

多摩川の遺伝資源：固有の魚類個体群とその生態

2021年

吉永 龍起

共同研究者

井田 齋

奥山 文弥

白鳥 史晃

目次

緒言	1
1. 多摩川水系に生息するウグイ属魚類の生活史多型	4
2. 多摩川水系に生息するサケ科魚類の種組成と遺伝的特性	8
3. 多摩川水系に生息するコイの形態および遺伝的特性	14
4. 多摩川水系に生息するカジカ属の形態および遺伝的特性	17
5. 多摩川水系の底生動物相	19
謝辞	22
引用文献	23
図表	28

緒言

生物の多様性とは、景観、生態系、種、遺伝子の4段階からなる概念である (Noss 1990)。現在、地球上の生物多様性は人間活動の影響により急速に減少しており、絶滅、もしくは危機的な状況に置かれている種が多く存在する。実際、現在の状況は過去に地球上で起こった5度の大量絶滅に匹敵することから、第6の大量絶滅とも呼ばれている (Leakey & Lewin 1995)。

生物の多様性を損失させる最大の要因は造成など人為的な開発により生息域が失われることで、これに次いで外来生物の定着がある (Wilcove *et al.* 1998)。外来生物の移動は人間の活動によるもので、意図的な移植放流に加えて、非意図的に生じることもある。河川から海洋に至るまで外来生物の定着による影響があり、特に淡水域における影響が深刻である (Mills *et al.* 1994)。河川や湖および池など淡水域における魚類の移植は、遊魚や漁業資源の管理および保全対策など様々な目的で行われてきた (Gozlan 2010)。その結果として、被食や生息域を巡る競争を介した生態的な攪乱や (McDowall 2006)、在来個体群や近縁種と交雑することで遺伝的特性が失われたりする (Allendorff *et al.* 2001)、さらに、寄生虫や病気の伝染などもある (Gozlan *et al.* 2005, 2006)。したがって移植は在来および移植される集団の遺伝的および生態的特性を考慮した上で実施すべきであるものの (Canonico *et al.* 2005)、実際には十分な配慮は行われていない。

日本における魚類の移植は明治時代から始まり、戦前までに国外より30種以上も持ち込まれた。ニジマス *Oncorhynchus mykiss* は1877年にアメリカから輸入され、その後も複数回にわたって移植された (丸山ら 1987)。結果的にニジマスは北海道の多数の水系に定着しており (鷹見・青山 1999)、在来のイワナ属 *Salvelinus* やイトウ *Parahucho perryi* の産卵床を攪乱したり、生息場所を競合するなどの問題を生じていることが知られている (Kitano 2004, Morita *et al.* 2004, Nomoto *et al.* 2010)。1905年にヨーロッパやアジア大陸などから移植されたコイ *Cyprinus carpio* も、全国の水系で放流が行われてきた (丸山ら 1987, 松崎 2013)。現在の日本の水域に生息するコイの大部分は移入に由来する系統で構成されており (Mabuchi *et al.* 2008)、在来個体群は

琵琶湖の深層でのみ確認されている（馬淵ら 2010）。2003 年に霞ヶ浦で発生したヘルペスウイルスによるコイの大量斃死は、琵琶湖や多摩川などでも瞬く間に蔓延した（飯田 2005）。さらに、在来個体群の方が耐性が低かったため（伊東・大迫 2006）琵琶湖において死亡した個体はほとんどが日本の在来群であった（馬淵ら 2010）。内水面における重要種のウナギ属魚類に関しても、義務放流を目的としてヨーロッパウナギ *Anguilla anguilla* やアメリカウナギ *A. rostrata* がかつては放流されていた（吉永 2019）。

生物多様性の損失は現実的に日本の河川で進行しており、保全と管理は喫緊の課題である。生物多様性を維持するにあたっては、(1) 生態系の多様性、(2) 種の多様性、および (3) 遺伝的多様性の 3 つのレベルにおける保全が必要である（McNeely et al. 1990）。このうち、遺伝的多様性は変動する環境下における種の存続や適応の基盤を担っており、上位の階層の多様性を支える最も重要な要素である。遺伝的多様性は、同種の個体間において繁殖率、生存率、行動などあらゆる生活史の形質に差異を生み出す（Frankham et al. 2002）。魚類が成長して繁殖するまでの過程において、発育段階や環境の変化に応じて生息水域を移す。特定の季節や生活史段階に対応して定期的に起こる移動は「回遊」と定義される。魚類の回遊は、生活史の最も重要な要素である繁殖と成長が行われる場所を移動する行動である（塚本 2010）。魚類の中には淡水域と海水域の間を往復するものがある（通し回遊）（塚本 1994）。この中には、サケ科魚類 Salmonidae のように産卵のために河川を上る遡河回遊（anadromous）、逆にウナギ属魚類 *Anguilla* に代表される産卵のために海へ下る降河回遊（catadromous）、そしてアユ *Plecoglossus altivelis* のように産卵とは無関係に海と川を行き来する両側回遊（diadromous）が含まれる。さらに、例えばサケ科魚類では同一種内において河川残留型と降海型の回遊多型があり、この決定には複数の要因が関わっている（Quinn & Myers 2004, Rohde et al. 2014）。サケ科魚類の回遊多型は共通の遺伝子プール内に生じる遺伝的な差異によるものではなく、それぞれの個体の成長に依存した表現型可塑性とされている（Dodson et al. 2013）。このように個体群が持つ遺伝的特性が様々な環境要因との相互作用によって生み出された表現型の変異性

こそが真の意味での生物の多様性である。したがって、河川における生物の多様性を維持するためには、地域個体群が有する固有の遺伝的特性および表現型を包括的に把握して管理することが望ましい。

以上の背景のもと、本研究では多摩川の本流から支流を網羅して（図 1-1）、魚類の遺伝的および生態的な特性を明らかにすることを目的とした。まず、(1) 上流域と下流域において遺伝的に異なる個体群により構成されているウグイ属魚類について（Shirotori *et al.* 2020）、成長や回遊といった生活史特性の違いを検討した。続いて、(2) サケ科魚類、(3) コイ、および(4) カジカ属魚類について、遺伝的および形態的な特性を調べた。さらに、(5) 底生動物相の調査により本水系の生態的な特性を明らかにすることを目的とした調査も実施した。

1. 多摩川水系に生息するウグイ属魚類の生活史多型

1-1. 背景と目的

多摩川には、2種・亜種のウグイ属魚類(ウグイ *Tribolodon hakonensis* とマルタ *Tribolodon brandtii maruta*) が生息する。ウグイは、沖縄地方を除く日本全国、東アジアの日本海周辺、および沿海州、サハリンに広く分布するのに対し (Sakai 1995, 天野・酒井 2014, Watanabe et al. 2018), マルタは東京湾から岩手県にかけての太平洋岸で確認されている。ウグイ属魚類はコイ科の中で唯一の降海型の回遊生態を持つ種を含む。興味深いことに、ウグイは降海型と河川残留型の回遊多型を有する一方で、マルタは全てが降海型である。さらに、降海型のウグイが河川へ遡上する時期は地域により異なっており、高緯度域では沿岸域もしくは河川で越冬するのに対し (Sakai 1995, Katano et al. 2010), 低緯度域の個体群は産卵期以外には河川に遡上しない (石崎ら 2009, 2010)。一方、こうしたウグイ属のそれぞれの種内における回遊多型がどのようにして生じるのかは不明なままである。

我々は、2017, 18年に実施した「都市型河川における魚類の遺伝的多様性 (東急財団 研究助成・学術研究 Vol. 48-No. 337)」において、多摩川水系には遺伝的に異なるウグイ属魚類が生息することを明らかにした (図 1-2) (Shirotori et al. 2020)。多摩川の全域を網羅した調査により採集したウグイ属魚類 ($n = 450$) は、ウグイ (57.1%) とマルタ (42.9%) からなっていた。一方、遺伝形質と形態形質による分類が不一致となる標本も認められ (3.7%), 下流域では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。下流域のウグイは遺伝的多様性は極めて低く、多摩川水系の在来個体群と日本海側を中心とした地域に由来する個体群が混在していた。また、上流および源流域で共通したハプロタイプは検出されず、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 (Shirotori et al. 2020)。

多摩川水系において遺伝的に異なるウグイ个体群が生息していることは、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。そこで本章ではウグイ属の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。

1-2. 材料と方法

材料には、Shirotori *et al.* (2020) で採集および種査定を行ったウグイ属魚類の標本を用いた（ウグイ, $n = 305$; マルタ, $n = 193$ ）。解析した標本は、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 測点において、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 測点において得られたものである（図 1-1）。また、2018 年 3–5 月に、多摩川の下流域における計 2 箇所の産卵床で採集したウグイ属の卵も遺伝子解析した ($n = 734$)

まず、全ての標本について標準体長（standard length, SL）、全長（total length, TL）、および体重（body weight, BW）を計測した。また、生殖腺の発達が確認された標本 ($n = 364$) については生殖腺重量（gonadal weight, GW）を測定し、生殖腺体指数（gonad somatic index, GSI）を求めた。

雌の標本の一部については 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。さらに、鱗の輪紋を計数することにより年齢を推定し、年間成長率を求めた ($n = 431$)。続いて、計 8 測点でそれぞれ採集されたウグイ ($n = 41$) とマルタ ($n = 13$) の耳石を微量元素解析に供した。耳石（礫石）を摘出して樹脂に包埋し、表面から中心核までの距離が 2.0–3.0 μm になるまで研磨した。その後、耳石表面の研磨痕を除きながら中心核を露出させた。白金-パラジウムコーティングを施したのちに、波長分散型電子線マイクロアナライザー（EPMA）によりカルシウム（Ca）とストロンチウム（Sr）の濃度を測定した。Ca に対する Sr の濃度比を 1000 倍した値を耳石 Sr:Ca 比として、耳石核から縁辺にかけての値が 5

以上の範囲を海水生活期とした。なお、EPMA分析は白井厚太郎 准教授（東京大学大気海洋研究所）のご厚意によるものである。

1-3. 結果と考察

ウグイの標準体長は 206.1 ± 110.1 mm（平均値 \pm 標準偏差; 範囲, 50–452; $n = 238$ ）、マルタは 367.4 ± 111.8 mm（53–509; $n = 193$ ）で、後者の方が大型であった（図 1-3, 1-4）。一方、マルタとウグイの年齢は 1–12 歳と 1–13 歳であり、大きな差はなかった。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（約 34,000 個）は上流域や源流域のそれら（それぞれ約 2,400 個と 7,000 個）と比べて著しく多かった。さらに、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に分布するウグイ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。

耳石の微量元素解析により、下流域のウグイ個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（図 1-5）。すなわち、多摩川水系の下流域と上流域に広く生息するウグイは、遺伝的な特徴に加えて、生活史も大きく異な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（約 110,000 個）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（約 2 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。さらに、ウグイが最初に降海する体サイズは 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。

