

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*

天野翔太¹, 酒井治己^{2†}

Morphological Differentiation and Geographic Distribution of Two Types of Anadromous Cyprinid *Tribolodon brandtii**

Shota Amano¹ and Harumi Sakai^{2†}

Abstract : Morphological differentiation and geographic distribution of the maruta and jusan-ugui types of anadromous cyprinid *Tribolodon brandtii* were investigated based on 208 individuals from 22 localities scattered through the whole distribution range of the species from Japan, Korea to Russia. Significant difference at less than 5 % level became clear in six counting and 11 measuring characteristics between the two types. Principal component analysis (PCA) and canonical discriminant analysis (CDA) also supported their morphological difference. Their distribution ranges were parapatrically separated, pacific coast of the Honshu Island from the Tama River, Kanagawa Prefecture, to Ohunato Bay, Iwate Prefecture, Japan, for the maruta type, and the other regions from the Oirase River, Aomori Prefecture, to the Koyabe River, Toyama Prefecture of the Honshu Island and around the Hokkaido Island, Japan, the Sakhalin Island and Primorie, Russia, and Korea for the jusan-ugui type. The data strongly suggest their differentiation at more than subspecific level.

Key words : different species, morphology, anadromous, Cyprinidae, *Tribolodon*, maruta type, jusan-ugui type

緒 言

ウグイ属 *Tribolodon* は、淡水魚類の一大グループであるコイ科魚類 Cyprinidae の中で、降海性を獲得した唯一の魚類である¹⁾。生活史が多様で形態的な差異も大きいことから分類が混乱していたが、婚姻色や頭部側線感覚管の形態の違いなどからウグイ *T. hakonensis* (Günther)²⁾、エゾウグイ *T. sachalinensis* (Nikolskii)³⁾、ウケクチウグイ *T. nakamurai* Doi and Shinzawa⁴⁾ およびマルタ *T. brandtii* (Dybowski)⁵⁾ に整理された^{1,6)}。本属魚類の全てが日本海周辺地域に分布するため、降海性の獲得をからめた本属魚類の進化は日本海の歴史と大きな関係があると考えられている⁷⁾。

そのうちウグイ (Fig. 1A) は河川型、降海型の両方の生活史を示し、周日本海および北海道、本州、四国、九州

などに幅広く分布する (Fig. 2A)。婚姻色は3条の赤色の縦帯があり、背面および赤色の縦帯に囲まれた部分が黒くなる。原記載名は "hakuensis" であるが、従来原記載地の「箱根」を示す種小名 "hakonensis" を用いることが多く、現在では "hakonensis" が有効とされている⁸⁾。

エゾウグイ (Fig. 1B) は河川性の種で、本州東北地方、北海道、サハリン、沿海州北部に分布する (Fig. 2B)。婚姻色は黒褐色の幅の広い縦帯があり、下顎から前鰓蓋骨までの部分は赤くなる。従来、種小名として "ezoe"⁹⁾ が用いられていたが、"sachalinensis"³⁾ に先取権があるとされた¹⁰⁾。

ウケクチウグイ (Fig. 1C) は河川性の種で、婚姻色はウグイに似る。下顎が上顎よりも長いことが特徴であり、信濃川、最上川、阿賀野川、子吉川水系から生息が確認されている (Fig. 2C)。本種は阿賀野川から初めて報告さ

*第一著者修士学位請求論文 (主要部分), 独立行政法人大学評価・学位授与機構提出 (Main part of the master thesis by the first author submitted to the National Institution for Academic Degrees and University Evaluation)

¹水産大学校水産学研究科修了生 (Alumnus, Graduate School of Fisheries Science, National Fisheries University)

²水産大学校生物生産学科 (Department of Applied Aquabiology, National Fisheries University)

[†]別刷り請求先 (corresponding author): sakaih@fish-u.ac.jp

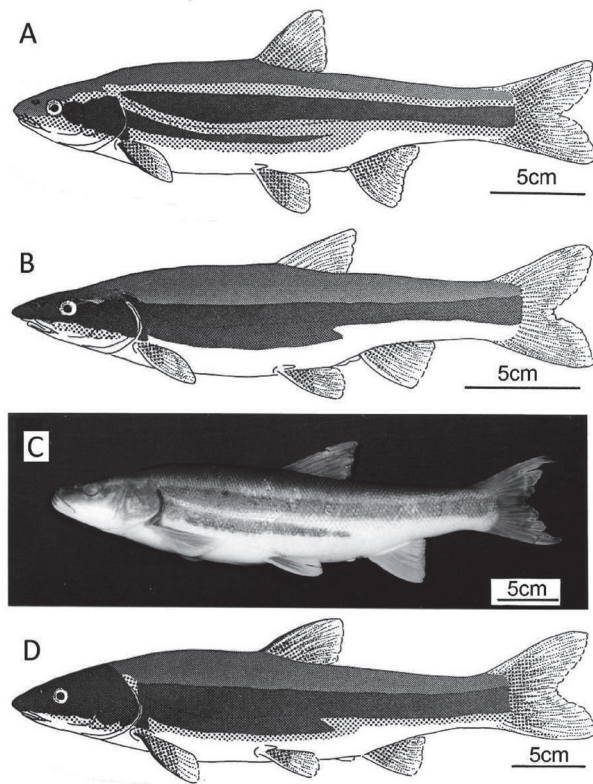


Fig. 1. Four species of the genus *Tribolodon*. A, *T. hakonensis*; B, *T. sachalinensis*; C, *T. nakamurai*; D, *T. brandtii* (from Sakai⁷⁾).

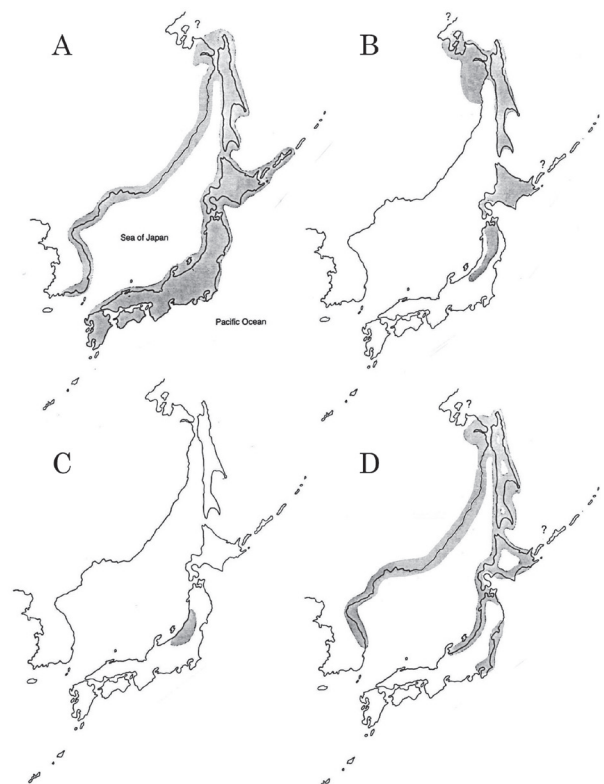


Fig. 2. Distribution pattern of 4 species of the genus *Tribolodon*. A, *T. hakonensis*; B, *T. sachalinensis*; C, *T. nakamurai*; D, *T. brandtii* (from Sakai⁷⁾).

