

学 位 論 文 題 名

稀少種シナイモツゴの減少要因に関する
保全遺伝学的・生態学的研究

－特にシナイモツゴとモツゴの同所的集団における
個体群動態のメカニズム－

学位論文内容の要旨

近年、人間活動に伴う急激な環境改変・悪化、外来生物の侵入などにより世界的規模で生物多様性が減少している。淡水魚類はこうした影響を受けやすい生物種の一つであり、中でも移入種は環境改変、捕食、競争、交雑などを介して在来種に影響を及ぼし、その生物多様性を減少もしくは均一化させる（Tilman, 1996; 1999 など）。

シナイモツゴ（*Pseudorasbora pumila pumila*）は1950年代以降、人間活動の影響によって急激に生息地の減少や個体群サイズの縮小を被り、現在では絶滅危惧種IB類に指定されている（環境省, 2003）。しかし、本種を保護するために必要な様々な生物学的情報は極めて乏しい現状にある。

長野県の幾つかの池沼ではシナイモツゴの生息地へモツゴが侵入した後に、 F_1 雑種の不妊を介して生じる、シナイモツゴのメスの配偶子浪費により、シナイモツゴはモツゴへ急速に置換されることが報告されている（Konishi et al., 2003）。しかし、Koga and Goto（2005）は、北海道・東北地方では2種の複数の同所的生息地に F_2 以降の雑種個体が存在すること、および各生息地で異なる遺伝的集団組成を示したことから、長野県とは異なる帰結が生じると指摘している。こうした生息域での違いに加えて、シナイモツゴの個体群動態に影響を与える生態学的な特性（初期成長、初期生残率、再生産量）やモツゴとの交雑に関わる生態的要因についての知見は極めて少ない状況にある。

そこで本研究では、シナイモツゴの保護施策に必要な生物学的情報を得る目的

で、本種の分布域に関する詳細な調査を行うと共に、アロザイムを遺伝的指標に用いて、シナイモツゴとモツゴの遺伝的集団構造を解析した。また、シナイモツゴとモツゴの雑種の妊性に関する問題点を解決するために、2種間で人為交配を行い、その雑種の妊性を検討した。さらに、シナイモツゴとモツゴの個体群動態のプロセスと要因を明らかにするために、2種の同所的生息地における遺伝的集団構造の経年変化、同所的生息地の個体群動態に影響を与えると予想される生態的要因（再生産量、初期成長、生残率）、交雑の方向性、およびメスの配偶者選択性とオスの縄張り維持能力に関する調査を行い、以下に示す結果を得ると共に、2種の個体群動態の帰結について考察した。

(1) シナイモツゴの分布調査および近年の文献（加藤, 1993 など）に基づいて、本種の分布地を整理した。その結果、シナイモツゴの分布域は、関東地方を除く自然分布域（青森県を除く東北地方、新潟県および長野県）および移植により分布地が新たに形成された北海道と青森県であり、また各々の生息地は地理的に散在していることが明らかになった。

(2) アロザイムを遺伝的指標に用い、10 酵素 1 非酵素蛋白にコードされる 27 遺伝子座に基づき、異所的生息地のシナイモツゴ 10 集団、モツゴ 5 集団、および同所的生息地のシナイモツゴ 2 集団、モツゴ 3 集団について集団遺伝学的解析を行った。その結果、2種間には対立遺伝子の置換が 7 つの遺伝子座で認められ、Nei の遺伝的距離 (D) は 0.466 (0.348-0.525) を示した。また、シナイモツゴの種内集団間の平均 D 値は 0.0085 (0.000-0.0403) であり、地理的クレードに対応して遺伝的分化が認められた。一方、モツゴでは平均 D 値は 0.011 (0.000-0.028) となり、幾つかの人為的移入集団間に分岐が生じていることが示された。

(3) シナイモツゴの生息地へモツゴが侵入した後の個体群動態を把握するために、2種の同所的生息地 3 地点（秋田県大館市桂城公園内堀跡 (KEI)、北海道渡島大沼湖沼群ジュンサイ沼 (JUN) および小沼 (KON)）において、2種間で置換する 7 座の対立遺伝子を用いて遺伝子型を判別し、各々の個体群における遺伝的集団組成を求めた結果、地点ごとに異なる個体群動態を示した。KEI では、シナイモツゴが優占し、雑種はほとんど認められず、1998 年と 1999 年の遺伝的集団組成に有為な差は認められなかった。JUN では、1998 年に多数認められた雑種個体が 1999 年には激減した一方、モツゴが増加したが、シナイモツゴの頻度は変化せず 10% 程度認められた。

