

オウミア No.44

琵琶湖研究所ニュース

1993年8月

編集・発行／滋賀県琵琶湖研究所

〒520-0806 大津市打出浜1-10

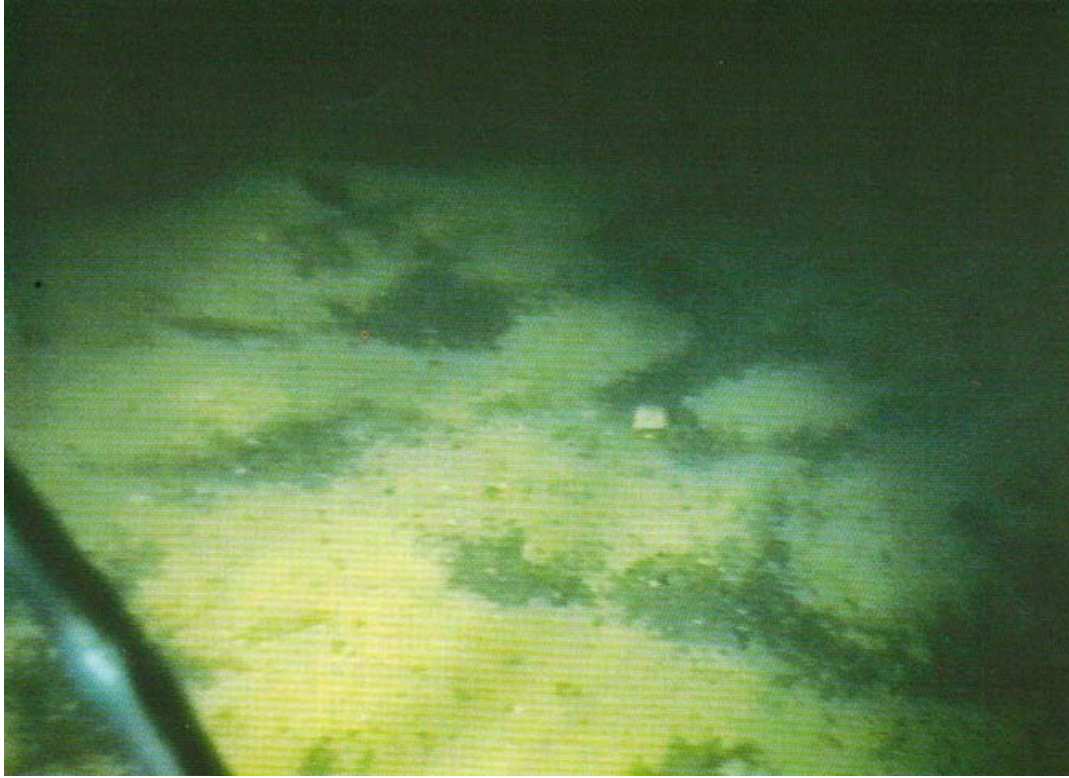
TEL 077-526-4800

[モロコの系統と進化 琵琶湖産固有種の起源をめぐる 研究の方向性](#) — 細谷和海

[びわこLINK「BITEX'93予備観測」他](#)

[世界の湖<番外編>湖沼研究所訪問① コンスタンツ陸水学研究所](#) — 前田広人

琵琶湖湖底からのメッセージ



湖底を浮遊するコカナダモ(緑の部分)。7月に成長しすぎて切れたコカナダモは、流れ藻となって湖面を漂い、一部はやがて湖底に沈み、西部劇の風に舞う枯れ葉のように湖底をさまよう。湖底付近の水温が低いため、なかなか分解されない。(水中ビデオカメラにて撮影:竹生島沖水深50m)

モロコの系統と進化

—琵琶湖産固有種の起源をめぐる研究の方向性—

水産庁養殖研究所 細谷和海

湖岸を賑わすモロコ釣りは、初夏の琵琶湖の風物詩にもなっています。モロコは釣りの対象であるばかりでなく、味がよいために琵琶湖の漁業を支える水産重要魚種となっています。それゆえモロコは湖国の人々にとって、もっともなじみの深い魚と言えるでしょう。ところが、モロコの種類や系統については、不明な点が多く残されています。モロコの形態、遺伝、それに生活様式は多様で、彼らの歩んできた進化の過程を知ることは、現在見られる琵琶湖の魚類相の成立過程を解説するための1つのヒントにもなるでしょう、ここでは、最新の情報をまじえ、系統分類学の観点からモロコの類縁関係を探ってみましょう。

