

都市型河川における魚類の遺伝的多様性

2019年

吉永 龍起

北里大学海洋生命科学部 准教授

共同研究者

北里大学名誉教授 井田 齋 東京海洋大学客員教授 奥山文弥

北里大学大学院 白鳥史晃 北里大学 阪 圭介

北里大学 深井則孝

目次

1. 緒言	1
2. 材料と方法	3
2-1. 採集調査	
2-2. 形態計測と種判別	
2-3. 遺伝子解析	
3. 結果と考察	6
3-1. 標本の採集	
3-2. 遺伝子解析および形態形質による分類	
3-3. 側線感覚管の角度を利用した分類法の検討	
3-4. 遺伝形質の種内変異	
謝辞	12
引用文献	13
図表	15

1. 緒言

多摩川は、全長 138 km、流域面積 1,240 km²の一级河川で、源流と河口をそれぞれ山梨県と東京湾に持つ。本流の大部分は東京都と神奈川県の間を流れ、380 万人の流域人口を支える重要な都市河川である。江戸時代にはすでに玉川上水や二ヶ領用水が建設され、生活用水や農業、工業用水の重要な供給源となってきた。一方、1960 年代の高度経済成長期には生活排水や工場排水による深刻な水質汚染が起こった。その後、1970 年に水質汚濁防止法が制定されて下水処理の整備が進み、現在は計 10カ所に設置された下水処理施設により排水が浄化されている。

水質汚染にともない、多摩川では魚類資源が減少して水産業が衰退した。多摩川における内水面漁獲量は、1957 年の約 500 t から 1972 年には約 350 t まで減少した。多摩川で最も漁獲量の多かったウグイ *Tribolodon hakonensis* は、1957 年の 300 t から 1968 年には 100 t 程度と 10 年程度で 3 分の 1 にまで激減している(東京都水産試験場 1975)。こうした資源の急速な減少により、1940 年頃までは河川の全域に専業もしくは第 1 種兼業の漁業者がいたものの(4,548 名; 1938 年)、1950 年代以降は主に上流域で第 2 種兼業として営む者がわずかに残るのみとなった(東京都水産試験場 1975)。

資源の減少と同時に、魚類相にも大きな変化が生じた。1920 年代から現在にかけての多摩川水系における魚類相の変遷を見るため、各種の統計資料をまとめた(表 1)。これを見ると、水質汚濁により生息する種数は減り、悪化した水質に耐えられる魚種のみが残ったことが分かる。まず、1930 年前後から 1957 年まではヤリタナゴ *Tanakia lanceolata* とホトケドジョウ *Lefua echigonia* の生息が確認されていたものの、1970 年ごろの調査では採集されていない。また、ウグイ属のマルタ *T. brandtii maruta* においても同様で、1927–1935 年の調査では記録があるものの、1950、60 年代は採集されていない(中村 1972, 1973; 大島 1957; 東京都水産試験場 1975)。こうした魚種が消滅したのとは逆に、1957 年以降には水質汚染に強いタモロコ *Gnathopogon elongatus* やモツゴ *Pseudorasbora parva* が急増した(大島 1957; 東京都水産試験場

1974, 1975). 一方で種数の変遷を見てみると, 1930年前後には16種であったのが, 1957年は23種, 1972年は22種, そして1973–1974年には37種(淡水域, 29種; 汽水域, 8種)と増加している(表1). しかしこれは移植(放流)によるもので, 特にアユ *Plecoglossus altivelis* を放流する際に混ざって持ち込まれた種が定着した影響が大きいと考えられている(東京都水産試験場 1974, 1975). 現在の多摩川は水質が改善され, 高度経済成長期の前と変わらない数多くの魚種が生息している. この魚類相は, 多摩川水系にもともと生息していた種もしくは個体群と, 他の地域から移植された個体群からなっている. これまでの自然再生は, かつていた種がその場所に戻ることを目的としていた. 一方, 生物多様性を真の意味で維持するためには, 河川に固有の遺伝的特性を持つ個体群が生息することが重要である.

ウグイ属 *Tribolodon* は, 淡水魚の一大グループであるコイ科 *Cyprinidae* の中で唯一の通し回遊する種を含む興味深い魚類である. 日本では5種・亜種が知られており, 多摩川水系にはウグイとマルタが分布する (Sakai *et al* 2002; Sakai & Amano 2014). 春にマルタが大集団で繁殖する様子は川沿いの遊歩道からも観察され, マルタ釣りは春の風物詩となるなど, 本属魚類は大都会を流れる多摩川と市民の豊かな関係を築くきっかけとなっている(多摩川森林組合 2013)(図1). 多摩川において, マルタが繁殖する際にウグイも集団の中に含まれていることが観察されている. 一方, ウグイ属は種・亜種間で交雑が生じることが知られているものの (Sakai & Hamada 1985), 多摩川における再生産の実態は不明である. また, 多摩川本流ではウグイとマルタが人為的に放流されているが, 源流域には固有の遺伝的特性を有する個体群が残されている可能性がある. すなわち多摩川水系のウグイ属魚類は, ウグイとマルタのそれぞれ地域個体群と移入群, およびこれらの交雑個体から構成されているものと予想される. そこで本研究は, 多摩川に生息するウグイ属の遺伝的特性を明らかにすることで, 都市型河川が育む生物多様性の実態を明らかにすることを目的とした.

2. 材料と方法

2-1. 採集調査

本研究は、多摩川の本流と支流および源流域を網羅した計 15 測点で調査を実施した（図 2）。本流には 12 測点を設け、下流域に 6 測点（St. 1-6; 河口からそれぞれ 13.3 km, 21.2 km, 21.9 km, 22.4 km, 25.6 km, 25.7 km）、中流域に 4 測点（St. 7-10; 32.0 km, 40.0 km, 40.3 km, 53.8 km）、上流域に 2 測点（St. 11, 12; 60.1 km と 83.0 km）とした。また、支流の秋川（St. 13; 東京都あきる野市）、および源流域の丹波川（St. 14; 山梨県丹波山村）と小菅川（St. 15; 同小菅村）に各 1 測点を設けた。St. 2-4, 5 と 6, および 8 と 9 はそれぞれ数百メートルの範囲に存在するが、瀬や淵もしくは魚道を併設された河川横断構造物により区切られている。本研究の調査範囲に存在する計 19 カ所の河川横断構造物のうち、1957 年に建設された小河内貯水池（奥多摩湖）のみが魚類の移動を完全に遮断している。

2016 年 7 月から 2018 年 6 月にかけて、計 28 回の採集調査を行った（図 1; 表 2）。釣り（引っ掛けおよび餌釣り）もしくは投網（cn-39, 三谷釣漁具店）を用いて、ウグイ属魚類を採集した（ $n = 450$ ）。また、滋賀県琵琶湖においても釣りによる採集を行った（ $n = 3$ ）。さらに、新潟県魚野川に由来する放流用の個体群を川崎河川漁業協同組合より提供していただいた（ $n = 26$ ）。得られた標本は、冷凍もしくは 99.5 % (v/v) エタノール中で保存した。採集時に、コンパクト CT 計（YSI 社製）を用いて水温、塩分、pH 等の環境データも取得した。

