

## 木曾三川の魚類の生物地理

向井貴彦（岐阜大学地域科学部）

よろしくお願いします。岐阜大学地域科学部の向井と申します。僕はもともと理学部の生物学科とかそういうところで生物の研究をしていたので、岐阜大学の地域科学部に来てからは保全とか、まちづくりとか、それに絡んだ話を求められることが多いんですけど、本当はお金とか産業とか関係なく、自然そのもののことを知りたいんですね。今日は人間に関する事は他の先生方が話してくださいますので、のびのびと生き物の話をさせて頂きたいと思います。本当に良かった（笑）。

### 【生物地理学とは】

今回は「木曾三川の魚類の生物地理」と言うタイトルでお話しするんですが、生物地理って何かと言うと、その場所にどういう生き物がいるのかということを調べるのが生物地理学です。元々はダーウィンの時代や、それ以前にヨーロッパで大航海時代が始まってから、世界中に何かいろんな生き物がいることが分かってきて、これは聖書に書いてあるところの話じゃないぞということになったのです。そこで、地球上の、どこに何がいるのか、なぜそうした違いがあるのか、ということを研究する生物地理という学問ができた。

その結果、動物地理区のような地域区分がなされたり

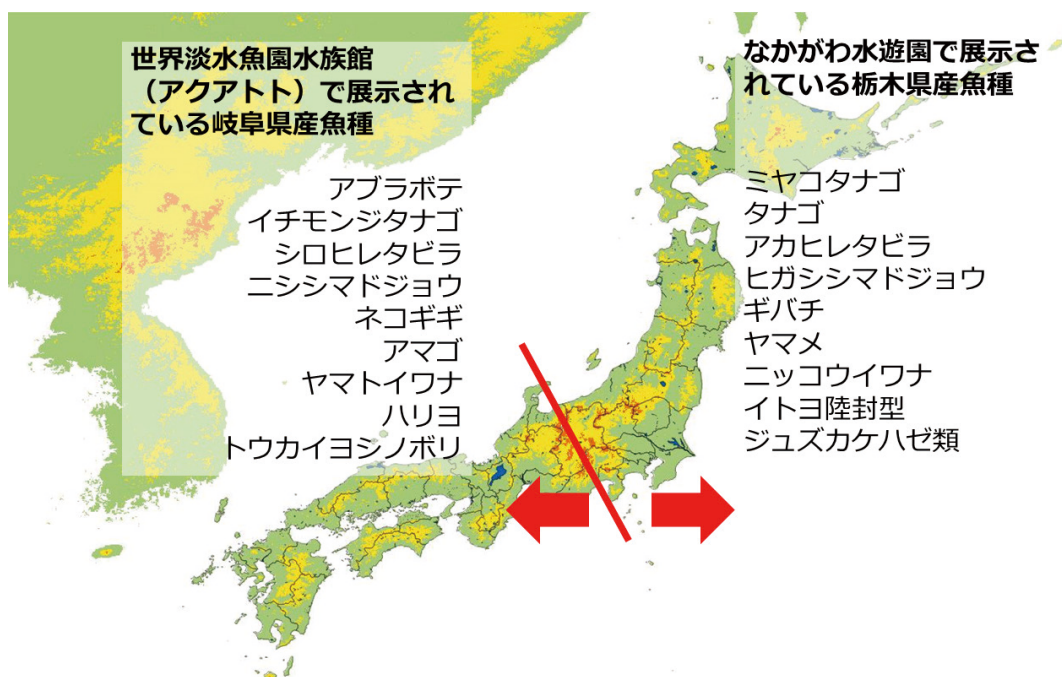
、地球上の気候と土壌の違いによる植物の生態系の違い、つまりバイオームの分布が図示されてきました。バイオームのように気候と土壌の違いで生き物の分布が変わってくる要因を調べるのが生態地理学。それに対して、動物の種類が大陸によって違うように、長い進化の歴史の中で生き物の分布が変化してきたことを調べるのが歴史生物地理学と呼ばれています。