解析した卵はウグイ ($n = 23$) とマルタ ($n = 625$) に分類され、それぞれ 2 個と 4 個の調節領域ハプロタイプが検出された。卵の標本から検出されたハプロタイプは、全て成魚の標本から検出されたもの (Shirotori et al. 2020) に含まれていた。解析したほとんどの卵はマルタのものであったものの、3 月中旬はウグイの卵が 11% を占めており、多摩川においてウグイは 3 月から繁殖していることが明らかとなった。マルタについては、大部分 (81%) の成魚が属するハプロタイプの卵が 67% を占めていたものの、5 月中旬において成魚では 8% と稀なタイプのもものがほぼ全てを占めた (90%)。

繁殖期を通してウグイとマルタの卵は同所的に存在したことから、2 種・亜種は同じ場所で産卵することがわかった (図 1-6)。産卵場の水深は 7–40 cm の幅があったものの、種による違いは認められなかった。一方、マルタの種内で見てみると、特定のハプロタイプがより深い場所を選択して産卵していた。以上の結果より、ウグイとマルタは繁殖の期間および場所がほぼ共通していることが明らかとなった。一方、マルタの成魚はウグイのそれらと比べて約 1.2 倍の体サイズを持つことから、それぞれ異なる水深帯で産卵することにより繁殖隔離がなされている可能性がある。しかし多摩川の下流域は水量が少ないため、2 種・亜種はより近い場所で産卵することとなり、交雑が起こりやすくなる可能性がある。したがって、多摩川におけるウグイ属魚類の遺伝的多様性を維持するためには、より複雑な瀬の造成が必要と考えられた。

2. 多摩川水系に生息するサケ科魚類の種組成と遺伝的特性

2-1. 背景と目的

サケ科魚類 Salmonidae は、河川で産卵して海で成長する遡河回遊魚である。一方、河川で一生を過ごす生活史多型もよく知られている。世界中で食資源や遊魚の対象として親しまれており、増養殖や移植も古くから行われてきた。日本において代表的なシロザケ *Oncorhynchus keta* は、江戸時代にはすでに新潟県や山形県の河川で産卵場の保護や捕獲規制などが行われていた。

多摩川におけるサケ科魚類の出現状況をみてもと、1927年から2017年にかけて調査において5種が確認されている(東京都水産試験場 1974, 1975, 1981, 1986, 1988, 1991, 1995a, 1995b, 2003; 東京都島しょ農林水産センター2012, 2013, 2014, 2016, 2018a, 2018b)。最も出現頻度が高いのはヤマメ *Oncorhynchus masou masou* で、1972年からほぼ連続して確認されている。一方、ヤマメと近縁のアマゴ *Oncorhynchus masou ishikawae* は1974年の春から秋に行われた調査において、上流域で1度だけ確認された記録がある(東京都水産試験場 1975)。イワナ *Salvelinus leucomaenis* は1994年以降は継続的に生息が確認されている。ニジマス *Oncorhynchus mykiss* は1970年代に確認された以降はしばらく出現しなかったものの、2000年代からは連続して出現している。ブラウントラウト *Salmo trutta* は2001年の調査においてのみ確認された。以上の5種・亜種のうち、ニジマスとブラウントラウトはいずれも北米やヨーロッパからの移入種であり、人為的に放流されたものである。すなわち、現在の多摩川において在来個体群の可能性のあるサケ科魚類は主にヤマメとアマゴであるが、これらの分類には問題が残されている。

ヤマメとアマゴはサクラマス類似種群に属し、他にビワマス *Oncorhynchus masou* subsp.とタイワンマス *Oncorhynchus masou formosanus* を加えた計4亜種からなる(細谷 2013)。体側に朱点が発現するものはアマゴ *O. m. ishikawae*、ないものはヤマメ *O. m. masou* とされてきた(大島 1957)。アマゴは神奈川県以西の本州太平洋岸、四国全域、および九州の瀬戸内海流入河川に自然分布し、ヤマメはアマゴが生息しない北海道から九州に至る広い範囲に分布する(大島、

1957)。また、ビワマスは琵琶湖のみ、台湾マスは台湾の北部の大甲溪にそれぞれ生息することが知られている (Iwatsuki et al. 2019)。一方、サクラマス類似種群は分類的位置付けの合意が得られていない状況にあり、4 亜種の独立性や地理的な遺伝系統の特徴は明らかとなっていない (Iwatsuki et al. 2019)。

Iwatsuki et al. (2019) は、サクラマス類似種群 4 亜種の生息域全体を網羅してミトコンドリア DNA のチトクローム *b* 遺伝子座の全長配列 (1141 bp) を解析し、6 つの遺伝的に分化したグループが存在することを明らかにした。そこで本章では、多摩川水系に生息するサクラマス類似種群を含むサケ科魚類について遺伝的な特性を明らかにして、在来もしくは移入個体群の判別を行うことを目的とした。

2-2. 材料と方法

2-2-1. 採集調査

多摩川水系の峰谷川、日原川とその源流域 (唐松谷)、秋川支流の北秋川 (檜原村)、および養沢 (あきる野市) の計 5 測点において、釣りによる採集調査を行った (図 1-1)。その結果、イワナ ($n = 22$) およびサクラマス類似種群 ($n = 26$) を採集できた。採集数の内訳は、峰谷川 (サクラマス類似種群, $n = 14$)、日原川 (イワナ, $n = 10$; サクラマス類似種群, $n = 8$)、日原川源流域 (イワナ, $n = 12$)、北秋川 (サクラマス類似種群, $n = 1$)、養沢 (サクラマス類似種群, $n = 3$) であった。

採集した標本は、調査現場もしくは研究室において標準体長を計測した。また、鱗を観察して年齢を査定した。

2-2-2. 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 (Shirotori et al. 2016; Tanaka et al. 2016)。少量の筋肉片を 100 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。

遺伝子解析の対象領域は Iwatsuki *et al.* (2019) に準じてシトクロム b (cytb) 遺伝子座として、PCR により部分塩基配列 (580 bp) を増幅した。イワナの標本には LI5285 (5'-CCCTAA CCC GVTTCCTTYG C-3') および HI5915 (5'-ACCTCC GAT CTY CGG ATT ACA AGA C-3')、ヤマメの標本には cyto-F (5'-RAC ACG ATTTT CGC CTTTC-3') および HI5915 (5'-ACCTCC GAT CTY CGG ATT ACA AGA C-3') のプライマセットをそれぞれ使用した。

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 μ L にした。反応には、サーマルサイクラ (Model TP600 PCR, Takara) を用いた。98 $^{\circ}$ C で 2 分間の加熱後、熱変性を 98 $^{\circ}$ C で 10 秒、アニーリングを 60 $^{\circ}$ C で 30 秒、伸長反応を 68 $^{\circ}$ C で 60 秒を 40 回繰り返し、68 $^{\circ}$ 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 μ L の PCR 反応液に 0.2 μ L の ExoSAP-IT (Fisher Scientific) を加え、37 $^{\circ}$ C で 30 分、80 $^{\circ}$ 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 μ L の 5 \times ABI buffer、0.25 μ L の BigDye Terminator V3.1 Cycle Sequencing Kit (Fisher Scientific)、0.25 μ M センスプライマ、および精製した 1 μ L の PCR 反応液を加えて、滅菌水で総量を 10 μ L にした。反応は、96 $^{\circ}$ C で 2 分間加熱した後、熱変性を 96 $^{\circ}$ C で 10 秒、アニーリングを 50 $^{\circ}$ C で 5 秒、伸長反応を 60 $^{\circ}$ 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 μ L 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。配列解析ソフト geneious prime (Biomatters) で塩基配列のエラーを修正した後に、配列をアライメントしてハプロタイプを分類した。

2-3. 結果と考察

2-3-1. 体長と年齢

解析したサクラマス類似種群の標本 ($n = 26$) は、いずれも側線に朱点は認められなかった。サクラマス類似種群の標本の標準体長は 137.2 ± 34.1 mm (平均値 \pm 標準偏差; 範囲, 88–199; $n = 26$) であった。標準体長を採集地点ごとに見てみると、峰谷川では 126.9 ± 30.4 mm (88–177; $n = 14$)、日原川では 156.7 ± 29.7 mm (101–188; $n = 7$)、養沢では 199 mm ($n = 1$)、北秋川では 119.3 ± 17.7 mm (103–144; $n=3$) であった (表 2-1)。標本の年齢は 0–3 歳であった (1.5 ± 0.7 歳; $n=24$)。年齢を採集地点ごとに見てみると、峰谷川では 1.3 ± 0.6 歳 (0–2; $n = 13$)、日原川では 1.7 ± 0.9 歳 (0–3; $n = 7$)、養沢では 2 歳 ($n = 1$)、北秋川では 1.3 ± 0.5 歳 (1–2; $n=3$) であった。

イワナの標本の標準体長は 180.6 ± 34.2 mm (122–268; $n = 22$) であった。採集地点ごとに分けると、唐松谷では 175.3 ± 30.5 mm (122–243; $n = 12$)、日原川では 187 ± 37.2 mm (138–268; $n = 10$) であった (表 2-1)。標本の年齢は 0–3 歳であり (2.0 ± 0.8 歳; $n=13$)、唐松谷では 1.7 ± 0.5 歳 (1–2; $n=3$)、日原川では 2.1 ± 0.8 歳 (1–3; $n = 10$) であった。

2-3-2. サクラマス類似種群の遺伝的特性

多摩川水系のサクラマス類似種群 ($n=26$) からは、計 3 つの *cytb* ハプロタイプ (TAMYI-3; それぞれ $n=15, 10, 1$) が検出された (表 2-1)。これらを Iwatsuki *et al.* (2019) が明らかにした *cytb* ハプロタイプと比較してみると、本研究において最も優占して出現した TAMYI ハプロタイプは、グループ A (A2, A3)、グループ B (B1)、グループ C (C1, C2, C4, C6) の配列と完全

に一致した。一方、TAMY2 ハプロタイプはグループ C (C8) のみと完全な一致が認められた。C8 ハプロタイプは多摩川から検出されているハプロタイプであることから (Iwatsuki et al. 2019), TAMY2 ハプロタイプは多摩川の在来個体群の遺伝子型と考えられた (表 2-1)。TAMY3 ハプロタイプは Iwatsuki et al. (2019) が報告したハプロタイプと完全に一致するものはなかったが、ユーラシア大陸東部、サハリン、北海道、青森県から検出されたハプロタイプ (Yamamoto et al. 2020) と一致することが明らかとなった。本章で解析したサクラマス類似種群の標本群において、また、多摩川水系のヤマメからはこのグループであるグループ D (九州のみで見られるヤマメ) やグループ E (典型的なアマゴ)、グループ F (ビワマス) と一致するものは検出されなかった。

今回の調査で得られた結果において、多摩川に在来の遺伝子型として TAMY2 を確認することができた (表 2-1)。サクラマス類似種群には 6 つの異なる遺伝グループがあり、これまで認識された 4 亜種は独立した単系統として形成した亜種ではない (Iwatsuki et al.; 2019)。4 亜種は厳密な繁殖隔離が存在する独立した集団ではなく、交雑や戻し交雑などを繰り返した後に生じた 6 つのグループからなり、各地域に特徴的な系統が生き残ったものと考えられている (Iwatsuki et al. 2019)。