2-2. 形態計測と種判別

採集した全ての標本について、標準体長（standard length）、全長（total length）、体重（body weight）を採集現場もしくは研究室へ移送した後に計測した。続いて、形態形質により種判別を行なった。まず、Sakai (1995) および天野・酒井 (2014) にしたがって、婚姻色および頭部の側線感覚管を観察した。ウグイの婚姻色は 3 条の赤色の縦帯が発現するのに対し（図 3A）、マルタのそれは黒色の幅の広い縦帯の下に赤色の縦帯が発現する（図 3B）。また、頭部

側線感覚管のうち鰓蓋下顎管がウグイでは眼下管と接続しないのに対し、マルタでは接続するという違いがある (Sakai, 1995)。なお、婚姻色は繁殖期にしか発現しないため、未発現の場合は側線感覚管のみが有効な分類形質である。一方、側線感覚管は全長が 100 mm を超えるまでは未発達であるため (Kurawaka 1977)、小型の標本では分類形質として使えないとされている。そこで本研究では、眼球の中心線を基準とした鰓蓋下顎管の角度を新たな形質として着目し、体サイズの小さな標本における分類形質としての有効性も検討した (図 4A)。

各項目の計測後、年齢、性別、成熟、食性等を将来的な研究で調べるための標本アーカイブを作成するために、鱗、耳石、胃、生殖腺を摘出してそれぞれの目的に応じた方法で保存した。

2-3. 遺伝子解析

DNA の抽出には HotSHOT 法 (Truett *et al* 2000) を改変した手法を用いた (Tanaka *et al* 2014)。少量の筋肉片を 50 μ L の 50 mM 水酸化ナトリウム溶液中に入れて、95°C で 15 分間加熱することで組織を溶解した。これに 5 μ L の 1 M Tris-HCl (pH 8.0) を加えて中和した後に、14,000g で 1 分間の遠心分離を行って未溶解の組織を沈殿させ、上清を DNA 溶液とした。

続いて、PCR 法によりミトコンドリア DNA の調節領域 (D-loop) の部分塩基配列 (約 460 bp) を増幅した。プライマには本研究で設計した TB2F1 (5'-GCA CTG AAA TGA GCT TGC CC -3') と TB2R1 (5'-GGC ATG TTG GGT AAC GAG GAG -3') を用いた。また、一部の標本については COI 遺伝子座および 16S rRNA 遺伝子座の部分塩基配列も決定した。PCR プライマには、それぞれ FishF1 と FishR1 (Ward *et al* 2005) および L1854 と H3059 (Miya & Nishida 1996) の組み合わせを用いた。さらに、各測点に生息するウグイが由来する地域を特定するために、Watanabe *et al* (2018) に従って *cytb* 遺伝子座も解析した。

PCR 反応液は、1 μ L の 10 \times PCR 緩衝液、0.2 mM dNTP、1.5 mM 硫酸マグネシウム、0.3 μ M センスおよびアンチセンスプライマ、0.3U KOD-Plus-Ver. 2 (東洋紡株式会社)、および 1 μ L

の DNA 溶液を加えて、滅菌水で総量を 10 μL にした。反応には、サーマルサイクラ (iCycler, Bio-RAD もしくは Model TP600 PCR, Takara) を用いた。98°Cで2分間の加熱後、熱変性を98°Cで10秒、アニーリングを60°Cで30秒、伸長反応を68°Cで60秒を40回繰り返し、68°Cで7分間の最終伸長反応を行った。得られた PCR 産物は、0.8% (w/v) のアガロースゲルを用いて 0.5 \times TBE 緩衝液中で電気泳動を行い、エチジウムブロマイド染色により紫外線照射下で増幅産物の有無を観察した。

次に、8 μL の PCR 反応液に 0.2 μL の ExoSAP-IT (Fisher Scientific) を加え、37°Cで30分、80°Cで15分間の処理をすることにより、反応液中の余剰の dNTP とプライマを変性させた。続いて、ダイタミネーション法により塩基配列を決定した。2 μL の 5 \times ABI buffer, 0.25 μL の BigDye Terminator V3.1 Cycle Sequencing Kit (Fisher Scientific), 0.25 μM TB2F1, および精製した 1 μL の PCR 反応液を加えて、滅菌水で総量を 10 μL にした。反応は、96°Cで2分間加熱した後、熱変性を96°Cで10秒、アニーリングを50°Cで5秒、伸長反応を60°Cで60秒を40回繰り返した。反応後、3.5 mM EDTA, 80 mM 酢酸ナトリウム, 70% (v/v) エタノールの存在下で10分間遮光して室温に静置した後、14,000gで15分間の遠心分離を行った。沈殿を70% (v/v) エタノールで洗浄して塩を除去し、乾燥させた後に 15 μL の Hi-Di Formamide に溶解した。精製したラベリング産物は ABI PRISM 3130xl Genetic Analyzer (Applied Biosystems) で解析した。Geneious Pro 9.1.8 (Biomatters) で塩基配列のエラーを修正した後に、種ごとにアライメントしてハプロタイプを分類した。ウグイとマルタの標本群の計3遺伝子座で検出されたハプロタイプには、下記のルールに従ってそれぞれ固有番号 (ID) をつけた。

【種名: ウグイ (*Tribolodon hakonensis*), TH; マルタ (*Tribolodon brandtii maruta*), TBM】 - 【遺伝子座: 調節領域 (DL); COI (COI); 16S rRNA (16S)】 - 【3桁の通し番号】

例, TH-DL-001 (ウグイの調節領域におけるハプロタイプ No. 1)

3. 結果と考察

3-1. 採集調査

2年間に実施した28回の調査のうち、22回(のべ10測点)において計479個体の標本を得た(表2)。最も小型のものは標準体長が17.5 mm (St. 15)、最大のものは509 mm (St. 2)であった。多摩川で採集した標本($n=450$)の標準体長は 268.9 ± 141.7 mm (平均値 \pm 標準偏差; 範囲, 17.5–509, 体重は 564.0 ± 502.6 g (2.2–2124.0)であった。得られた標本は様々な成長段階の個体からなり、364個体については生殖腺の発達も確認された。

魚野川産の標本群の標準体長と体重は、 138.7 ± 21.7 mm (111–183)と 32.3 ± 14.0 g (13.0–60.6)であった($n=26$)。また、琵琶湖で採集した3個体の標準体長(体重)は、268 mm (262 g), 277 mm (330 g), および279 mm (355 g)であった。魚野川産と琵琶湖産の標本群においては生殖腺の発達は認められなかった。

ウグイ属が採集されなかった5測点のうち、4測点はSt. 7–12のほぼ連続した範囲に含まれていた(図2)。しかし中間のSt. 11では採集されたため、この地点付近においてウグイ属魚類が生息していないとは判断できない。本研究は多摩川水系の広い範囲を網羅的に調査することを主目的としたため、同一地点における出現の季節変化については限定的な情報しか得られなかった。今後は時期を変えて網羅的な採集調査を行うことで、河川内の移動や、成長、回遊特性といった生活史特性を明らかにすることが重要である。

