

平成 22 年 4 月 1 日現在

研究種目：基盤研究 (B)  
 研究期間：2007～2009  
 課題番号：19405011  
 研究課題名 (和文) 東ユーラシアにおける淡水魚類の生物多様性起源：分化と分散の多層的アプローチ  
 研究課題名 (英文) Origin of biodiversity of freshwater fishes in eastern Eurasia: a multi-scale approach of divergence and dispersal  
 研究代表者  
 後藤 晃 (GOTO AKIRA)  
 北海道大学・北方生物圏フィールド科学センター・教授  
 研究者番号：30111165

研究成果の概要 (和文)：東ユーラシアの河川に生息する淡水魚類の集団遺伝構造および系統地理パターンを主に mtDNA によって解析した結果、1) カワヤツメ属、フナ属、フクドジョウ、トミヨ属、カジカ属に幾つかの隠蔽種が認められ、この地域の淡水魚類は既往より種多様性に富むことが明らかになった。また、2) シベリアにおいては、カワヤツメ属、アメマス、トミヨ属 3 系統などは更新世後期や後氷期に主要河川で種内分化したのに対して、フクドジョウ、*Cottus poecilopus*、*C. sibiricus* などは主要河川ごとに長期間隔離され、更新世前・中期に種内分化して周辺水系に分散したグループであることが解明され、そこでの淡水魚類相は多時的に形成されたと推察された。

研究成果の概要 (英文)：

The genetic population structure and phylogeography of freshwater fishes inhabiting rivers in eastern Eurasia were analyzed by mitochondrial DNA sequence data or microsatellite DNA data. As the results, 1) several cryptic species were found in the genus *Lethenteron*, *Carassius*, *Pungitius*, *Cottus* and *Barbatula toni*, indicating that the species richness of freshwater fishes in this region is higher than that of the hitherto view, and 2) in the Siberian region, deep lineage divergence was found in *Barbatula toni*, *Cottus poecilopus* and *C. sibiricus*, whereas shallow divergence was detected in *Lethenteron* species, *Salvelinus leucomaenis* and *Pungitius* species, suggesting that the ichthyofauna was formed multi-temporally.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2007年度	5,600,000	1,680,000	7,280,000
2008年度	4,600,000	1,380,000	5,980,000
2009年度	1,800,000	540,000	2,340,000
年度			
年度			
総計	12,000,000	3,600,000	15,600,000

研究分野：魚類生態・進化学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生物多様性・分類

キーワード：東ユーラシア、淡水魚類、種多様性起源、系統地理パターン、多層のアプローチ、種分化、生活史進化、魚類相形成史

## 1. 研究開始当初の背景

東ユーラシア、特に日本列島を含む極東の日本海周縁域では、川や湖沼に生息する淡水魚類の種多様性が極めて高いことから、第三紀から第四紀における種分化のセンターの一つであったと考えられている。東ユーラシア淡水系に分布する魚類の種数は2000種を越え、世界全体の淡水魚類（約1万種）の20%超に相当する。

こうした淡水魚類の高い種多様性の形成には、世界最古で最深の淡水湖であるバイカル湖、また全長4千kmを越えるアムール川や黄河などの大河川、および海進海退の著しい変動を経てきた古日本海湖の存在に加え、当該の時代におけるこれら淡水系での激しい気候変動が関与してきたと推察されている。しかし、これまで東ユーラシア全域の淡水系における魚類の系統進化、種分化、魚類の生活史進化を総合的に解析した研究は皆無であり、その種・群集多様性の保全を図る上でも、この分野の総合的研究は急務である。

## 2. 研究の目的

本研究は著しい種固有性を有するバイカル湖や周日本海地域の河川・湖沼を含む東ユーラシアの淡水系に生息する淡水魚類を対象に、その種多様性と行動・生活史多様性の実態、およびそれらの進化と起源を明らかにすることを旨とする。すなわち、ロシアのオビ川水系を西端にバイカル湖、レナ川水系、アムール川水系、黄河水系、および日本列島を含む日本海周縁の河川・湖沼を東端とする東ユーラシアの主な淡水系において、浅い分化と深い分化を示す種が共存する淡水魚類相の主要構成魚種群の分化と分散経路を分子系統学的手法および系統地理学的手法を併用することによって、個々の魚類グループの進化史をより深く把握するとともに、その淡水魚類相の形成パターンとプロセスを異なる時空間スケールで多層的に解明することを目的とする。