1. モロコの種類の実状

モロコは小さなコイ科魚類で、以下のようにタモロコ属(*Gnathopogon*)とスゴモロコ属(*Squalidus*)からなる複数の種類を含んでいます。(図1)。

タモロコ属

タモロコ *G.elongatus*

ホンモロコ *G.caerulescens*

スゴモロコ属

イトモロコ *S.gracilis gracilis*

スゴモロコ *S.chankaensis biwae*

デメモロコ *S.japonicus japonicus*

これらの魚類は外観上互いによく似ており、日本産コイ科魚類のなかでは分類同定するのがもっとも難しいグループとされています。琵琶湖水系では、琵琶湖の沖合にホンモロコ、スゴモロコ、デメモロコが、湖岸や内湖にタモロコが、注入河川の野洲川中流にイトモロコがそれぞれ分布しています。



図1 代表的なタモロコ属魚類(上、タモロコ)とスゴモロコ属(下、イトモロコ)

2. 分岐分類学の立場

魚類分類学では、特定の魚種の学名や所属が、ある日突然変更されるということがしばしばあります。その背景には、十分な情報と確固たる系統理論に基づく研究がなされていないことがあるようです。実際、琵琶湖の固有種に関する既応論文は、系統分類学の観点からすればほとんどが空想に近いものなのです。

系統分類学とは、生物群が歩んできた進化の過程を分類体系に反映させることを目的としています。これと従来からなされてきた主観の強い、典型的な分類学とは区別されます。系統分類学は、データの解析方法と系統樹の組み立ての仕方の違いにより、数量分類学と分岐分類学に分けられます。

数量分類学ではすべての形質を等価に扱い、形質の全体的類似度に基づいて分類します。アイソザイム分析^(注1)の結果をまとめた樹状図(dendrogram)は、数量分類学に基づくもので、集団間の遺伝的距離と分化年代を探るのに有効です。

一方、分岐分類学では、新しく派生的な形質の共有状態を手掛かりに類縁関係を推定します。まず、骨格系や筋肉系の比較解剖を行い、形質が原始的か派生的かを決めます。それから、派生的形質^(注2)の分布状態から分岐図(cladogram)と呼ばれる系統樹を作ります。この作業は、進化を原始的な状態から派生的な状態への積み重ねとする進化の基本原則を忠実に反映したものです。「分岐」とはまさに「種分化」を意味するのです。したがって、分岐分類学に基づく系統推定は、ある種がどの種から分かれてきたかという、分化の序列を探るのに優れていると言えます。

それでは系統分類学の立場からモロコ類の類縁関係を探ってみましょう。

3. 他人のそら似

タモロコ属もスゴモロコ属も口が下向きで1対の口ひげをそなえるという理由で、古くからカマツカ亜科に含まれてきました。しかし、モロコ類をタモロコ属とスゴモロコ属に分ける場合と、スゴモロコ属をタモロコ属に含めてしまう場合があり、研究者の間で一致した見解が得られていません。

モロコ類が所属するカマツカ亜科は、コイ亜科やバルブス亜科とともにコイ科を代表する底棲魚です。これら3つのグループ

は上顎を突出させることが得意で、いわゆる吸引摂餌を行います。つまり、上顎を延ばして泥中に潜む餌生物を、ストローを使うように吸いこむのです。このことから吸引摂餌は底棲生活にむけての適応と考えられています。とりわけ、カマツカ亜科とコイ亜科では前篩骨(頭蓋骨の前端)と上顎の間に第2前篩軟骨と呼ばれるクッションが介在し、一段と吸引摂餌しやすくなっています。(図2)。このちっぽけな第2前篩軟骨こそ共有派生形質で、実はモロコ類の系統を探る重要なカギとなるのです。タモロコ属とスゴモロコ属を比較解剖してみると、スゴモロコ属はほぼカマツカ亜科としての派生形質をそなえているのに対して、タモロコ属はどれも欠いており、彼らの骨格系は底棲コイ科魚類としてはかなり原始的であることが分かります。特に重大なことは、タモロコ属が第2前篩軟骨を欠いていることです(図2A)。このことはタモロコ属がカマツカ亜科はもちろんのこと、その兄弟分であるコイ亜科にも属さないことを意味します。

