

固有種に富む琵琶湖からの侵入種

誌名	陸水学雑誌
ISSN	00215104
著者名	高村,健二
発行元	日本陸水學會
巻/号	70巻3号
掲載ページ	p. 249-253
発行年月	2009年12月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



特集：生物学的侵入と人間活動

資料 [Limnological record]

固有種に富む琵琶湖からの侵入種
— 関東の陸水からの視点 —

高村健二¹⁾

Invasive species from the highly endemic fish fauna of Lake Biwa threatening freshwater fish in rivers of the Kanto region

Kenzi TAKAMURA¹⁾

Abstract

The highly endemic fish fauna of Lake Biwa has not only been a source of invasive species to other Japanese freshwaters through the activities of fish stocking, but has also itself been threatened by invasive species from other freshwaters as well as by habitat destruction. In rivers of the Kanto region, an analysis of the mitochondrial cytochrome-b gene revealed that populations of the freshwater fish *Zacco platypus* are composed of two distinct lineages, i.e., the native Kanto and the non-indigenous L. Biwa lineage. The latter was inadvertently introduced along with the stock of the ayu *Plecoglossus altivelis* from the lake. Since the stocking has been reported as not contributing to the recruitment of the next generation in the rivers, terminating the stocking is advisable for preventing invasive species as well as for sustaining the ayu stock.

Key words: biological invasion, intraspecific lineage, inadvertent introduction

摘 要

固有種に富む琵琶湖の魚類相は、生物学的侵入や生息環境減少などによって脅かされる一方、固有種その他陸水域への放流により、生物学的侵入を生じるという矛盾した状態にある。関東地方河川では、琵琶湖産アユ放流に伴った侵入により、琵琶湖由来と関東在来の2系統のオイカワが混在していることが、ミトコンドリア cytochrome b 遺伝子分析によりわかった。湖産アユ放流は放流河川での翌年のアユ回帰へ貢献しないと報告されているため、放流の停止がアユ資源維持にも生物学的侵入の抑制にも望ましいと考えられた。琵琶湖魚類相を取り巻く矛盾した状態の解消には各々の地域環境に適応した在来生物の保全が鍵となるであろう。

¹⁾ 独立行政法人 国立環境研究所 〒305-8506 茨城県つくば市小野川 16-2 National Institute for Environmental Studies, 16-2 Onogawa, Tukuba, Ibaraki 305-8506, Japan
(連絡先 高村健二 E-mail: takaken@nies.go.jp)

キーワード：生物学的侵入，種内系統，非意図的導入

(2009年3月31日受付；2009年4月20日受理)

はじめに

琵琶湖の生物相は琵琶湖・淀川水系あるいは琵琶湖そのものしにしか生息しない固有種を多く含んでいる。淡水魚にも固有の種ないし亜種が多くみられ，一般に知られたものだけでもアユ（東，1973；Nishida, 1986），ビワマス（加藤，1978；Yoshiyasu, 1973），ワタカ，ホンモロコ，ニゴロブナ，ゲンゴロウブナ，ビワコオオナマズ，イトコナマズがある。これらの魚種に加え，近年の酵素多型・ミトコンドリア DNA 酵素断片多型・塩基配列変異の分析による分子系統学的研究や，種間・種内の比較形態学・生態学的研究により，琵琶湖に特徴的な集団の存在がわかってきた。例えば，イトヨ（Watanabe et al., 2003），ビワヒガイ（Hosoya, 1982），アブラヒガイ（Hosoya, 1982），スゴモロコ（細谷，1989），スジシマドジョウ大型種（Saitoh et al., 2000），スジシマドジョウ小型種（Saitoh et al., 2000），ビワヨシノポリ（Takahashi and Okazaki, 2002）である。これらの魚種は歴史・進化の産物であり，その希少性が広く認められている。それだけではなく，これらの魚種には，食用・遊漁・観賞に利用され，また商品としても流通されるために，水産的価値の高いものが多く含まれている。