## 3. 研究の方法

東ユーラシアの主要な淡水系に分布するカワヤツメ属、イワナ属、フナ属、コイ科、ドジョウ科、ギギ科、トゲウオ科、およびカジカ属の系統関係と系統地理を明らかにする目的で、それらの標本採集を行うために地理的分布パターンを把握するために海外調査を2008年と2009年に実施した。2008年には、井口・渡辺・高橋の3名が8月-9月に黄河水系の中・下流域においてコイ科、ドジョウ科、ギギ科、トゲウオ科を中心とする淡水魚類を約900個体採集した。また、同年10月に酒井がロシア・サンクトペテルブルクのペテルゴフ公園池においてフナ属魚類を採集した。2009年には、岩田・井口・渡辺の

3名が10月に中国南部の広東省と海南島の河川においてフナ属、タカハヤ属、ギギ科およびドンコ科を中心とする淡水魚類を約1100個体採集した。

採集された個体はいずれも鱗あるいは筋肉の一部を99%エタノールで固定し、また一部の個体については10%ホルマリン水溶液で固定して、日本に持ち帰り、分類群ごとに各研究分担者に配分し保存された。その後、カワヤツメについてはその集団遺伝構造をマイクロサテライトDNA解析によって行い、その他の魚類については系統縁関係と系統地理を明らかにするため、ミトンドリアDNAの塩基配列を解析した。そして、東ユーラシアに分布する冷水性魚類については種ごとに系統地理パターンを比較し、その魚類相形成史が同時的か多時的に起こったかを検討した。

## 4. 研究成果

本研究によって、ユーラシア東部に分布する淡水魚類は、各種間に認められる系統地理パターンの相違あるいは類似性から、その魚類相形成史が多層的であることが明らかになった。以下に、本研究で解析された分類群について、その研究成果の詳細を論述する。

1) ヤツメウナギ類における種分化プロセスの解明を目指し、カワヤツメ回遊型個体と河川型個体との共存河川および単独生息河川から採集した個体を対象に、マイクロサテライトDNA分析を行い、遺伝子流動パターンの推定を行った。その結果、共存河川では両生活史型集団間には現在においても十分な遺伝子流動が認められた。このことは、共存河川においては集団間の遺伝的分化が成立していないことを示す。一方、河川型個体単独域の集団は、下流側に建設されたダムにより、それまで保たれてきた回遊型集団との遺伝子流動が妨げられ、遺伝的分化を蓄積していることが推察された。そのため河川型個体単独域の集団は、異所的種分化における創始集団に相当することが示唆された。そして、東ユーラシアに現生する淡水性ヤツメウナギ類は、様々な地史イベントによって回遊型集団から隔離された河川型集団に起因すると推察された。

2) 北アメリカと極東域に分布するサケ科3種（オシヨロコマ、アメマス、サクラマス）の集団遺伝構造と種内系統を明らかにするため、オシヨロコマ65集団、アメマス73集団、サクラマス31集団についてミトンドリアDNAの塩基配列を解析した。その結果、オシヨロコマには東部系統、中央系統、西部系統の3つの系統が存在し、これらの系統は更新世中期に分化し、それぞれの地域に分散したことが推察された。一方、アメマスとサクラマスにはそれぞれ浅い種内分化しか見