れ¹¹⁾, 後に "nakamurai" と命名された⁴⁾。

マルタ (Fig. 1D) は全ての個体が降海性であり, 東京湾から富山湾までの本州, 北海道, サハリンおよび沿海州から韓国東岸までの沿岸に生息する (Fig. 2D)。婚姻色は黒色の幅の広い縦帯の下に赤色の縦帯がある。頭部側線感覚管の鰓蓋下顎管と眼下管が連続することで同属の他種と区別される^{1, 6)} (Fig. 3)。本種は, 従来 "taczanowskii"¹²⁾ の種小名が使われることが多かったが, その後ハンカ湖 (ウラジオストク, すなわちビョートル大帝湾産とされる¹³⁾) から記載された "brandtii"⁵⁾ のシノニムとされ¹⁴⁾, 現在に至っている。

以上の種のうち, マルタは北日本において降海型のウグイとともに漁獲されて, いずしや酢じめ, あらいなどにして食されるなど¹⁵⁾, 北日本の水産資源生態系の中の重要な一種となっている。そのうち, 東京湾や茨城県などに生息するマルタは, 青森県の十三湖等に生息する北方のマルタと比較して吻が短く, 側線鱗数が少なく, 塩分耐性が若干高いなどいくつかの相違点があるため, 前者をマルタ型 (Fig. 4A), 後者をジウサンウグイ型 (Fig. 4B) とす

る報告がある¹⁾。また, 後の研究^{16, 17)} においてもマルタ型とジウサンウグイ型が異なる可能性が指摘されたが, 朝鮮半島東岸, 沿海州のものをマルタ型, サハリン, オホーツク海のをジウサンウグイ型とする報告¹⁷⁾ や, 各地からの既報の縦列鱗数に関する資料を基に東京湾から仙台湾までをマルタ型, その他をジウサンウグイ型と推測する報告¹⁸⁾ があるなど, 分布に関する見解は一致していない。一方で後者の研究¹⁸⁾ はウグイ属4種のアロザイム対立遺伝子組成の調査を行い, 北海道および東北地方日本海側のマルタと, 大船渡湾および東京湾のマルタにGpi-1 (Glucose Phosphate Isomerase-1) 遺伝子座に対立遺伝子置換のある事を報告した。しかしウラジオストクおよび韓国産のマルタも東京湾のものと同じ対立遺伝子を有しており, その分布様式は必ずしも鱗数に基づいた2型の分布様式と一致していない。以上の見解の不一致は, マルタの2型すなわちマルタ型とジウサンウグイ型の形態学的な差異, 生態学的差異や遺伝学的差異についての詳細な検討が未だされておらず, それぞれの分布域も明らかではないことに起因する。

今後、本種の資源管理を行い資源生態系の持続的利用を図る上では、これら2型が別の資源単位であるのか否かを明らかにする必要がある。本来ならば広域から得られた新鮮な標本を用いて、集団遺伝学的な調査を行うことがこのような課題を解決するのに有効であると考えられる。しかし、そのような研究には相当の時間や労力が必要であろう。そこで本研究では、手始めとして博物館等に保管されている日本および周日本海のマルタの標本に基づいて詳細な形態学的な比較検討を行い、まず本種2型の存在の実態を明らかにすることを目的とした。

材料と方法

標本

本研究では北海道大学 (HUMZ: Hokkaido University Museum, Hakodate) および国立科学博物館 (NSMT-P: National Museum of Nature and Science, Tsukuba, formerly National Science Museum, Tokyo) で保管されているマルタ標本と、新たに採集した標本および水産大学校で保管していた日本および周日本海のマルタ標本 (上記2機関と滋賀県立琵琶湖博物館, LBM: Lake Biwa Museum, Kusatsuに登録) から、脊椎骨の異常がみられた標本を除き、合計22産地208個体を使用した (Table 1)。なお、測定資料をまとめるにあたっては、採集地が近接する十三湖と三本川、小川原湖と奥入瀬川、韓国3地点の標本をそれぞれ同じ個体群としてまとめて扱い、その結果全

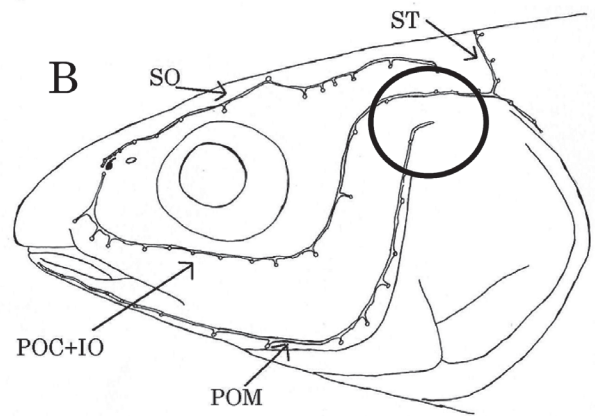
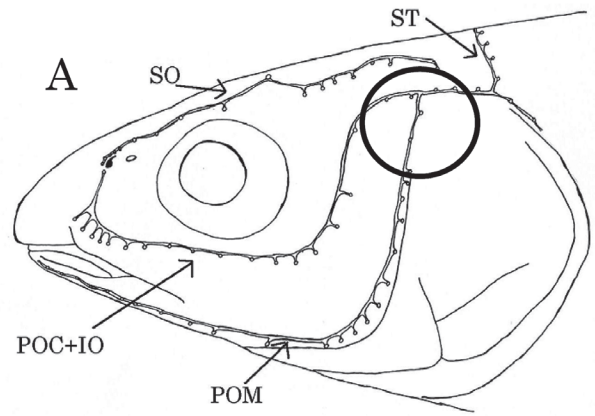


Fig. 3. Cephalic lateral-line systems of the genus *Tribolodon*. A, *T. brandtii*, POC+IO and POM are connected (circled area); B, The other species of *Tribolodon*, POC+IO and POM are separated (circled area). POM, preoperculo-mandibular canal; IO, infraorbital canal; POC, postocular commissure; SO, supraorbital canal; ST, supratemporal canal.



Fig. 4. Photographs of the 2 types of *Tribolodon brandtii*. A, Maruta type collected from the Tama River, 388.5mm SL; B, Jusan-ugui type collected from the Koyabe River, 415.3mm SL.

Table 1. Sample data for 22 populations of *Tribolodon brandtii*

Population	Date	N	SL (mm)	Catalogue Number
Lake Aynskaya	2001/07/21	13	68.2–83.8	HUMZ 183355–183357, 183359–183361, 183364–183366, 183371, 183376, 183377, 183381
Olga Bay	1994/08/18	10	30.9–54.6	HUMZ 159306, 159311–159314, 159317, 159323, 159325, 159329, 159334
Peter the Great Bay	1995/9/9	41	99.6–236.0	HUMZ 216704–216744
Korea		20	41.7–125.4	
Chuksan River	1981/06/06	6		HUMZ 97063–97068
Daesu River	1984/08/1	1		HUMZ 103221
Songcheon River	1984/04/15	13		NSMT-P 112166–112178
Lake Kuccharo	1962/06/30	7	138.3–251.7	NSMT-P SK 2446
Ishikari River	1962/07/18	8	195.0–266.0	NSMT-P SK 2536
Lake Jusan		13	161.4–305.0	
Lake Jusan	1957/10/1	4		NSMT-P SK 937
	1976/07/21	7		HUMZ 74697–74703
Sanbon River	1957/10/13	2		NSMT-P SK 965
Omono River		6	46.0–67.5	
	2012/07/25	1		NSMT-P 112184
	2007/05/30	5		NSMT-P 112179–112183
Koyabe River	2012/05/09	9	346.9–422.6	NSMT-P 112185–112193
Akkeshi Bay	1978/06/22	1	343.5	HUMZ 80889
Mu River	1981/05/28	8	292.0–378.0	HUMZ 216745–216752
Oirase River		8	225.0–372.0	
Oirase River	1953/06/17	2		NSMT-P SK 479
Lake Ogawara	1953/05/22	4		NSMT-P SK475
	1976/05/25	2		HUMZ 74695–74696
Ohfunato Bay	1998/01/07	7	232.0–268.8	NSMT-P 112155–112161
Natori River	1962/05/4–15	14	202.2–343.0	NSMT-P SK 2283, 2285, 2287
Niita River	1961/11/14	9	104.6–178.5	NSMT-P SK 2187
Lake Hinuma	1952/11/16	6	198.4–296.0	NSMT-P SK 445
Tone River		16	198.6–293.0	
	1964/12/18	5		NSMT-P SK 8907
	1965/01/05	11		NSMT-P SK 9147
Tama River		12	212.4–431.8	
	1952/11/02	3		NSMT-P SK 442
	1997/06/03	3		NSMT-P 112162–112164
	2012/04/02	6		NSMT-P 112165, HUMZ 216753–216755, LBM 1210054322, 1210054323

SL: standard length.

HUMZ: Hokkaido University Museum, Hakodate.

LBM: Lake Biwa Museum, Kusatsu.

NSMT-P: National Museum of Nature and Science, Tsukuba.

部で18個体群となった (Fig. 5)。マルタであるかどうかは、頭部側線感覚管の鰓蓋下顎管 (Preoperculo-mandibular canal (POM)) と眼下管 (infraorbital canal (IO)+ Postocular commissure (POC)) が連続するかどうか⁶⁾ で判断した (Fig. 3)。

測定方法

標本の測定は中村¹⁾, 松原¹⁹⁾, Hubbs and Lagler²⁰⁾ らの方法に従った。

標本の計測にはノギスまたはものさしおよびディバイダーを用いた。小さな標本および頭部側線感覚管について



Fig. 5. Map showing the sampling localities of the two types of *Tribolodon brandtii*. White circles, the maruta type; black circles, the jusan-ugui type.