本研究において最も高い頻度で見られた TAMY1 ハプロタイプは、Iwatsuki et al. (2019) が報告した複数のグループと一致し、これらには側線に朱点のあるアマゴとないヤマメのいずれもが含まれている。また、完全一致したグループ (A3) には台湾に生息するタイワンマスも含まれる (Iwatsuki et al. 2019)。本研究では部分塩基配列を解析したため、今後は全長配列の情報を加えることで、TAMY1 ハプロタイプの実態が明らかになるものと考えられる。一方、TAMY2 ハプロタイプは多摩川に在来の個体群のものである可能性が高く、このタイプを指標としてより多摩川水系の広い範囲を調査することにより、在来個体群の生息状況が明らかになるものと期待される。

2-3-3. イワナの遺伝的特性

多摩川水系のイワナの標本群 ($n=22$) から検出された *cytb* ハプロタイプは 1 つだけであった (IWA1; $n=21$) (表 2-1)。TAMII ハプロタイプは、利根川水系の上流域において放流履歴のない支流に生息する個体群から検出されたハプロタイプ (Kubota *et al.* 2007) と完全に一致した。一方、このタイプは東日本の複数の孵化場 (茨城県、栃木県、福島県、岩手県) で蓄養された個体群からも検出されていることから (Kubota *et al.* 2007)、IWA1 ハプロタイプが多摩川水系の在来個体群のものかどうかについて直接的な証拠は得られなかった。一方で、多摩川水系のイワナ個体群は全て同一のハプロタイプグループに属したことから、遺伝的な多様性は極めて低いことが明らかとなった (表 2-1)。今後、サクラマス類似種群と同様にイワナにおいても分布域を網羅した遺伝的な特性の調査が行われることで、イワナの地域的特徴が明らかになるものと考えられる。

3. 多摩川水系に生息するコイの形態および遺伝的特性

3-1. 背景と目的

コイ *Cyprinus carpio* はコイ科コイ属の淡水魚で、東欧から東アジアにかけて広い範囲に分布している。かつて、日本の河川に生息するコイはもっぱら中国大陸からの移入個体群とされてきた。一方、馬淵らの一連の研究により (Mabuchi 2016; Mabuchi et al. 2005, 2008; 馬淵ら 2010), 日本の淡水域には移入個体群と在来個体群が存在し、両者は形態的および遺伝的に判別できることが明らかとなってきた。淡水生態系の遺伝的多様性を維持していくためには、各地域に固有の個体群を対象とした保全が重要である。そこで本章は、多摩川に生息するコイの形態的および遺伝的な特性を調べることで、在来の個体群が残されているかどうかを検証することを目的とした。

3-2. 材料と方法

2020年9月から12月にかけて、多摩川水系の計5地点において釣りによるコイの採集調査を実施した(新丸子橋, 登戸, 中之島, 南多摩, 奥多摩湖)(図1-1)。食パンを餌として釣りにより採集した。調査地点で写真を撮影し、標準体長, 全長, 体重の計測, および5-6枚の鱗と筋肉組織を採集した後に放流した。

記録した写真から体高や吻長, および側線鱗数など計6形質を測定した。また, 鱗の輪紋を計数することにより年齢を査定した。続いて, ミトコンドリアDNAの調節領域の部分塩基配列を決定した。DNAの抽出や塩基配列の解析方法は第2章に準じ, L15927-Thr(5'-AGA GCG TCG GTC TTG TAA KCC G-3')とH690-12S(5'-GCG GAG GCT TGC ATG TGT A-3')をプライマに用いたPCRにより増幅した(約700 bp)。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63°Cで30秒, 伸長反応を68°Cで60秒を35回繰り返し, 68°Cで7分間の最終伸長反応を行った。

3-3. 結果と考察

調査を実施した計 5 測点のうち、3 測点（新丸子橋、登戸、中之島）においてコイを採集できた（図 1-1, 3-1）。南多摩では魚影は確認できたものの採集できなかった。また、奥多摩湖では魚影を確認することもできなかった。南多摩に生息する個体群は釣り針のついた食パンだけに食い付かず、奥多摩湖は調査時期が 12 月で水温が低下していたため遊泳個体がいなかったものと考えられた。

解析した標本の標準体長は、 593.9 ± 56.4 mm（平均値 \pm 標準偏差; 範囲, 500–680; $n = 15$ ）であった（図 3-2）。また、体重は 2514.5 ± 867.9 g（560–4,390; $n = 13$ ）であった。2 個体については重量計の上限を超えたため測定できなかったが、いずれも 3,000 g 以上であった。鱗には再生輪が多く正確な齢査定はできなかったものの、解析した全ての個体は 4 歳以上と推定され、最高齢の個体は 20 歳を超えていると考えられた（図 3-1）。

体高、吻長、体重をそれぞれ標準体長で基準化して比較したところ、体高の違いにより 4 群に分けることができた（図 3-3）。ただし、体高が最も低かった標本（ $n = 1$ ）は口部に形態異常があり、摂餌能力を欠くと考えられたため解析からは除外した。結果的に、体高の違いにより、High (H) 群、Middle (M 群)、Low (L) 群に分類した。

続いて、遺伝情報に基づいて分類したところ、4 群に分かれた(多摩川 A–D 群; $n = 3, 1, 1, 10$; 図 3-4)。本研究でコイを採集できた 4 測点において、測点ごとに固有の遺伝子型が出現することはなく、最も個体数が多かった多摩川-D 群は全ての測点で検出された（図 3-5）。

多摩川のコイで検出された 4 群の塩基配列をデータベースに登録されたコイの配列と比較したところ、いずれも完全に一致する配列が認められた（図 3-6）。うち、多摩川-C 群（ $n = 1$ ）は、日本原産の遺伝子型に一致した（AP009047）。一方、残りの 3 群はいずれも移入型であった。多摩川-A 群（ $n = 3$ ）は n103 タイプ（el 型; AP017363）と一致し、他にドイツ（German mirror carp; KP993139）とハンガリー（KJ511883）に由来するものと近いことが分かった（fl 型）。多摩川-B 群（ $n = 3$ ）は、中国の温州（JX188253）や珠江（KP993137）の標本と一致した（bl 型）。

また、本研究において最も出現数の多かった多摩川-D 群 ($n = 10$) は、n105 (AP017364) であった (CI 型)。すなわち、本研究で解析した 15 個体の標本は、1 個体のみが日本原産の遺伝子型を持っており、その他の 14 個体はいずれも中国もしくはヨーロッパに由来するものであった。

日本の在来個体群の形態的特徴として、大陸由来の個体群よりも体高が相対的に低いことが知られている。一方、遺伝情報により日本の在来個体群と判定した標本の体高は中程度の M 群であった (図 3-3)。また、大陸由来の CI 型と判定した多摩川-D 群には、体高の比率の異なる 3 群が混在していた。側線鱗数は日本の在来個体群の方が少ないとされているものの、遺伝的に在来と判定された標本は、解析した中で最大数の鱗を有していた。さらに、前頭部の角度は標本により大きな違いが認められたため、これを指標として分類した場合も、遺伝情報に基づいて分類した群との対応は認められなかった。すなわち、本研究で解析した標本には遺伝的に日本在来と判定される標本が含まれていたものの、形態的な特徴とは一致しないことが明らかとなった (図 3-3, 3-6)。この理由として、日本の在来個体群と大陸からの移入群の間で頻繁に交雑が起こっていることが考えられた。今後、より網羅的に調査することで、多摩川水系に生息するコイの遺伝的および形態的な特性が明らかになるものと期待される。

4. 多摩川水系に生息するカジカ属の形態および遺伝的特性

4-1. 背景と目的

カジカ属 *Cottus* は、スズキ目（カサゴ目）カジカ科に属する淡水魚である。日本の全域に分布し、大卵と小卵を産む地域個体群により構成される興味深い分類群である。一方、河川改修により生息適地が減少したことにより、カジカ類の保全の重要度が高まっている。そこで本章では、多摩川水系に生息するカジカ属の遺伝的・形態的な特徴を明らかにすることで、保全のための基礎的な情報を得ることを目的とした。

4-2. 背景と目的

2020年9月から12月にかけて、多摩川の計8地点（河口から50.7–83 kmの範囲）においてキックネット法によるカジカ属の採集調査を実施した（図1-1）。得られた標本は調査地点でエタノール固定した。まず、ミトコンドリアDNAのCOI遺伝子座の塩基配列を決定した。DNAの抽出や塩基配列の解析方法は第2章に準じ、FishFI（5′-TCA ACC AAC CAC AAA GAC ATT GGC AC-3′）とFishRI（5′-TAG ACT TCT GGG TGG CCA AAG AAT CA-3′）をプライマに用いたPCRにより増幅した（約600 bp）。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66°Cで30秒、伸長反応を68°Cで60秒を35回繰り返し、68°Cで7分間の最終伸長反応を行った。

続いて、標準体長、全長、体重、胸鰭条数、臀鰭条数、背鰭条数の計6形質を測定した。また、生殖腺を観察して性別を調べ、その重量から生殖腺指数（GSI）を算出した。

4-3. 結果と考察

調査を実施した計8測点のうち、4測点においてカジカ属の標本を採集できた（ $n = 89$ ）。解析した標本の標準体長は、 50.3 ± 16.8 mm（平均値 \pm 標準偏差；範囲, 27–91; $n = 89$ ）、体重は 3.4 ± 3.7 g（0.2–18.4; $n = 89$ ）であった。

4測点での採集数を下流側から見ると、それぞれ25個体(多摩川中央公園;河口から50.7 km; 測点5), 16個体(釜の淵公園;60.1 km; 測点6), 40個体(川井堰;73.4 km; 測点7), および8個体(日原川;83 km; 測点8), となった(図4-1a)。4測点で採集された標本の標準体長は大きく3群に分けられ、小型群[39.2 mm (28–68; 川井堰)と41.8 mm (27–62; 釜の淵公園)], 中型群[57.1 mm (48–71; 日原川)], 大型群[71.4 mm (49–91; 多摩川中央公園)]となった。

遺伝的な特性を比較したところ、*Cottus pollux* (カジカ大卵型)と95.8–99.3%の塩基同一率を示した(596 bp)(図4-2)。一方、琵琶湖産の*C. pollux*の5つの登録配列とは一致せず、多摩川に生息するカジカが移入個体群であることを示す証拠はなかった。形態の分類形質として有効とされる胸鰭条数は13本(63%), 14本(34%), 12本(3%)となり、関東以北の個体群の特徴と一致した(図4-1b)。

