

## 科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 25 年 6 月 11 日現在

機関番号：82708

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2010～2012

課題番号：22570082

 研究課題名（和文）日本列島における冷水性淡水魚類群集の成立過程と保全：  
 生息地予測と系統地理の統合

 研究課題名（英文）Biogeography and conservation of freshwater fishes in the Japanese  
 Archipelago: phylogeography and ecological niche modeling approaches

研究代表者

横山 良太（YOKOYAMA RYOTA）

独立行政法人 水産総合研究センター・増養殖研究所 内水面研究部 研究等支援職員

研究者番号：40532403

研究成果の概要（和文）：冷水性淡水魚類を対象に、分布データと気候・地形データから生息適地マップを構築した。また、得られたマップを過去および未来の気候データに投影し、過去、現在、未来の時間断面における生息適地マップを作成した。これらのマップから推定した空間的な個体群構造は、実際の生息地間の遺伝子流動パターンや生息地の遺伝的多様性と良い対応があった。さらに、未来の生息適地予測マップから、気候変動予測における冷水性淡水魚類の分布域の変動の程度、絶滅のおそれがある種内系統、遺伝的多様性の変動などを推定した。

研究成果の概要（英文）：We generated ecological niche models (ENM) for several species of coldwater-adapted fishes in Japan. In the stone loach, habitat connectivity estimated from ENM was correlated with gene flow, suggesting that the ENM would have potential for representing gene flow regime (genetic population structure). Effects of climate change on population structure and genetic diversity of coldwater-adapted fishes were evaluated by using molecular genetic, phylogeographic and ENM approaches.

## 交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2010 年度	2,200,000	660,000	2,860,000
2011 年度	1,000,000	300,000	1,300,000
2012 年度	500,000	150,000	650,000
総計	3,700,000	1,110,000	4,810,000

研究分野：生物学

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：系統地理、生息地予測、保全生物学

## 1. 研究開始当初の背景

ユーラシア大陸の東端に位置する日本列島は、南北に細長く亜寒帯から亜熱帯までの気候を有する。また高山も発達しており、大部分が温帯域に属しているながら、北部を中心に冷水性淡水魚類が多く分布している。氷河に覆われなかった日本列島では氷河被覆域の北米や欧州とは異なる冷水性淡水魚類の分布域形成史が存在すると考えられる

これまでの日本産冷水性淡水魚類の系統地理研究から、分布が類似する種間であっても、更新世の気候変動に対する応答は大きく異なっており、日本の冷水性淡水魚類群集の形成史は単純ではないことがわかりつつある。

一方で、これまでの研究は気候変動との関連を論じながら、気候・地理データを効果的に用いた論議がなされておらず、個別の(ad

hoc な)論議にとどまっていた。

また、冷水性魚類の多くは分布南限域である本州中央部～東北地方では保全対策が必要であるが、保全単位を設定して終わりという研究が多く、具体的な絶滅リスク評価には至っていない。

## 2. 研究の目的

本研究では、日本の冷水性淡水魚類各種について、系統地理解析と生息地予測モデルを統合し、温帯域に生息する冷水性淡水魚類群集の成立過程を明らかにすることを目的とした。また、気候変動(温暖化)によって深刻な影響を受けると予想される冷水性種の保全単位ごとの絶滅リスク推定を行うことを試みた。

## 3. 研究の方法

(1)系統地理解析：冷水性淡水魚類のフクドジョウ、ハナカジカについて網羅的に採集を行い、ミトコンドリア DNA の塩基配列を決定し、推定された遺伝子系統の地理的分布を推定した。

(2)生息地予測モデリング：既知の文献および採集データから対象種の生息情報を集約し、対象種の生息地データを作成した。次に、データベースから気候・植生データを入手するとともに、地形図から河川流量などの地形データを作成した。作成した環境データ(22個)と生息地データから、最大エントロピー法により生息地予測モデルを構築した。

さらに、得られた生息地予測モデルを、過去の復元された気候データ(最終間氷期最盛期 LIM, 最終氷期最盛期 LGM)に投影し、過去の生息適地マップを推定した。

(3)生息地予測モデルに基づく個体群構造の推定：得られた生息地予測モデルにおける各グリッドの生息確率を伝導度とみなし、電子回路理論(Circuit theory)に基づいて生息適地間の景観上の結びつきの程度(habitat connectivity)を定量化した。この結びつきの程度は個体群間の遺伝子流動パターンの良い推定になっていると期待されるため、実際の遺伝データ(個体群間の遺伝子流動量)によって評価した。

(4)温暖化予測のもとでの生息適地マップ構築と遺伝的集団構造の変動予測：シミュレーションによって予測された未来の気候データに生息地予測モデルを投影し、未来の分布適地マップを推定した。現在の分布適地マップと比較し、面積の変動を求めた。また、将来における分布適地の変動が冷水魚の遺伝的多様性に与える影響を評価した。