は顕微鏡を用いて計数および計測を行った。

計数形質

計数形質については背鰭分岐鰭条数, 臀鰭分岐鰭条数, 縦列鱗数, 側線上方鱗数, 側線下方鱗数, 背鰭前部鱗数, 脊椎骨数, 鰓耙数を数えた。さらに頭部側線感覚管である眼下管 (POC+ IO), 眼上管 (Supraorbital canal, SO), 鰓蓋下顎管 (POM), 上側頭管 (Supratemporal canal, ST) の開口数を数えた (Fig. 3)。計数に際しては, 頭部の, 特に感覚管内の水分をタオルやティッシュ等で取り除き, 開口を見やすくした上で, 顕微鏡で各管の開口数を数えた。脊椎骨数の測定は軟X線撮影 (CBM-2型, SOFTEX) により, ウェーベル氏器官は4個と数えた。鰓耙数は右側の第1鰓弓の鰓耙数を数えた。

計測形質

計測形質では標準体長, 頭長, 体高, 体幅, 尾柄長, 尾柄高, 胸鰭長, 腹鰭長, 吻長, 眼径, 両眼間隔, 上顎長, 眼下長, 背鰭前部長, 背鰭基底長, 臀鰭基底長, 臀鰭前部長, 腹鰭前部長を測定した。なお, 臀鰭前部長は吻端から臀鰭基部前端までの長さ, 腹鰭前部長は, 吻端から腹鰭基部前端までの長さを測定した。

測定資料の解析

計測形質は, 各個体の頭長, 体高, 体幅, 尾柄長, 尾柄

高, 背鰭前部長, 臀鰭前部長, 腹鰭前部長, 背鰭基底長, 臀鰭基底長, 胸鰭長, 腹鰭長を標準体長比 (%) に, 吻長, 眼径, 両眼間隔, 上顎長, 眼下長を頭長比 (%) に直した。計数形質および計測形質について平均値, レンジ, および標準偏差を求めた。ただし, 欠損等によって計測できなかった形質もいくつかあった。

それらのデータを基に, 中村¹⁾に従ってマルタ型およびジュウサンウグイ型の識別を試みた。まず, これら2型の各形質に基づいて, 計数形質についてはMann-WhitneyのU検定 (U-test), 計測形質については共分散分析 (ANCOVA) によって各形質の差異を検定し有意差のある形質を抽出した。次に, 総合的な差異を検討するために主成分分析および判別分析を行い, 両型を識別した。なお脊椎骨に異常がみられた個体は分析から除外し, 計測形質についての共分散分析を行う際には相対成長の影響の大きい小型個体 (標準体長100mm以下) は除外したため, 解析に用いた個体数は形質により変わるものの, 計数形質ではマルタ型が61-63個体, ジュウサンウグイ型が137-144個体であり, 計測形質ではマルタ型が63個体, ジュウサンウグイ型が82-95個体であった。

主成分分析および判別分析は計数形質および計測形質を合わせたデータセットに基づいて行った。測定値はすべて常用対数に変換して解析に用いることにより, 測定値の大小による影響を避けた。分析に用いた形質は, マルタ型およびジュウサンウグイ型の間で高度な有意差が認められた

形質である。データセットに用いた個体数および測定形質数を揃えるために、計測個体が少ない鰓耙数は分析には用いなかった。また、小型個体（標準体長100mm以下）は解析から除外した。さらに胸鰭長や腹鰭長など測定値に欠損のある個体のデータも解析からは除外した。そのため、解析に用いたのはマルタ型が62個体、ジュウサンウグイ型が81個体、計143個体である。共分散分析、主成分分析および判別分析には統計解析ソフトSPSS statics Ver.19 (IBM) を使用した。

結 果

計数形質

各個体群の数値を比較すると、縦列鱗数、側線上方鱗数、側線下方鱗数、背鰭前部鱗数、脊椎骨数および鰓耙数において太平洋側の大船渡湾から南側の個体群と、それ以

外の個体群との間で数値に相違が認められた (Fig. 6)。そこで暫定的に前者をマルタ型、後者をジュウサンウグイ型とし、各計数形質について統計値をまとめ、 U -検定を行った (Table 2)。その結果、上記6形質全てにおいて高度な有意差が認められ ($p < 0.001$)、どの形質においてもジュウサンウグイ型の方がマルタ型よりも平均値が高かった。一方、背鰭ならびに臀鰭条数および各頭部側線感覚管開口数については有意な差異が認められなかった。

計測形質

計測形質については体長による相対値の変化を見るため、計数形質において認識されたマルタ型およびジュウサンウグイ型に分けて、それぞれの形質についてx軸に標準体長または頭長、y軸に形質の相対比 (%) をとりグラフを作成した (Fig. 7)。その結果、ほとんどの形質で標準体長100mmを境に小型の個体と大型の個体で比率が大き

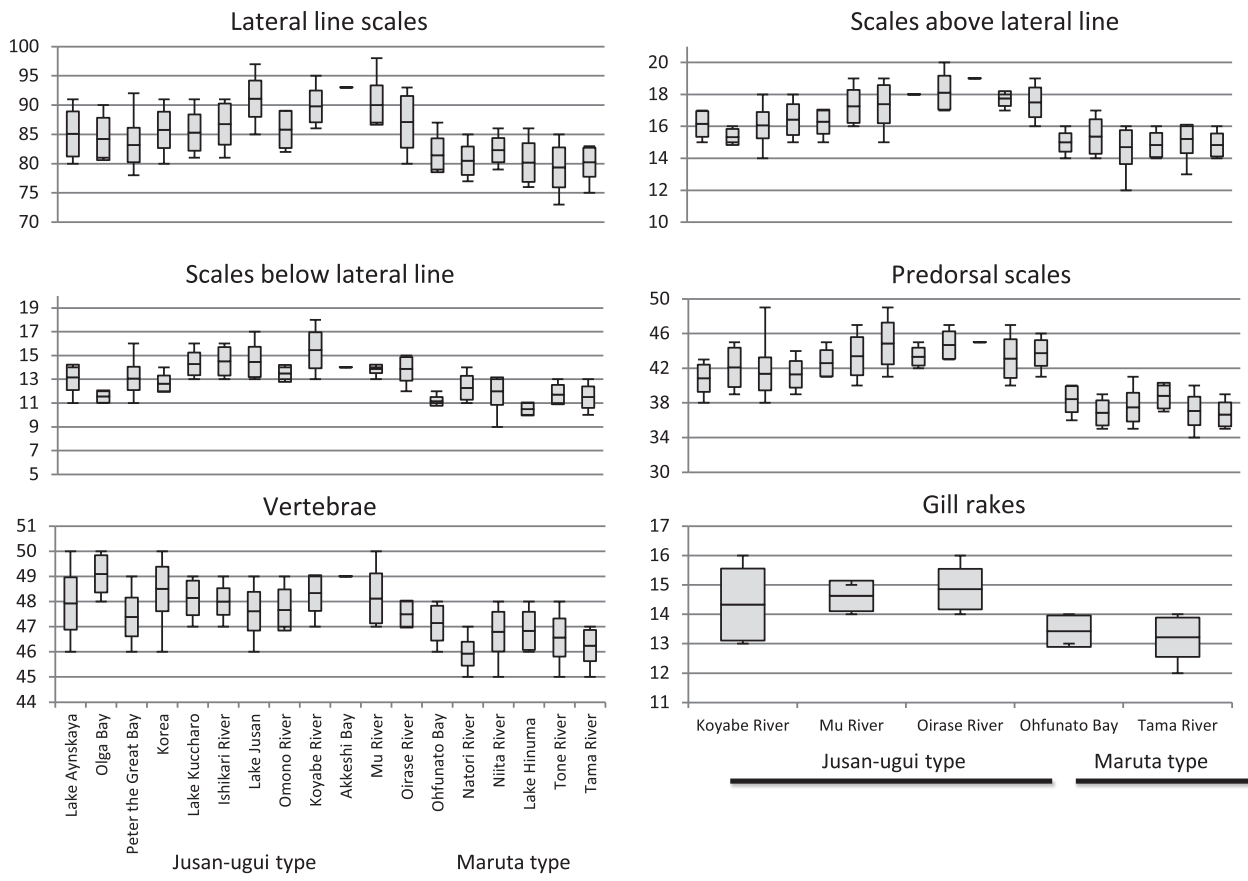


Fig. 6. Box plots indicating average, standard deviation and range of 4 scale counts, vertebral count and number of gill rakers in 18 populations of *Tribolodon brandtii*. The values show a gap between populations from the Tama River to Ohfunato Bay and the other populations, the former being the maruta type and the latter being the jusan-ugui type.

