

北里大学大学院海洋生命科学研究科
海洋生命科学専攻

博士論文内容要旨

多摩川水系におけるウグイ属魚類の
遺伝的多様性と生活史多型

指導教員 吉永龍起

2020年3月海洋生命科学研究科
海洋生命科学専攻博士後期課程満期退学

白鳥史晃

2020年6月

多摩川水系におけるウグイ属魚類の遺伝的多様性と生活史多型

白鳥史晃

高度経済成長期に生じた水質汚染により多摩川では多くの水生生物が消滅した。一方、現在では水質が改善し、移植により魚類相が回復している。しかし生物多様性の観点からは、地域に固有の個体群が生息することが重要である。固有の遺伝的特性は様々な表現型を支配しており、特に魚類に重要な形質として回遊型が挙げられる。回遊とは、成長して繁殖するまでの過程における水域の移動である。多くの魚種で単一種が降海型と河川残留型の多型を示すことが知られており、こうした可塑性が真の意味での生物多様性である。しかし、従来の評価手法は特定の遺伝子座における変異量を指標とするもので、多様性の評価に十分とはいえない。

ウグイ属 *Tribolodon* は淡水魚類の主要なグループであるコイ科 Cyprinidae に属する。日本では5種・亜種が知られており、コイ科では唯一の降海型を示す種を含む。多摩川にはウグイ *T. hakonensis* とマルタ *T. brandtii maruta* の2種・亜種が生息している。ウグイには河川残留型と降海型の多型がある一方で、マルタは全て降海型である。また、降海型のウグイが遡上する季節は地域により異なることが知られている。一方、こうした生活史変異が遺伝的もしくは環境のいずれによって生じるのかは不明である。

多摩川の本流ではウグイとマルタが人為的に放流されてきた。東アジア一帯に分布するウグイは、地理的に6つのミトコンドリア DNA (mtDNA) グループに分かれる。これまでのウグイ属魚類の放流は生物地理的な情報を加味していないため、多摩川水系には在来と移入個体群、さらにはこれらが交雑した個体群が混在しているものと予想される。しかし、その実態や回遊型などは全く不明なままである。そこで本研究は、複雑な遺伝的背景および生活史を持つ多摩川水系のウグイ属魚類を対象として、種組成と遺伝的特性(2章)、および生活史(3章)を明らかにすることで、遺伝子と表現型の両面から本属魚類の多様性を可視化することを目的とした。

多摩川水系におけるウグイ属魚類の遺伝的特性(第2章)

多摩川水系のウグイとマルタは河川の全域と東京湾に広く生息しているが、分布の実態は不明である。2種・亜種の識別に有効とされている婚姻色および頭部側線感覚管は、繁殖期やある程度まで成長した個体にしか利用できない。さらにウグイ属では交雑も生じるため、形

形態質のみで様々な生活史段階の個体を分類することは不可能である。そこで、本章では、多摩川水系のウグイ属を遺伝子解析により厳密に分類して出現状況を明らかにするとともに、遺伝的特性を比較することを目的とした。

多摩川本流の河口から小河内ダムまでの流程約 89 km に 12 測点，支流および源流域に 3 測点の計 15 測点を設け，計 28 回の採集調査を実施した。その結果，本流下流域の 6 測点（河口から 13.3–25.7 km），上流域の 1 測点（60.1 km），支流の秋川，および源流域の丹波川と小菅川の計 10 測点においてウグイ属魚類が採集された ($n=450$)。これらに琵琶湖 ($n=3$)，信濃川水系 ($n=26$)，および神奈川県内の 3 河川（酒匂川，相模川，早川）で採集された個体 ($n=19$) を加え，遺伝形質と形態形質を併用して分類した。遺伝形質には，mtDNA 調節領域の前半領域（461–465 bp）およびシトクロム *b* (*cytb*) 遺伝子座の部分塩基配列（518 bp）を用いた。

標本群はウグイ ($n=305$) とマルタ ($n=193$) の 2 種・亜種に分類された。このうち 17 個体 (3.7%) について遺伝形質と形態形質による分類の不一致が認められた。これらはいずれもウグイとマルタが同所的に採集された下流域の個体であることから，2 種・亜種間に交雑が生じている可能性が示唆された。また，下流域ではウグイとマルタがほぼ同じ比率で出現したのに対し，上流および源流域ではウグイのみが認められた。

多摩川水系のウグイの標本群 ($n=257$) からは計 28 個の調節領域ハプロタイプが検出された。下流域ではほぼ全ての個体 (87.1–100%) が 2 つの優占群のいずれかに属し，遺伝的多様性は極めて低いことが分かった。興味深いことに，下流域で優占した 2 つのハプロタイプは上流および源流域では検出されなかった。さらに，下流域と上流および源流域の間でハプロタイプの重複は見られなかった。すなわち，多摩川水系のウグイ個体群は下流域と上流域で遺伝的に異なる集団であることが明らかとなった。