解析した全標本の性別はメス($n = 46; 52\%$)とオス($n = 32; 35\%$)であり、標準体長が49 mm以下の11個体(13%)は不明であった(図4-3a)。雌雄比を測点ごとに比べてみると、釜の淵公園と川井堰ではメスが2/3を占めたのに対し、日原川では逆にオスが62%であり、多摩川中央公園では等しく出現した(図4-3a)。カジカ属は、メスの方が小型で成熟することが知られている。川井堰と日原川の間で雌雄比が異なったことの理由として、遊泳力が劣るメスは増水時に下流部に流されている可能性が考えられた。標準体長が64–91 mmの個体($n = 15$)について生殖腺の発達が認められ、メスとオスでそれぞれ3.0–4.9 ($n = 11$)と3.2–4.7 ($n = 4$)であった(図4-3a)。カジカ大卵型の繁殖期におけるGSIは報告例がないものの、本研究で解析した標本の卵径は1 mmにも満たなかったことから未成熟と判定された。今後、より網羅的に採集調査を実施することで、多摩川に生息するカジカの生態的特性が明らかになるとともに、有効な保全策の立案につながるものと期待される。

5. 多摩川水系の底生動物相

5-1. 背景と目的

多摩川の全域を網羅したウグイ属の採集調査により、本属魚類が生息しない場所が存在することも明らかとなった (Shirotori et al. 2020)。この原因として浄化施設からの排水が生物の生息に何らかの負の影響を及ぼしている可能性が示唆されている。河川の環境を知るための指標として、水生昆虫などの底生動物相がある。卓越する分類群の違いにより水質は大きく4つに区分され、生息環境としての適性が評価される。そこで本研究は、多摩川水系においてウグイ属が生息場として利用する環境の違いを、出現した底生動物のスコア化 (Average Score per Taxon 法) により検討することを目的とした。さらに、形態形質では科 (class) のレベルでの同定にとどまるものの、遺伝情報に基づいて種 (species) レベルでの同定することで、より詳細な比較を検討することも試みた。

5-2. 材料と方法

2020年9月から12月にかけて、多摩川の計8地点において底生動物の採集調査を実施した (図 1-1)。植生のある地点をたも網で掻き分けて標本を採集した。標本はエタノール固定して、「神奈川県版 河川生物の絵解き検索 (神奈川県 2020)」に基づいて形態形質により同定した。

続いて、ミトコンドリア DNA の 16S リボゾームおよび COI 遺伝子座の部分塩基配列を決定し、種レベルで同定した。DNA の抽出や塩基配列の解析方法は前章に準じ、LCO1490 (5'-GGT CAA CAA ATC ATA AAG ATATTG G-3') と HCO (5'-TAA ACTTCA GGGTGA CCA AAA AAT C-3') をプライマに用いた PCR により増幅した (約 650 bp)。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 55°C で 30 秒、伸長反応を 68°C で 60 秒を 35 回繰り返す。68°C で 7 分間の最終伸長反応を行った。

6-3. 結果と考察

採集した計 222 個体を形態形質に基づいて分類したところ、14 目 29 科からなっていた (図 5-1)。多摩川水系の各測点で出現した科の数によりスコア化したところ平均値は 5.846 (範囲, 4.800–8.222) となり、上流域の測点ほど高くなる傾向が認められた。一方、上流域の川井堰 (河口から 70 km) のスコア (4.800) は下流域のそれら (約 5.5) と同程度に低かった。この理由は、川井堰ではスコア値が 8–9 と高いヒラタカゲロウ科やカワゲラ科が採集されたものの、同時にスコア値のないハリガネムシ科も含まれたため、平均値が低くなったためである。

底生動物の出現頻度を見てみると、サナエトンボ科 Gomphidae は 5 測点、シマトビケラ科 Hydropsychidae、ヒゲナガカワトビケラ科 Stenopsychidae、ヒラタカゲロウ科 Heptageniidae はそれぞれ 4 測点で確認された (図 5-1)。一方、16 科については単一の測点のみで確認された。このうち、丸子橋 (13.3 km) においては昆虫類が 3 科、甲殻類が 4 科と最も多くの分類群が出現した。また、登戸 (22.4 km) においては計 3 科が認められた。一方、その他の 4 測点では 2 科以下であった。出現した科数の多い 2 測点はウグイ属が生息域として利用していた場所であり (Shirotori et al. 2020)、より複雑な食物連鎖が形成されることで魚類の良好な生息環境となっているものと推測された (図 1-2, 5-1)。

続いて、5 測点で共通して出現したサナエトンボ科の標本 ($n = 14$) について、16S と COI 遺伝子座の塩基配列を比較した。その結果、ダビドサナエ *Davidius nanus*、クロサナエ *D. fujiana*、オナガサナエ *Onychogomphus viridicostus*、ミヤマサナエ *Anisogomphus maacki*、およびコオニヤンマ *Sieboldius albardae* の計 4 属 5 種に同定された (図 5-1)。興味深いことに、本研究で調べた 8 測点の中で平均スコア値が最低であった川井堰ではダビドサナエとクロサナエの 2 種が出現し、逆に最高値を示した釜の淵公園ではダビドサナエのみであった。また、平均スコア値が約 5.5 と低かった丸子橋と南多摩 (中流) においてもそれぞれ 2 種が出現した。ダビドサナエが検出された場所は、ウグイ属の生息域と一致する傾向が認められた (図 1-2, 5-1)。したが

って、今後より網羅的な調査を行ってこれらの生物間の関係を明らかにすることで、淡水生態系の保全に寄与するものと考えられる。

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 東急財団に深く感謝申し上げます。耳石解析では、白井厚太郎准教授と草葉陽子技術補佐員（東京大学大気海洋研究所）ならびに篠田 章准教授（東京医科大学）にご指導いただきました。また、卵径の解析は阿見彌典子講師（北里大学海洋生命科学部）に技術指導をいただきました。

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：小林勇斗氏，長屋有咲氏，三宅航太郎氏，井上聖紹氏，賀川雄一郎氏，菅原沙知氏，原子大蔵氏（北里大学海洋生命科学部）

引用文献

- Allendorf FW, Leary RF, Spruell P, Wenburg JK (2001) The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends Ecol. Evol.* 16:13–622
- 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. *J. Nat. Fish. Univ.* 63, 17–32
- Canonico GC, Arthington A, McCrary JK, Thieme ML (2005) The effects of introduced tilapias on native biodiversity. *Aquat. Conserv.* 15:463–483
- Dodson JJ, Aubin-Horth N, Theriault V, Paez DJ (2013) The evolutionary ecology of alternative migratory tactics in salmonid fishes. *Biol. Rev.* 88:602–625
- Frankham R, Ballou JD, Briscoe DA (2002) Introduction to conservation genetics. Cambridge University Press, Cambridge
- Gozlan RE (2010) The cost of non-native aquatic species introductions in Spain: fact or fiction? *Aquat. Invas.* 5:231–238
- Gozlan RE, St-Hilaire S, Feist SW, Martin P, Kent ML (2005) Biodiversity: disease threat to European fish. *Nature* 435:1046
- Gozlan RE, Peeler EJ, Longshaw M, St-Hilaire S, Feist SW (2006) Effect of microbial pathogens on the diversity of aquatic populations, notably in Europe. *Microbes Infect.* 8:1358–1364
- 細谷和海 (2013) 94 サケ科 Salmonidae. 中坊徹次編, 日本産魚類検索全種の同定 第三版. 東海大学出版会, 秦野, pp. 362–368, 1833–1835
- 飯田貴次 (2005) コイヘルペスウイルス病. 日本水産学会誌 71:623–635
- 石崎大介, 大竹二雄, 佐藤達也, 淀 太我, 吉岡 基, 柏木正章 (2009) 耳石微量元素分析を用いた三重県加茂川におけるウグイ回遊履歴の推定. 日本水産学会誌 75:419–424
- 石崎大介, 淀 太我, 吉岡 基 (2010) 三重県加茂川におけるウグイの降海時期と降海時の体長. 日本水産学会誌 76:920–925
- 伊東尚史, 大迫典久 (2006) 野生型及び飼育型コイのコイヘルペスウイルスに対する感受性の比較. 農林水産研究情報総合案内
- www.affrc.go.jp/ja/research/seika/data_suisan/h18/nria/nria012

Iwatsuki Y, Ineno T, Tanaka F, Tanaka K (2019) The southernmost population of *Onchorhynchus masou masou* from Kyushu Island, Japan and gross genetic structure of the *O. masou* complex from the northwestern Pacific. In *Proceedings of International Symposium on the 100th Anniversary of the discovery of Formosa landlocked salmon Bull Natl Taiwan Museum. National Taiwan Museum*:101–119

神奈川県 (2020) 神奈川県版 河川生物の絵解き検索

<https://www.pref.kanagawa.jp/docs/b4f/suigen/manual.html>

Katano O, Nakamura T, Abe S, Baba Y (2010) Population density growth and migration via the sea to different streams of Japanese dace *Tribolodon hakonensis* in lower reaches of small streams. *Ichthyol. Res.* 57:1–9

Kitano S (2004) Ecological impacts of rainbow, brown and brook trout in Japanese inland waters. *Glob. Environ. Res.* 8:41–50

Kubota H, Doi T, Yamamoto S, Watanabe S (2007) Genetic identification of native populations of fluvial white-spotted charr *Salvelinus leucomaenis* in the upper Tone River drainage. *Fish. Sci.* 73:270–284

Leakey R, Lewin R (1995) *The sixth extinction: biodiversity and its survival*. Weidenfeld & Nicolson, London

Mabuchi K (2016) Complete mitochondrial genomes of five introduced strains of common carp (*Cyprinus carpio*) in Japan with 29 diagnostic SNPs distinguishable by restriction enzyme analysis. *Mitochondrial DNA Part B* 1:261–263

Mabuchi K, Senou H, Suzuki T, Nishida M (2005) Discovery of an ancient lineage of *Cyprinus carpio* from Lake Biwa, central Japan, based on mtDNA sequence data, with reference to possible multiple origins of koi. *J. Fish Biol.* 66:1516–1528

Mabuchi K, Senou H, Nishida M (2008) Mitochondrial DNA analysis reveals cryptic large-scale invasion of non-native genotypes of common carp (*Cyprinus carpio*) in Japan. *Mol. Ecol.* 17:796–809

馬淵浩司, 瀬能 宏, 武島弘彦, 中井克樹, 西田 睦 (2010) 琵琶湖におけるコイの日本在来 mtDNA ハプロタイプの分布. *魚類学雑誌* 57:1–12

丸山為蔵, 藤井一則, 木島利通, 前田弘也 (1987) 外国産新魚種の導入経過. 水産庁研究部資源課・水産庁養殖研究所, 東京 1–157

松崎慎一郎 (2013) 湖沼におけるコイの水質や生物群集に与える生態学的影響. 見えない脅威 “国内外来魚” どう守る地域の生物多様性. 日本魚類学会自然保護委員会編, 東海大学出版会, 秦野, pp 39–50