Table 2. Difference (Mann-Whitney *U*-test) between the maruta and jusan-ugui types of *Tribolodon brandtii* in counts

Characteristics	Mean±SD (Range)		<i>U</i> -test	
	maruta type	jusan-ugui type	<i>U</i> value	<i>p</i>
Branched dorsal fin rays	7.0±0.1 (7-8)	7.0±0.1 (6-7)	2836.5	0.213
Branched anal fin rays	8.0±0.2 (7-9)	8.0±0.1 (7-8)	2802.5	0.879
Lateral line scales	80.6±2.8 (73-87)	86.0±4.1 (78-98)	711.5	0.000***
Scales above lateral line	15.0±0.9 (12-17)	16.6±1.2 (14-20)	598.0	0.000***
Scales below lateral line	11.7±1.0 (9-14)	13.5±1.3 (11-18)	483.5	0.000***
Predorsal scales	37.3±1.6 (34-41)	42.4±2.2 (38-49)	92.5	0.000***
POC+IO	24.1±2.6 (19-31)	24.1±2.1 (18-30)	2614.0	0.505
SO	14.5±1.4 (12-18)	14.3±1.3 (11-17)	2695.5	0.715
POM	20.6±2.0 (17-26)	20.9±1.8 (16-26)	2548.0	0.359
ST	9.3±1.2 (7-12)	9.0±1.2 (7-12)	3122.5	0.200
Vertebrae	46.5±0.8 (45-48)	47.9±0.9 (46-50)	799.0	0.000***
Gill rakers	13.3±0.6 (12-14)	14.6±0.9 (13-16)	52.5	0.000***

SD: standard deviation.
 POC, IO, SO, POM, ST: see text.
 ***: significant at 0.1% level.

く異なっており、小型個体では変動が大きかったが、大型個体では数値が比較的安定した。

そこで標準体長100mm以下の個体は分析から除外し、マルタ型とジュウサンウグイ型で共分散分析 (ANCOVA) を行ったところ (Table 3)、頭長、体高、体幅、尾柄高、背鰭前部長、腹鰭前部長、臀鰭基底長、胸鰭長、腹鰭長の標準体長比および両眼間隔、上顎長の頭長比において有意差が認められ ($p < 0.05$)、中でも頭長、尾柄高、背鰭前部長、腹鰭前部長、胸鰭長、腹鰭長は0.1%水準の高度な有意差であった。頭長を除く頭部形質についてはジュウサンウグイ型よりもマルタ型の方が大きな平均値を示したが、その他の体部各形質はジュウサンウグイ型の方がマルタ型よりも高い平均値を示した。

有意差の認められた各形質について個体群ごとの平均値と標準偏差、レンジを用いた箱ひげ図をFig. 8に示した。共分散分析で高度な有意差が見られた頭長と両眼間隔では、2型の間で数値に明瞭な相違が見られ、計測形質においても2型の存在が支持された。

主成分分析

固有値、固有ベクトル、寄与率をTable 4に示した。第1主成分 (PC1) と第2主成分 (PC2) の累積寄与率は

51.3%であった。PC1の主成分得点ではマルタ型とジュウサンウグイ型間で有意差が認められたが ($t = 24.388, p < 0.001$)、PC2の主成分得点では有意差が認められなかった ($t = 0.248, p = 0.804$)。PC1の固有ベクトルは背鰭前部鱗数、側線下方鱗数、側線上方鱗数、頭長、縦列鱗数、脊椎骨数、腹鰭長、胸鰭長、背鰭前部長、腹鰭前部長、尾柄長までが正、上顎長、両眼間隔が負であり、示した順に大きかった。このことは、固有ベクトルが正の形質の測定値が大きく、負の形質の測定値が小さいほど主成分得点が大いことを示している。主成分得点に基づいてPC1およびPC2による散布図をFig. 9に示した。その結果、PC1においてジュウサンウグイ型が正に、マルタ型が負にほぼ明瞭に分離した。重複部分はジュウサンウグイ型ではピョードル大帝湾の3個体、マルタ型では仁井田川の1個体であった。

判別分析

正準判別関数係数をTable 4に示した。判別係数の固有値が6.415であり、Wilks' lambdaは0.135で有効性が示された ($F = 269.463, df = 13, p < 0.001$)。標準化された係数は正の値が頭長、背鰭前部長、側線下方鱗数、腹鰭前部長、縦列鱗数、脊椎骨数、側線上方鱗数、腹鰭長、尾柄高の順

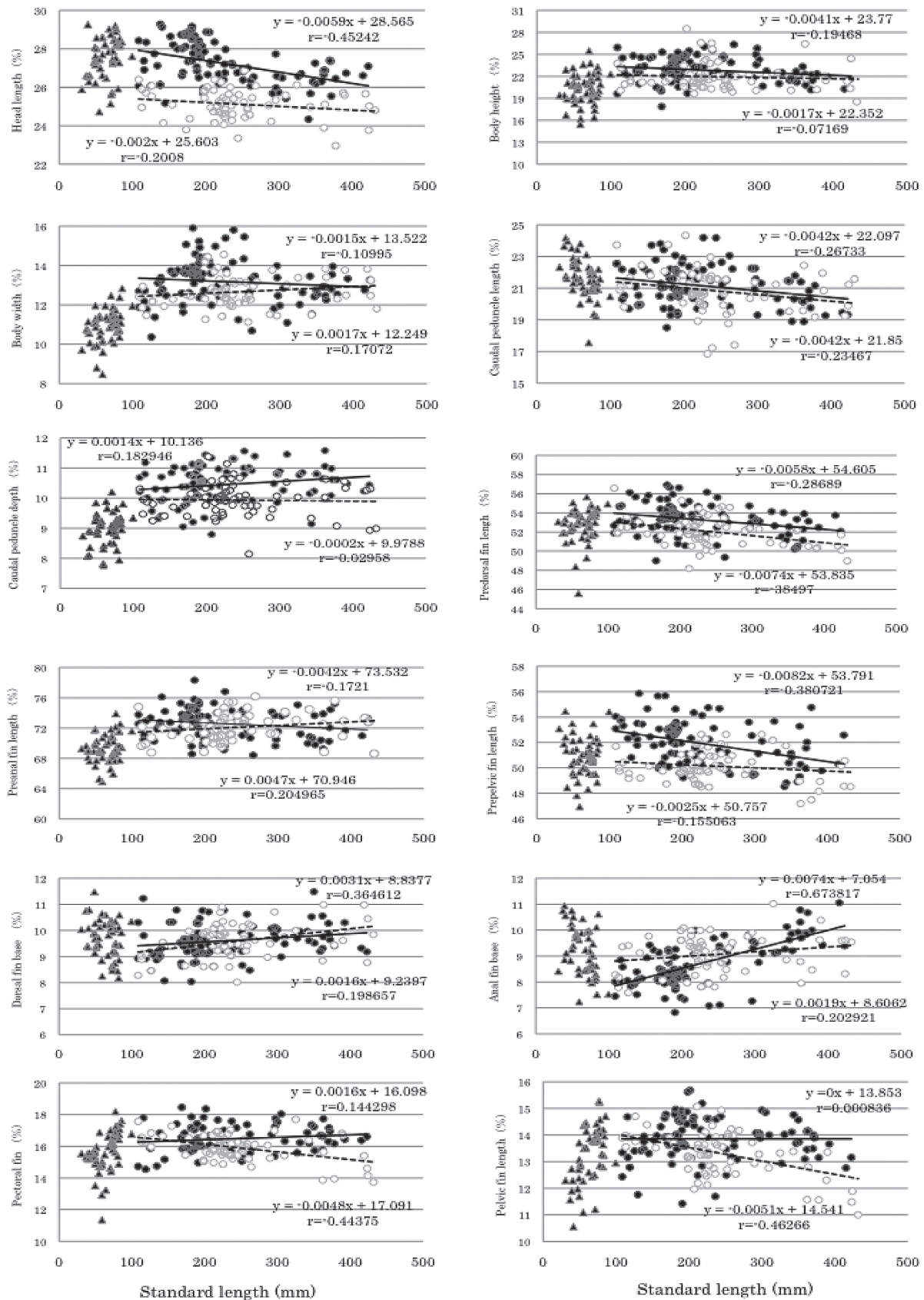


Fig. 7. Relationships between standard length or head length and relative length (%) in the maruta type (white circles and hatched line), the jusan-ugui type more than 100 mm SL (black circles and black line) and the jusan-ugui type less than 100 mm SL (black triangles).