3-2. 遺伝子解析および形態形質による分類

本研究で解析した計479個体の標本のすべてについて、調節領域の部分塩基配列を決定することができた。また、このうち156個体についてCOIおよび16S rRNA 遺伝子座領域の部分塩基配列も得た。本研究で決定した塩基配列はDDBJ/EMBL/GenBank データベースに登録した(調節領域, LC483581–620; COI, LC483621–633; 16S rRNA, LC483634–647)。

調節領域の部分塩基配列をデータベース検索に供したところ、標本群はウグイ($n=286$)と

マルタ ($n=193$) に分類された (表 2)。この結果は、COI および 16S rRNA 遺伝子座の塩基配列をそれぞれ用いた場合とも完全に一致した。

測点ごとに 2 種・亜種の出現状況を見てみると、上流域と源流域および支流の秋川の 4 測点 (St.11, 13–15) ではウグイのみが出現した (表 2)。一方、下流域 (St. 1–6) ではウグイとマルタの 2 種が出現し、2 測点 (St. 2, 6) では同所的に分布していた。

解析したほとんどの標本において塩基配列 (分子形質) と形態形質による分類の結果は一致したものの ($n=439$)、いくつか異なっていたものもあった。まず、婚姻色と頭部側線感覚管の 2 形質、および後者のみでウグイと判定した標本 (それぞれ $n=2$) における 3 座の塩基配列は、マルタのそれらに一致していた。逆に、2 つの形態形質によりマルタと判定した標本 ($n=3$) において、塩基配列はウグイのものに一致した。

婚姻色の差異が不明瞭であったために分類できなかった標本もあった ($n=10$)。これらのうち、側線感覚管の形態と塩基配列による分類の結果が一致したのは 2 個体のみで、残りは両形質による判別結果が異なっていた (形態形質ではウグイ、分子形質ではマルタとなったもの、 $n=7$; その逆のもの、 $n=1$)。

分子形質と形態形質による種査定の結果が異なる原因としては、ウグイとマルタの 2 種・亜種間に生じた交雑が挙げられる。ウグイ属では種・亜種間で交雑が生じることが知られており、多い場合は 20 % にも及ぶことが報告されている (Sakai & Hamada 1985)。本研究で解析した計 479 個体の標本のうち、交雑の可能性が見出されたのは 17 個体 (3.5 %) であった。いずれもウグイとマルタが同所的に分布していた測点で採集されたものであり、多摩川水系でも 2 種・亜種間で交雑が生じている可能性がある。一方、本研究では母系遺伝するミトコンドリア DNA を解析したため、交雑の有無を検証することはできない。今後は核 DNA の解析を併用することで、交雑の実態が明らかになるものと考えられる。

興味深いことに、2 種・亜種のいずれにも判別できない婚姻色を呈する標本も採集された ($n=10$)。ウグイの婚姻色は、若干の種内差異が認められるものの地域ごとに大きな違いは見ら

れないことが報告されている (Atsumi & Koizumi 2017). 本研究では, 解析した合計 479 個体の標本のうち 354 個体について婚姻色の情報が得られた (ウグイ型, $n = 191$; マルタ型, $n = 163$; 中間型, $n = 10$). そこで, これらを Atsumi & Koizumi (2017) が報告した色彩の特徴に照らし合わせて比較した (便宜的に, 参照論文の Fig. 2 に示された写真の識別文字を type とし記す). その結果, ウグイ型 ($n = 191$) はいずれも多摩川, 千曲川 (長野県), 千歳川 (北海道南部) で共通して見られる type-b もしくは type-d に分類された (図 5 A). 次に, 曖昧なパターンを有する 10 個体の標本について見てみると, いずれも Atsumi & Koizumi (2017) による分類に当てはまるものはなかった. このうち, 遺伝子解析によりウグイと同定された標本は, type-g (九州) と type-h (多摩川) の中間的なパターンであった ($n = 1$; 図 5 C). また同様にマルタと同定された標本は, type-g に近い ($n = 8$; 図 5 D, E) もしくは type-g と type-h の中間的なパターン ($n = 1$; 図 5 F) を持っていたことがわかった. 今後は, ウグイとマルタ, およびこれらの地域個体群を組み合わせた交雑実験により生じる表現型を解析していくとともに, 交雑個体における稔性 (繁殖能の有無) を明らかにすることで, 多摩川の下流域における個体群構造の実態が明らかになるであろう.

3-3. 側線感覚管の角度を利用した分類法の検討

多摩川で採集した標本 ($n = 56$) に加え, 秋田県常磐川 ($n = 15$), および平塚市の釣具店で販売されていた産地不明 ($n = 5$) のウグイ属魚類を対象として, 側線感覚管の形態を詳細に観察した. まず, 標本群は遺伝子解析によりウグイ ($n = 54$) とマルタ ($n = 22$) に分類された. 観察した標本の標準体長は 72.0 ± 18.2 mm (37.5–146.0) であった. これらについて Sakai (1995) による分類を試みたところ, 76 個体中の 26 個体は判別できたものの (ウグイ, $n = 15$; マルタ, $n = 11$), 残りの 50 個体は側線感覚管が未発達であった. 続いて, 鰓蓋下顎管と眼球中心間の角度を種間で比較したところ (図 4A), 10° を境界として 2 種・亜種は判別されることが分かった (図 4B). この指標を用いると, ウグイでは標準体長 59.5 mm 以上 ($n = 23$), マ

ルタでは 66.0 mm 以上 ($n=8$) の標本を分類できた。観察したうちの 27 個体においては、右体側と左体側からそれぞれ得た値に 1–15°の差が認められたものの、判別には問題を生じなかった。すなわち Sakai (1995) の方法に、本研究で開発した側線感覚管の角度を併用することで、ウグイとマルタの稚魚期においても分類形質として有効となるものと考えられる。

3-4. 遺伝形質の種内変異

多摩川水系で採集したウグイ ($n=257$) の調節領域の塩基配列からは、計 28 ハプロタイプが検出された(ハプロタイプ ID, TH-DL-001-028; 表 3)。検出されたハプロタイプの数をもとに見てみると、St. 1 ($n=4$) で 2 タイプ、St. 2 ($n=88$) で 3 タイプ、St. 6 ($n=31$) で 6 タイプ、St. 11 ($n=10$) で 8 タイプ、St. 13 ($n=34$) で 10 タイプ、St. 14 ($n=21$) で 7 タイプ、St. 15 ($n=69$) で 15 タイプであった。解析した標本数が測点間で異なるために単純な比較はできないものの、上流域の個体群の方がハプロタイプ数が多い、すなわち遺伝的な多様度が高い傾向が見られた。また、下流域 (St. 1–6) において高頻度で見られたハプロタイプ (TH-DL-001 と 005) および上流域と源流域 (St. 11–15) におけるそれら (TH-DL-002–004, 6) は重複しなかったことから、多摩川水系のウグイは遺伝的に分化した集団からなっている可能性が強く示唆された。