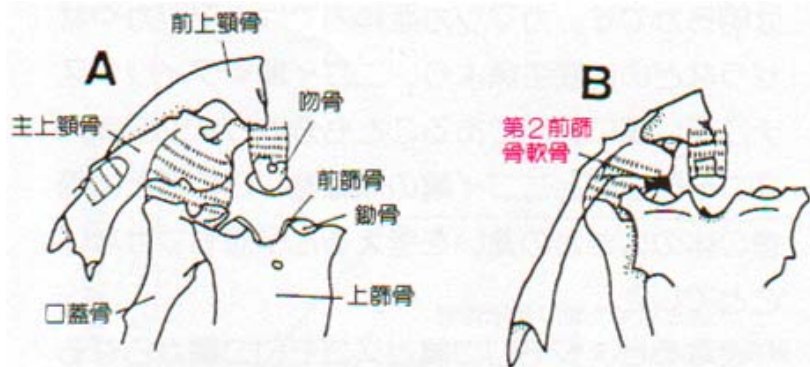


図2 モロコ類の上顎部背面図。
A:タモロコ属(琵琶湖産タモロコ)、B:スゴモロコ属(琵琶湖産デメロコ)。(細谷1987)

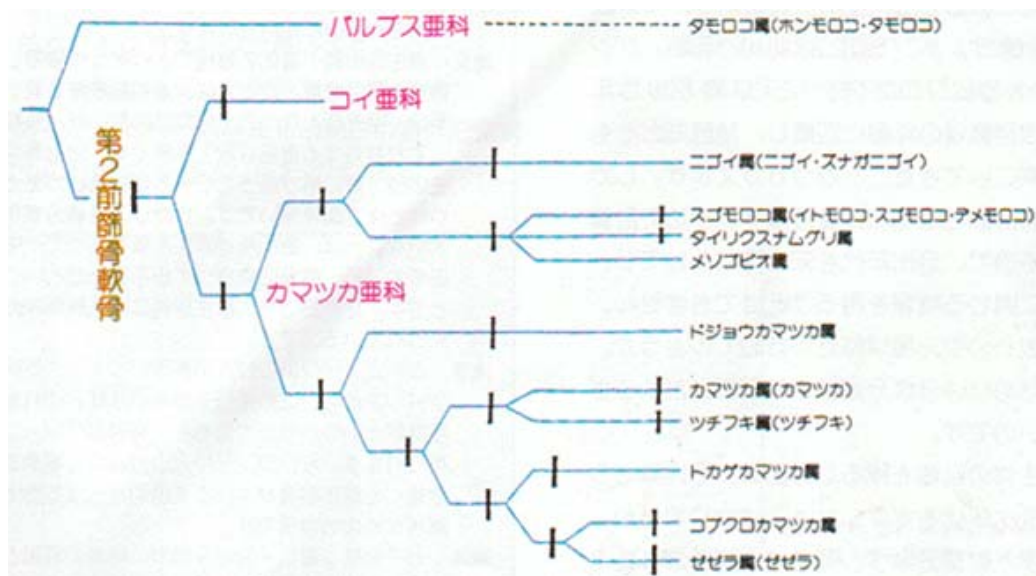


図3 分岐法により推定したカマツカ亜科とその仲間の類縁関係。黒色帯はそれぞれの系統を特徴づける共有派生形質。()内は琵琶湖水系に分布する種。

タモロコ属がカマツカ亜科でもなければコイ亜科でもないとなると、バルブス亜科に含まれることとなります。ただし、バルブス亜科はもともと寄せ集めの雑居分類群であるため、祖先を特定するのがとても難しいのです。一方、スゴモロコ属が分岐分類学上カマツカ亜科の一員であることは明らかです。カマツカ亜科内ではカマツカやゼゼラなどの純底生魚より、ニゴイ属やタイリクスナムグリ属に近縁であることも分かりました(図3)。スゴモロコ属とニゴイ属の類縁性、このことは両者の体の大きさの違いを考えると予想もつかないことでした。