- McDowall RM (2006) Crying wolf, crying foul, or crying shame: alien salmonids and a biodiversity crisis in the southern cool-temperate galaxioid fishes? *Rev. Fish Biol. Fish.* 16:233–422
- McNeely JA, Miller KR, Reid WV, Timothy WB (1990) *Conserving the World's Biological Diversity*. IUCN, World Resources Institute, Conservation International, WWF-US and the World Bank, Washington
- Mills EL, Leach JH, Carlton JT, Secor CL (1994) Exotic species and the integrity of the Great Lakes. *Bio. Science* 44:666–76
- Morita K, Tsuboi J, Matsuda H (2004) The impact of exotic trout on native charr in a Japanese stream. *J. Appl. Ecol.* 41:962–972
- Nomoto K, Omiya H, Sugimoto T, Akiba K, Edo K, Higashi S (2010) Potential negative impacts of introduced rainbow trout on endangered Sakhalin taimen through redd disturbance in an agricultural stream, eastern Hokkaido. *Ecol. Freshw. Fish.* 19:116–126
- Noss RF (1990) Indicators for monitoring biodiversity a hierarchical approach. *Conserv. Biol.* 4:355–364
- 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
- Quinn TP, Myers KW (2004) Anadromy and the marine migrations of Pacific salmon and trout: Rounsefell revisited. *Rev. Fish Biol. Fish.* 14:421–442
- Rohde J, Fresh KL, Quinn TP (2014) Factors affecting partial migration in Puget sound Coho salmon. *N. Am. J. Fish. Manage.* 34:559–570
- Sakai H (1995) Life-histories and genetic divergence in three species of *Tribolodon* (Cyprinidae). *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 42:1–98
- Shirotori F, Ishikawa T, Tanaka C, Aoyama J, Shinoda A, Yambot AV, Yoshinaga T (2016) Species composition of anguillid glass eels recruited at southern Mindanao Island, the Philippines. *Fish. Sci.* 82:915–922
- Shirotori F, Okuyama F, Ida H, Aoyama J, Yoshinaga T (2020) Native and introduced Far Eastern daces, genus *Tribolodon*, in the Tama River system, Japan, inferred from mitochondrial DNA analysis. *Fish. Sci.* 86:473–485
- 鷹見達也, 青山智哉 (1999) 北海道におけるニジマスおよびブラウントラウトの分布. *野生生物保護* 4:41–48
- Tanaka C, Aoki R, Ida H, Aoyama J, Takeya Y, Inada M, Uzaki N, Yoshinaga T (2016) Molecular genetic identification of Japanese sand lances using mitochondrial DNA cytochrome c oxidase subunit I restriction fragment length polymorphisms. *Fish. Sci.* 82:887–895

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
- 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
- 塚本勝巳 (1994) 通し回遊の起源と回遊メカニズム. 後藤晃, 塚本勝巳, 前川光司 編. 川と海を回遊する淡水魚-生活史と進化. 東海大学出版会, 東京 pp 2-17
- 塚本勝巳 (2010) 回遊. 塚本勝巳 編 魚類生態学の基礎. 恒星社厚生閣, 東京 pp 57-72
- Watanabe K, Sakai H, Sanada T, Nishida M (2018) Comparative phylogeography of diadromous and freshwater daces of the genus *Tribolodon* (Cyprinidae). *Ichthyol. Res.* 65:383-397
- Wilcove DS, Rothstein D, Dubow J, Phillips A, Losos E (1998) Quantifying threats to imperiled species in the United States. *Bioscience* 48:607-615
- Yamamoto S, Morita K, Kikko T, Kawamura K, Sato S, Gwo J-C (2020) Phylogeography of a salmonid fish, masu salmon *Oncorhynchus masou* subspecies-complex, with disjunct distributions across the temperate northern Pacific. *Freshw. Biol.* 65:698-715
- 吉永龍起 (2019). 外来種. 塚本勝巳 編. ウナギの科学. 朝倉書店, 東京 pp146-149

図表

表 2-1 本研究で解析したサケ科魚類の標本

図 1-1 本研究で解析した標本の採集地点

図 1-2 多摩川に生息するウグイの遺伝的特性

図 1-3 本研究で解析したウグイの標準体長（全個体，成熟個体）

図 1-4 本研究で解析したマルタの標準体長（全標本，雌雄別）

図 1-5 ウグイおよびマルタの耳石の Sr/Ca 比の変動

図 1-6 多摩川の下流域におけるウグイとマルタの卵の分布

図 3-1 採集したコイの標本

図 3-2 本研究で解析したコイの標本の標準体長と体重

図 3-3 標準体長と体高の相関図

図 3-4 ミトコンドリア DNA 調節領域の部分塩基配列

図 3-5 調節領域の塩基配列に基づく分子系統樹（近隣結合法）

図 3-6 多摩川に生息するコイの 4 タイプの遺伝子型，およびデータベースに登録された塩基配列に基づく分子系統樹（近隣結合法）

図 4-1 本研究で解析したカジカ属魚類の標準体長と胸鰭条数の頻度分布

図 4-2 ミトコンドリア DNA 調節領域の部分塩基配列

図 4-3 本研究で解析したカジカ属魚類の性比と生殖腺重量および 2 測点における雌雄ごとの標準体長

図 5-1 本研究で魚類標本を採集した各地点で出現した底生動物，および出現科数から求めた平均スコア値

表 2-1. 本研究で解析したサケ科魚類の標本

標本 ID	採集		形態	標準体長 (mm)	体重 (g)	年齢	ハプロタイプ
	日付	河川 地点					
19SLM-07-001	190723	日原川 唐松谷	イワナ	173.0	115.0	N/A	N/A
19SLM-07-002	190723	日原川 唐松谷	イワナ	182.0	87.0	N/A	IWA1
19SLM-07-003	190723	日原川 唐松谷	イワナ	147.0	54.0	N/A	IWA1
19SLM-07-004	190723	日原川 唐松谷	イワナ	122.0	28.0	N/A	IWA1
19SLM-07-005	190723	日原川 唐松谷	イワナ	142.0	43.0	N/A	IWA1
19SLM-07-006	190723	日原川 唐松谷	イワナ	204.0	129.0	N/A	IWA1
19SLM-07-007	190723	日原川 唐松谷	イワナ	190.0	92.0	2+	IWA1
19SLM-07-008	190723	日原川 唐松谷	イワナ	190.0	113.5	N/A	IWA1
19SLM-07-009	190723	日原川 唐松谷	イワナ	172.0	84.5	1+	IWA1
19SLM-07-010	190723	日原川 唐松谷	イワナ	155.0	64.0	2+	IWA1
19SLM-07-011	190723	日原川 唐松谷	イワナ	184.0	91.5	N/A	IWA1
19SLM-07-012	190723	日原川 唐松谷	イワナ	243.0	204.0	N/A	IWA1
19SLM-09-001	190925	奥多摩湖 峰谷川	ヤマメ	177.0	N/A	2+	TA1
19SLM-09-002	190925	奥多摩湖 峰谷川	ヤマメ	175.0	N/A	2+	TA2
19SLM-09-003	190925	奥多摩湖 峰谷川	ヤマメ	172.0	N/A	2+	TA1
19SLM-09-004	190925	奥多摩湖 峰谷川	ヤマメ	154.0	N/A	2+	TA2
19SLM-09-005	190925	奥多摩湖 峰谷川	ヤマメ	142.0	N/A	2+	TA2
19SLM-09-006	190925	奥多摩湖 峰谷川	ヤマメ	123.0	N/A	N/A	TA2
19SLM-09-007	190925	奥多摩湖 峰谷川	ヤマメ	125.0	N/A	1+	TA1
19SLM-09-008	190925	奥多摩湖 峰谷川	ヤマメ	118.0	N/A	1+	TA1
19SLM-09-009	190925	奥多摩湖 峰谷川	ヤマメ	103.0	N/A	1+	TA1
19SLM-09-010	190925	奥多摩湖 峰谷川	ヤマメ	99.0	N/A	1+	TA1
19SLM-09-011	190925	奥多摩湖 峰谷川	ヤマメ	101.0	N/A	1+	TA2
19SLM-09-012	190925	奥多摩湖 峰谷川	ヤマメ	97.0	N/A	1+	TA2
19SLM-09-013	190925	奥多摩湖 峰谷川	ヤマメ	102.0	N/A	1+	TA1
19SLM-09-014	190925	奥多摩湖 峰谷川	ヤマメ	88.0	N/A	0+	TA1
19SLM-09-015	190929	日原川	イワナ	168.0	N/A	1+	IWA1
19SLM-09-016	190929	日原川	イワナ	220.0	N/A	2+	IWA1
19SLM-09-017	190929	日原川	イワナ	138.0	N/A	1+	IWA1
19SLM-09-018	190929	日原川	イワナ	159.0	N/A	2+	IWA1
19SLM-09-019	190929	日原川	イワナ	183.0	N/A	3+	IWA1
19SLM-09-020	190929	日原川	イワナ	268.0	N/A	3+	IWA1
19SLM-09-021	190929	日原川	イワナ	153.0	N/A	1+	IWA1
19SLM-09-022	190929	日原川	イワナ	193.0	N/A	3+	IWA1
19SLM-09-023	190929	日原川	イワナ	168.0	N/A	2+	IWA1
19SLM-09-024	190929	日原川	ヤマメ	170.0	N/A	2+	TA2
19SLM-09-025	190929	日原川	ヤマメ	142.0	N/A	2+	TA1
19SLM-09-026	190929	日原川	ヤマメ	188.0	N/A	3+	TA1
19SLM-09-027	190929	日原川	ヤマメ	101.0	N/A	0+	TA2
19SLM-09-028	190929	日原川	ヤマメ	180.0	N/A	2+	TA1
19SLM-09-029	190929	日原川	イワナ	220.0	N/A	3+	IWA1
19SLM-09-030	190929	日原川	ヤマメ	134.0	N/A	1+	TA3
19SLM-09-031	190929	日原川	ヤマメ	182.0	N/A	2+	TA1
19SLM-09-032	190929	日原川	ヤマメ	N/A	N/A	N/A	TA1
19SLM-07-005	190806	秋川 養沢	ヤマメ	199.0	N/A	2+	TA1
19SLM-07-006	190806	北秋川 白岩沢	ヤマメ	111.0	N/A	1+	TA1
19SLM-07-007	190806	北秋川 白岩沢	ヤマメ	144.0	N/A	2+	TA2
19SLM-07-008	190806	北秋川 白岩沢	ヤマメ	103.0	N/A	1+	TA2



図 I-1. 本研究で解析した標本の採集地点。各測点の数値は河口からの距離を表す。調査は2017年から2021年にかけて実施し、ウグイ属魚類 (第1章)、サケ科魚類 (第2章)、コイ (第3章)、カジカ属魚類 (第4章)、および底生動物 (第5章) を採集した。