### 【淡水魚の性質と地域区分】

こうした地球全体の話だけじゃなくて、日本列島でも場所によって住んでいる生き物はずいぶん違います。特に淡水魚。淡水魚といってもいろいろで、川から海に降って、それからまた川に遡ってくるアユみたいな魚もいますが、そういうのとは違って一生を川で過ごす純淡水魚というのがあります。彼らは海を渡れないから、川と川の間を移動するのがなかなか難しい。山も当然、越えられないわけですからね。そうすると、大雨が降って下流の平野部で洪水が起きたときに川から川に移動するとか、洪水で海に流されて、塩分で死んでしまう前に隣の川に移動するとか、そういった移動の仕方になります。他には、山の方では、川がだんだん流れているうちに山が侵食されて削れていくわけですけど、そうすると隣り合った川的一方がだんだん削れて、別の川と繋がってしまうような河川争奪という現象が起こります。そういった河川争奪とか大洪水とかによって純淡水魚は分布を広げていきます。

## 純淡水魚の種類は東西で大きく違う

### → 水族館で展示されている淡水魚も違う



日本列島の場合、真ん中に日本アルプスのような高い山が、がっつりあるわけですね。その辺りはフォッサマグナと呼ばれるのですが、これを挟むとずいぶん魚の種類が変わってきます。その結果、日本列島の純淡水魚は東日本と西日本で大きく違ってきます。たとえば、それぞれの地域に淡水魚の水族館があります。内陸県の栃木県には「なかがわ水遊園」、岐阜だと「アクア・トトぎふ」があるわけですが、展示している魚を見ると全然違うんですね。一見するとよく似てるんですけど違う種類ばかりで、岐阜県のアブラボテに似ているものとして栃木県にはミヤコタナゴ、岐阜県のイチモンジタナゴに対して栃木県はタナゴとか、他にもシロヒレタビラとアカヒレタビラとか、似ているんだけど違う魚ばかりなんです。

こんなふうに日本列島の中で場所によって生き物の種類、特に淡水魚なんかずいぶん違うんだということを調べるのが生物地理学です。

#### 【DNA から見ると】

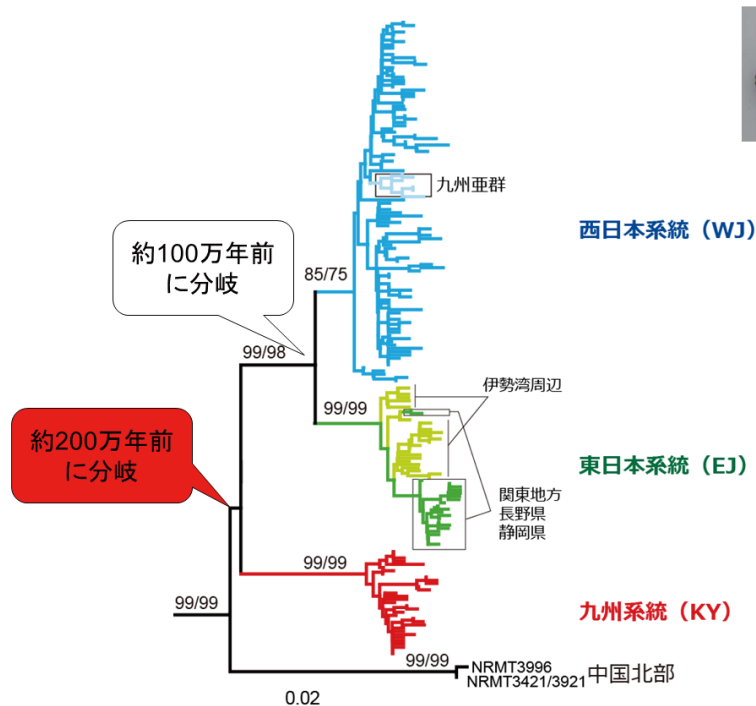
その中でですね、一見して明らかにわかるような種類の違いだけでなく、見た目はほぼ区別がつかないということで同じ種類とされてたんだけど、遺伝子（DNA）を見ると全然違う種類だったんだ、というものがみつかってきました。要するに外見では区別はつかないんだけど、生き物として違うっていうものがある見つかってきています。



例えばスナヤツメという魚です。これがDNAで見ると北方種と南方種という2種に分けられます。「スナヤツメ」として分布を見ると北海道から九州まで日本全国に同じ種類がいると考えられていたんですが、こうやってDNAで種類を分けて見ると、中部地方のちょうど岐阜県辺りで両方の種類の分布が重なっていたりします。