## 4. 研究成果

### (1)冷水性淡水魚類の系統地理解析

大陸にも同種が分布する広域分布種のフクドジョウと日本列島固有種のハナカジカを主な対象とした。フクドジョウの結果を図1に示す。分布域全域から標本を得てミトコンドリア DNA の塩基配列に基づいた系統地理解析を行った。

日本列島(北海道)のフクドジョウには遺伝子系統が5つ有り、それらの組み合わせで特徴づけられる、6つの地域グループがあることがわかった。各地域グループは山脈、火山などが境界になっており、遺伝子系統は異所的に形成されたものと考えられた(図1)。

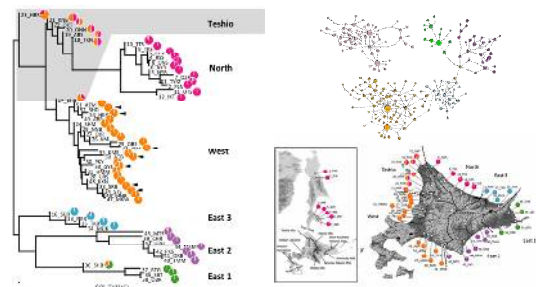


図1 フクドジョウの遺伝子系統の地理的分布

ハナカジカについても同様に異所的に分布する遺伝子系統が存在した。2種ともに地理的に対応し遺伝的に分化した種内系統によって構成される系統地理パターンを示した。この2種の地域集団は、主に地理的障壁によって隔離が長期間維持されることによって形成されていると考えられた。一方、対象種の系統地理パターンは類似していたが、種内系統の分岐年代は大きく異なっており、その地理的隔離の年代や地理的起源に違いがあるものと考えられた。このことから現在の分布が類似する種間でもその分布域形成の歴史には固有の特徴があることが改めて示された。

### (2)生息的予測モデリング

冷水性魚類群集を構成する魚類(フクドジョウ、ハナカジカ、カワヤツメ)を対象に

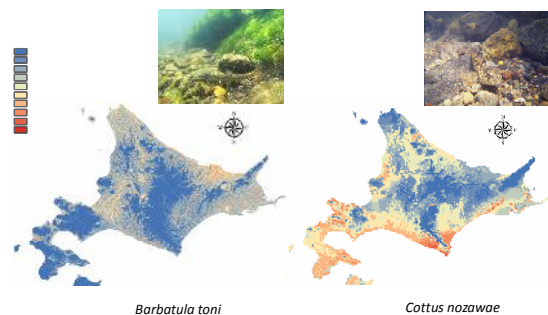


図2 フクドジョウ(左)とハナカジカ(右)の生息適地マップ

生息地予測モデルを構築した(図2)。種によってモデルで選択される変数は異なっており、フクドジョウの生息地予測モデルでは、気候と地形データが、ハナカジカでは気候データが選択されたことから、対象種間の生態的な差異を反映した種固有のモデルが構築できたものと考えられた。

得られた生息地予測モデルを復元されたLIMとLGMの古気候データに投影することで、過去の生息適地マップを作成した(図3上)。さらに、それら3つの時間断面の生息適地マップを合成し、過去から現在までの分布域を示す生息適地マップを作成した(図3下)

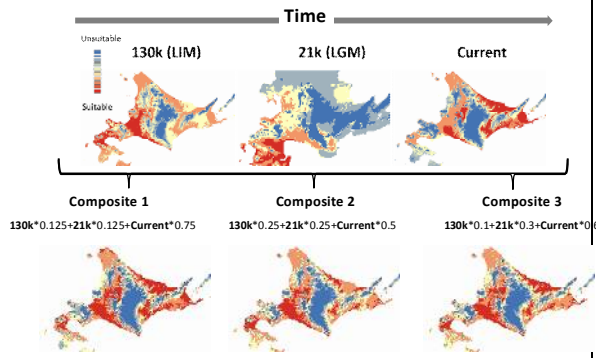


図3 現在と過去(LIM, LGM)のフクドジョウの生息適地マップ(上)。過去と現在のマップを合成した生息適地マップ(下)。

### (3) 生息地予測モデルに基づく個体群構造の推定

フクドジョウの生息適地マップから生息地間の結びつきの強さ(habitat connectivity)を求めた。また、現在のモデルだけではなく、合成した生息適地マップからもhabitat connectivityを求めた(図4)。

推定されたhabitat connectivityと遺伝データから求めた実際の遺伝子流動量の間には有意な正の相関が見られた。また、habitat connectivityはこれまでよく用いられてきた地点間の(直線)距離よりも地点間の遺伝子流動パターンによりよい対応があることから生息適地マップに基づく集団構造モデルは、実際の分布および遺伝的集団構造についての良い予測を与えるものと考えられた。