放流に用いられた魚野川 (新潟県) 個体群 ($n=26$) からは 10 タイプが検出され、このうち 3 タイプは多摩川水系の下流域 (St. 1–6) に分布する個体群のものと一致していた (TH-DL-005, 26, 27)。琵琶湖 (滋賀県) 個体群の標本 ($n=3$) はそれぞれ異なるハプロタイプに属し、うち 2 タイプは多摩川源流域 (丹波川と小菅川) のものと一致した (TH-DL-002, 009)。上流域と源流域ではウグイ属が放流された記録がないため、琵琶湖産のアユが放流された際に混入したウグイが丹波川と小菅川に定着している可能性を示唆する。

日本全国および韓国とロシアに生息するウグイについて、各地域における *cytb* 座の遺伝子型が報告されている (Watanabe *et al* 2018)。そこで本研究の結果と照らし合わせるために、調

節領域のハプロタイプごとに *cytb* 遺伝子座を解析した ($n = 64$; LC486369–88). その結果, 下流域で優占した2つの調節領域ハプロタイプのうち, 81.3% (100/123) の個体が属した TH-DL-001 は多摩川から古座川 (和歌山県) にわたる範囲で見られる遺伝子型 (TH4-1) であった (Watanabe *et al* 2018). 次に, 14.6% の個体が属した TH-DL-005 は日本海側および本州北部に分布するものであった (TH3). すなわち, 多摩川の下流域においては在来個体群が優占し, これに日本海沿岸もしくは本州北部に由来する個体群が混在しているものと考えられた. 続いて, 上流域および源流域についても同様に比較したところ, 丹波川と小菅川では在来 (TH2) および西日本に由来する遺伝子型 (TH5) が検出され, 在来個体群の割合は 30–50% 程度と推定された. 一方, 多摩川の上流域 (St. 11) と秋川においては西日本個体群の遺伝子型 (TH5) をもつ個体は存在せず, 多摩川水系の在来個体群 (TH2) のみが生息している可能性が示唆された.

以上をまとめると, 多摩川水系の全域に生息するウグイは大きく3つのグループに分類された (図6). まず, 下流域では在来個体群が優占し, これに日本海沿岸もしくは本州北部から持ち込まれた放流に由来する個体群が混在している. 在来個体群の比率は 80% 程度と高いものの, 遺伝的には極めて単純化している. 次に, 河口から 40 km 付近よりも上流および支流の秋川においては多摩川水系の在来個体群のみが生息し, 遺伝的な多様性も保たれている. さらに, 小河内貯水池により本流から隔絶された源流域の丹波川と小菅川においては, 在来個体群に加えて, 西日本に由来する個体群が同程度の割合で混在している.

多摩川の本流域にはいくつかの河川横断構造物が存在するものの, 魚道が設置されているため移動 (通過) は可能となっている. 一方で下流域と上流域において遺伝的に分化していたことは, 生活史の違いに起因する可能性を示唆する. すなわち, 下流域のウグイ個体群が海に降って成長する (遡河回遊) のに対し, 上流域の個体群は一生を河川で過ごしている (河川残留型) ことが予想される.

マルタ ($n = 193$) の調節領域から検出されたハプロタイプは4つのみで (TBM-DL-001-004;

表4), ウグイのそれらと比べると著しく少なかった。解析した全標本の81.9% ($n=158$)が特定のハプロタイプ(TBM-DL-001)に属し, これは請戸川(福島県)で採集されたマルタの配列と完全に一致していた(Imoto *et al* 2013; AB626854)。また, このタイプはマルタが採集された計5測点で共通して見られ, 残りの3タイプ(TBM-DL-002-004)も同様にほぼ全ての測点で確認された。多摩川水系において, マルタは1930年ごろの調査では採集記録があるものの(中村 1972), その後は1970年代に記録があるのみで(東京都水産試験場 1975), 1990年代まで確認されていない。一方, 1993年と1994年には再び採集され, それ以降は多摩川で頻繁に観察されている。マルタは, 1989年から2001年の13年間に川崎河川漁業協同組合によって涸沼(茨城県)から移植が行われた(500–1,500 kg/年; 多摩川森林組合 2013)。したがって, 多摩川におけるマルタの在来個体群は1970年代に激減し, 現在は移植に由来する個体群が再生産することで維持されている可能性が示唆される。一方, 神奈川県から岩手県にかけてマルタには地理的な遺伝的変異が認められておらず(Watanabe *et al* 2018), 本研究の結果からは現在の多摩川に生息する本種の由来について特定することはできなかった。

多摩川の上流域および支流の秋川に生息するウグイは在来個体群である可能性が高く, 本水系の固有の遺伝資源として希少なものと考えられる。今後は, 固有および移入に由来する個体群間における生活史や回遊型の違いを明らかにしていくことで, 多摩川水系に生息するウグイ属魚類の真の多様性が明らかになるものと期待される。

謝 辞

本研究に際し、2年間の助成をいただいた公益財団法人とうきゅう環境財団（現、東急財団）に深く感謝申し上げます。また、神奈川県水産技術センター内水面試験場には統計資料をご提供いただきました。本研究における標本の採集は、数多くの方々にご協力をいただきました。ここに記して御礼を申し上げます。

川崎河川漁業協同組合、秋川漁業協同組合、小菅村漁業協同組合、丹波川漁業協同組合

松田絵里氏、津野拓海氏、山路大一氏、呉青逸氏、小川郁未氏（北里大学大学院海洋生命科学研究所）；松尾真宙氏（北里大学海洋生命科学部）

匿名を希望された遊漁者

本研究成果の一部は、次の学会・研究会で発表した。

白鳥史晃, 井田 齋, 奥山文弥, 吉永龍起. 多摩川水系におけるウグイ属魚類の遺伝的特性. 平成30年度日本水産学会秋季大会. 広島 (2018.9)

白鳥史晃, 阪 圭介, 井田 齋, 奥山文弥, 吉永龍起. 多摩川水系に生息するウグイ属の遺伝情報および形態形質に基づく分類. 日本水産増殖学会第17回大会. 藤沢 (2018.9)

白鳥史晃, 井田 齋, 奥山文弥, 吉永龍起. 多摩川水系におけるウグイ属魚類の遺伝的特性. 第31回北里大学バイオサイエンスフォーラム. 神奈川 (2018.8)

また、以下の学術論文として公表する予定である。

Shirotori F, Okuyama F, Ida H, Aoyama J, Yoshinaga T. Native and introduced populations of Japanese daces genus *Tribolodon* in the Tama River system, Japan, inferred from the mitochondrial DNA analysis.