そして、1999 年以降の個体群動態は平衡状態にあると推察された。KON では、1997 年に雑種個体が多数認められたが、1998 年には F_1 雑種個体が認められなくなり、2000 年にはモツゴのみの集団となった。以上の結果から、シナイモツゴの生息地へのモツゴの侵入による帰結には長野県の例と同様にシナイモツゴがモツゴに置換される場合、および共存する場合が存在する。

(4) 2 種の雑種個体における妊性に関する問題を解決するため、複数生息地の集団を用いて人為交配を行った。その結果、作出された雑種個体の妊性を確認するには至らなかった。しかし、既往の報告および同所的生息地における F_2 以降の雑種個体の存在から、 F_1 雑種個体の妊性は各種集団間の遺伝的分化の程度に影響されると推測された。

(5) 自然条件下における F_1 雑種個体の母系を調査するために、アロザイム解析により識別されたシナイモツゴとモツゴを用いて、mtDNA 調節領域における PCR-RFLP 解析による調査を行った。その結果、アロザイム解析で識別された各々の種に固有のハプロタイプが認められた。また、自然条件下における F_1 雑種個体の母系を調査した結果、各年級群で両種のハプロタイプがともに認められたことから、2 種間の交雑は双方向で生じることが示された。

(6) 同所的生息地における個体群動態に影響を与えると予測される生態学的要因として初期成長と生残率に関する調査を、2 種各々の単独および混合飼育群において給餌条件（制限給餌と非制限給餌）を変えて行った。その結果、給餌条件内における種内および種間の比較では、初期成長および生残率に有意な差は認められず、給餌条件間においては 2 種ともに制限給餌群で体長が小さく、肥満度が高いことが見出された。これはモツゴ属魚類の体重に基づく体サイズ依存の婚姻システム、および冬季の飢餓に対する適応戦略のためであると推察された。また、他の生態学的要因の一つとして、2 種の一繁殖期中の再生産量の調査を行った。その結果、一繁殖期中の平均再生産量はシナイモツゴで 138.648 個、モツゴで 454.691 個であり、再生産能力はモツゴの方が高いことが示された。

(7) シナイモツゴとモツゴの 2 種間交雑における生態的要因に関して、メスの配偶者選択性およびオスの縄張り競争能力についての調査を行った。その結果、メスの配偶者選択実験は同類交配が 29 例、異種間交配が 1 例であり、2 種に強い同類交配が存在することが示された。また、オスの繁殖縄張り競争実験では、種を問わず体サイ

ズに依存した競争関係が存在し、それは標準体長より体重により強く影響されることが示された。

(8) 以上のことから、シナイモツゴとモツゴの同所的生息地の個体群動態については、均質な実験環境条件下においては再生産力の差によりシナイモツゴからモツゴへ置換されるという単純なモデルが推測された。しかし、複雑な自然条件下における2種の個体群動態は生息環境によって異なる影響を受け、長野県ではシナイモツゴのメスの配偶子を浪費する交雑の影響が強く働くのに対し、北海道では F_2 以降の雑種個体の存在および2種が長期間にわたって共存することから、生態的要因（体サイズ、再生産量、雌雄の繁殖行動）がより強く作用すると推察された。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 荒 井 克 俊

副 査 教 授 都 木 靖 彰

副 査 助 教 授 後 藤 晃

学 位 論 文 題 名

稀少種シナイモツゴの減少要因に関する

保全遺伝学的・生態学的研究

－特にシナイモツゴとモツゴの同所的集団における
個体群動態のメカニズム－

近年における人間活動の進展に伴う急激な環境改変・悪化、および侵略的外来種の侵入などにより、世界的規模で動植物の生物多様性が減少している。コイ科の稀少魚であるシナイモツゴ (*Pseudorasbora pumila pumila*) は 1950 年代以降、人為的環境改変や近縁種モツゴの移植放流などによって急激に生息地の縮小および個体群サイズの減少を被っている。しかし、本種を保護するために必要な生物学的情報が極めて乏しい現状にある。