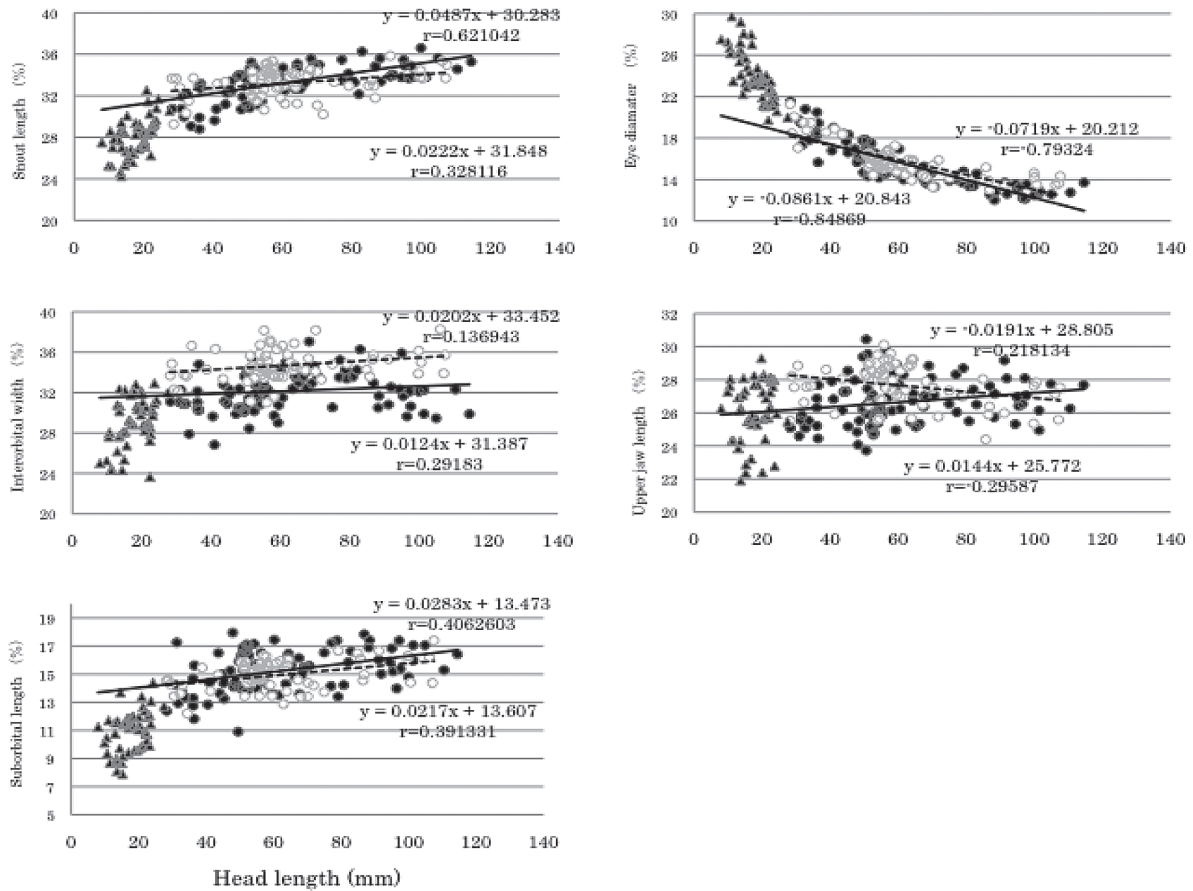


Fig. 7. Continued.

に大きかった。負の係数値は上顎長，背鰭前部長，胸鰭長，両眼間隔の順に小さかった。すなわち，この係数の絶対値が大きい形質ほど2型の判別に貢献し，係数が正の形質の測定値が大きいほどジュウサンウグイ型に，係数が負の形質の測定値が大きいほどマルタ型に判別される。マルタ型，ジュウサンウグイ型およびそれぞれに誤判別されたものの判別得点頻度をFig. 10に示した。その結果，ジュウサンウグイ型である奥入瀬川の1個体がマルタ型に誤判別されたこと以外は全て正しく判別された。判別確率は99.3%であった。

考 察

本研究では調査したマルタ18個体群での計数形質の平均値の分布から，太平洋側大船渡湾以南の個体群とそれ以外の個体群との間に隔たりが認められたことから前者をマルタ型，後者をジュウサンウグイ型とし，これら2型について比較を行った。計数形質ではU-検定の結果，縦列鱗

数，側線上方鱗数，側線下方鱗数，背鰭前部鱗数，脊椎骨数，鰓耙数において，計数形質では共分散分析の結果，頭長，体高，体幅，尾柄高，背鰭前部長，腹鰭前部長，臀鰭基底長，胸鰭長，腹鰭長，両眼間隔，上顎長において有意差 ($p < 0.05$) が認められた。

これら有意差が認められた形質のうち，高度な有意差が認められた14形質 ($p < 0.001$) から調査地点の少ない鰓耙数を除外し主成分分析を行ったところ，第1主成分においてマルタ型とジュウサンウグイ型の間で主成分得点に有意差が認められ，第1および第2主成分平面上で重複しながらもほぼ2群を分けることができた。固有ベクトルは，正の値では背鰭前部鱗数，側線下方鱗数，側線上方鱗数および頭長の，負の値では上顎長と両眼間隔の絶対値が大きく，それぞれ2型の分離に大きく貢献していた。さらに判別分析を行ったところ，99.3%の確率で2型を判別することができた。2型の標準化された判別関数係数は正の値では頭長，背鰭前部鱗数が大きく，負の値では上顎長の絶対値が大きく，それぞれ判別に大きく貢献していた。両解析

Table 3. Difference (ANCOVA) between the maruta and jusan-ugui types of *Tribolodon brandtii* (longer than 100mm in standard length) in measurements (%)

Characteristics	Mean \pm SD (range)		ANVOCA	
	maruta type	jusan-ugui type	<i>f</i> value	<i>p</i>
In % of standard length				
Head length	25.1 \pm 0.8 (23.0–26.9)	27.2 \pm 1 (24.3–29.3)	195.888	0.000***
Body depth	21.9 \pm 1.9 (18.5–28.5)	22.8 \pm 1.7 (17.9–26.4)	8.723	0.004**
Body width	12.7 \pm 0.8 (11.1–14.6)	13.2 \pm 1.1 (10.4–15.9)	10.060	0.002**
Caudal peduncle length	20.8 \pm 1.4 (16.9–24.3)	21.1 \pm 1.3 (18.5–24.2)	1.343	0.248
Caudal peduncle depth	9.9 \pm 0.6 (8.1–11.4)	10.5 \pm 0.6 (8.8–11.6)	31.818	0.000***
Predorsal length	52.0 \pm 1.5 (48.2–56.6)	53.2 \pm 1.6 (49–56.9)	21.798	0.000***
Preanal length	72.1 \pm 1.8 (68.6–76.2)	72.6 \pm 1.9 (68.4–78.3)	2.224	0.138
Prepelvic length	50.1 \pm 1.3 (47.2–52.6)	51.9 \pm 1.7 (48.5–55.9)	45.829	0.000***
Dorsal fin base	9.6 \pm 0.7 (8.0–11.0)	9.6 \pm 0.6 (8.0–11.5)	0.209	0.648
Anal fin base	9.1 \pm 0.7 (7.6–11.0)	8.8 \pm 0.9 (6.8–11.1)	4.068	0.045*
Pectoral fin length	15.9 \pm 0.9 (13.7–17.7)	16.5 \pm 0.9 (14.6–18.5)	15.588	0.000***
Pelvic fin length	13.3 \pm 0.9 (11.0–15.1)	13.9 \pm 0.8 (11.4–15.7)	15.580	0.000***
In % of head length				
Snout length	33.2 \pm 1.4 (29.3–35.9)	33.4 \pm 1.6 (29.1–36.6)	0.120	0.730
Eye diameter	15.8 \pm 1.8 (13.0–21.3)	15.4 \pm 2.0 (12.0–21.6)	1.876	0.173
Interorbital width	34.7 \pm 1.6 (31.0–38.3)	32.2 \pm 1.9 (26.8–37.0)	82.265	0.000***
Upper jaw length	27.6 \pm 1.3 (24.4–30.1)	26.7 \pm 1.4 (23.7–30.4)	19.930	0.000***
Suborbital length	14.9 \pm 1.1 (12.2–17.4)	15.3 \pm 1.4 (10.9–18.0)	1.998	0.159

*: significant at 5% level.
 **: significant at 1% level.
 ***: significant at 0.1% level.