引用文献

- 天野翔太, 酒井治己 (2014). 降海性コイ科魚類ウグイ属マルタ 2 型の形態的分化と地理的分布. *Journal of National Fisheries University* **63**:17–32
- Atsumi K, Koizumi I (2017). Web image search revealed large-scale variations in breeding season and nuptial coloration in a mutually ornamented fish, *Tribolodon hakonensis*. *Ecological Research* **32**:567–578
- Imoto JM, Saitoh K, Sasaki T, Yonezawa T, Adachi J, Kartavtsev YP, Miya M, Nishida M, Hanzawa N (2013). Phylogeny and biogeography of highly diverged freshwater fish species (Leuciscinae, Cyprinidae, Teleostei) inferred from mitochondrial genome analysis. *Gene* **514**:112–124
- Kurawaka K (1977). Cephalic lateral-line systems and geographical distribution in the genus *Tribolodon* (Cyprinidae). *Japanese Journal of Ichthyology* **24**:167–175
- Miya M, Nishida M (1996). Molecular phylogenetic perspective on the evolution of the deep-sea fish genus *Cyclothone* (Stomiiformes: Gonostomatidae). *Ichthyological Research* **43**:375–398
- 中村守純 (1972). 多摩川の現状. サカナ. URBAN KUBOTA **7**:18–19
- 大島正満 (1957). 多摩川下流で採集した魚について. 魚類学雑誌 **6**:14–19
- Sakai H (1995). Life-histories and genetic divergence in three species of *Tribolodon* (Cyprinidae). *Memoirs of the Faculty of Fisheries Hokkaido University* **42**:1–98
- Sakai H, Hamada K (1985). Electrophoretic discrimination of *Tribolodon* species (Cyprinidae) and the occurrence of their hybrids. *Japanese Journal of Ichthyology* **32**:216–224
- Sakai H, Goto A, Jeon SR (2002). Speciation and dispersal of *Tribolodon* species (Pisces, Cyprinidae) around the Sea of Japan. *Zoological Science* **19**:1291–1303
- Sakai H, Amano S (2014). A new subspecies of anadromous Far Eastern dace, *Tribolodon brandtii maruta* subsp. nov. (Teleostei, Cyprinidae) from Japan. *Bulletin of the National Science Museum. Series A, Zoology* **40**:219–229
- Tanaka C, Aoki R, Ida H, Aoyama J, Takeya Y, Inada S, Uzaki N, Yoshinaga T (2016). Molecular genetic identification of Japanese sand lances using mitochondrial DNA cytochrome *c* oxidase subunit 1 restriction fragment length polymorphisms. *Fisheries Science* **82**:887–895
- 多摩川森林組合 (2013). マルタ釣りの考察. 未知谷, 東京. pp 1–172
- Truett GE, Heeger P, Mynatt RL, Truett AA, Walker JA, Warman ML (2000). Preparation of PCR-quality mouse genomic DNA with hot sodium hydroxide and TRIS (HotSHOT). *Biotechniques* **29**:52–54
- 東京都水産試験場 (1974). 多摩川の魚類生態調査 I. 昭和 48 年秋及び昭和 49 年冬における調査結果について (建設省京浜工事事務所昭和 48 年度委託調査). 東水試出版物 **249**:1–21
- 同上 (1975). 多摩川の魚類生態調査 II. 昭和 49 年度の調査結果及び総合解析について (建設省京浜工事事務所委託調査). 東水試出版物 **256**:1–135
- 同上 (1981). 昭和 55 年度事業報告. 付昭和 55 年度小笠原水産センター事業報告. 東水試出版物 **304**:1–194

- 同上 (1986). 昭和 60 年度事業報告. 付昭和 60 年度小笠原水産センター事業報告. 東水試出版物 **348**:1-270
- 同上 (1988). 昭和 62 年度事業報告. 付昭和 62 年度小笠原水産センター事業報告. 東水試出版物 **355**:1-217
- 同上 (1991). 平成元年度事業報告. 付平成元年度小笠原水産センター事業報告. 東水試出版物 **362**:1-175
- 同上 (1995a). 平成 5 年度事業報告. 付平成 5 年度小笠原水産センター事業報告. 東水試出版物 **374**:1-76
- 同上 (1995b). 平成 6 年度事業報告. 付平成 6 年度小笠原水産センター事業報告. 東水試出版物 **376**:1-90
- 同上 (2003). 平成 13 年度事業報告. 付平成 13 年度小笠原水産センター事業報告. 東水試出版物 **376**:1-98
- 東京都島しょ農林水産センター (2012). 平成 23 年度東京都島しょ農林水産センター事業報告. 付小笠原水産センター・小笠原亜熱帯農業センター事業報告. 東島農水セ出版物 **27**:1-105
- 同上 (2013). 平成 24 年度東京都島しょ農林水産センター事業報告. 付小笠原水産センター・小笠原亜熱帯農業センター事業報告. 東島農水セ出版物 **30**:1-101
- 同上 (2014). 平成 25 年度東京都島しょ農林水産センター事業報告. 付小笠原水産センター・小笠原亜熱帯農業センター事業報告. 東島農水セ出版物 **33**:1-97
- 同上 (2016). 平成 26 年度東京都島しょ農林水産センター事業報告. 付小笠原水産センター・小笠原亜熱帯農業センター事業報告. 東島農水セ出版物 **36**:1-105
- 同上 (2018a). 平成 28 年度東京都島しょ農林水産センター事業報告. 付小笠原水産センター・小笠原亜熱帯農業センター事業報告. 東島農水セ出版物 **44**:1-87
- 同上 (2018b). 平成 29 年度東京都島しょ農林水産センター事業報告. 付小笠原水産センター・小笠原亜熱帯農業センター事業報告. 東島農水セ出版物 **48**:1-87
- Ward RD, Zemlak TS, Innes BH, Last PR, Hebert PDN (2005). DNA barcoding Australia's fish species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **360**:1847-1857
- Watanabe K, Sakai H, Sanada T, Nishida M (2018). Comparative phylogeography of diadromous and freshwater daces of the genus *Tribolodon* (Cyprinidae). *Ichthyological Research* **65**:383-397

図表

表 1. 多摩川における魚類相の変遷

表 2. 採集記録

表 3. ウグイにおけるミトコンドリア DNA 調節領域のハプロタイプ

表 4. マルタにおけるミトコンドリア DNA 調節領域のハプロタイプ

図 1. 本研究の調査風景

図 2. 多摩川水系の調査範囲および測点

図 3. ウグイ属 2 種・亜種の婚姻色

図 4. ウグイ属 2 種・亜種の感覚管の形態の違いによる分類

図 5. ウグイ属 2 種・亜種の婚姻色

図 6. 多摩川水系に生息するウグイの在来および移入個体群

表1. 多摩川における魚類相の変遷

魚種	1972	1973	1974	1975	1981	1986	1988	1991	1995	1995	2003	2012	2013	2014	2016	2018												
	中村守庵 1927-1935	大島正満 1957	1973 1973-74(冬)	1974(春秋)	1980	1985	1987	1989	1993	1994	2001	2011	2012	2013	2014	2016	2018											
調査地	不明	不明	上 中 下	上 中 下	上 中 下	上 中 下	上 中 下	上 中 下	上 中 下	上 中 下	2001	2011	2012	2013	2014	2016	2018											
ウナギ科	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
カサガ科	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
カサガ科	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
ギギ科	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
キヌカウ科	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
アユ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
ウカサギ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
アブラハヤ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
ウグイ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
オイカワ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
カマツカ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
カラムツ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
キンブナ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
キンブナ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
キンギョ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
ゲンゴロウアナ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
コイ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
コケレン	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
タカハヤ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
タモロコ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
ツチアキ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
ニゴイ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
ハクレン	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
ハス	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
ヒガイ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
フナ類	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
マルタ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
モツゴ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
タイリクバラタナゴ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
バラタナゴ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
シロヒレタビラ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
ヤリタナゴ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
アマゴ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
イワナ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
ニジマス	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
ブラウントラウト	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
ヤマメ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
フナクハス	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
カルムチー	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
シマドジョウ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
ドジョウ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
ホトケドジョウ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
ナマズ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
ウキゴリ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
ジュズカケハゼ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
ヨシノボリ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
メダカ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
ヤツメクサギ科	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
種数	15	20	22	7	16	8	3	9	7	2	12	5	2	9	8	5	6	8	6	8	12	8	12	10	11	13	14	13