となると、タモロコ属とスゴモロコ属からなるモロコ類というのは、外観が似ているにもかかわらず他人のそら似ということになります。このことは、個体発生と比較研究や核型分析の結果によっても裏づけられています。どおりで、スゴやデメはホンモロコの代用品にはまずいはず。味もやつぱりニゴイかな。

4. 固有種の起源をめぐって

琵琶湖固有の淡水魚と言えばホンモロコ、ゲンゴロウブナ、ワタカ、ビワコオオナマズなど、枚挙にいとまがありません。これらの固有種の起源について、約50万年前に一律に進化したとするあやしげな説もありますが、正直なところ何も明らかにされてはいないのです。

最近アイソザイム分析やミトコンドリアDNA切断型パターン(注3)の比較に基づいて、分子時計(注4)が考案されています。私達の研究所では、すでに分子時計によって固有種の出現時期をいくつか推定しています。ホンモロコは約40万年前。ゲンゴロウブナとビワコオオナマズは約500万年前で、ほぼ琵琶湖の年齢に匹敵し、琵琶湖とともに運命を共にしてきたことがうかがえます。しかし、分子時計はもともと数量分類学的手法で計算されているので、分化年代を知り得たとしても、系統発生に関わる

情報を得ることはできません。いったい彼らの祖先種は何だったのでしょうか。答を得るためには分岐分類学的な解析にたよらざるを得ないのです。

特定の生物の起源を探るためには、祖先種をつきとめて分化年代を推定しなければなりません。分岐分類学と数量分類学、両者は根本原理も進化に対する哲学も違います。ただ、系統を明らかにするという点で、目指すゴールは同じはず。有名な国際誌であるEVOLUTIONやCOPEIAでは、分岐分類学と数量分類学を扱った論文を除けば、もはや系統論は見当りません。分類学は古くて新しい側面を兼ねそなえているのです。

琵琶湖の固有種が出現した時代と背景は、当然、魚種ごとに異なります。残念ながら、これらの魚種の系統研究はほとんど手をつけられていません。琵琶湖の固有種の起源をめぐる課題は、特定のグループにねらいを定め、分岐分類学と数量分類学手法によりアプローチすることが望まれます。そのためには、系統分類学を専門とする研究者の共同プロジェクトを計画する必要がありますでしょう。

参考文献

Hosoya, k. (1986): Interrelationships of the Gobloninae (Cyprinidae). Indo-Pacific Fish Biolgy.

細谷和海 (1987): タモロコ属魚類の系統と形質置換. 日本の淡水魚類、東海大出版会.

細谷和海 (1990): 水産生物学の基礎としての系統分類. 養殖研ニュース、20: 2-6.

中村守純 (1969): 日本のコイ科魚類、緑書房.

上野紘一ほか (1992): 日本産モロコ類の核学的分類. 日水誌、58(7): 1273-1277.

注1 アイソザイム分析: 同じ作用を持つ酵素でも、タンパク質を構成するアミノ酸の配列順序が異なっていることがあります。このような分子多型を総称してアイソザイムと呼びます。アイソザイムは遺伝情報をもとに作られるので、しばしば類縁関係を探るのに利用されます。

注2 派生的形質: 進化の過程でより新しく獲得した特徴を言います。たとえば、始祖鳥が持つ翼や羽毛は、祖先型となったハ虫類にはないが、鳥類すべてが共有する重要な派生形質です。始祖鳥は、その他、翼に指があったりくちばしに歯があったりする点で興味深いです。しかし、系統分類学で大切なことは、始祖鳥が派生形質をもってハ虫類の殻を破り、鳥類に向かって歩み始めたということです。だからこそ、派生形質には系統情報がこめられているのです。

注3 ミトコンドリアDNA切断型パターン: ミトコンドリアのなかにも遺伝子があります。これを制限酵素というハサミで切ると、特有のパターンが得られます。ミトコンドリアDNAは、置換速度が速くて解析感度がよいうえ母型遺伝するので、解析するのも容易です。