最近、シナイモツゴの生息地にモツゴが侵入した長野県の幾つかの池沼では、種間交雑による F1 雑種が不妊であること、およびシナイモツゴの雌がより大型のモツゴ雄を配偶者として選好することで、前種の雌の配偶子が浪費されることによって、シナイモツゴ集団がモツゴ集団によって置換されることが報告されている (Konishi et al., 2003; Konishi and Takata, 2004)。本研究では、絶滅危惧種 IB 類に指定されているシナイモツゴの保護施策の基盤となる遺伝学的・生態学的知見を得る目的で、本種の分布域に関する詳細な調査を行うと共に、シナイモツゴとモツゴの遺伝的集団構造の解析、および 2 種間の人為交配による F1 雑種の妊性の検証を行った。また、同所的生息地において 2 種の個体群動態のプロセスと要因を解明するために、2 種の遺伝的集団組成の経年変化、個体群動態に影響を与える生態学的要因、雌の配偶者選択と雄の繁殖なわばりの維持能力について調査を行い、以下の評価すべき成果を得た。

- 1) シナイモツゴの現在における分布域は、自然分布域（青森県を除く東北地方、新潟県と長野県）に加えて、移植放流によって新たに分布域となった北海道と青森県であるが、その各地域の生息地は減少し、また地理的に散在していることが明らかとなった。

- 2) アロザイムの27遺伝子座に基づいて、シナイモツゴとモツゴの集団遺伝学的解析を行った結果、2種間には7遺伝子座で対立遺伝子の置換が認められ、Neiの遺伝的距離(D)では0.466(0.348-0.525)という種レベルの分化を示した。また、シナイモツゴの種内集団間の平均 D 値は0.0085(0.000-0.0403)を示し、地理的クレードに対応した遺伝的分化の存在が明らかになった。一方、モツゴの集団間では平均 D 値は0.011(0.000-0.028)と小さく、分化程度が低いことが示された。
- 3) シナイモツゴとモツゴの同所的生息地(秋田県の桂城公園、北海道南部のジュンサイ沼と小沼)では、各々の同所的集団における遺伝的集団組成で異なる動態を示した。すなわち、桂城公園ではシナイモツゴが優占し、雑種個体はほとんど見られなかったのに対し、ジュンサイ沼では1998年に多数認められた雑種個体が1999年には激減したのに対して、モツゴが増加し、シナイモツゴの出現頻度は10%程度と変化を示さなかった。そして、2000年以降にはこの遺伝的組成に維持されたことから、同所的個体群の動態は平衡状態にあると推察された。小沼では1997年には雑種個体が多数認められたが、それ以降に減少し、2000年にはモツゴの単独集団に変化した。これらの結果から、シナイモツゴの生息地にモツゴが侵入した場合、前者が後者に置換されるケースと2種が共存するケースがあることが明らかになった。
- 4) 北海道・東北地方の複数の生息地から採集された2種の個体を用いて人為交配を行い、雑種個体の妊性について調査した結果、産出されたF1雑種の妊性を直接確認するには至らなかった。しかし、2種の同所的生息地にはF2以降の雑種個体の存在が認められたことから、F1雑種が妊性を持つことが間接的に確認された。
- 5) 自然条件下におけるF1雑種個体の母系をmtDNA調節領域のPCR-RFLP解析によって調査した結果、複数の年級群で両種に固有のハプロタイプが検出されたことから、2種間の交雑は双方向で生じることが明かになった。
- 6) 飼育条件下で2種の個体群動態に関与する生態的要因を調査した結果、初期成長と生残率には種間で違いが認められなかったのに対し、一繁殖期間における再生産量ではモツゴの方がシナイモツゴより約3倍高いことが示された。従って、単純な生息環境条件下では、シナイモツゴが種間競争に勝るモツゴによって置換されるモデルが妥当であると推察された。
- 7) シナイモツゴとモツゴの種間で交雑が生じる生態的要因に関して、雌の配偶者選択、および雄の繁殖なわばりの競争能力について調査した結果、配偶者選択実験では同類交配が29例、異種間交配が1例となり、各種に強い同類交配が存在することが明かになった。また、雄のなわばり競争能力実験では、種の違いと無関係に体サイズに依存した競争関係が認められ、それは体長より体重により強く影響されることが示された。
- 8) 一方、広く、複雑で多様な自然条件下では、2種の同所的個体群の動態は、生息環境要因(水温、照度、ハビタットの多様さなど)と生態的要因(成長、資源利用度、繁殖行動など)によって影響を受け、一部には交雑によるF1およびF2以降の雑種個体が派生するものの、各々の

種は異なるハビタット選好性によって生活資源を分割利用することにより共存が可能であると推察された。

申請者による以上の成果は、稀少種シナイモツゴの遺伝的・生態的特性の解明に大きく寄与するとともに、本種の保護・保全施策の確立に資するものであるとして、審査員一同は本論文が博士（水産科学）の学位を授与される資格のあるものと判定した。