表2. 採集記録

日付	場所	測点	方法	採集数	標準体長 (mm)		遺伝子解析		婚姻色		側線感覚管	
					平均 ± 標準偏差	範囲	ウグイ	マルタ	ウグイ	マルタ	ウグイ	マルタ
2016-07-22	小菅川	St. 15	餌釣	19	53.1 ± 49.2	17.5 - 171	19					
2017-04-04	多摩川	St. 5	引掛釣	28	427.0 ± 23.9	373 - 467		28		28		28
2017-04-11	多摩川	St. 3	引掛釣	8	407.0 ± 23.1	375 - 446		8		8		8
2017-04-17	多摩川	St. 2	引掛釣	34	343.2 ± 25.8	274 - 387	33	1	34		34	
2017-08-11	多摩川	St. 12	餌釣	0								
2017-08-22	多摩川	St. 8	餌釣	0								
2017-08-22	多摩川	St. 9	餌釣	0								
2017-08-23	多摩川	St. 10	餌釣	0								
2017-08-24	多摩川	St. 6	餌釣	12	72.8 ± 3.8	64 - 79	11	1				
2017-08-25	多摩川	St. 6	餌釣	41	71.0 ± 8.9	50 - 88	20	21		5	1	
2017-08-31	魚野川		放流個体	26	138.7 ± 21.7	111 - 183	26			26		
2017-09-01	多摩川	St. 11	餌釣	10	72.9 ± 12.1	55 - 97	10			3		
2017-11-02	多摩川	St. 1	餌釣	0								
2017-11-03	多摩川	St. 1	餌釣	4	108.8 ± 9.5	78 - 100	4			3		
2018-02-21	多摩川	St. 7	投網	0								
2018-03-17	多摩川	St. 4	引掛釣	29	399.4 ± 21.4	357 - 454		29		29		29
2018-03-24	多摩川	St. 5	引掛釣	4	420.3 ± 40.3	362 - 476		4		4		4
2018-03-28	多摩川	St. 2	引掛釣	30	392.6 ± 22.1	337 - 446	1	29		30		30
2018-04-10	多摩川	St. 2	引掛釣	21	403.5 ± 26.3	357 - 453	2	19		20		20
2018-04-17	多摩川	St. 2	引掛釣	22	334.5 ± 41.5	274 - 435	19	3	19	3	19	3
2018-04-19	多摩川	St. 2	引掛釣	51	386.4 ± 57.8	285 - 509	19	32	19	24	24	19
2018-04-27	多摩川	St. 2	引掛釣	29	358.6 ± 52.5	269 - 472	13	16	13	15	15	15
2018-05-05	多摩川	St. 2	引掛釣	3	405.7 ± 38.0	352 - 434	1	2	1	2	1	2
2018-05-11	秋川	St. 13	餌釣	34	111.4 ± 25.6	65 - 183	34		34		34	
2018-05-16	小菅川	St. 15	投網	11	172.1 ± 32.8	128 - 238	11		11		11	
2018-05-25	丹波川	St. 14	投網	8	188.6 ± 18.3	154 - 212	8		8		8	
2018-05-31	琵琶湖		餌釣	3	274.7 ± 4.8	268 - 279	3		3		3	
2018-06-01	小菅川	St. 15	投網	30	164.7 ± 19.6	129 - 204	30		30		30	
2018-06-08	小菅川	St. 15	投網	9	172.9 ± 17.3	149 - 203	9		9		9	
2018-06-14	丹波川	St. 14	投網	13	180.8 ± 32.0	159 - 283	13		13		13	

表3. ウグイにおけるミトコンドリアDNA 調節領域のハプロタイプ

標本数 ID	多摩川水系							魚野川	琵琶湖
	St. 1	St. 2	St. 6	St. 11	St. 13	St. 14	St. 15		
	下流域	下流域	下流域	上流域	秋川	丹波川	小菅川		
4	88	31	10	34	21	69	26	3	
TH-DL-001	2	74	24						
TH-DL-002						6	19	1	
TH-DL-003				1	13	2	9		
TH-DL-004				1	10		7		
TH-DL-005	2	13	3					2	
TH-DL-006						6	10		
TH-DL-007					1	2	4		
TH-DL-008						3	3		
TH-DL-009							5	1	
TH-DL-010				2	1	1	1		
TH-DL-011					2		2		
TH-DL-012				2			2		
TH-DL-013					2		1		
TH-DL-014				1	2				
TH-DL-015							2		
TH-DL-016							2		
TH-DL-017					1		1		
TH-DL-018			1			1			
TH-DL-019							1		
TH-DL-020					1				
TH-DL-021					1				
TH-DL-022				1					
TH-DL-023				1					
TH-DL-024				1					
TH-DL-025			1						
TH-DL-026			1					6	
TH-DL-027			1					1	
TH-DL-028		1							
TH-DL-029								5	
TH-DL-030								4	
TH-DL-031								3	
TH-DL-032								2	
TH-DL-033								1	
TH-DL-034								1	
TH-DL-035								1	
TH-DL-036									1

表4. マルタにおける調節領域のハプロタイプ

	多摩川水系				
	St. 2	St. 3	St. 4	St. 5	St. 6
	下流域	下流域	下流域	下流域	下流域
標本数	102	8	29	32	22
ID					
TBM-DL-001	82	8	24	27	17
TBM-DL-002	9		2	1	2
TBM-DL-003	8		3	2	3
TBM-DL-004	3			2	



図 1. 本研究の調査風景。A, 多摩川本流 (上河原堰周辺); B, 産卵のために蝟集したウグイ属魚類; C, D, 釣りによる採集; E, 産卵場の調査; F, 調査後の記念写真; G, 多摩川固有のウグイ個体群が生息する可能性が高い秋川 (東京都あきる野市; St. 13)