注4 分子時計: 遺伝子突然変異が、時間の経過とともに一定の割合で起こるという前提で、分化年代を逆算します。

プロジェクト紹介

琵琶湖湖底からのメッセージ

1. はじめに

琵琶湖北湖において、湖底付近の溶存酸素濃度の減少が懸念されていますが、その実態の解明はまだ十分になされていません。琵琶湖研究所では、1989年にプロジェクト研究「琵琶湖水質の形成過程と変動機構」をスタートさせて、琵琶湖北湖湖底付近の物質動態について精力的な調査研究を行ってきました。その結果、従来では考えられなかった新たな事実を発見しましたので、それらを中心に報告します。

琵琶湖北湖における溶存酸素濃度の低下を最初に指摘したのは、滋賀県水産試験場(1973年)ですが、1975年には、奈良女子大学の津田松苗さんらが、溶存酸素濃度4%の場所を発見されています。一方、滋賀県衛生環境センターは、1988年に8%の溶存酸素濃度を記録していますし、滋賀県琵琶湖研究所は、1990年に、部分的に無酸素状態を計測しました。

実は、溶存酸素濃度が低くなるのは、湖底付近に有機物を多く含んだ境界層があるからです。この境界層の成因は、成層期に卓越する内部波であろうと考えています。さらに、最近になって、琵琶湖研究所では、地球の温暖化も溶存酸素濃度変動の大きな要因のひとつであることを指摘しました。

2. 溶存酸素濃度は家計の収支と同じ

琵琶湖北湖の溶存酸素濃度は、春先(3月下旬から4月上旬)にかけて飽和状態になります。家計で言えば、給料をもらったばかりの状態といえます。湖底への酸素の供給は、3種類あります。それらは、(1)秋から冬にかけての季節風の吹き出しによる湖面からの供給。(2)湖岸および湖面冷却による密度流としての供給。(3)春先の融雪洪水の貫入による供給です。現実には、これらの現象が複合的に働くので、水中の溶存酸素濃度だけから明確な区別をすることは困難です。

さて、湖内の溶存酸素濃度に地球の温暖化が影響を与えていると述べましたが、それには、二つの影響があります。一番目は、積雪の減少です。積雪量が多ければ、春先の湖底付近の溶存酸素濃度は高くなります。図1に示したように、琵琶湖北湖における溶存酸素濃度は、表面と湖底付近から回復してきます。そして、厳しい冬を迎えた年の4月には、十分な溶存酸素濃度を確保できます。一方、暖冬の年の春先の溶存酸素濃度は、あまり高くなりません。十分な収入のない家計と言えます。

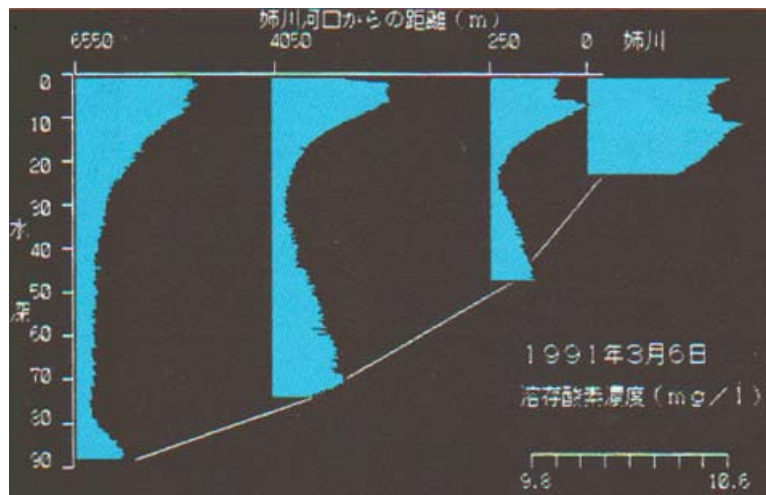


図1 姉川河口沖の溶存酸素濃度の空間分布(1991年3月6日の記録)。表水層と深水層の両方から酸素が回復している様子がよくわかる。深水層の溶存酸素濃度の回復は、融雪洪水によるものと思われる。(滋賀県琵琶湖研究所のデータを利用)