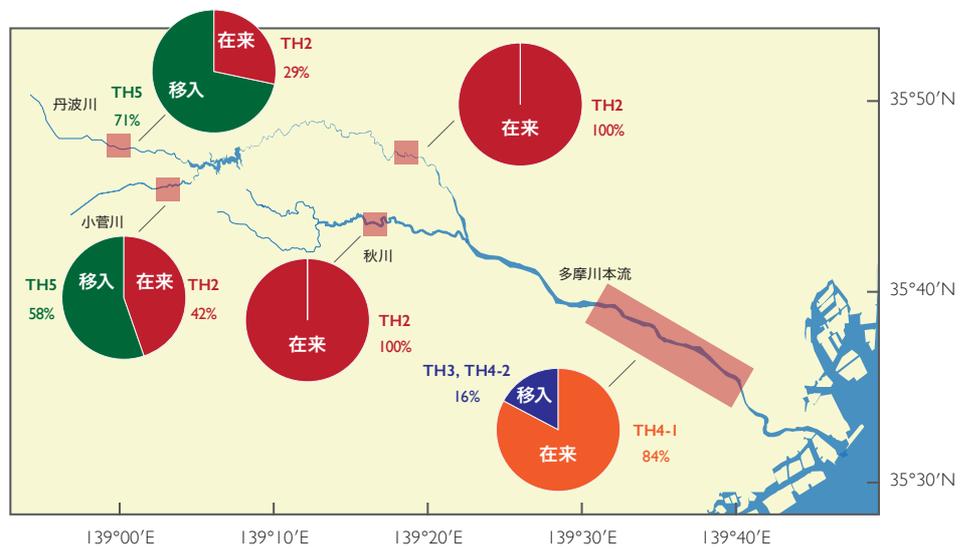


図 1-2. 多摩川に生息するウグイの遺伝的特性 (Shirotori *et al.* 2020を改変). 下流域には多摩川の在来個体群(オレンジ色)と日本海側に由来する移入個体群(青色)が混在している. 中流域は在来個体群(赤色)が優占する. 上流域では, 在来個体群と, 琵琶湖を含む地域に由来する移入個体群(緑色)が混在する. 下流域と上流域では遺伝的に異なる在来個体群(オレンジ色と赤色)が生息している.

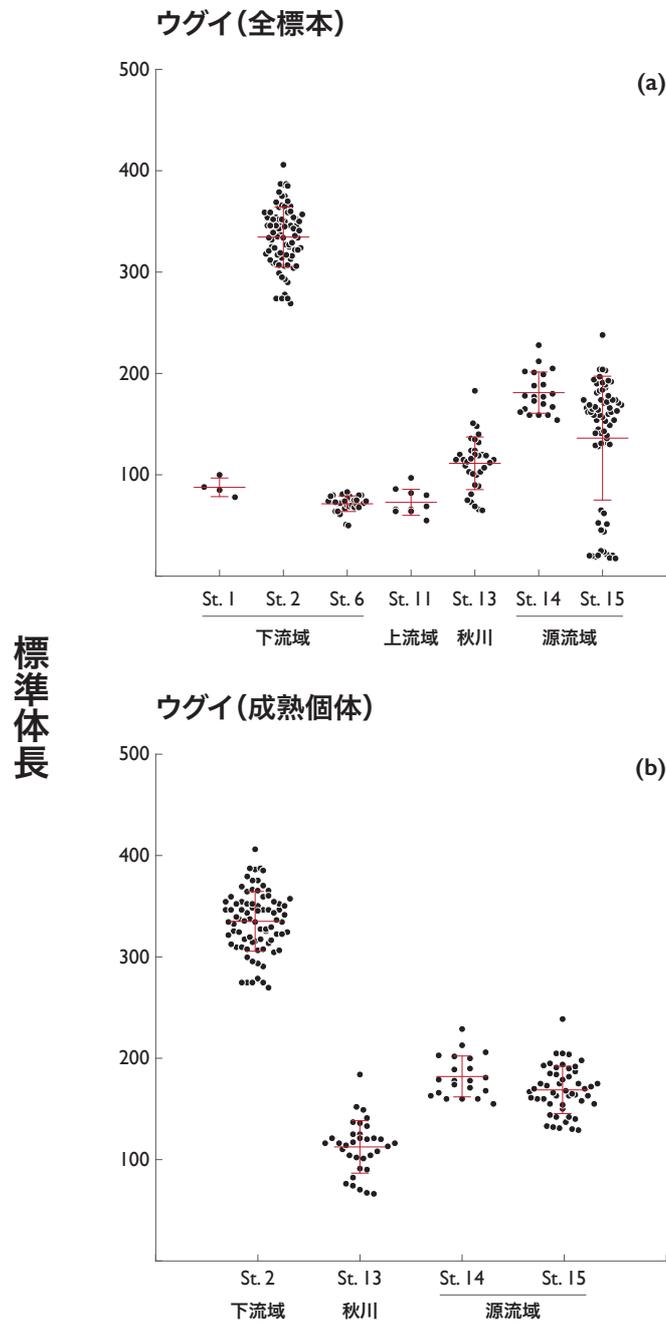


図1-3. 本研究で解析したウグイの標準体長(全個体, a; 成熟個体, b). 下流域と上流域, および支流(秋川)と源流域に分けて示した. 赤線は平均値と標準偏差を示す.

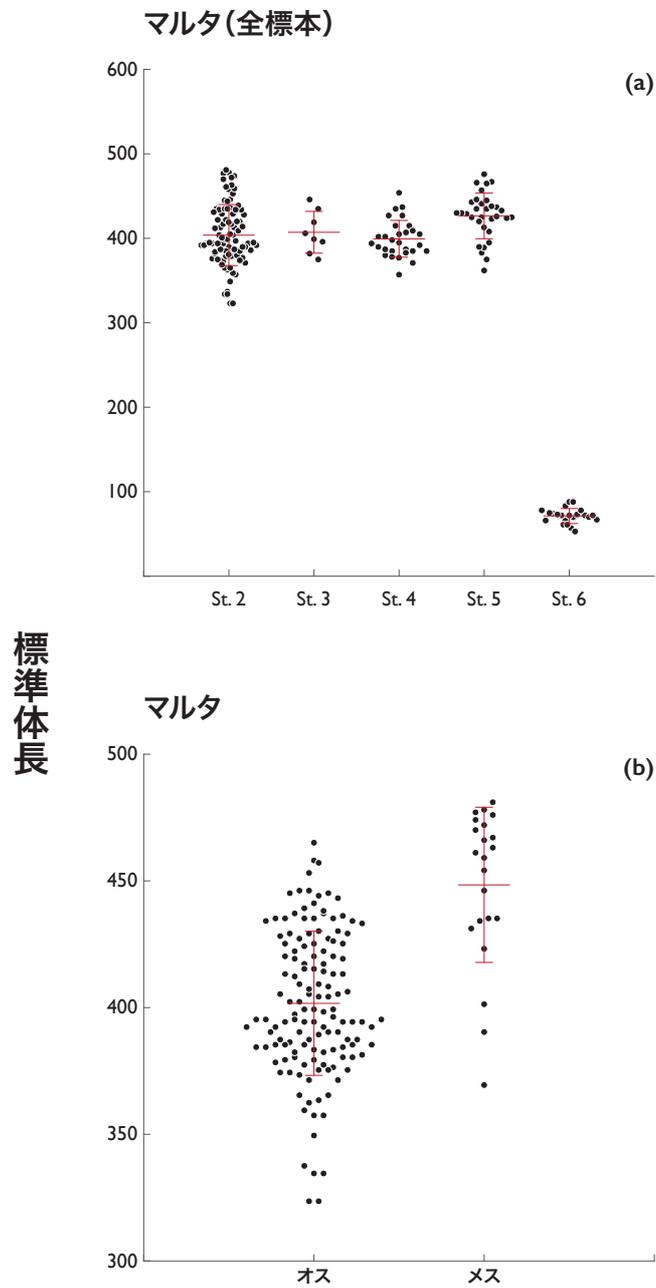
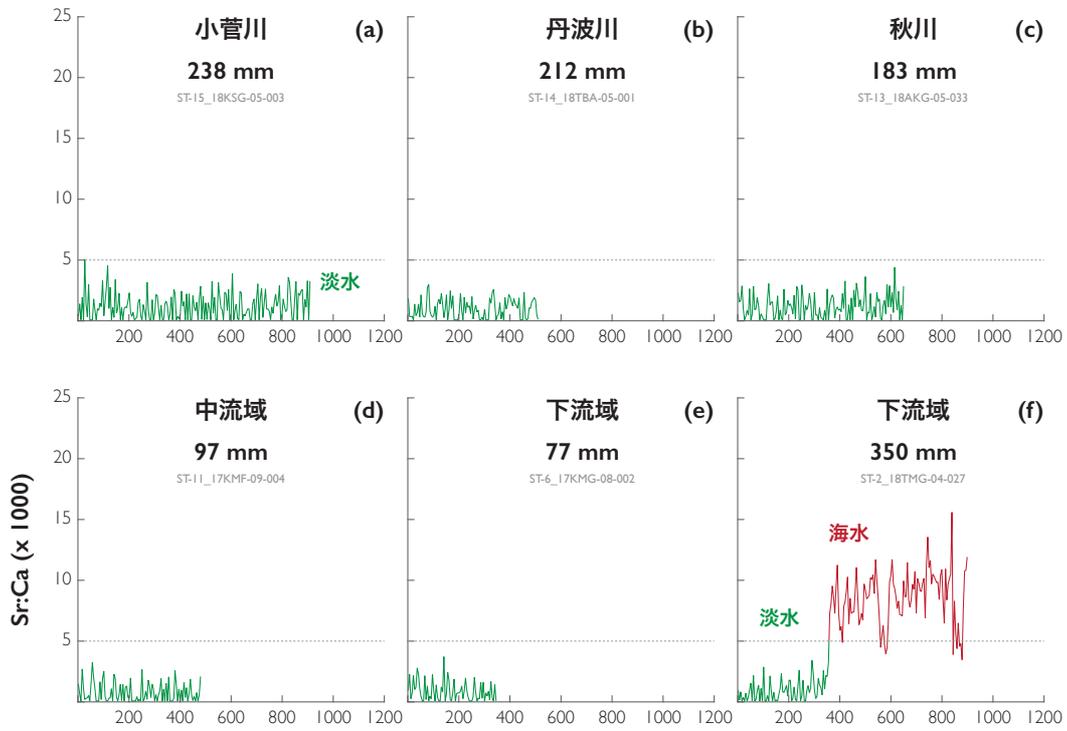


図1-4. 本研究で解析したマルタの標準体長（全標本, a; 雌雄別, b). 採集地点はいずれも下流域である (Shirotori et al. 2020). 赤線は平均値と標準偏差を示す.