出されなかった。極東アジアにおいては、過去における集団動態の変遷に関する一致した結果から、これらの3種は共通の進化史を有することが支持された。

3) カザフスタン国から採集された3種のフナのうち、イルティシュ川の河跡湖、ミハイロフスキー湖産のギンブナは他では見られない特有のミトコンドリアハプロタイプと形態的特徴を持っていることが判明し、論文に取り纏めた。他の二種は、それぞれヨーロッパフナといわゆるギンブナにあたる。この新規のフナが、現在は生息が認められていないヨーロッパの真正のギベリオブナである可能性を確かめるため、類似の形態的特徴を持つと報告されているサントペテルブルグのペテルゴフ公園池のギンブナを調査した。その結果、ミトコンドリアDNAハプロタイプ分析によりそれはアムール川からの移植魚であると判断された。一方、この新規のハプロタイプグループに含まれるフナが、レナ川及びサハリンのティム川から新たに確認された。すなわち、これまで日本やユーラシアから記録されていない新規のハプロタイプを持つフナのグループ（便宜上シベリアフナと呼ぶ）が、シベリアからサハリンにかけて生息することが判明した。しかし、真正のギベリオブナがどのようなハプロタイプを持つどのようなフナなのかは、依然不明である。

4) 東ユーラシア東縁部における淡水魚類の系統地理構造と魚類相の交流の歴史を明らかにするため、中国科学院動物研究所（北京）のスタッフの協力のもと、2008年8月から9月に黄河水系中・下流部において井口・渡辺・高橋が、また2008年10月に中国南部広東省および海南島において岩田・井口・渡辺が、フナ属・タカハヤ属等コイ科魚類、アヌモドキ科、ギギ科、トゲウオ科、およびドンコ科を中心とする淡水魚類2000個体あまりの採集を行った。帰国後これらについてmtDNA分析を中心とする遺伝集団分析を実施し、地理分布および各分類群における系統分類・系統地理学に関する研究成果をあげることができた。

5) 中国黄河産のフナを対象に、形態変異の実態を解明するため、中流から下流に至る流程1500km区間内の5地点で標本を採集した。上流ではフナが優占する傾向がある一方で、下流に向かうほど共存する魚種は増加していった。プロポーシオンを基に主成分分析を適用したところ、地域個体群の特徴を反映する形態形質が抽出された。赤血球サイズを基に倍数性を判定したところ、三倍体が上流側に、二倍体が下流側に偏在した。ミトコンドリアDNA調節領域前半部の塩基配列を決定したところ、合計13のハプロタイプが検出されたが、ハプロタイプ間の分化の程度は低

かった。ハプロタイプを共有する二倍体と三倍体を比較すると、形態形質の変異幅が縮小する傾向が認められた。以上を総合すると、三倍体は高い内的自然増加率が有利に働く環境において適応的であるのに対して、二倍体は高い競争能力が有利に働く環境において適応的であると考えられた。

6) フクドジョウはシベリア、中央アジア、および北海道を含む北東アジアに分布するドジョウ上科の1種である。本種の系統地理パターンを解明するために、ミトコンドリアDNAの塩基配列を解析し、また本種と類似した分布域を持つ他魚種と比較した。その結果、本種には遺伝的に分化し、また地理的に対応した6つの系統（オビ川、アムール川上流、アムール川中流、アムール川-沿海州、サハリン-北海道、セレンガ川）が存在することが明らかになった。この6つの系統は、主要な水系ごとに長期間隔離されたことによって形成されたもので、別種であると示唆された。これは、シベリアの各河川間での遺伝的分化が小さく、更新世後期や後氷期に各河川に分散したとされる周北極分布の魚種とは大きく異なった。一方、チマルス属魚類や*Cottus poecilopus*とは類似した系統地理パターンを示したことから、これらの種の分布域形成は共通のイベントの影響を受けたと推察された。

7) 北半球北部に周極分布するトミヨ属魚類は、東ユーラシアにおいて分布域を温帯域まで拡げており、そこには形態学的・生態学的多様性が集中してみられる。これらの多様化プロセスを解明するために、核ゲノム全体の多型を効率よく検出できる増幅断片長多型（AFLP）法に基づく系統推定を行った。その結果、遺伝的に明瞭に分化した3つの系統（A-C）が見いだされ、各系統の分布パターンは、塩分耐性の違いによる更新世の気候変動下の分散パターンの違いによって説明できることがわかった。本属魚類の東ユーラシア地域における種多様化には、塩分耐性の低い系統の陸封による分化、塩分耐性の高い種の海（あるいは汽水化した日本海）を通じた分散、およびこれらの間の二次的接触にともなう種間交雑と形態学的・生態学的形質置換が深く関わっていることが示された。