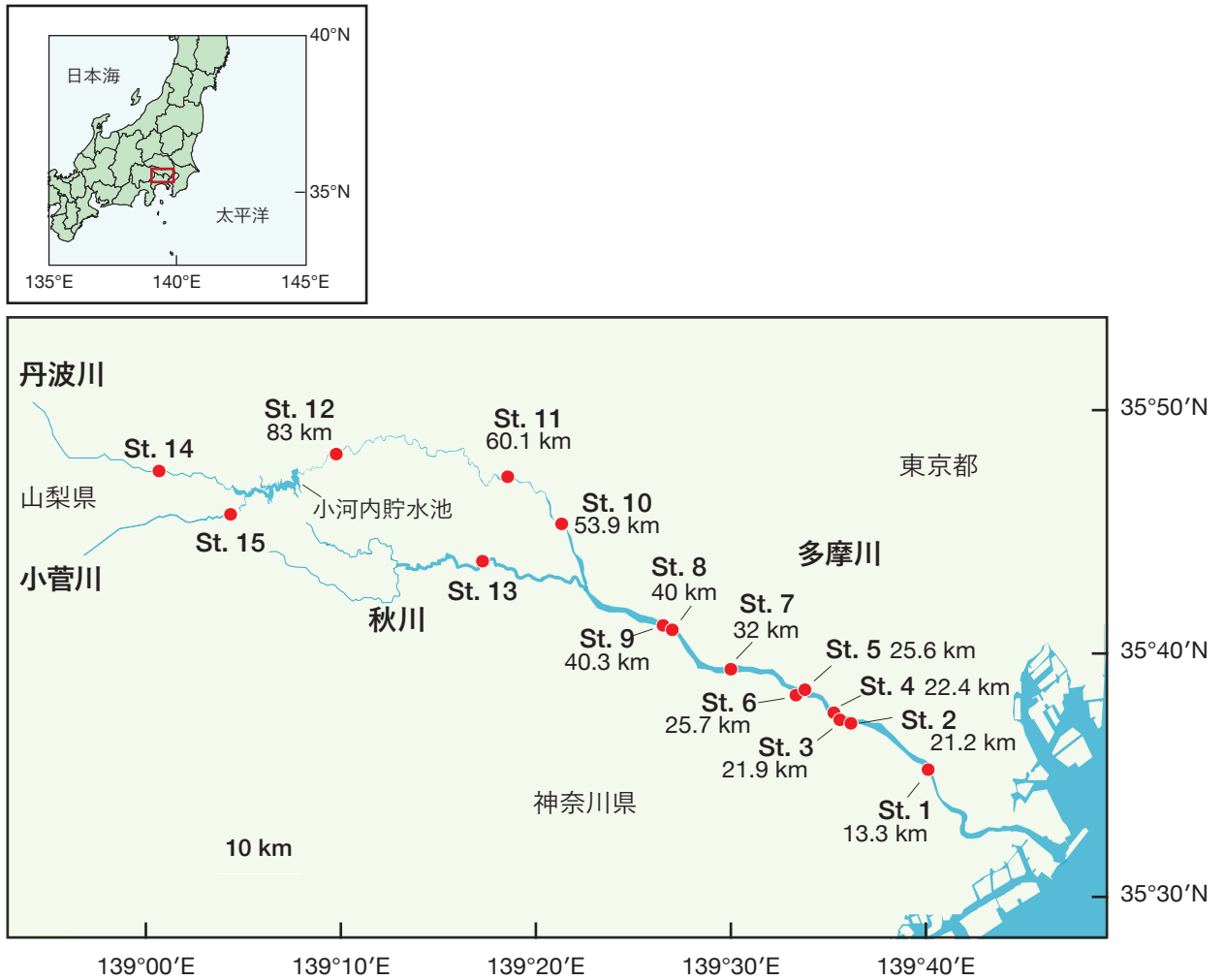
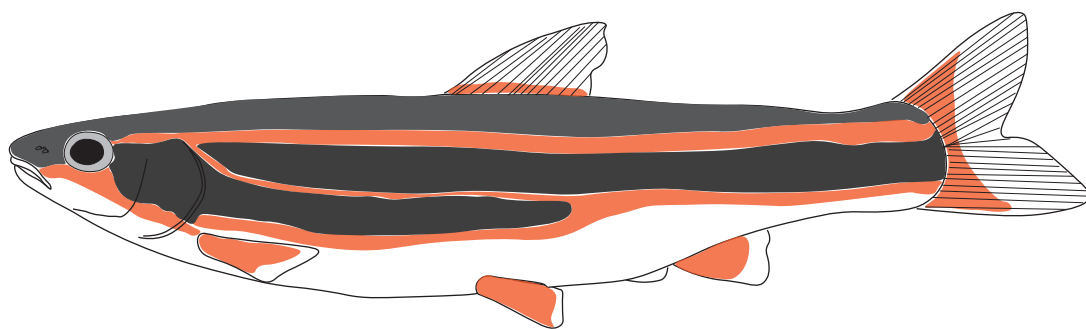


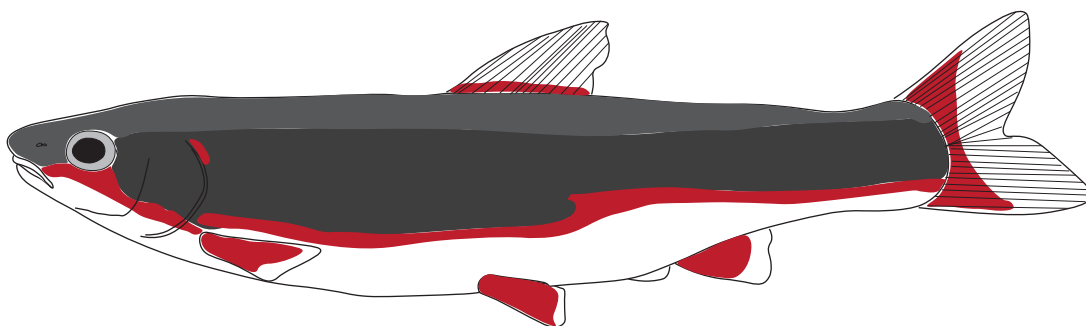
図 2. 多摩川水系の調査範囲および測点. 各測点の数値は河口からの距離を表す

A



ウグイ *Tribolodon hakonensis*

B



マルタ *T. brandtii maruta*

図 3. ウグイ属 2 種・亜種の婚姻色. A, ウグイ; B, マルタ (作図, 白鳥史晃)