で共通して大きく貢献していた形質は背鰭前部鱗数, 頭長, 上顎長であった。以上の結果を言い換えると, 主成分分析における固有ベクトル値あるいは判別分析における標準化された判別関数係数値が正に大きい形質についての測定値が大きいほどジュウサンウグイ型に, それらが負で絶対値の大きい形質について測定値が大きいほどマルタ型に同定できるということを示している。

中村¹⁾は, 青森県十三湖に生息し吻部がやや下向きに突出して側線鱗数の多いものをジュウサンウグイ型, 東京湾に生息し吻部がやや小さく側線鱗数のやや少ないものをマルタ型とした。本研究においてはマルタ型とジュウサンウグイ型間には吻部の頭長比に有意差は認められなかったが, 頭長の体長比がマルタ型よりジュウサンウグイ型の方が大きいため, 吻長を体長比に換算すると中村¹⁾の記述と一致すると考えられる。また中村¹⁾は, これら2型は頭部

の形が違っていると論じた。このたびの結果でも両眼間隔や上顎長の差異としてこのことを支持できた。すなわち, 本研究の結果は中村¹⁾による先験的な研究を追認かつ補強し, 従来のマルタの中に形態的に異なるマルタ型およびジュウサンウグイ型が確実に存在することを示すことができた。以上の結果を踏まえ, マルタ型およびジュウサンウグイ型の分布をFig. 5に示した。

また, 中村¹⁾は形態および生態の差異が連続するかどうかも含め, 2型の存在と分布範囲については今後の課題であるとした。一方本研究では, マルタ型が太平洋側の大船渡湾から東京湾に分布し, ジュウサンウグイ型がそれ以外の地域すなわち奥入瀬川から富山湾までの本州, 北海道, 韓国東岸からサハリンまでに生息することが確認できた。この分布域については, すでに各地からの既報の縦列鱗数に関する資料, すなわち仙台湾 (万石浦)²¹⁾, 東北地方日

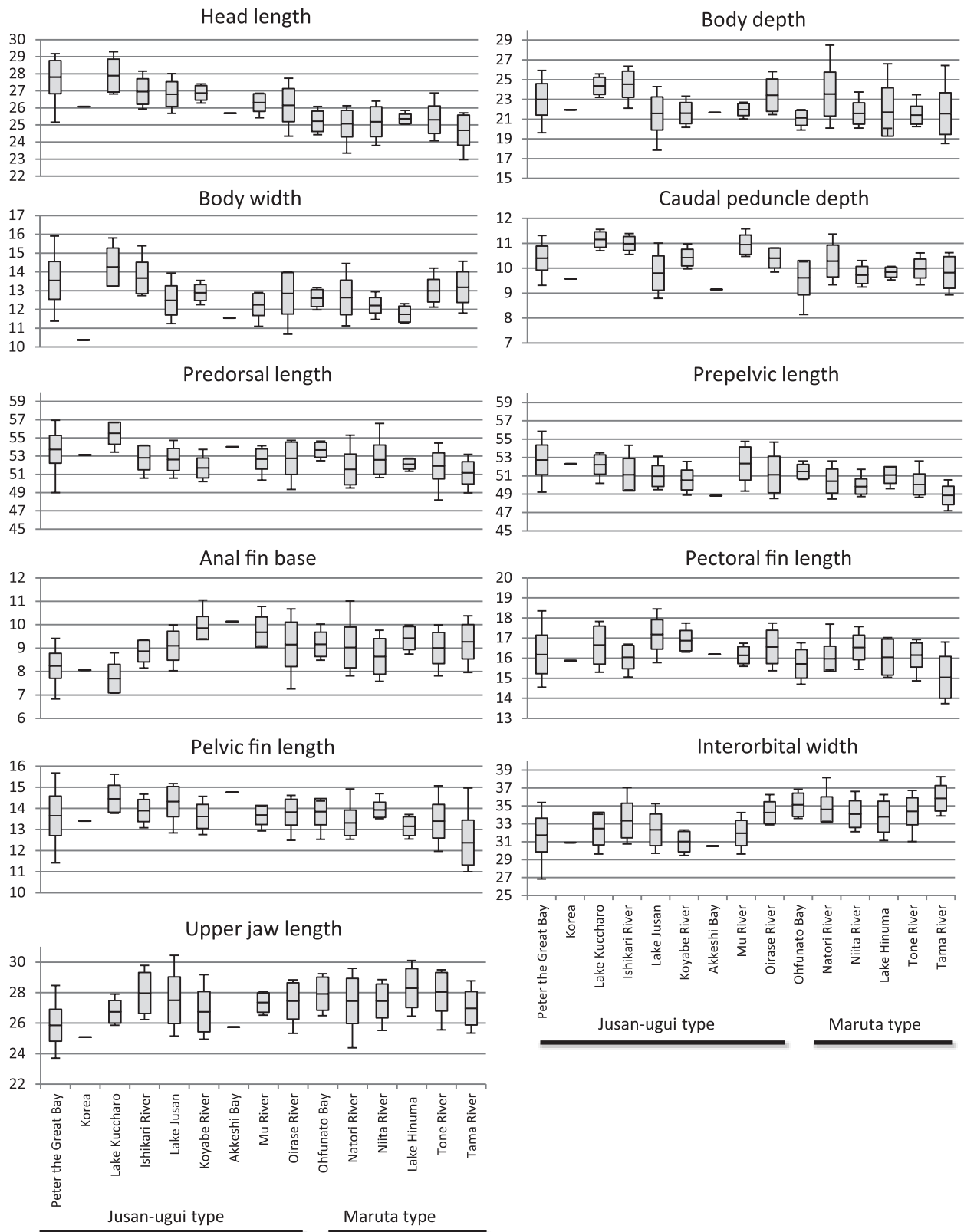


Fig. 8. Box plots indicating average, standard deviation and range of relative length (%) of measurements in 15 populations of *Tribolodon brandtii*. The values of head length and interorbital width show a gap between the maruta type and the jusan-ugui type.

Table 4. Eigenvectors, eigenvalues and their contribution to principal components (PC 1 and PC 2) in principal component analysis (PCA), and functional coefficients and constant in canonical discriminant analysis (CDA)

	PCA eigenvectors		CDA coefficients	
	PC 1	PC 2	unstandardized	standardized
Lateral line scales	0.319	-0.350	13.886	0.265
Scales above lateral line	0.339	-0.337	6.498	0.184
Scales below lateral line	0.341	-0.305	7.266	0.286
Predorsal scales	0.375	-0.192	23.020	0.486
Vertebral counts	0.313	-0.134	31.782	0.226
Head length	0.339	0.339	39.900	0.601
Caudal peduncle depth	0.204	0.149	5.363	0.137
Predorsal length	0.213	0.436	-14.916	-0.191
Prepelvic length	0.205	0.354	22.601	0.280
Pectoral fin length	0.217	0.135	-4.882	-0.114
Pelvic fin length	0.2265	0.238	6.301	0.164
Interorbital width	-0.271	-0.064	-0.416	-0.009
Upper jaw length	-0.111	-0.291	-17.797	-0.373
Eigenvalue	5.11	1.56		
Contribution (%)	39.3	12.0		
Constant			-182.835	

*: significant at 5% level.