8) ウラル山脈の東部側のシベリアに分布するカジカ属*Cottus sibiricus*の系統地理学的解析を行った結果、エニセイ・レナ川系統とオビ川系統に2分され、これらは種レベルに分化していた。しかし、欧州に分布し、本種に近縁な*C. gobio*の既往データを加えて解析すると、両種は相互単系統にならず、またエニセイ・レナ系統は*C. gobio*の北欧・欧州系統と高い類縁性を有したことから、従来の分類とは異なり*C. gobio-sibiricus*種群として取り扱うのが妥当であると考えられた。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 10 件)

- 1) Takata, M., Tachihara, K., Kon, T., Yamamoto, G., Iguchi, K., Miya, M. and Nishida, M. Biogeography and evolution of the *Carassius auratus*-complex in East Asia. BMC Evolutionary Biology, 10: (2010 in press).
- 2) Watanabe, K. Faunal structure of Japanese freshwater fishes and its artificial disturbance. Environmental Biology of Fish. Doi:10.1007/s10641-010-9601-5. (2010).
- 3) Matsumoto, S., Kon, T., Yamaguchi, M., Takeshima, H., Yamazaki, Y. (4 other authors). Cryptic diversification of the swamp eel *Monopterus albus* in East and Southeast Asia, with special reference to the Ryukyuan populations. Ichthyological Research, 57: 71-77 (2010).
- 4) Watanabe, K., Abe, T. and Iwata, A. Phylogenetic position and generic status of the Japanese botiid loach. Ichthyological Research, 56: 421-425 (2009).
- 5) Sideleva, V. G. and Goto, A. Species status and redescription of three species of the group *Cottus poecilopus* (Cottidae) from Eurasia. Journal of Ichthyology, 49: 599-613 (2009).
- 6) Sakai, H., Iguchi, K., Yamazaki, Y., Sideleva, V. G., Goto, A.: Morphological and mtDNA sequence studies on three crucian carps (*Carassius*: Cyprinidae) including a new stock from the Ob River system, Kazakhstan. Journal of Fish Biology, (2009).
- 7) Tominaga, K., Watanabe, K., Kakioka, R., Mori, S. and S.-R. Jeon. Two highly divergent mitochondrial DNA lineages within *Pseudogobio esocinus* populations in central Honshu, Japan. Ichthyological Research, 56: 195-199 (2009).
- 8) Yokoyama, R., Yamano, A., Takeshima, H., Nishida, M., Yamazaki, Y. Disturbance of the indigenous gene pool of the threatened brook lamprey *Lethenteron* sp. S by intraspecific introgression and habitat fragmentation. Conservation Genetics, 10: 29-43 (2009).
- 9) Yokoyama, R., Sideleva, V. G., Shedko, S. V. and Goto, A. Broad-scale phylogeography of the fluvial fish *Cottus poecilopus* (Pisces: Cottidae) in northern Eurasia. Molecular Phylogenetics and Evolution, 48: 1244-1251 (2008).
- 10) Iguchi, K. and Kitano, S. Local specialists among endangered populations of medaka, *Oryzias latipes*, harboring in fragmented patches. Environmental Biology of Fishes, 81: 267-276 (2008).

[学会発表] (計 12 件)

- 1) 横山良太・シデレワ V. G.・後藤晃、シベリア地域の淡水魚類の分布域形成史：カジカ属 *Cottus sibiricus* を例にして、日本魚類学会、2009 年 10 月 11 日、東京海洋大学 (東京)。
- 2) 塚越英晴・横山良太・後藤晃、ミトコンドリア DNA の塩基配列データに基づくカジカ種群両側回遊性 2 種の集団構造の非対称性、

2009 年 10 月 11 日、東京海洋大学 (東京)。

- 3) 渡辺勝敏・富永浩史、日本産淡水魚類の種多様性および地域魚類相の均質化、2009 年 10 月 11 日、東京海洋大学 (東京)。

- 4) 山崎裕治・長井輝美・横山良太・後藤晃、カワヤツメ集団の遺伝子流動パターンからみた同所的種分化と異所的種分化の可能性、日本進化学会大会、2009 年 9 月 4 日、北海道大学 (札幌)。