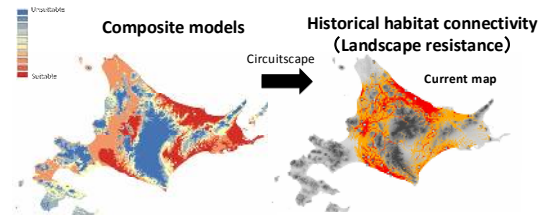


図4 生息適地マップから求めたフクドジョウのhabitat connectivity

とくに、フクドジョウにおいては、3つの時間断面(LIM, LGM, 現在)の結果を合成した生息適地マップに基づく集団構造モデルは、現在の生息地予測のみから求めたものに比べ、実際の遺伝子流動とよりよい相関が見られた。これは、過去から現在までの生物の分布の歴史を推定する系統地理解析において、合成した生息地予測モデルが有効であることを示している。

### (4) 温暖化予測のもとでの生息適地マップの構築と遺伝的集団構造の変動予測

現在の生息地予測モデルをシミュレーションで予測された未来の気候データに投影し、フクドジョウについて未来の生息適地マップを構築することができた(図5)。

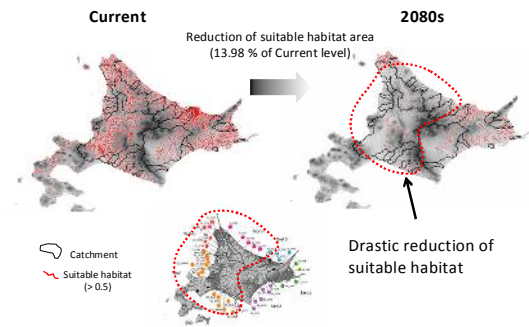


図5 将来のフクドジョウの生息適地マップ (suitability>0.5)

現在と未来(温暖化予測)における生息適地面積の変動を定量化したところ、冷水性淡水魚フクドジョウの未来の生息適地は著しく減少すると予測された(図5)。さらに減少の度合いには地域的な偏りがあり、北海道西部~北部の固有の2系統の分布域はとくに減少が著しいことが予測された(図5)。このことから、温暖化予測のもとでは、広域に分布するフクドジョウにおいても生息地域の消失と固有系統の絶滅が危惧されることが示唆された。

フクドジョウの河川水系ごとの生息適地面積は、遺伝的多様度との間に正の相関がみられた(図6)。好適生息地の面積が大きい

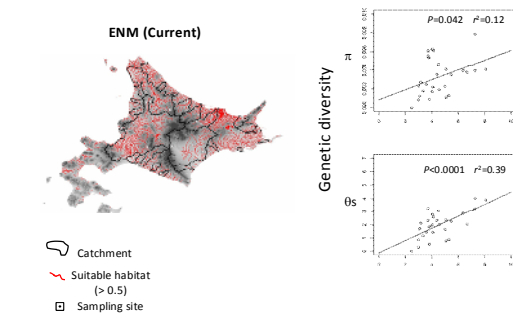


図6 フクドジョウにおける生息適地面積と遺伝的多様度の関係

地域では収容力が大きく、遺伝的多様性が高く保たれていることを反映していると考えられた。将来の気候変動においていくつかの河川水系の生息適地面積は大きく減少することが推定される(図5)ことから、遺伝的多様性の喪失が危惧されることが明らかになった。

以上の研究から、遺伝マーカーを用いた解析と生息地予測モデリングを組み合わることで、より多角的に系統地理解析を行えること、また保全生物学的なアウトプットも具体的に得られることが明らかになった。

#### 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4件)

- ①Yamazaki, Y., R. Yokoyama, T. Nagai and A. Goto (2013) Population structure and gene flow among anadromous Arctic lamprey (*Lethenteron camtschaticum*) populations deduced from polymorphic microsatellite loci. Environ. Biol. Fish. DOI 10.1007/s 10641-013-0121-y. 査読有り
- ②Yokoyama, R. and S. Yamamoto (2012) Freshwater sculpin dwelling in Lake Chuzenji, Nikko, Kanto District, Japan, is identified as *Utsusemikajika*, *Cottus reinii*, unintentionally introduced from Lake Biwa. Ichthyol. Res., 54: 389-393. DOI 10.1007/s10228-012-0298-7. 査読有り
- ③Yamazaki, Y., R. Yokoyama, T. Nagai and A. Goto (2011) Formation of a fluvial-nonparasitic population as the first step in lamprey speciation. J. Fish Biol., 79: 2043-2059. 査読有り
- ④Tsukagoshi, H., R. Yokoyama and A. Goto (2011) Mitochondrial DNA analysis reveals a unique population structure of the amphidromous sculpin *Cottus pollux* middle-egg type (Teleostei: Cottidae). Mol. Phyl. Evol., 60: 265-270. doi:10.1016/j.ympev.2011.04.019. 査読有り.

