月刊アクアネット 2024; **27**(11): 36-45.
  - 42) 芝 全交.「京鹿の子娘鰻汁」(絵師:歌川豊国) 和泉屋市兵衛, 東京. 1791 (寛政3年)
  - 43) 磯田道史(監修). 江戸時代の庶民たちがこよなく愛した味の値段.「江戸の家計簿」宝島社, 東京. 2017; 110-125.
  - 44) 松下幸子, 山下光雄, 富成邦彦, 吉川誠次. 古典料理の研究(八)ー寛永十三年「料理物語」についてー.千葉大学教育学部研究紀要第2部. 1982; **31**: 181-224.
  - 45) 東京都中央卸売市場事業部業務課編.「東京都中央卸売市場年報水産物編(昭和28年度-平成13年)」. 東京都中央卸売市場事業部業務課, 東京. 1954-2002.
  - 46) 東京都中央卸売市場. 市場統計情報(月報・年報)(平成14年-令和5年)(<https://www.shijou-tokei.metro.tokyo.lg.jp/asp/smnu3.aspx?gyoshucd=2&smode=20>, 2024年10月4日)
  - 47) 中茎元一, 水谷正一, 塩山房男. ドジョウの市場取扱量と消費者意識. 農業農村工学会大会講演会講演要旨集 2007: 524-525.
  - 48) 大内善光. ドジョウの市場取扱状況について. 石川県水産総合センターだより 2011; **46**: 15.
  - 49) 金沢市中央卸売市場年報 (<https://www.kanazawa-market.or.jp/Homepage/geppou/index.html>, 2024年10月1日)
  - 50) 浦山佳恵. 長野県の伝統食における野生動植物利用. 長野県環境保全研究所研究報告 2018; **14**: 29-38.
  - 51) 日比野光敏. ドジョウずしが語るもの. 国立歴史民俗博物館研究報告 2011; **162**: 271-295.
  - 52) 井出明雄. 魚類.「佐久市志 自然編」(佐久市志編纂委員会編) 佐久市志刊行会, 佐久. 1988; 852-886.
  - 53) 吉岡由美, 小木曾加奈, 中澤弥子. 長野県上田市近郊の給食施設従事者における淡水魚の食習慣. 長野県短期大学紀要 2007; **62**: 45-52.
  - 54) 安芸昌彦, 大高裕幸, 香川県におけるタウナギの採集記録. 香川生物 2005; **32**: 13-20.
  - 55) 向井貴彦, 梅村啓太郎, 高木雅紀. 岐阜県におけるカラドジョウの初記録と中国系ドジョウの侵入. 日本生物地理学会報 2011; **66**: 85-92.
  - 56) 景平真明. ドジョウ養殖技術開発事業. 大分県内で採集されたドジョウ6集団の遺伝的変異. 平成14年度大分県海洋水産研究センター内水面研究所事業報告 2003: 5-6.
  - 57) 横松芳治. ドジョウの種苗生産試験. 平成5年度大分県内水面漁業試験場事業報告 1995: 7-11.
  - 58) 清水孝昭. ドジョウ:資源利用と攪乱. 魚類学雑誌 2014; **61**: 36-40.
  - 59) 安室 知.「水田漁撈」の提唱. 国立歴史民俗博物館研究報告 2001; **87**: 107-138.
  - 60) 中島 淳, 水谷 宏, 藤井法行. 熊本県における要注意外来生物カラドジョウの採集記録. ホシザキグリーン財団研究報告 2012; **15**: 179-181.
  - 61) 長野県環境部自然保護課. ドジョウ.「長野県版レッドリスト〜長野県の絶滅のおそれのある野生動植物〜動物編」長野県, 長野. 2015; 72.