他にも「同じ種類なんだけど、遺伝子で見るとちょっと違いますよ」というのが色々あります。これは、オイカワっていうその辺の川にたくさんいる魚なんですけど、岐阜だとシラハエっていう言い方もしますね。このシラハエを、全国のいろんなところから取ってきてですね、何百匹とDNAを調べてみるとですね、だいたい三つのグループに分かれることが判明しました。その三つのグループについて、アユの放流に混じて人為的に広がったようなものを除いてみると、だいたいこんな感じで岐阜あたりから関東にかけて東日本グループが分布します。そして琵琶湖水系から九州北部にいる西日本グループ、九州の西の方にいる九州系統、というふうに分かれます。

### オイカワのmtDNA系統樹 (Kitanishi et al., 2016)



オイカワ（婚姻色の出たオス）

遺伝子の違いを元にざっくり計算すると、この琵琶湖以西の西日本グループと岐阜県以东の東日本グループの間に 100 万年ぐらい前から隔離されているという結果になります。だいたい 100 万年ぐらい前に鈴鹿山脈とか伊吹山脈ができていますので、多分、それができると両地域が分けられた。つまり、淡水魚としては両方の地域間で行き来できなくなったということじゃないかなと考えられます。

#### 【アユの遺伝子による区分】

このように純淡水魚は場所によって種類が違う、あるいは同じ種類でも遺伝子が違うってということがいっぱい出てくるんですけど、残念ながら、岐阜の人が大好きなアユとかサツキマスは一生のうちに海と川を往復する魚です。そうすると海に出たときに、別の川に移動することも多いので、あんまり地域的な差というのが無いんですね。だから生物地理的にはそんなに面白いわけではない。

ただ、アユに関しては、やたらめったら人気がありますし、水産重要種ということで日本中から集めた大量のサンプルの、いろんな遺伝子をたくさん調べた研究があります。それを見ると、いろんな場所で採ってきたアユの中で、日本列島のほとんどの場所のアユはひとまとまりになっていて、琵琶湖産のアユだけちょっと違います。別亜種として分けられているリュウキュウアユは、それよりもっと違ってきます。ちなみに琵琶湖じゃないところで採れたサンプルなんですけど、明らかに琵琶湖産の遺伝子を持つてののもいます。そういうのは琵琶湖産アユが定着している場所になります。

琵琶湖産を除く日本列島のアユの遺伝的変異を見ると、連続的で、どっかにギャップがあるわけじゃないんですけど、北海道の辺りと比べると、九州の方にかけて南北で少しずつ違っていているようです。また、西日本のアユがですね、どうも関西の辺りと、九州の辺りで分かれています。綺麗に分かれるわけじゃなくて、微妙に違うだけなのですが、関西から九州にかけてちょっと違っていているということが示されています。

こんな感じですね、生物地理的に見るとアユは日本列島の場所による違いは大きくないんだけど、それでも北海道から九州にかけて少しずつ違ってるということは明らかにされています（※）。

※ここで話したアユについての研究の詳細は次の論文をご覧ください。

Takeshima et al. (2016) Using dense locality sampling resolves the subtle genetic population structure of the dispersive fish species *Plecoglossus altivelis*. *Mol Ecol*, 25: 3048-3064.

#### 【魚以外の生き物】

魚の話だけじゃなくて、せっかくなので他の生き物にも触れておきますと、淡水魚以外の生き物も、場所によってやっぱりちょっとずつ違ってきます。種類が違うという場合もありますし、同じ種類であっても地域差があります。

これは、ニホンジネズミです。ネズミといってもモグラの仲間です。ニホンジネズミは全国にいますけど、ミトコンドリア DNA を調べると明らかに 2 系統に分かれるんですね。その分布がバチっと分かれるんですけど、岐阜県の中にビシッと東西系統の境目があるという感じなんです。これ、メインでやってらっしゃるのは北大の大館先生っていう人なんですけど、岐阜大学の森部先生も一緒にやっておられる研究ですね。



ニホンジネズミ（岐阜市産）

植物に関しても、岐阜県内にどういう植物があるかということも、多くの方々が標本を集めて、整理して、きちんとまとめあげた『岐阜県植物誌』という本が出ています。また、加茂地域（美濃加茂と加茂郡）で生物調査をしているんですけど、県全体や加茂地域の植物の分布をまとめられたものを見ると、岐阜県には西日本から分布が広がってきている植物、東日本の植物、太平洋側から北上している暖かい地域の植物。日本海側から分布する多雪地域の植物といったものがいて、岐阜は植物の交差点であるといわれています。