5月以降、湖面近くの水温と、湖底近くの水温の差が大きくなります。そして、水深10mから20m付近に、水温躍層と呼ばれる水温が極端に変化する層が出現します。この層は、溶存酸素を表面から湖底に運ぶのを妨げる働きをするので、湖底近くでは、溶存酸素の供給がたたれ、消費のみ進行することになります。家計で言えば、支出しかないわけです。支出が収入を上回った時、赤字と言いますが、湖底付近の有機物(動植物の死骸)が分解されるのに必要な溶存酸素がなくなったとき、湖底付近は還元的な状態になったと言われ、さまざまに困った現象が発生します。琵琶湖北湖では、まだそこまで深刻な状況になってはいませんが、図2に示したように、積雪量の少ない年には、年最低溶存酸素濃度も低くなる傾向があります。

地球温暖化の影響はもう一つあります。それは、図3に示したように、琵琶湖における湖面と湖底付近の水温差が年々小さくなってきていることです。このことは、琵琶湖研究の根幹に係わる重要な問題なのです。つまり、水温差が小さくなるということは、上下が混じりやすくなってきていることであり、溶存酸素濃度にとっては、湖面から湖底への供給が増えるということです。家計で言えば、臨時収入とも言えるでしょうか。このことは、望ましいことですが、別の問題も引き起こします。すなわち、湖底から湖面へ物質の輸送も引き起こすからです。近年のCOD(化学的酸素要求量)の増加は、このことが原因ではないかと考えていますが、今後さらに研究を進めなければ、断定的なことは言えないと思います。

3. どうなるこれからの琵琶湖北湖の湖底

いずれにしても、琵琶湖北湖湖底の溶存酸素濃度減少の問題は、一面的な見方だけでなく、常に、多面的な見方、持続的な取り組みをする必要があります。琵琶湖への溶存酸素の供給という収入が限定されている以上、可能な限り溶存酸素の消費という支出を抑える努力をしなければなりません。その中でも、表紙の写真に示したように、近年、大量発生したコカナダモが、流れ藻になって漂流し、湖底に沈んでいることが気になります。それも、かなりの量にのぼっています。このような藻も、分解する過程で溶存酸素を消費します。ダムを作ると、2から3年で、底の方が無酸素化すると言われます。それは、湖底に沈んだ植物が分解するからです。琵琶湖北湖に大量に沈んだコカナダモの残骸は、水温が低いことから急激に分解することなく、今もなお不気味に湖底をさまよっています。

(熊谷道夫)

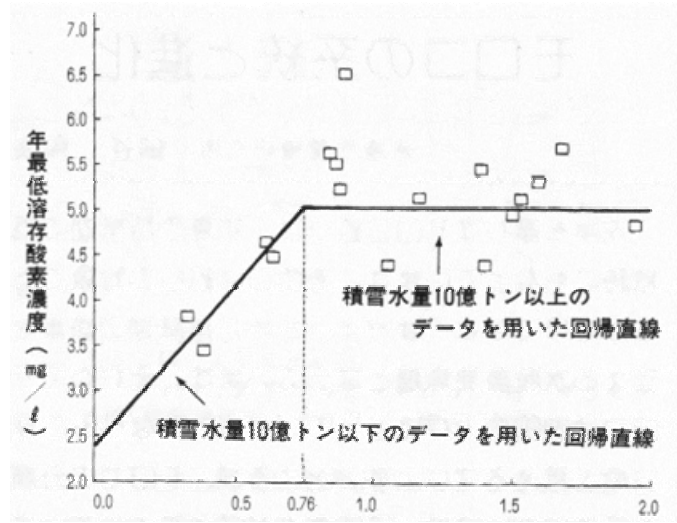


図2 積雪水量に対する年最低溶存酸素濃度(滋賀県琵琶湖研究所および滋賀県水産試験場のデータを利用)