** : significant at 1% level.

***: significant at 0.1% level.

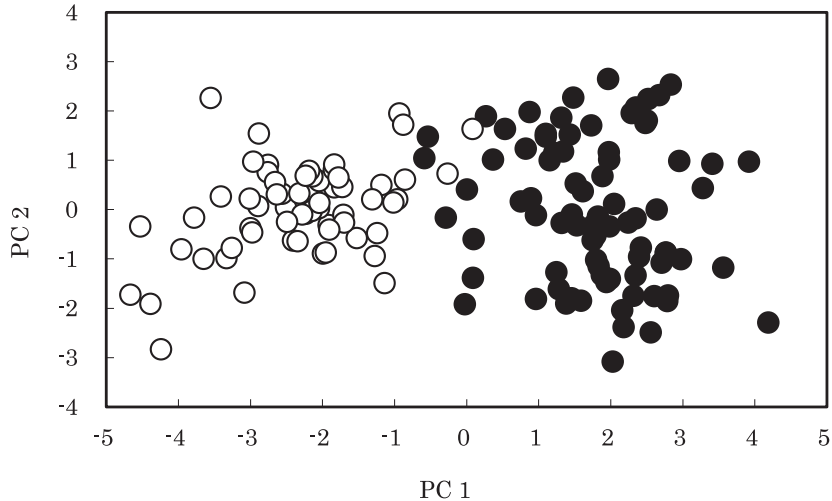


Fig. 9. Scattered diagrams for principal component 1 (PC 1) and 2 (PC 2) based on 13 differentiated characteristics between the maruta type (white circles) and the jusan-ugui type (black circles).

本海側¹⁶⁾, 北海道²²⁾, サハリン²³⁾, 沿海州^{24, 25)} および韓国^{14, 26)} を基に推測されていたが¹⁸⁾, 本研究においてこのことを証拠づけることができた。

ウグイ属の降海性の進化は, 日本海が入り江または内湖

となり塩分濃度が極めて薄かったところに起こったとされ^{7, 27)}, マルタが降海性を獲得した最初のウグイ属から直接由来したともされる²⁸⁾。その是非はさておき, マルタが誕生してから後に太平洋側のマルタ型と日本海側および北海

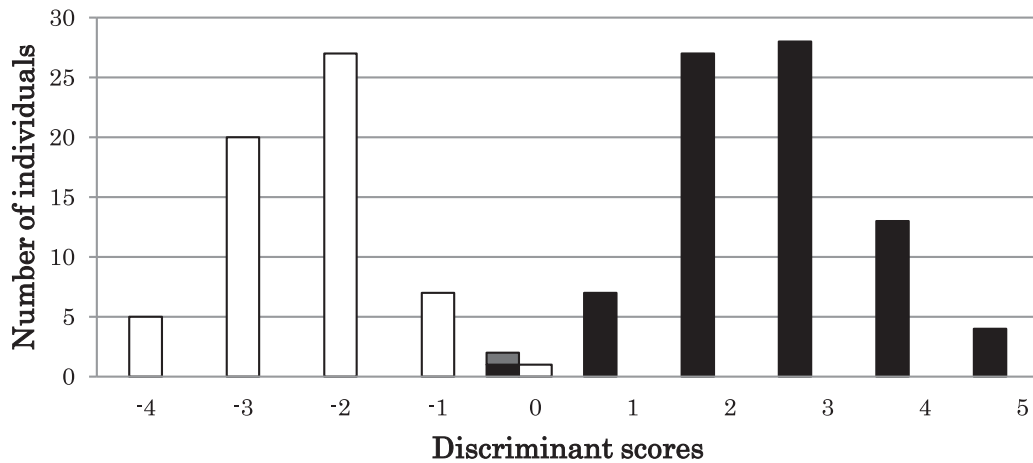


Fig. 10. Histograms of number of individuals divided by discriminant scores based on 13 differentiated characteristics between the maruta type (white bar) and the jusan-ugui type (black bar), with the jusan-ugui type misdiscriminated as the maruta type (dark gray bar).

道を中心に分布するジュウサンウグイ型が分化したことになる。

このたびマルタ型とジュウサンウグイ型の分布境界がリアス式海岸である三陸海岸にあることが明らかになった。マルタが一般的に広大な汽水域を有する大型河川を中心に生息する傾向がある^{6,7)}ことから、双方の型にとって分布を広げる上で三陸海岸は障壁となる可能性が考えられる。また同地域は暖流である黒潮系水、寒流である親潮系水に加えて、津軽暖流がせめぎ合う複雑な海域で、仙台湾までは黒潮の影響下にあり²⁹⁾、三陸海岸までは津軽暖流が及ぶとされる³⁰⁾。このこともマルタ型およびジュウサンウグイ型の分布境界形成に関わっている可能性もあろう。

以上マルタ型とジュウサンウグイ型の分布について、日本産淡水魚類の分布パターンを生物地理的に解析した先行の研究³¹⁾と照合した場合、同様の分布境界を示す淡水魚は見当たらない。すなわち、マルタが降海性であるため、コイ科ではありながら一般的な淡水魚とは分布形成の仕組みが異なる可能性も考えられる。一方で海産魚においてもマルタ型のように東京湾から仙台湾までという極限的な分布を示すものは無いようである^{21,28)}。いずれにせよこれら2型の分化および分布域がどのような経過をたどったのかについては未だ不明である。

生物学的種概念によれば、種とは互いに交配している自然個体群の一つの集団であり、その集団は他の同様な諸集団から生殖的に隔離しているもの、亜種とは一つの種の表

現型が類似する諸集団の一つの集合で、その種の分布域内で一つの地理的領域に分布し、かつ、その種に含まれる他の集団からは分類学的に異なるものと定義されている³²⁾。この定義に照らし合わせると、マルタ型とジュウサンウグイ型は分布の重複が無い場合、それぞれ少なくとも亜種以上の関係にあると考えられる。アロザイム遺伝子組成の研究¹⁸⁾によれば、このたびマルタ型と東北および北海道産のジュウサンウグイ型間でGpi-1の対立遺伝子置換が認められ、交雑の痕跡は認められておらず、別種である可能性もある。

*Telestes brandtii*がハンカ湖（ウラジオストクすなわちピョートル大帝湾とされる¹³⁾）から記載されて以来⁵⁾、マルタについて日本海から*taczanowskii*¹²⁾、ピョートル大帝湾から*ledae*³³⁾、同じくピョートル大帝湾から*warpachowskii*³⁴⁾、十三湖から*jusanensis*³⁵⁾などの学名の記載がある^{8,13)}。これらはいずれもジュウサンウグイ型の分布範囲であり、マルタ型の産地から記載された学名は目下無いようである。もし今後新しい学名を付けるとするならば、マルタ型に対してということになる。

本研究では形態学的にマルタ型とジュウサンウグイ型が異なる資源であることが判明した。今後の本種の資源増殖や保護を図る際には2型を別の存在として考えなければならない。今後、生活史や遺伝学的形質に関する2型の生態学的、集団遺伝学的な比較検討を進め、学術的知見が蓄積されることが望まれる。

ウグイ属の検索表

本研究で判明した形態的差異を含め, 先行研究^{1, 4, 7, 10, 36)}を参考に, ウグイ属魚類を同定するための検索表を作成した。

①

A: 頭部側線感覚管のうち鰓蓋下顎管は眼下管と接続しない。…②

B: 頭部側線感覚管のうち鰓蓋下顎管は眼下管と接続する。婚姻色は黒色の幅の広い縦帯の下に, 赤色の縦帯が走る。鰓蓋上部も赤くなる。降海性。

…マルタ *T. brandtii* ④

②

A: 下顎は上顎よりも前方へ突出。縦列鱗数は79-92, 背鰭前部鱗数は46-54。婚姻色は3条の赤い縦帯で背面および赤い縦帯に囲まれた部分は黒い。河川性。信濃川, 最上川, 阿賀野川, 子吉川などで確認されている

…ウケクチウグイ *T. nakamurai*

B: 上顎と下顎はほぼ同長または上顎は下顎よりも前方へ突出するか, ほぼ同長…③

③

A: 臀鰭外縁は内湾し, 縦列鱗数は61-88, 背鰭前部鱗数は29-36, 上側頭管開口数はおおよそ5。鰾の後端は尖る。婚姻色は3条の赤色の縦帯, 背面および赤色の縦帯に囲まれた部分は黒くなる。周日本海および北海道, 本州, 四国, 九州などに幅広く分布。降海型, 河川型がある。…ウグイ *T. hakonensis*

B: 臀鰭外縁はほぼ直線をなす。腹鰭後端が肛門に達する。縦列鱗数64-84, 背鰭前部鱗数は40-49。上側頭管開口数はおおよそ7。鰾の後端は丸い。婚姻色は黒色の幅の広い縦帯。下顎から前鰓蓋骨まで赤くなる。河川性。本州東北地方, 北海道, サハリン, 沿海州北部に生息する。…エゾウグイ *T. sachalinensis*