### 【東西の生物相の境界としての岐阜県】

ここまでの話をまとめると、岐阜県は東西日本の生物相の境界になっているということです。

純淡水魚の場合は、東西の境目が日本アルプス辺りにくるので、岐阜県はどちらかという西日本と共通する種類が多いです。ただ、分類学的には西日本に広く分布する種類と同じであっても、遺伝子でみると、滋賀県と岐阜県の間で境界ができてる種類がたくさんあります。岐阜の辺りが東西の生き物の境目、あるいは両方が混ざり合っている、ちょうど中間的な場所にあるので、岐阜県は多様性が高いエリアということになります。

広い範囲にいる種類だけでなく、伊勢湾周辺に固有、つまり、この辺にしかないという種類もいます。それがウシモツゴとか、トウカイコガタスジシマドジョウ、ネコギギ、トウカイヨシノボリといった淡水魚たちですね。植物も東海丘陵要素植物というのがあって、シデコブシとかヘビノボラズなどいろいろあります。

### 【木曽三川の間では】

ここまでは、岐阜県の自然が日本列島の中でどういう位置づけにあるかという話をしました。それでは、木曽川、長良川、揖斐川の間で違いはあるのかということも気になるところかと思います。

このシンポジウムの先ほど治水の話でありましたように、木曽三川の下流域というのは、もともとそれぞれの川がいろんなふうに交じって繋がっていました。そうすると、木曽三川の淡水魚なんて全部同じに決まるとるやろうと思われそうなんですけど、実際、そういうものが多いです。

これはうちの共同研究で行ったものなんですけど、トウカイコガタスジシマドジョウの遺伝的集団構造です。この種類は静岡県西部から伊勢湾周辺にいるんですけど、静岡県とそれ以外（愛知・岐阜・三重）の間で多少違うだ

## 岐阜県周辺は東西の生物相の境界

### ・ 純淡水魚は西日本と共通する種類が多い

→ ただし、分類学的な「種」としては同じでも、遺伝的には異なることが多い

### ・ 伊勢湾周辺地域固有の種・亜種も見られる



東海地方以外にも少し分布が広がっている準固有種の淡水魚としてハリヨ、アジメドジョウ、タニガワナマスなども



植物の場合は、シデコブシ、ヘビノボラズなど東海丘陵要素植物が固有種

けで、木曽三川を含む伊勢湾周辺では場所による遺伝子の違いが全然ない。他の魚についても、私の研究室や、他にもいろんな人が研究していて、ネコギギ、ハリヨ、カワヒガイ、オイカワ、カマツカ、ナガレカマツカといった種類では、どれも伊勢湾周辺で地域差が少ない。

下流の魚は、木曽川、長良川、揖斐川、下流の方の水路が全部つながっていたので、濃尾平野の魚はみんな一緒だとしても、山の方の魚はどうかっていうことで、タカハヤという川の源流の方にいる魚を、うちの大学院生が研究しました。タカハヤはヌメとかいろんな呼ばれ方しますが、これのDNAを調べてみる西日本の地域ごとに違ってます。日本列島の淡水魚の起源に関する興味深い結果もいろいろ含まれているんですが、とりあえず岐阜県辺りに注目してみると、この地域で三つぐらいのグループに分けられます。しかし、飛騨地方と、琵琶湖周辺と、あとは伊勢湾周辺という分かれ方になっていて、伊勢湾周辺の川のタカハヤは、やはりだいたい同じ遺伝子を持っている。ただ、採集した地点ごとの違いはあって、木曽三川の中で綺麗なグループ分けはできないんだけど、場所によって多少は違うという感じでした。



