

称号及び氏名	博士（緑地環境科学）	松岡 悠
学位授与の日付	平成30年2月28日	
論文名	カワムツ属2種の遺伝構造と生活史特性に関する 保全生物学的研究	
論文審査委員	主査	石井 実
	副査	藤原 宣夫
	副査	堀野 治彦
	副査	平井 規央

論文要旨

ヌマムツ *Candidia sieboldii* とカワムツ *C. temminckii* はコイ科カワムツ属に属する純淡水魚で、ヌマムツは日本のみ、カワムツは東アジアに広く分布する。両種は従来、種内の2型として扱われてきたが、2003年にヌマムツが独立種として再記載された。しかし、それ以降も両種の属名が変更されるなど、分類学的な議論が継続している。また、ヌマムツは12の府県でレッドリストに掲載されている。このような絶滅危惧種の純淡水魚を保全するには、絶滅リスクに影響する分子遺伝学的・生態学的特性の把握が不可欠である。しかし、従来の報告では両種を明確に区別していないものが多かった。そこで本研究では、近縁とされるヌマムツとカワムツについて、それぞれの遺伝構造と生活史特性を明らかにすることを目的とした。第一章では、分子系統学的手法を用いて、日本産カワムツ属2種の分類の再検証と遺伝構造の推定を行った。第二章では、野外調査を実施し、分布と環境に対する選好性を種間で比較した。第三章では、標識再捕獲調査と集団遺伝学的手法によって、生活史形質の比較を試みた。そして、得られた結果に基づいてヌマムツの適切な保全策を検討した。

第一章 日本産カワムツ属の遺伝構造

本章では、分類学的な議論が継続しているカワムツ属 2 種について分類の再検証を行い、次に日本広域における両種の遺伝構造を推定した。

西日本の 31 地点から採集したヌمامツ 389 標本と 43 地点から採集したカワムツ 155 標本を用いて、ミトコンドリア DNA のチトクローム *b* 遺伝子(1,152 bp)に基づく分子系統解析および 6 遺伝子座のマイクロサテライト DNA に基づく類似度解析を行った。その結果、両種はミトコンドリア DNA に基づく分子系統解析において、独立したクラスターに分かれること、また、マイクロサテライト DNA に基づく類似度解析において、明瞭に異なる 2 つのグループに分かれることが明らかになり、種間交雑個体は確認されなかった。ヌمامツとカワムツの形態学および分子系統学的分類が一致したことから、両種は独立種であることが再確認された。

次に、日本広域における各種内の系統関係を推定するために、ミトコンドリア DNA の分子系統解析を行った。その結果、それぞれの種内には 3 系統が確認され、それらは特定の地理的分布をもっていた。ヌمامツの種内 3 系統は伊勢湾周辺、駿河湾と瀬戸内海周辺、有明湾周辺、カワムツの種内 3 系統は伊勢湾周辺、駿河湾と瀬戸内海東部周辺、奈良県と瀬戸内海西部周辺に分布していた。また、両種はともに関東地方などで移植由来の個体群が確認されている。駿河湾周辺で確認された両種の個体群は、本来の分布域から隔離されているため、関東地方の個体群と同様に移植個体群であると推定される。

これらの結果から、日本産カワムツ属 2 種にはそれぞれ種内に複数の地域個体群が存在し、さらにその遺伝構造が種間で異なることが明らかになった。両種は地史的な地理的分断の影響を受けて、複数の地域個体群に分化したと推察される。

第二章 カワムツ属 2 種の分布と生息環境

本章では、カワムツ属 2 種の分布と生息環境を調査し、種間で比較検討した。まず、大阪府の 36 地点で 2011~2012 年に分布調査を行い、160 地点について文献調査を実施した結果、ヌمامツの確認地点は 18 地点であり、カワムツの 131 地点よりも少ないことが明らかになった。大阪府ではヌمامツの生息地が孤立化している可能性が考えられる。

また、両種の生息環境を調査するために、西日本の 81 地点で 2010~2013 年に分布調査を行い、ヌمامツとカワムツをそれぞれ 35 地点と 60 地点で確認した。両種が選好する環境を検証するために、各地点における標高、河口からの河道距離、河川環境を調査した。その結果、ヌمامツは主に標高 100 m 以下の低標高に分布していたのに対して、カワムツは平地から標高 450 m までの幅広い標高に生息していた。河口からの河道距離については、両種間に有意な差は認められなかった。また、河川環境については、川幅が 5 m 以下であること、流路際に植生帯があることがヌمامツの生息に好適な環境であると考えられた。