続いて *cytb* ハプロタイプ解析によりウグイの地理的特性を調べた。その結果，下流域で優占した 2 群は，多摩川水系の在来個体群と日本海側を中心とした地域の個体群にそれぞれ一致した。また，源流域では在来個体群に加え，西日本の個体群が混在していた。源流域ではウグイ属の放流が行われていないため，非意図的な放流による個体が定着したものと考えられた。一方，上流域はすべて本水系の在来個体群が占めていた。

マルタの標本群 ($n=193$) では 4 つの調節領域ハプロタイプのみが検出された。ほとんどの標本 (81.9%) は単一の群に属し，これは福島県のものとは一致した。しかしマルタは地域間の遺伝的変異が乏しく，東日本の集団は識別できない。したがって，今後はより感度の高い核

DNA マーカーを用いた集団構造解析を行うことで、多摩川水系におけるマルタ個体群の実態を明らかにすることが必要である。

多摩川水系におけるウグイ属魚類の生活史多型（第3章）

前章の結果より、多摩川水系のウグイ個体群は上流域と下流域で遺伝的に異なる集団であることが明らかとなった。これは、河川残留（上流域）と降海（下流域）の回遊多型により維持されている可能性が考えられる。また、成長や繁殖生態にも違いがあるものと予想される。そこで本章では形態形質の観察による生物学的特性、および耳石の微量元素解析による回遊履歴の推定を行い、生活史特性を詳細に比較することを目的とした。

まず、全ての標本について体長などの外部形態を計測した。生殖腺が発達した標本($n=364$)については生殖腺重量を計測した。雌の標本の一部($n=49$)については50個の卵径を測定し、また卵重量を生殖腺重量から除して孕卵数を推定した。続いて、鱗の輪紋計数により年齢を推定し、年間成長率を求めた($n=431$)。さらに電子線マイクロアナライザを用いて耳石のストロンチウムとカルシウムの濃度比(Sr:Ca比)を分析し、淡水生活期と海水生活期を判別した($n=53$)。

ウグイの年齢(標準体長)は1-12歳(平均値±標準偏差, 206.1±110.1 mm; 範囲, 50-452; $n=238$)、マルタは1-13歳(367.4±111.8 mm; 53-509; $n=193$)であった。性成熟したウグイは、下流域では7-12歳(269-406 mm; $n=84$)、上流域と源流域ではそれぞれ3-9歳(65-183 mm; $n=34$)と5-9歳(128-238 mm; $n=71$)であり、下流域の個体群は高齢かつ大型で繁殖することが明らかとなった。また、下流域の個体の最大孕卵数(34,720)は上流域や源流域のそれら(それぞれ2,443と6,999)と比べて著しく多く、かつ平均卵径も下流域の個体(2.05-2.26 mm)は上流域と源流域のそれら(1.41-2.08 mm)と比べて大きかった。すなわち、多摩川水系の下流域のウグイ個体群はより高齢まで大きく成長してから成熟して多くの大型の卵を産むのに対し、上流域の個体群は若齢で少量の小型卵を産む繁殖生態を有することが明らかとなった。

下流域において、マルタの最大孕卵数(113,471)は同所的に生息するウグイのそれらの約3倍も多かった。一方、マルタの平均卵径(1.67-1.88 mm)はウグイのそれら(2.05-2.26 mm)よりも小型であった。この理由として、2種・亜種が同所的に生息する下流域においては次世代の生存と成長を巡る種間競争が生じており、それぞれ異なる繁殖戦略を採った結果と考えられた。

耳石の微量元素解析により、下流域のウグイ个体群は全てが海洋生活期を有するのに対し、上流域と源流域のそれらは全てが河川残留型であることが分かった。また、降海後のウグイの Sr:Ca 比 (6.3–10.6) よりもマルタのそれら (7.8–11.0) の方が高かったことから、後者はより塩分の高い環境を利用している可能性が示唆された。さらに、ウグイが最初に降海する時期は 21.3–228.6 mm (0–6 歳)、マルタでは 27.4–134.9 mm (0–3 歳) と推定され、ウグイの方がより大型に成長するまで河川に留まるものと考えられた。

総括

本研究では、多摩川水系に広く生息するウグイ属は遺伝的に異なる个体群により構成され、それぞれが異なる生活史を有することを明らかにした。上流域には本河川に固有の个体群のみが生息する可能性があり、重点的に保護すべき対象である。また、中流域において浄水場から排出される温排水は、移動や生息域を制限していると考えられた。今後、ウグイ属の移動や環境の季節的变化を明らかにすることで、環境変動や河川の人為的な環境改変が生態系におよぼす影響の予測や具体的な保全策の立案に貢献できる。さらに、同一水系においてもウグイ属は種内および種間で異なる繁殖戦略を持つことを明らかとなり、生活史を柔軟に変異させて適応していくことで東アジア一帯に分布域を拡大させたものと考えられた。本研究では、多摩川水系のウグイ属の多様性を遺伝子と表現型から可視化した。こうした知見が、人類が真の意味で生物の多様性を認識するための契機となることを期待する。