琵琶湖への侵入，琵琶湖からの侵入

琵琶湖でも国内の他の湖沼と同じく，オオクチバスなどの外来魚が定着し，それに起因する捕食・競争圧が，沿岸域の生息場所減少ともあいまって在来魚の減少を引き起こしている（中井・浜端，2002；山本，2002）。例えば，1954年以降の滋賀農林水産統計年報（<http://www.pref.shiga.jp/g/suisan/toukei/toukei-text.html>）を参照すると，フナ類の漁獲量は1965年の1,104トンが最高で，2006年には103トンに，ホンモロコのそれは1970年の476トンが最高で，2006年には11トンに減少している。絶滅の恐れのある生物を掲載するレッドリスト滋賀県版にも，保全の必要性の大きさに応じて，絶滅危惧種として，アブラヒガイ，スジシマドジョウ大型種，スジシマドジョウ小型種，イトヨ，ワタカが，絶滅危機増大種としてイトコナマズ，希少種としてビワコオオナマズ，要注目種としてゲンゴロウブナ，ニゴロブナ，ビワマ

ス，ホンモロコが挙げられている（滋賀県，2000）。このように琵琶湖の在来魚群集は減少傾向が著しく，魚種によっては絶滅が懸念される状態にあり，それに加えて，1992年からのアユ冷水病，2004年からのコイヘルペスウイルス病といった全国規模の病害流行にも見舞われている。したがって，捕食性魚類から魚類病原体にいたる生物学的侵入は，生態系管理・生物多様性保全の面からも，水産資源維持の面からも，琵琶湖生態系に対する大きな危機的要素となっている。

このように，琵琶湖への生物学的侵入は大きな問題を引き起こしているため，それに対して，漁業者・市民の活動や行政的施策による問題解決の努力が成されている。ところが，もう一方では琵琶湖から他の水系への生物学的侵入が問題を引き起こしている（中村，1955；中井・浜端，2002）にもかかわらず，その問題の広がりや影響についての理解は進んでいないように思われる。

琵琶湖から他の水系に生物学的侵入が起きる原因のひとつは，先述のように琵琶湖固有魚種の中で商品として流通価値の高いものが水産増殖用として他の陸水域へと放流されることにある。その時に対象魚種だけでなく，その他の魚種も混入して出荷・放流されてきたために，侵入は対象魚種以外にも拡大した。典型的な例が，琵琶湖産アユである。石川千代松博士による1912年の多摩川放流試験を皮切りに，琵琶湖産アユの他河川への放流が始まり，全国的には1950～70年代を通じて飛躍的に増加した。例えば，利根川水系鬼怒川の湖産アユ放流尾数は1950年代後半には年1万尾弱であったのに対して，1970年代後半には年100万尾を超えていた（栃木県水産指導所，1956-1964；栃木県水産試験場，1965-1982）。この中にアユ以外の魚種がどれだけ含まれていたかについては，出荷時の定量的資料はないようであるが，日本産淡水魚とその分布変化に関する報告（例：川合ら，1980）では混入が頻りに指摘されており，例えば，後述するオイカワの場合でも，水口（1990）による詳細な報告がある。

琵琶湖産オイカワの関東への非意図的導入

淡水魚オイカワ *Zacco platypus* は，本州の利根川・信濃川以西，あるいは太平洋岸では関東以西に自然分布し

ていたと言われている。現在では、琵琶湖産アユの放流に伴い、それに随伴して東北地方にまで分布拡大している(水口, 1990; 国土交通省, 2005)。琵琶湖産アユの放流はオイカワの自然分布の有無に関わりなく実施されてきたため、オイカワ自然分布域では琵琶湖産オイカワが在来のオイカワと混在したことになる。それでは、これらの由来が異なるオイカワは、そもそも形態的あるいは生態的に差異を有していたのであろうか。また、差異があったとすれば、混在後もそれは維持されたのであろうか。これらの疑問は、同種内外来(種内において遺伝的に区別される地域集団の間で生じる導入)の現状とその影響を知る上で見逃せない点である。