[学会発表] (計14件)

- ①横山良太 (2012) 底生性カジカ類の適応放散と種分化: プロコッタス属. 日本魚類学会シンポジウム「バイカル湖におけるカジカ類の期限、適応放散と種分化」. 日本魚類学会, 水産大学校 (下関市), 2012. 9. 24.
- ②横山良太・山本祥一郎 (2012) 中禅寺湖に生息する淡水カジカ類は琵琶湖より非意

図的にもたらされたウツセミカジカである. 日本魚類学会, 水産大学校 (下関市), 2012. 9. 23

- ③Yamamoto, S., K. Morita, R. Yokoyama, K. Miyamoto, M. Sato and K. Maekawa (2012) Incidence of skeletal deformity (truncated upper jaw) in a natural population of white-spotted charr *Salvelinus leucomaenis*. The 7th International Charr Symposium. Yuzhino-Sakhalinsk, Russia. 2012. 9. 4.
- ④Goto, A., R. Yokoyama and V. G. Sideleva (2012) Origin, molecular phylogeny and adaptive radiation of sculpin species flock in Lake Baikal. XIV European Congress of Ichthyology. Liege, Belgium. 2012. 7. 3.
- ⑤Yokoyama, R., H. Shirakawa, M. Uranishi and A. Goto (2012) Predicting effects of climate change on population structure of a boreal fish, *Barbatula toni*, based on ecological niche modeling. The 5th East Asian Federation of Ecological Societies International Congress. Otsu, Shiga. 2012. 3. 21.
- ⑥横山良太・白川北斗・浦西茉耶・桑原禎知・後藤晃 (2012) 生態ニッチモデリングと遺伝データから冷水性淡水魚類の集団構造を推定する. 日本生態学会, 龍谷大学瀬田キャンパス (大津市), 2012. 3. 20.
- ⑦横山良太・西城学・白川北斗・浦西茉耶・後藤晃 (2011) 生息適地モデルからフクドジョウの集団構造を予測する. 日本魚類学会, 弘前大学 (弘前市), 2011. 10. 1.
- ⑧高田未来美ほか 15 名 (16 名中 6 番目) (2011) フナ種群 *Carassius auratus*-complex における主要系統のさらなる探索. 日本魚類学会, 弘前大学 (弘前市) 2011. 10. 1.
- ⑨白川北斗・浦西茉耶・横山良太・後藤晃 (2011) 生態系エンジニアとしてのカワヤツメ幼生の生息適地の環境変化に伴う変遷を予測する. 日本魚類学会, 弘前大学 (弘前市), 2011. 10. 1.
- ⑩山崎裕治・長井輝美・横山良太・後藤晃 (2011) 希少水産資源カワヤツメの遺伝的集団構造. 日本水産学会, 長崎大学 (長崎市), 2011. 9. 28.
- ⑪横山良太・西城学・白川北斗・浦西茉耶・後藤晃 (2011) 分子からみた河川性魚類の分布域形成とデモグラフィ. 日本生態学会, 札幌コンベンションセンター (札幌市), 2011. 3. 11.
- ⑫塚越英晴・横山良太・後藤晃 (2010) ミトコンドリア DNA およびマイクロサテライト DNA を用いたカジカ種群の網羅的系統解析. 日本魚類学会, 三重市民会館 (津市).

2010. 9. 25.

- ⑬ 横山良太・シデレワ, V. G. ・高橋洋・宗原弘幸・木下泉・後藤晃 (2010) バイカルカジカ類の水深に応じた適応放散：Procottus 属4種の分子系統. 日本魚類学会, 三重市民会館 (津市). 2010. 9. 25.
- ⑭ 横山良太・シデレワ, V. G. ・宗原弘幸・高橋洋・木下泉・後藤晃 (2010) バイカルカジカ類のProcottus属における視覚関連遺伝子の適応と分化. 日本進化学会, 東京工業大学 (東京). 2010. 8. 3.

[図書] (計2件)

- ① 横山良太・後藤晃 (2011) 淡水カジカ類の分子系統と生活史進化, カジカ類の多様性 - 適応と進化 - (宗原弘幸・後藤晃・矢部衛編), p. 43-65. 東海大学出版会.
- ② 横山良太 (2010) 冷水性淡水魚類の系統地理, 淡水魚類地理の自然史【多様性と分化をめぐって】(渡辺勝敏・高橋洋編), p. 51-69. 北海道大学出版会.

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

横山 良太 (YOKOYAMA RYOTA)

独立行政法人水産総合研究センター・増養殖研究所・内水面研究部・研究等支援職員  
研究者番号：40532403

### (2) 研究分担者

なし

### (3) 連携研究者

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