- 5) 渡辺勝敏・小宮竹史・柿岡諒・富永浩史・高橋洋・森誠一、西日本の純淡水魚類相の形成史を解明するための課題とアプローチ、日本魚類学会、2008 年 9 月 22 日、愛媛大学 (松山)。

- 6) 山崎裕治・長井輝美・横山良太・後藤晃、異なる時間スケールにおけるカワヤツメ集団間の遺伝子流動、日本魚類学会、2008 年 9 月 22 日、愛媛大学 (松山)。

- 7) Masayuki Kuwahara, Kei'ichiro Iguchi, Hiroshi Takahashi, Takeshi Kikko and Seiji Kurumi. The extent of hybridization between Biwa salmon and red-spotted masu salmon in Lake Biwa, Japan. International Symposium on Formosa Landlocked Salmon and Masu salmon Agenda. October 2009, National Taiwan Normal University, Taipei, Taiwan.

- 8) 横山良太・西条学・後藤晃、ユーラシア産淡水魚類の系統地理、日本魚類学会、2008 年 9 月 22 日、愛媛大学 (松山)。

- 9) 浦西茉莉耶・横山良太・後藤晃、生活環の異なる姉妹種、エゾハナカジカとハナカジカの遺伝的集団構造および系統類縁関係、日本魚類学会、2008 年 9 月 22 日、愛媛大学 (松山)。

- 10) 塚越英晴・杉山みどり・横山良太・後藤晃、ミトコンドリア DNA の塩基配列データに基づく両側回遊性カジカ中卵型の遺伝的集団構造、日本魚類学会、2008 年 9 月 22 日、愛媛大学 (松山)。

- 11) 井口恵一朗・柿岡諒・渡辺勝敏・亜輝・張春光、黄河産フナの形態変異、日本魚類学会、2008 年 9 月 21 日、愛媛大学 (松山)。

- 12) 高田未来美・立原一憲・崑武志・山本軍次・井口恵一朗・西田睦、ありふれた魚に隠されていた大きな集団分化、日本進化学会、2008 年 8 月 23 日、東京大学 (東京)。

[図書] (計 4 件)

- 1) 渡辺勝敏・前川光司 (分担執筆)、北海道大学出版会、日本列島の形成と淡水魚相の形成過程、pp. 117-150、沢田健ほか編著「地球の変動と生物進化・新・自然史科学 III」、2008、280。
- 2) 横畑泰志・山崎裕治・小松美英子 (分担執筆)、第 5 章、北東アジアの動物地理、pp. 81-101、和田直也・今村弘子 (編著)「自然と経済から見つめる北東アジアの環境」、2009、311。

- 3) 渡辺勝敏・高橋洋 (編著)、北海道大学出版会、淡水魚類地理の自然史-多様性と分化をめぐって、2010、283.
- 4) 後藤晃 (分担執筆)、朝倉書店、回遊魚の保全、pp. 251-256、野生生物保護学会編、「野生動物保護の事典」、2010、782.

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

後藤 晃 (GOTO AKIRA)  
北海道大学・北方生物圏フィールド科学センター・教授  
研究者番号：30111165

### (2) 研究分担者

酒井 治己 (SAKAI HARUMI)  
独立行政法人水産大学校・生物生産学科・教授  
研究者番号：80399650

岩田 明久 (IWATA AKIHISA)  
京都大学・大学院アジアアフリカ地域研究研究科・准教授  
研究者番号：20303878

井口 恵一郎 (IGUCHI KEIICHIRO)  
独立行政法人水産総合研究センター・中央水産研究所・主任研究員  
研究者番号：00371865

渡辺 勝敏 (WATANABE KATSUTOSHI)  
京都大学・大学院理学研究科・准教授  
研究者番号：00324955

山本 祥一郎 (YAMAMOTO SHOICHIRO)  
独立行政法人水産総合研究センター・中央水産研究所・主任研究員  
研究者番号：20392897

山崎 裕治 (YAMAZAKI YUJI)  
富山大学・大学院理工学研究部・准教授  
研究者番号：30332654

高橋 洋 (TAKAHASHI HIROSHI)  
独立行政法人水産大学校・生物生産学科・助教