ウグイ



マルタ

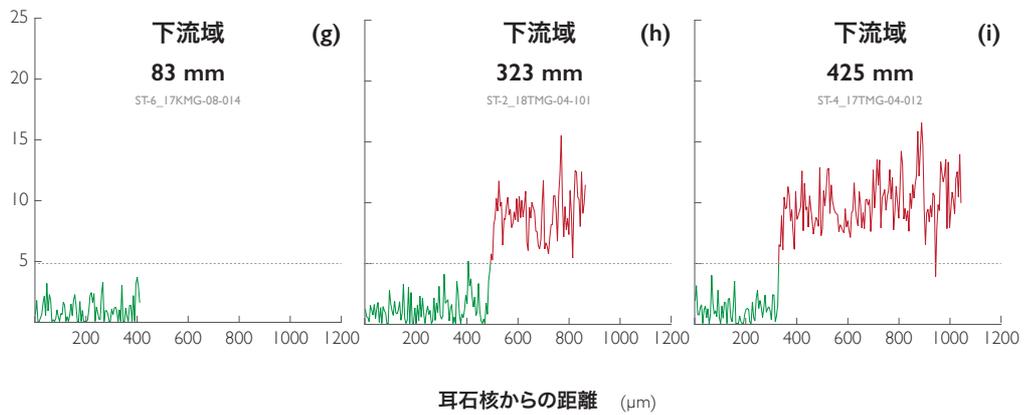


図 1-5. ウグイ (a-f) およびマルタ (g-i) の耳石の Sr/Ca 比の変動。各測点の数値は標準体長を示す。図中の緑色は河川生活期 (Sr/Ca < 5.0)、赤色は海洋生活期 (Sr/Ca > 5.0) を表す。

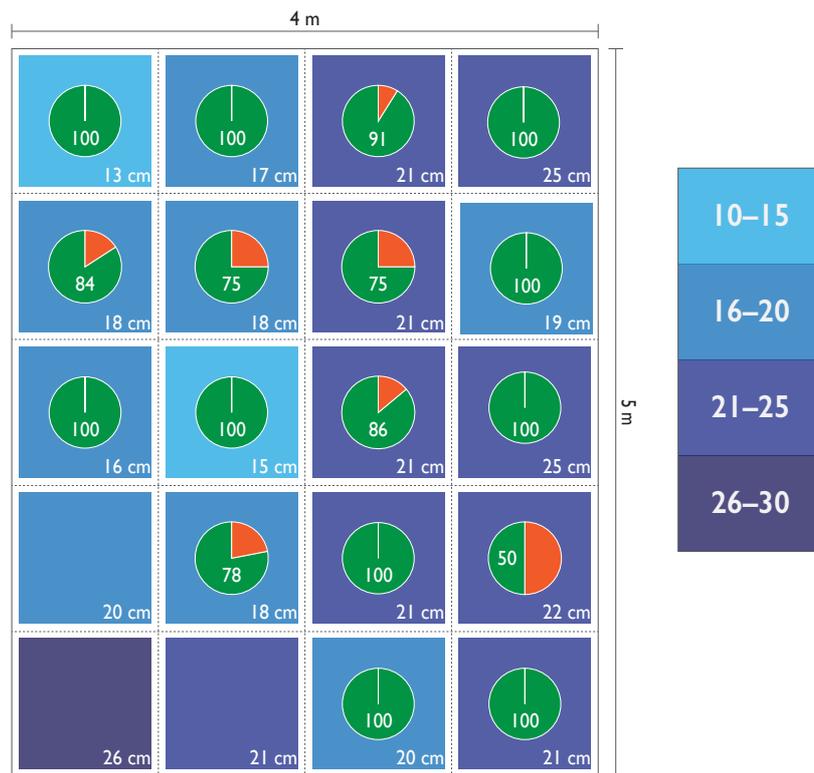


図 1-6. 多摩川の下流域におけるウグイ（オレンジ色）とマルタ（緑色）の卵の分布。4×5 mの範囲を計20区画に分け、出現した卵の比率を示した。各区画の右下の数値は水深を表す。



図3-1. 採集したコイの標本 (n = 15). A-E, St. 2 (登戸); F-K, St. 4 (中野島); L-O, St. 1 (丸子橋). SL, Standard Length (標準体長); BW, Body Weight (体重). スケールバー, 10 cm.

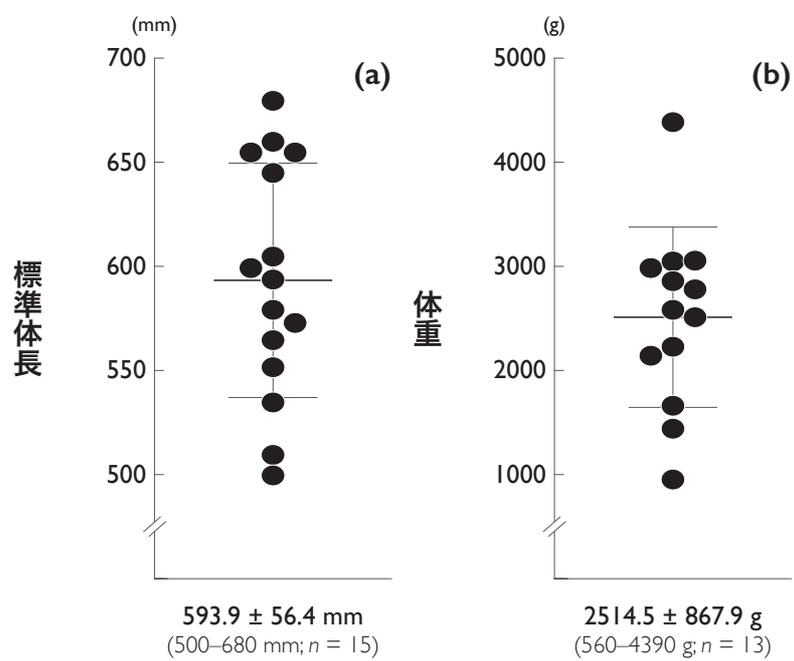


図3-2. 本研究で解析したコイの標本の標準体長 (a) と体重 (b) (n = 15).

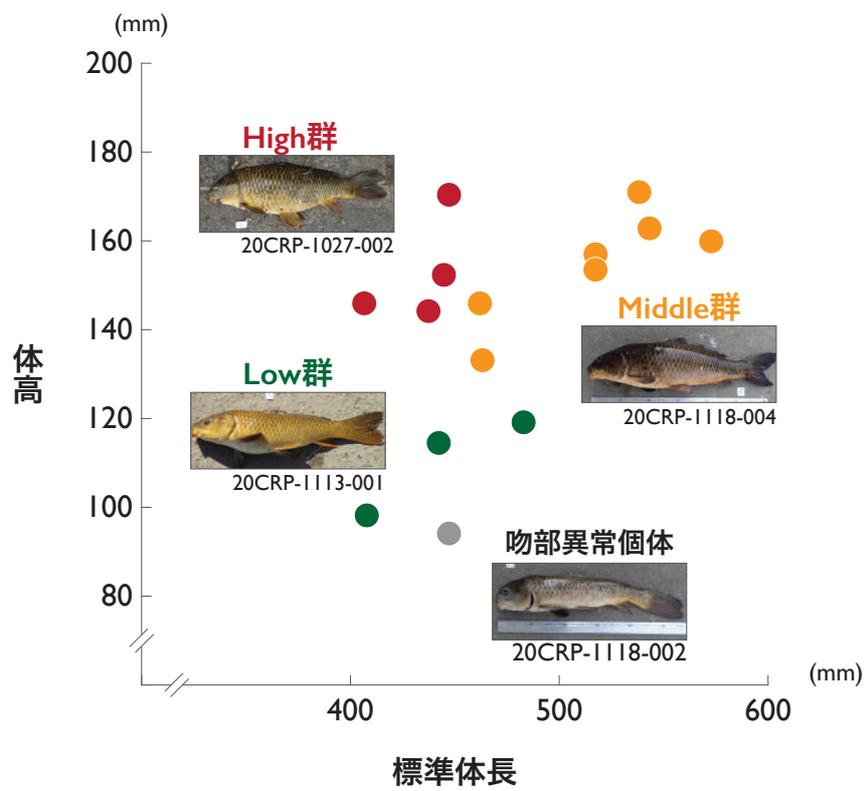


図3-3. 標準体長と体高の相関図. 任意にHigh群, Middle群, Low群に分類した. 吻部異常個体 (20CRP-1118-002) は解析から除外した.



図3-4. ミトコンドリアDNA調節領域の部分塩基配列 (712 bp)。最上段はコンセンサス配列。解析した15個体は4タイプに分類された (A, n = 3; B, n = 1; C, n = 1; D, n = 10)。各タイプの塩基置換サイトを矢印で示した。

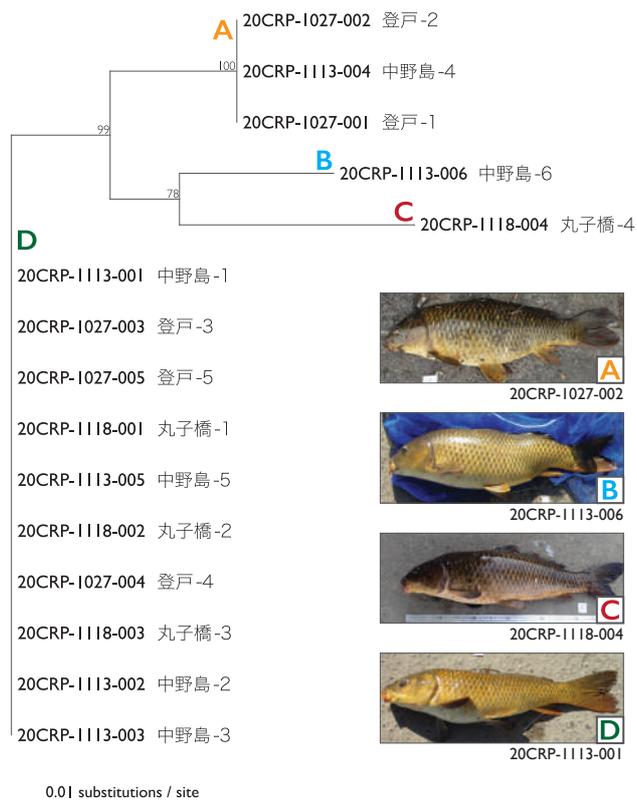


図3-5. 調節領域の塩基配列に基づく分子系統樹（近隣結合法）。複数の標本が含まれている2タイプ（AとD）には、いずれも異なる地点で採集された標本が混在していた。