湖産アユ放流による分布拡大後のオイカワについては水域間形態比較が行われている(水口, 1970, 1990)。その結果によると、自然分布であるか否かにかかわらず、琵琶湖由来オイカワの分布域とその他の水系由来オイカワの分布域(若干定義は異なるが、水口(1970, 1990)の一般的呼び名による区分にちなんで、それぞれオイカワ域・ハエ域とする)との間では、成魚脊椎骨数と仔魚発生期の温度との関係に明瞭な違いが認められる。すなわち、水域毎の平均脊椎骨数は40.63～42.33の範囲で変異し、発生期気温21℃以上では温度上昇に伴い減少する。そして、同じ温度条件ではオイカワ域はハエ域よりもおよそ0.42個多い。つまり、脊椎骨数自体は温度条件により変異するが、同一温度に対する脊椎骨数は由来により異なっており、それは遺伝的に決定されている可能性が高いと考えられた。

以上のように、琵琶湖由来オイカワの形態的特異性が水口(1970)により指摘されていた。しかし、先述したように、オイカワの自然分布域内では琵琶湖由来と在来のオイカワとの混在が想定されるが、そのような水系も水口(1970, 1990)ではハエ域として扱われていた。仮に、由来の異なるオイカワの間の形態的差異が遺伝的差異に裏打ちされているならば、想定混在域では琵琶湖由来の遺伝子が定着していない可能性もある。そこで、私は、現時点でそのような水系に琵琶湖由来の遺伝子が存在するかどうか、つまりオイカワ自然分布域に琵琶湖由来遺伝子が定着しているかどうかを調査した。

調査場所はオイカワ自然分布域の東限である関東地方の河川である。これらの河川において採集されたオイカワのミトコンドリア DNA cytochrome-b 遺伝子を含む塩基配列1230 bpを決定し、琵琶湖採集オイカワのそれと比較したところ、塩基変異率約1%の違いがある関東系統と琵琶湖系統が認められ、琵琶湖由来遺伝子の定着が

確認された(高村, 未発表)。南関東から北関東へと河川別に見ると、相模川から那珂川までは両方の系統が認められたが、さらに北の久慈川以北では琵琶湖系統のみが見つかった(高村, 未発表)。オイカワは相模川には自然分布していなかったとされている(中村, 1955)ので、関東系統の見つかった河川が全て自然分布域に属するとは言えないが、一方で琵琶湖系統が全ての調査河川で見つかっており、その定着範囲の広さが窺われる。

オイカワは河川の中流部、それも河川改修により流れが浅く平坦となった流程に優占すると言われており(名越ら, 1962)、そのような河川へとオイカワが新たに侵入した場合は河川生態系への影響は大きかったものと考えられる。しかしながら、オイカワの侵入を受けていない河川が稀なため、その影響の河川間比較を通じた定量化は難しい。また、系統間に生態的な違いがあるとすると、混在下でもその違いが存続するかが問題となるが、系統間交雑の可能性を考慮するなら、母性遺伝するミトコンドリア DNA だけでなく、核ゲノムも含めた分子系統学的解析により交雑の有無を確かめる必要がある。核ゲノム遺伝子の解析は形態に対応する遺伝子という意味でも重要である。

アユ放流に見る生物多様性と 生物学的侵入との関係

先述のように、放流される琵琶湖産アユ自体も放流河川においては侵入生物であり、生態的影響が懸念される。アユ放流が水産増殖を目的としているため、その放流が放流先河川のアユ資源の増加に役立っているかどうか問われる。その場合、放流されたアユ自体は成長して、その遊漁期間中は資源として役立っていることは明らかであるが、より長期的な資源増加あるいは維持に結びついているか、つまり持続的なアユ資源管理に繋がっているかどうか問題である。