一方、カワムツは流路際に礫が堆積する環境において、生息頻度が高い傾向がみられた。

従来、ヌマムツは低地の流れが緩やかな小河川に広く生息していたと推測される。しかし、カワムツよりも生息環境が限られ、河川環境の人為的な改変に対して影響を受けやすいために、生息地の縮小・孤立化が生じたと考えられる。

第三章 水系内におけるカワムツ属 2 種の個体群動態

本章では、カワムツ属 2 種について生息地における個体群の時間的・空間的変動を明らかにするために、世代時間や移動分散などの生活史形質を調査し、種間で比較検討した。調査は標識再捕獲法を用いて、両種が同所的に生息する大阪府の一水系において、2012～2016 年に実施した。また、水系内における集団間の交流頻度を明らかにするために、ミトコンドリア DNA のチトクローム *b* 遺伝子を用いて、4 つの支流集団間における遺伝的分化の程度を比較した。4 支流における各 1 地点の調査地のうち、3 地点は河道距離で 3～6 km 離れており、それら 3 地点と残りの 1 地点は 18～19 km 離れていた。

ヌマムツの標識再捕獲調査は 33 回行い、標識した 963 個体のうち 275 個体を 1～6 回再捕獲した。カワムツについては 10 回行い、標識した 197 個体のうち 7 個体を各 1 回再捕獲した。捕獲個体の体長分布を比較したところ、ヌマムツは各季節において主に 1 つのピークが検出され、それらの平均体長は春～秋季にかけて増加したが、カワムツは主に複数のピークが検出され、それらの平均体長はヌマムツよりも緩やかに増加した。このことから、ヌマムツの集団は主に 1 世代で構成されており、カワムツの集団は複数の世代で構成されていることが明らかになった。集団間の移動分散頻度については、標識個体を堰堤によって区切られた区間に放逐し、その上下流において、次回の調査日に再捕獲することで調査した。その結果、両種は下流側への移動のみが確認され、ヌマムツの移動個体率は極めて低かった。また、区間内における再捕獲率はヌマムツが高かった。集団遺伝解析の結果、ヌマムツの地理的に離れた集団間には高度な遺伝的分化が確認されたが、カワムツの同集団間における遺伝的分化の程度は小さいことが明らかになった。

ヌマムツは年間を通して主に 1 世代が観察されたことから、孵化後 1～2 年で成熟し、繁殖後に死亡するという生活史をもつことが考えられる。そのため、ヌマムツは環境変化によって繁殖が 1 年でも妨げられた場合、個体数を減少させる可能性が高い。一方、カワムツは成熟するまで 3～4 年を要し、寿命はヌマムツより長いと推測される。また、ヌマムツの支流集団間における遺伝的分化の程度は、カワムツよりも高いことが明らかになり、このことは、集団間の交流頻度が低いことを示しているため、再捕獲による移動頻度の調査結果と矛盾しない。環境変化によって個体数が減少した場合、集団間の交流が低頻度で移入個体がなければ、個体数の回復は再生産のみに依存することになる。これらのことから、ヌマムツはカワムツと比較して、環境変化に対して脆弱であり、

さらに比較的狭い範囲で生活史を完結させているため、個体群の分断化と小集団化が起りやすいと考えられる。

本研究において、第一章では、日本産カワムツ属 2 種が独立種であることを形態学および分子系統学的手法によって再確認し、さらに各種内においても、遺伝的に分化した系統が地域ごとに存在することを明らかにした。第二章では、環境に対する選好性が両種間で異なることを明らかにし、ヌマムツはカワムツよりも生息地が限られることを示した。第三章では、両種の個体群の時間的・空間的変動を比較し、ヌマムツはカワムツよりも狭い範囲で短期間に生活史を完結させることを明らかにした。

最終氷期以前、ヌマムツとカワムツは西日本の低地淡水系に広く分布していたと推定される。地史的な地理的分断の影響を受けて、種内の地理系統や地域個体群が形成されることで、両種の遺伝的多様性は増加してきた。カワムツ属の保全においては、明確な遺伝的分化を有する水系内の支流集団を生息地ごとに守るために、異なる保全単位とする必要がある。

しかし、ヌマムツについては、河川の人為的改変によって好適な生息環境が減少し、移動分散が制限されたことから、個体群の分断化と小集団化が生じて、環境変化への耐性が低下したと考えられる。そして、各地の個体群はこのような過程によって、現在は衰退傾向にあると推測される。一方、カワムツは河川に普遍的に生息すると考えられた。ヌマムツの保全においては、地域個体群の縮小・孤立化が進行していることから、個体群内の遺伝的多様性の消失にも留意すべきである。さらに、移動頻度の低さが環境変化に対する適応性を低下させていることについては、支流間の連続性を確保することが重要である。