④

A: 縦列鱗数73-87, 側線上方鱗数12-17, 側線下方鱗数9-14, 背鰭前部鱗数34-41, 脊椎骨数45-48, 頭長の体長比23.0-26.9%, 両眼間隔の頭長比31.0-38.3% (ただし頭長, 両眼間隔は100mm以上の個体に有効)。太平洋側大船渡湾から東京湾にかけて分布する。

…マルタ型

B: 縦列鱗数78-98, 側線上方鱗数14-20, 側線下方鱗数

11-18, 背鰭前部鱗数38-49, 脊椎骨数46-50, 頭長の体長比24.3-29.3%, 両眼間隔の頭長比26.8-37.0% (ただし頭長, 両眼間隔は100mm以上の個体に有効)。奥入瀬川から富山湾までの本州, 北海道, サハリンおよび沿海州から韓国東岸までの沿岸に分布する。

…ジュウサンウグイ型

謝 辞

本論文は, 第一著者が修士学位論文として独立行政法人大学評価・学位授与機構に提出した論文の主要部分である。同機構において審査に当たられた二名の匿名査読者に深甚なる謝意を表す。本論文をまとめるに当たって御校閲を頂いた水産大学校生物生産学科の須田有輔教授ならびに竹下直彦教授に心よりお礼申し上げる。また, 須田有輔教授には軟X線撮影の際にも懇切な御指導を頂いた。

標本を貸与して頂いた国立科学博物館の篠原現人博士ならびに松浦啓一博士, 北海道大学の今村史博士ならびに矢部衛博士, および滋賀県立琵琶湖博物館の桑原雅之氏に厚くお礼申し上げる。北海道教育大学の後藤晃博士, 元韓国祥明女子大学教授の田祥麟博士, 東京海洋大学の河野博博士, 富山大学准教授の山崎祐治博士, 富山県小矢部市の中井富雄氏, 元秋田県職員の杉山秀樹氏, 元宮城県水産高等学校教諭の座間彰博士には, 標本の採集に御協力いただき深く感謝の意を表す。標本測定の補助をして頂いた水産大学校学生の廣田祐侑輔氏および中井博紀氏に感謝する。

文 献

- 1) 中村守純: 日本のコイ科魚類, 455 pp. 財団法人資源科学研究所, 東京 (1969)
- 2) Günther A: Preliminary notes on new fishes collected in Japan during the expedition of H. M. S. 'Challenger'. *Ann Mag Nat Hist (Ser 4)*, 20, 433-446 (1877)
- 3) Nikolskii AM: Sakhalin Island and its vertebral fauna. *Zapiski Akademii Nauk*, 60 (suppl 5), 1-344 (1889) [in Russian]
- 4) Doi A, Shinzawa H: *Tribolodon nakamurai*, A new cyprinid fish from the middle part of Honshu island, Japan. *Raffles Bull Zool*, 48, 241-247 (2000)
- 5) Dybowski BI: Zur Kenntniss der Fishfauna des

- Amurgebietes. *Verhond Zool-Bot Gesellsch, Wien*, 22, 209-222 (1872) [in Germany]
- 6) Kurawaka K: Cephalic Lateral-line System and Geographical Distribution in the Genus *Tribolodon* (Cyprinidae). *Japan J Ichthyol*, 24, 167-175 (1976)
- 7) Sakai H: Life-histories and genetic divergence in three species of *Tribolodon* (Cyprinidae). *Mem Fac Fish Hokkaido Univ*, 42, 1-98 (1995)
- 8) Eschmeyer WN: Catalog of fishes. California Acad Sci, San Francisco.
<http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Accessed 5 April 2014 (2014)
- 9) 岡田弥一郎・池田兵司：日本産ウグヒ属 *Tribolodon* の分類及分布上の考察，Ⅱ北海道に於けるウグヒ属種とその分布。動雑，49，161-172 (1935)
- 10) Shedko SV: On the Taxonomic Status of *Leuciscus sachalinensis* Nikolsky 1889 (Cypriniformes, Cyprinidae). *J Ichthyol*, 45, 496-502 (2005)
- 11) 中村守純：原色淡水魚類検索図鑑。258 pp. 北隆館，東京 (1963)
- 12) Steindachner F: Ichthyologische Beiträge (X) Beschreibungen von zwei und dreizig Fischharten aus Japan. *Sitz Akad Wiss Wien*, 83, 199-219 (1881) [in Germany]
- 13) Berg LS: Freshwater fishes of the USSR and adjacent countries, Parts 1-3. 1382 pp. Izd-vo AN USSR, Moscow and Leningrad (1948-1949) [in Russian]
- 14) Jeon SR, Sakai H: On the distribution and revision of genus *Tribolodon* (Cyprinidae) from Korea. *Kor J Limnol*, 17, 11-21 (1984) [in Korean with English abstract]
- 15) 長澤和也・鳥澤 雅 (編)：漁業生物図鑑，北のさかなたち。415 pp. 北日本海洋センター，札幌 (1991)
- 16) 小野寺隆・本間義治：東北日本におけるウグイ属魚類の種族分化。動分学会誌，12，65-77，(1976)
- 17) 宮地伝三郎・川那部浩哉・水野信彦：原色日本淡水魚類図鑑 (全改訂新版)。462 pp. 保育社，大阪 (1976)
- 18) Sakai H, Goto A, Jeon SR: Speciation and Dispersal of *Tribolodon* Species (Pisces, Cyprinidae) around the Sea of Japan. *Zool Sci*, 19, 1291-1303 (2002)
- 19) 松原喜代松：魚類の形態と検索，Ⅰ-Ⅲ。1605 pp, 135pls. 石崎書店，東京 (1955)
- 20) Hubbs CL, Lagler KF: Fishes of the Great Lakes Region, Revised Edition. 276 pp., The University of Michigan Press, Ann Arbor (2004)
- 21) 座間彰：万石浦に出現する魚類の生態学的研究。505 pp, 88 pls. 自費出版，株式会社鈴木印刷所，石巻 (1999)
- 22) Sakai H, Hamada K: Electrophoretic discrimination of *Tribolodon* species (Cyprinidae) and the occurrence of their hybrids. *Japan J Ichthyol*, 32, 216-224 (1985)
- 23) Gritsenko OF: Systematics of Far Eastern rudd of genus *Tribolodon* (*Leuciscus brandti*) (Cyprinidae). *J Ichthyol*, 14, 677-689, (1974)
- 24) Gavrenkov YI: Reproductive ecology of Pacific redbfin, *Tribolodon brandti*, and large-scaled redbfin, *Tribolodon hakonensis*. *J Ichthyol*, 22, 37-41 (1982)
- 25) Dai D, Zhang Y, Huang H: Biological studies of the Far-Eastern dace, *Leuciscus brandti* (Dybowsky), in Tumen River. *Acta Zool Sinica*, 28, 283-292 (1982) [in Chinese with English abstract]
- 26) 内田恵太郎：朝鮮魚類誌。朝鮮水試報，6，1-458 (1939)
- 27) 西村三郎：日本海の成立。230 pp. 築地書館，東京 (1974)
- 28) 酒井治己：ウグイ類の降海と種分化。月刊海洋，28，303-307 (1996)
- 29) 川崎健・佐々木浩一：仙台湾の魚類相と海洋環境。月刊海洋科学，12，359-364 (1980)
- 30) 花輪公雄・岩坂直人：冬季の三陸沿岸域への親潮系の水の接岸と水温予報の試み。月刊海洋科学，19，65-68 (1987)
- 31) Watanabe K: Parsimony analysis of the distribution pattern of Japanese primary freshwater fishes, and its application to the distribution of the bagrid catfishes. *Ichthyol Res*, 45, 259-270 (1998)
- 32) Mayr E: Animal Species and Evolution. 797 pp. The Belknap Press of Harvard University Press, Massachusetts (1963)
- 33) Warpachowsky NA: Collection of fishes in the all-Russia fisheries exhibition. *Vestnik Rybopromyshlennosti*, 7, 145-157, (1892) [in Russian]
- 34) Schmidt PJ: Fishes of the eastern seas of the Russian Empire. Scientific results of the Korea-Sakhalin

- expedition of the Emperor Russian Geographical Society. 466 pp, 6 pls. The Emperor Russian Geographical Society, St. Petersburg (1904) [in Russian]
- 35) Jordan DS, Hubbs CL: Record of fishes obtained by David Starr Jordan in Japan, 1922. *Mem Carnegie Mus*, 10, 93-346, Pls. 5-12 (1925)
- 36) 加畑雅章: 北海道産ウグイ属3種の鰈の差異. 魚雑, 28, 349-352 (1981)