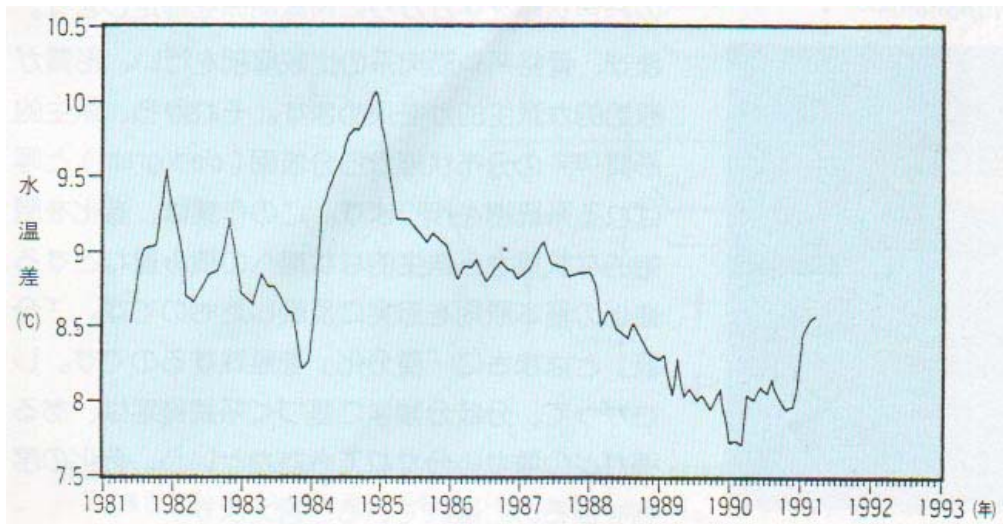


図3 表水層と深水層間の水温差の12カ月移動平均(滋賀県衛生環境センターの計測値を利用)

びわこLINK (Lake Information NetWork)

◎ドキュメント・BITEX'93第2次予備観測

さる6月23日から26日まで、はっけん号など4隻の船と約50名のスタッフが参加して、琵琶湖畔のホテルをベースに、BITEX'93の予備観測が行われました。昨年9月の第1次予備観測同様、来るべき本観測(8/21~9/15)に備えて貴重な経験(?)が得られました。

どんな観測だったのか、日記風に紙上実況してみます。

6月23日午後9時30分からミーティング。研究機関相互の協力関係がBITEXの特徴の一つ。翌日からの観測に向けて熱心に打ち合わせ。

6月24日午前10時頃、ホテル棧橋にズラリと集結した観測船(下写真)。琵琶湖の主要な観測船が顔を揃えるのもBITEXならではの光景。

私たちのはっけん号は、18ノット(時速約32キロ)で北湖の水深40m地点へ。

24日午前10時30分、アンカー投入。甲板上では複数グループが同時に観測開始。正午頃、一時的に5~6m/秒の北西風が吹き、観測の継続が心配されたが、午後0時30分、無事終了。午後1時、ホテル棧橋へ寄港。

6月25日昼、通称ウエット・ラボで湖水試料のろ過処理。

とりあえずは、第2次予備観測も無事終えることができました。



左から清流(5t:滋賀大)、はず(8t:京大生態研)、はっけん号(37t)



観測中の船上の光景



ろ過処理中の研究スタッフ(手前:生物班 奥:化学班)

◎琵琶湖がラムサール条約登録湿地に認定

北海道釧路市で開催されたラムサール条約第5回締約国会議で6月10日、琵琶湖など全国5箇所が新しく同条約の登録湿地に正式に認定されました。認定証交付式に出席した稲葉知事は、新登録地を代表して「琵琶湖の富栄養化の防止に関する条例」、「琵琶湖のヨシ群落の保全に関する条例」など県が進めている環境保全のための取り組みを紹介し、「釧路湿原をはじめとする日本の登録地と世界の登録地が互いに手を取り合い環境保全への運動の輪を広げられるよう協力していきたい」と挨拶しました。

今後は、水鳥の数や環境変化などの報告書の提出を義務づけるなど湿地保全に拍車がかかることが期待されます。

◎お知らせ

本号からの「びわこLINK」は、県民・研究者・行政相互の琵琶湖情報交換の場とし、環境保全への取り組み等を紹介するコーナーとしていきたいと考えています。皆様からの琵琶湖研究へのご質問、オウミアへの感想などございましたら下記までお寄せ下さい。

世界の湖<<番外編>>湖沼研究所訪問①

コンスタンツ陸水学研究所

コンスタンツ湖(またの名をボーデン湖)はドイツの南端にあり、スイスとオーストリアとの3つの国境に接した国際湖沼です。表面積は琵琶湖の2/3、最大水深は250m(琵琶湖は104m)で、氷河の後にできた湖です。毎年多くの観光客が訪れ、湖水は水道水として広く利用される点など、琵琶湖によく似た湖の一つといえるでしょう。