以上のように、本研究では、カワムツ属近縁 2 種を比較することで、衰退の程度が異なることを示し、絶滅危惧種の衰退要因を明らかにした。本研究で用いた野外調査と遺伝的多様性調査を併せた近縁種間の比較検討の方法は、純淡水魚類の絶滅危惧種の保全に有効であると考えられる。

審査結果の要旨

ヌマムツとカワムツはコイ科カワムツ属に属する純淡水魚で、ヌマムツは日本のみ、カワムツは東アジアに広く分布する。両種は従来、種内の 2 型として扱われてきたが、2003 年にヌマムツが独立種として再記載された。両種はいくつかの府県で絶滅危惧種としてレッドリストに掲載されている。本研究では、近縁とされる両種を対象として、それぞれの遺伝構造と生活史特性を明らかに

し、得られた結果に基づいて適切な保全策を検討した。

第一章では、西日本の広域から採集したヌマムツ 389 標本とカワムツ 155 標本を用いて、種内の系統関係を推定するために、ミトコンドリア DNA の分子系統解析を行った。その結果、両種は種内にそれぞれ 3 系統存在することが確認され、それらは異なる地理的分布域をもっていた。これらのことから、両種にはそれぞれ種内に複数の地域個体群が存在し、遺伝構造も種間で異なることを示した。両種は、それぞれ地史的な地理的分断の影響を受けて、複数の地域個体群に分化したと推定した。

第二章では、両種の分布と生息環境を明らかにするために、大阪府内の 36 地点で野外調査を行うとともに、160 地点について文献調査を実施した。その結果、確認地点数はカワムツの 131 地点に対してヌマムツでは 18 地点と少なく、ヌマムツの分布が主に標高 100 m 以下の低標高に限られていたのに比べて、カワムツは低地から標高 450 m までの幅広い標高域に生息していた。生息環境については、ヌマムツは川幅が 5 m 以下で流路際に植生帯がある環境を選好する傾向が認められるのに対して、カワムツは流路際に礫が堆積する環境において生息頻度が高い傾向がみられた。これらの結果から、ヌマムツはカワムツよりも生息環境が限られ、河川環境の人為的な改変に対して影響を受けやすいために生息地の分断・孤立化が生じていることを指摘した。

第三章では、標識再捕獲調査とミトコンドリア DNA を用いた集団遺伝解析によって、両種の世代時間や移動分散などの生活史形質を調査した。標識再捕獲調査の結果、捕獲個体の体長分布は、ヌマムツはいずれの季節も 1 つのピークを示し平均体長は春から秋に増加したのに対して、カワムツは各季節に複数のピークが検出され平均体長の増加はヌマムツより緩やかだった。移動分散については、両種は下流側への移動のみが確認され、カワムツと比べてヌマムツの移動個体率は低かった。集団遺伝解析では、ヌマムツの地理的に離れた集団間に高度な遺伝的分化が確認されたが、カワムツでは集団間の遺伝的分化の程度は小さかった。これらの結果から、ヌマムツは概ね 1 年で世代を完結するのに対して、カワムツは複数の世代が共存して繁殖を行うことを確認した。ヌマムツは孵化後 1 年で成熟し繁殖後に死亡する生活史をもつため、環境変化によって繁殖が 1 年でも妨げられた場合、個体数を減少させる可能性が高いと推定した。また、個体数が減少した場合、ヌマムツは集団間の交流が低頻度のため移入個体が少なく、個体数の回復は再生産に大きく依存することになり、カワムツと比べて環境変化に対して脆弱であり、分断・孤立化した集団の消失が起りやすいことを指摘した。

以上のように本研究の成果として、日本産カワムツ属 2 種の生活史が明確に異なることが明らかになり、それぞれの種内の地理系統や地域個体群内の遺伝

的多様性の解明によって、両種の衰退の程度が異なることが示された。また、両種の保全単位の設定や保全策の検討について具体的な提言がなされた。これらの成果は、魚類学や生態学などの基礎分野に加えて、保全生態学などの緑地環境科学領域の発展に大きく寄与するものと考えられる。よって、本論文の審査ならびに最終試験の結果と併せて、博士（緑地環境科学）の学位を授与することを適当と認める。