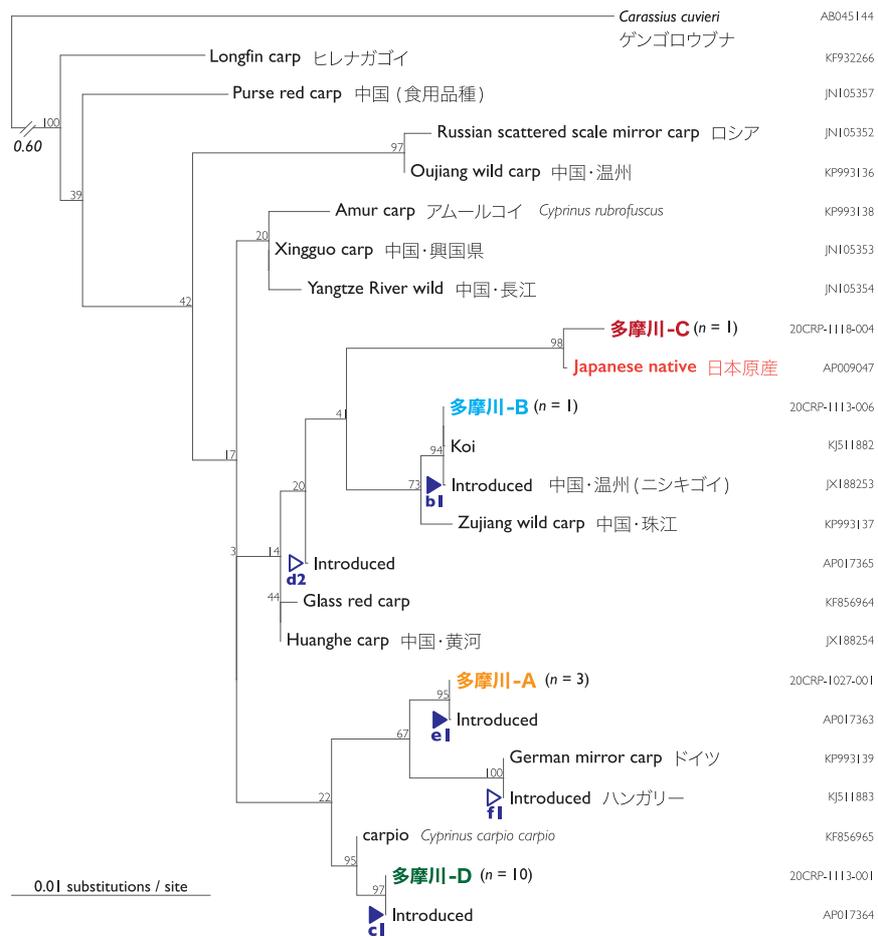


図3-6. 多摩川に生息するコイの4タイプの遺伝子型，およびデータベースに登録された塩基配列に基づく分子系統樹（近隣結合法）．外群にゲンゴロウブナの配列を用いた．b1, c1, d2, e1, f1は移入群の遺伝子グループ（Mabuchi 2016）を表す．

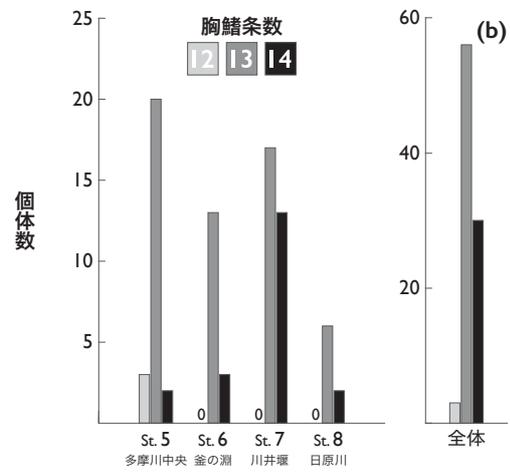
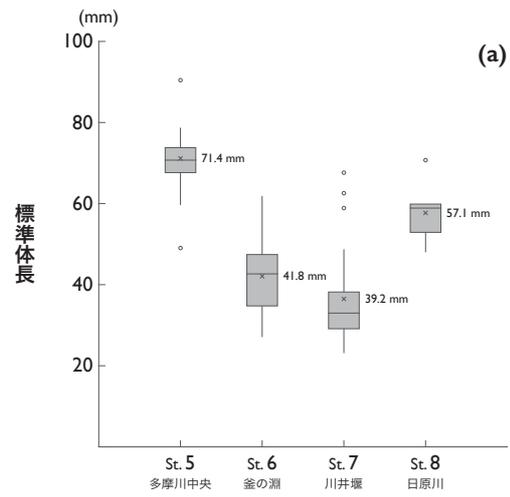
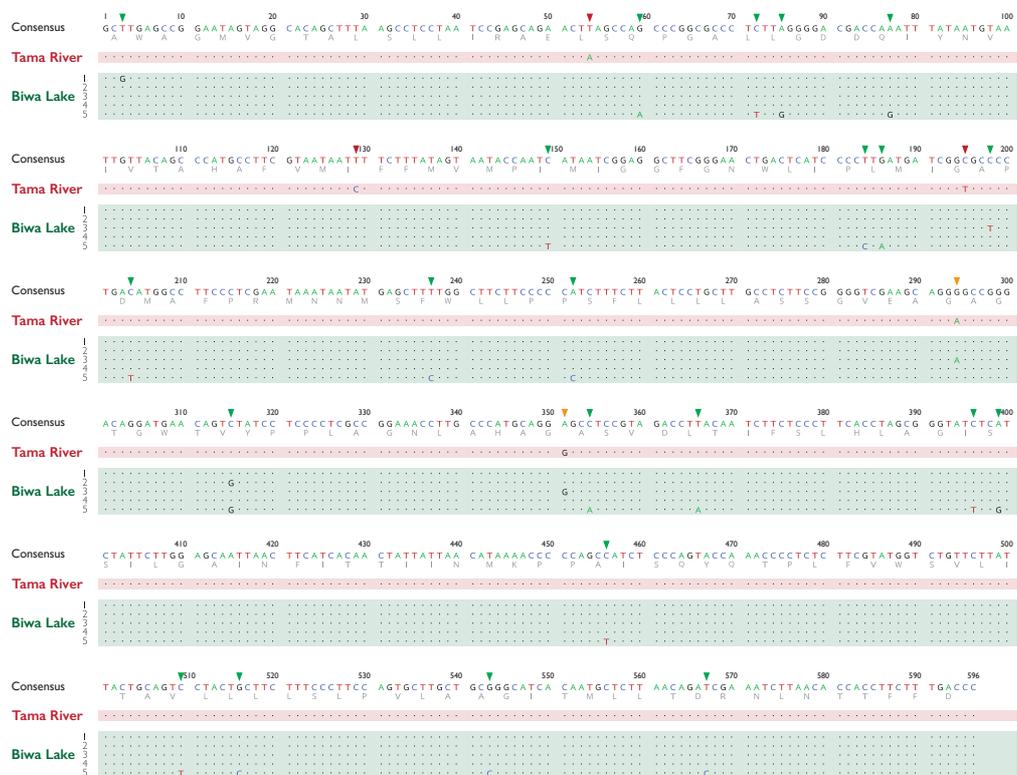


図4-1. 本研究で解析したカジカ属魚類の標準体長 (a) と胸鰭条数の頻度分布 (b) (n = 89).



I, LC097848; 2, LC097847; 3, LC097844; 4, LC097843; 5, LC097841

図4-2. ミトコンドリアDNAの調節領域の部分塩基配列（596 bp）。最上段はコンセンサス配列。多摩川の標本（赤色）およびデータベースにある琵琶湖由来のカジカ大卵型（1-5）（緑色）の塩基配列を示した。多摩川（赤色）と琵琶湖（緑色）にそれぞれ固有、もしくは共有（オレンジ色）の塩基置換を矢尻で示した。

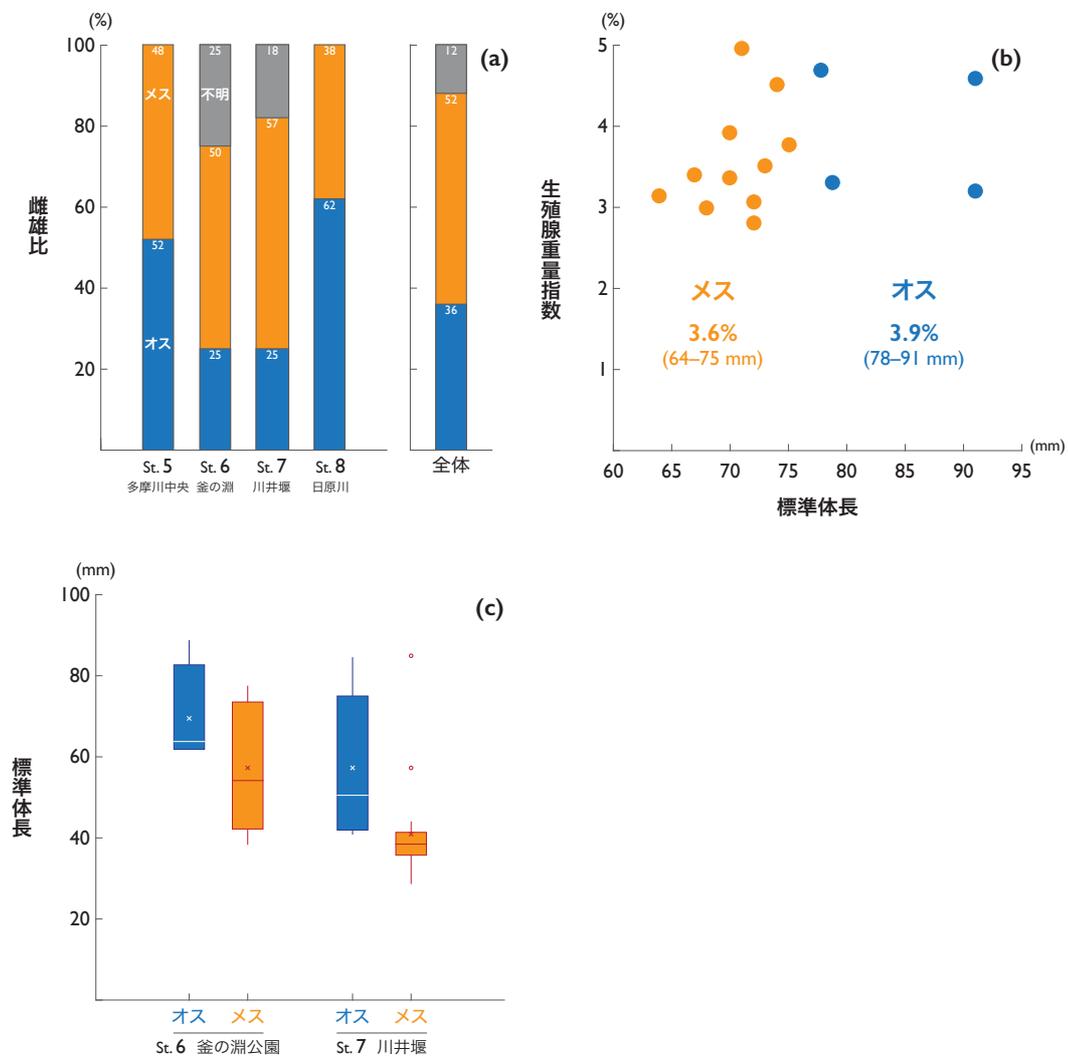


図4-3. 本研究で解析したカジカ属魚類 ($n = 89$) の性比 (a), 生殖腺重量 (b), および2測点における雌雄ごとの標準体長 (c).



図 5-1. 本研究で魚類標本を採集した各地点で出現した底生動物、および出現科数から求めた平均スコア値 (Average Score per Taxon 法).

多摩川の遺伝資源：固有の魚類個体群とその生態

(研究助成・学術研究 VOL. 50—NO. 363)

著 者 吉永 龍起

北里大学海洋生命科学部・准教授 (採択当時)

発行日 2021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

<http://foundation.tokyu.co.jp>