湖の水がライン川となって流れ出るところにコンスタンツ市があり、その郊外にコンスタンツ大学があります。この大学はドイツでは比較的新しくできた大学の一つで、特に理科系には充実したスタッフがそろっていることで有名です。日本とは大学制度が異なっているので正確には比較できませんが、ドイツの大学生は日本の大学院の学生に相当するといえるでしょう。授業はきわめてハードで、入学時に40名いたクラスメイトが卒業時に20名に減っていたなどというのはよく聞く話です。

【スタッフの構成】

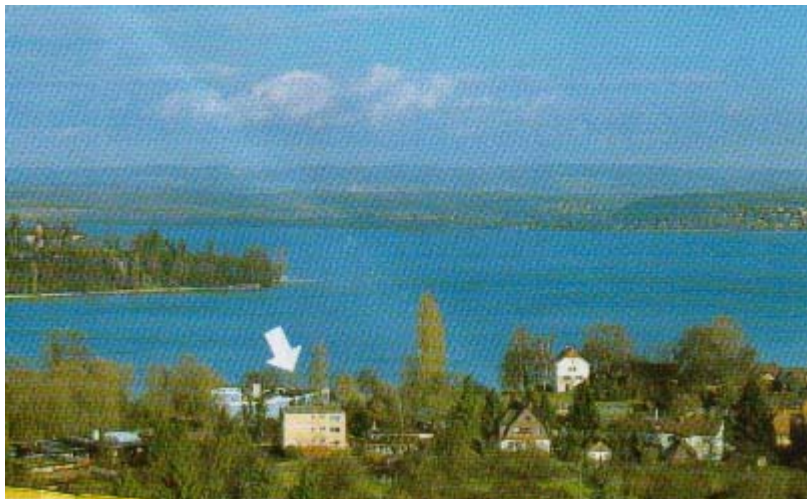
陸水学研究所はこの大学の生物学部に所属し、2名の専任教授と約15名のスタッフで構成され、常時20名以上の学生が研究しています。ドイツ統一後、大学が定員の3倍以上の学生を受け入れるようになったのでどの研究所も学生で満ち溢れ、実験器具は昼夜フル回転の状態です。研究体制はきわめて充実していて、研究室は教授を中心に数名の研究者(助教授と助手)と数名の秘書とテクニシャン(技官)がそれぞれに役割分担をもって研究にあたっています。

3年前、客員研究員として滞在して間もないころ、実験のうちあわせをした翌日に、テクニシャンのトーマスが壁の穴あけ用ドリルを片手にやってきたので、なにを始めるのかと聞くと、彼いわく「地震がおきても壊れない実験装置を作りきた」とのこと。日本では考えられないくらい頑丈な実験装置をこしらえてから仕事を始めるやり方にドイツ人気質を垣間見たような強い印象を受けました。

【プロジェクト研究】

この研究所にはコンスタンツ湖の魚類や水生植物および動植物プランクトンの生態学の専門家がそれぞれの研究を行っていますが、必要な場合には本学や他の大学からの研究者もやってきます。現在、内外の研究者30名ほどが集まりこの研究所が中心になって進めている研究は「コンスタンツ湖における物質の循環」という、大プロジェクト研究です。これは州政府や民間財団の資金で運用され、その研究成果は湖沼管理行政に活かされることになっています。これまで、この湖では富栄養化をくいとめるために、下水道整備によるリンの流入負荷削減に成功してきましたが、湖の栄養レベルの指標となる植物プランクトンによる年間の光合成量は減少していません。そのため、湖における生物を介した物質の循環機構を再度詳しく調べなおそうというのがこの研究の目的です。

このプロジェクトは生物学部のブーガー教授を中心に15の研究テーマが設定されています。その中にはバクテリアのバイオマスを担当しているシーモン博士、ピコプランクトンのワイセ博士、繊毛虫のミュラー博士、動物プランクトンのゲラー博士といった著名な研究者の他に、底泥からの物質の溶出やリモートセンシングをもちいたモニタリングの専門家も加わって幅広い研究がなされています。(前田広人)



ボーデン湖に臨むコンスタンツ陸水学研究所(矢印)

※コンスタンツ湖(ボーデン湖)については、『世界の湖』(滋賀県琵琶湖研究所編、人文書院)をご覧ください。