実は、琵琶湖産放流アユの放流河川でのアユ資源維持の効果は疑問視されており、資源生物学・遺伝学・生態学などの手法を駆使して、広範な研究・検討が行われてきている(例えば、井口, 1994; 全国内水面漁連, 2002; 岩田ら, 2007)。それらの結果によれば、琵琶湖産アユと放流先河川に遡上してくる海産アユとの間には以下のような相互作用が生じると考えられる。(1) 両者の間にはなわばりを介した餌を巡る競争が生じ、一般に湖産アユの方がなわばり性が強いいため優位に立つ可能性がある、(2) 琵琶湖産アユの産卵期は1～2ヶ月早い、

期間の重複が生じ、産卵場所を巡る競争が生じうる、(3) 産卵時期・場所の重複により交雑が生じるため、系統固有の遺伝子セットの崩壊が生じる、(4) 湖産アユ仔魚は塩分耐性が低いため、降海後の生残率が低下し、次年度に遡上しない可能性が高い。すなわち、湖産アユを仔魚が海に流下する河川に放流しても、資源再生産には貢献せず、むしろ海産アユの再生産を(1)～(3)の面で損なうと考えられる。

それゆえ、海産アユの遡上があるか、またその再生が見込める河川では、湖産アユの放流に大きく依存するよりは、海産アユ資源の増加・維持に資金・労力を投入した方が、水産増殖の面からも好ましい可能性がある。さらに、オイカワのように随伴して侵入する外来魚や、湖産アユ放流がその拡大を招いたとも言われるアユ冷水病などの病害、ならびに放流に関わる経費・エネルギー消費などを考慮すると、琵琶湖産アユの放流はその産地の琵琶湖周辺と放流先において少なからぬ経済的利益をもたらしたものの、存続の可否が慎重に検討されてしかるべきであろう。実際に、アユ冷水病の流行を契機にして、関東地方では地元で養殖したアユ種苗を放流に用いるようになった河川が多い。海産アユの遡上・成長・産卵・流下という生活史に沿って資源管理を行なうことは、放流・生物学的侵入にまつわる社会的コストの低い河川水産資源・生態系管理のあり方に繋がるであろう。

琵琶湖産アユ放流に象徴される問題は、固有種に富む琵琶湖の魚類相が生物学的侵入などにより絶滅の恐れがある一方で、その固有種の放流によって他の水系において生物学的侵入が生じるという矛盾した状態にある。この問題の解決には、地域社会間の利害調整が必要であるが、その基盤として在来生物がその地域の環境に適応しているという生物学的認識が据えられる必要がある。海産アユのいる河川での湖産アユの定着失敗はそのことを良く示している。

謝 辞

本研究は、国立環境研究所特別研究「侵入生物・組換え生物による遺伝的多様性影響評価に関する研究」により行われた。

文 献

東幹夫(1973): びわ湖における陸封型アユの変異性に関する研究 IV. 集団構造と変異性の特徴についての試論。

日本生態学会誌, 23: 255-265.

Hosoya, K. (1982): Classification of the cyprinid genus *Sarcocheilichthys* from Japan, with description of a new species. Japanese Journal of Ichthyology, 29:127-138.

細谷和海(1989): スゴモロコ属. 日本の淡水魚, 川那部浩哉・水野信彦(編): 318-320. 山と溪谷社, 東京.

河川環境データベース(河川水辺の国勢調査)(2006): 調査結果の概要-平成18年度. <http://www3.river.go.jp/download/h18.htm>, 国土交通省.

井口恵一朗(1994): アユ-両側回遊から陸封へ. 川と海を回遊する淡水魚-生活史と進化-, 後藤晃・塚本勝巳・前川光司(編): 128-140. 東海大学出版会, 東京.