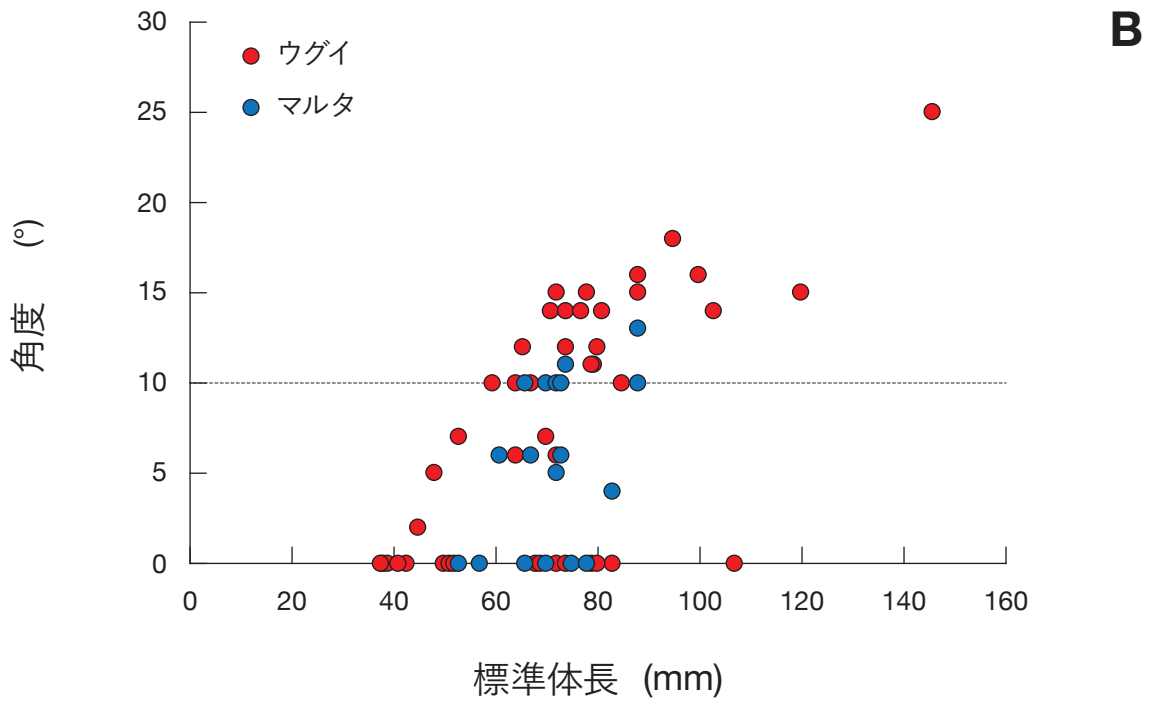
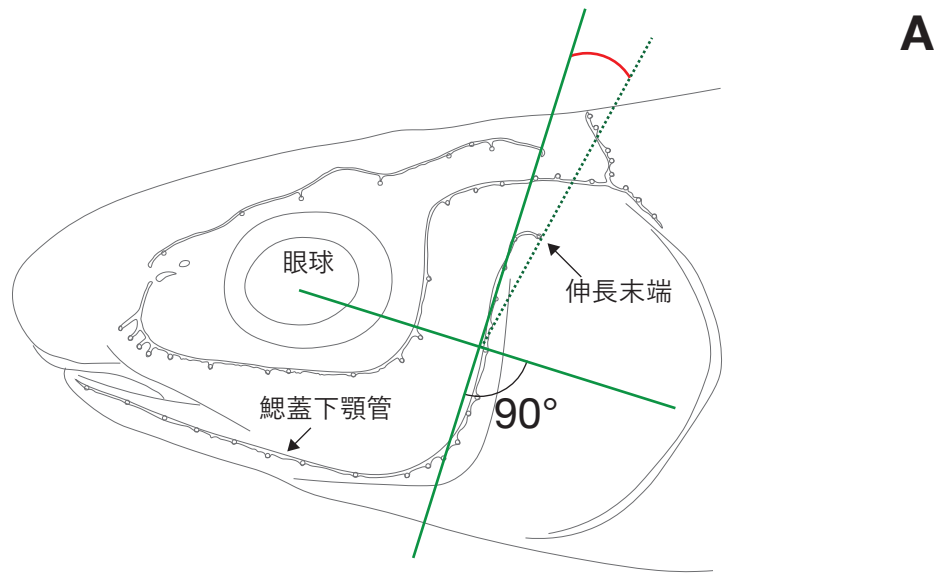


図 4. ウグイ属 2 種・亜種の感覚管の形態の違いによる分類 (Sakai 1995 を改変). **A**, 眼球の中心線を基準とした鰓蓋下顎管の角度の計測法 (作図, 白鳥史晃). **B**, ウグイとマルタにおける鰓蓋下顎管の角度. 赤丸, ウグイ; 青丸, マルタ



18TMG-04-027



18TMG-04-002



18TMG-04-010



18TMG-04-057



18TMG-04-058



18TMG-04-077

図 5. ウグイ属 2 種・亜種の婚姻色。A, ウグイ; B, マルタ; C - F, 婚姻色の特徴が曖昧な標本。スケールバー, 10 cm; 各写真の下部には標本 ID を示した

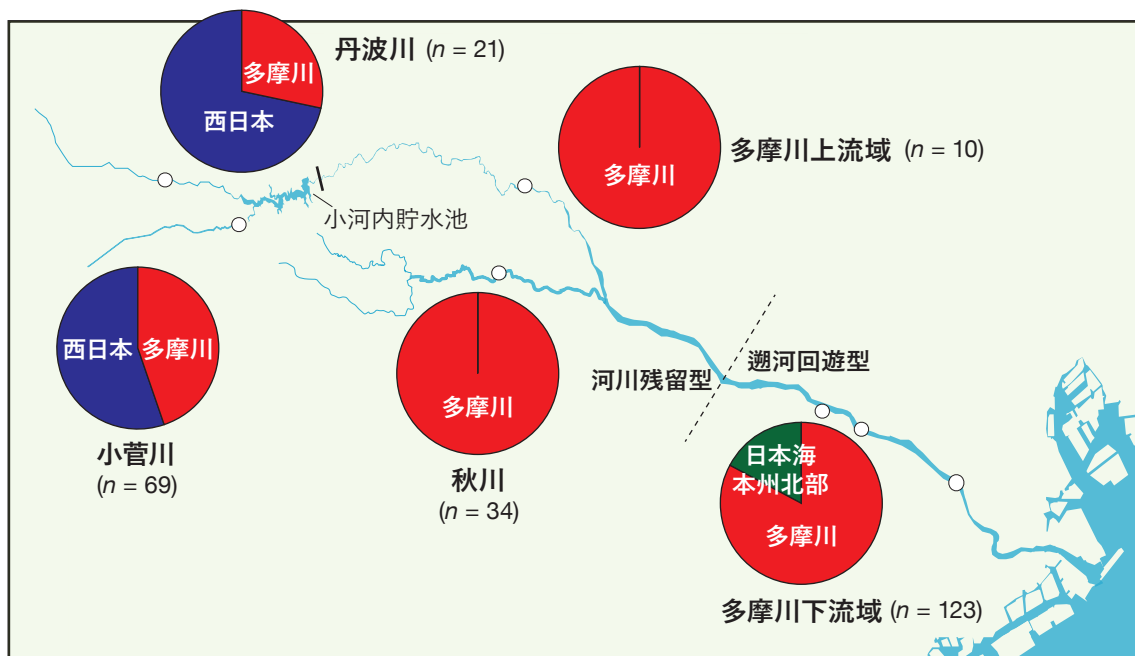


図 6. 多摩川水系に生息するウグイの在来および移入個体群 (比率は推定). ミトコンドリアDNA調節領域により分類されたハプロタイプ群について, Watanabe et al (2018) に従って *cytb* 遺伝子座を解析して各群の由来を調べた.

都市型河川における魚類の遺伝的多様性
(研究助成・学術研究 VOL. 48—NO. 337)

著 者 吉永 龍起
発行日 2019年12月
発行者 公益財団法人 東急財団
〒 150-8511
東京都渋谷区南平台町5番6号
TEL (03) 3477-6301
FAX (03) 3496-2965
<http://foundation.tokyu.co.jp>