岩田祐士・武島弘彦・田子泰彦・渡辺勝敏・井口恵一朗・西田睦(2007): ミトコンドリア SNP 標識で追跡した放流琵琶湖産アユの行方. 日本水産学会誌, 73: 278-283.

加藤文男(1978): びわ湖水系に生息するアマゴとビワマスについて. 魚類学雑誌, 25: 197-204.

川合禎次・川那部浩哉・水野信彦(編)(1980): 日本の淡水生物-侵略と攪乱の生物学. 東海大学出版会, 東京.

水口憲哉(1970): オイカワ (*Zacco platypus* (T. & S.)) の繁殖生態と分布域の拡大にともなう二, 三の形質の変異. 東京大学大学院博士(農学)論文甲 02306

水口憲哉(1990): オイカワの日本における分布域の拡大. 東京水産大学論集, 25: 149-169.

名越誠・川那部浩哉・水野信彦・宮地伝三郎・森主一・杉山幸丸・牧岩男・斉藤洋子(1962): 川の魚の生活 III オイカワの生活を中心にして. 京都大学生理・生態学研究業績, 82: 1-19.

中井克樹・浜端悦治(2002): 琵琶湖-外来種に席卷される古代湖. 外来種ハンドブック, 日本生態学会(編): 265-268. 地人書館, 東京.

中村守純(1955): 関東平野に繁殖した移殖魚. 日本生物地理学会会報, 16-19: 333-337.

中村守純(1969): 日本のコイ科魚類. 財団法人資源科学研究所, 東京.

Nishida, M. (1986): Geographic variation in the molecular morphological and reproductive characters of the ayu *Plecoglossus altivelis* (Plecoglossidae) in the Japan-Ryukyu Archipelago. Japanese Journal of Ichthyology, 33: 232-248.

Saitoh, K., T. Kobayashi R. Ueshima and K. Numachi (2000): Analyses of mitochondrial and satellite DNAs on spined loaches of the genus *Cobitis* from Japan have revealed

固有種に富む琵琶湖からの侵入種

- relationships among populations of three diploid-tetraploid complexes. *Folia Zoologica*, 49(Supplement 1): 9-16.
- 関伸吾・谷口順彦・田祥麟 (1988): 日本及び韓国の天然アユ集団間の遺伝的分化. *日本水産学会誌*, 54: 559-568.
- 滋賀県 (2000): 滋賀県で大切にすべき野生生物 (2000年版) - 滋賀県版レッドリスト. <http://www.pref.shiga.jp/d/shizenkankyo/rdb/index.html>.
- Takahashi, S. and T. Okazaki (2002): A new lentic form of the "yoshinobori" species complex, *Rhinogobius* spp. form Lake Biwa, Japan, compared with lake-river migrating *Rhinogobius* sp. OR. *Ichthyological Research*, 49: 333-339.
- 栃木県水産指導所 (1956-1964): 栃木県水産指導所事業報告第 1-9 号. 栃木県, 宇都宮.
- 栃木県水産試験場 (1965-1982): 栃木県水産試験場事業報告第 10-26 号. 栃木県, 宇都宮.
- Watanabe, K., S. Mori and M. Nishida (2003): Genetic relationships and origin of two geographic groups of the freshwater threespine stickleback, 'Hariyo'. *Zoological Science*, 20: 265-274.
- 山本敏哉 (2002): 水位調整がコイ科魚類に及ぼす影響. *遺伝*, 56: 42-46.
- Yoshiyasu, K. (1973): Starch-gel electrophoresis of hemoglobins of freshwater salmonid fishes in Southwest Japan-II. Genus *Oncorhynchus* (Salmon). *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 39: 97-114.
- 全国内水面漁業共同組合連合会 (2002): アユ種苗の放流の現状と課題 - 琵琶湖産, 人工産, 海産の特性を考慮した増殖事業 -. 全国内水面漁業共同組合連合会, 東京.