トウカイコガタスジシマドジョウ（本巣市産）



タカハヤ（郡上市産）

### 【ナマズとサンショウウオ】

タカハヤはいまいち、すっきりしなかったんですけど、いろいろ見てみると、木曽三川の中でも生物地理的な違いが見られる種類もあります。

その一つがタニガワナマズというナマズですね。日本にいるナマズの仲間は、ちょっと前までは全国にいるナマズと、あとは琵琶湖にしかないビワコオオナマズとイトコナマズの3種類だと考えられていたんですが、ナマズといわれていた中に実は2種いることがわかった。それが、岐阜県、三重県、愛知県、静岡県、長野県あたりにいる中部地方固有種のタニガワナマズだったんですね。これが見つかったのが2018年のことです。2018年にタニガワナマズが新種として記載されて、僕も岐阜県博にある標本の形態とか、あるいは、生きたやつを捕まえてDNAを調べてですね、タニガワナマズが岐阜県のどこにいるかというのを調べてみたのですが、中濃から東濃でしか今のところ見つからない。木曽三川は繋がってるんだけど、なぜか東に分布が限られていますね。

似たような分布をするのは何かいないかと考えると、実はオオサンショウウオも揖斐川筋にいないんですね。タニガワナマズと同様に、やはり長良川から木曽川、飛騨川の方にいる。どうも揖斐川には、オオサンショウウオとかナマズみたいな大型の水棲動物が住めなかった時

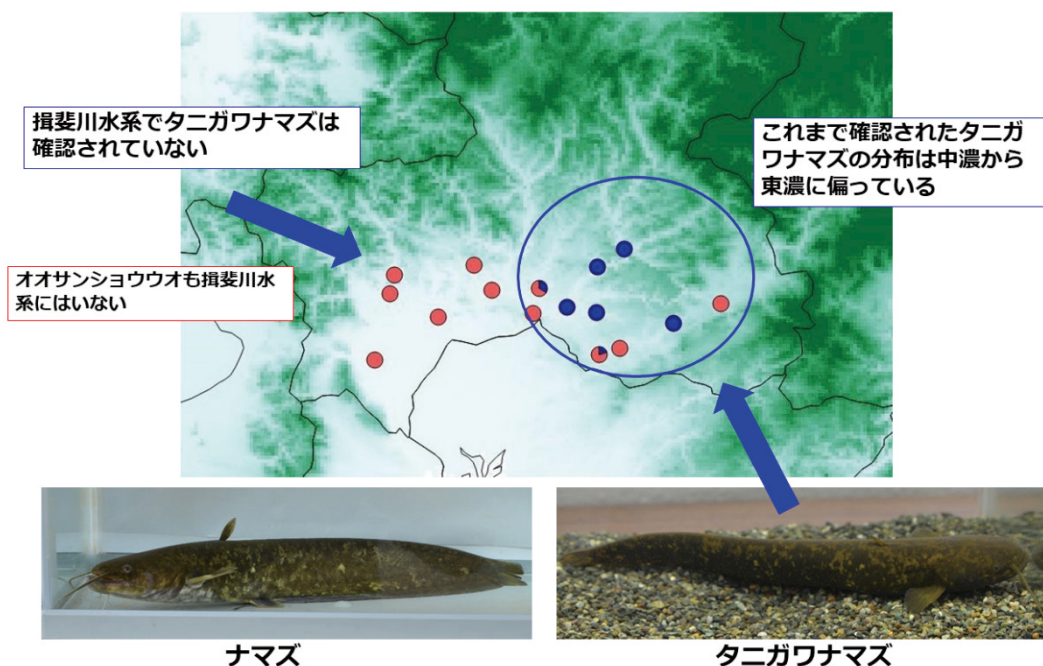
期があったのではないかなと思うんですけど、はっきりしたことはわかりません。いずれにしても、木曽三川全体に必ずしも同じものが広くいるというわけじゃないということです。

### 【ホトケドジョウとウシモツゴ】

それ以外の魚だと、ホトケドジョウというのがいます。湿地にいるドジョウで、普通のドジョウとはちょっと違います。これがDNAで見ると、濃尾平野周辺で地域ごとに細かく分かれています。中でも中津川のやつがだいぶ違ってます。中津川の集団が最初に分かれた後、伊勢湾周辺と三河・静岡に分かれて、さらに伊勢湾周辺では濃尾平野周辺の同じ水系でも地域ごとの差がある。

絶滅危惧種として有名なウシモツゴについても、詳しく調べると濃尾平野周辺の地域ごとに違いがあります。ウシモツゴは野生の生息地が残り10ヶ所ぐらいの溜池しかないんですけど、その全部を網羅するようにして、あとは絶滅してしまったけど水族館で系統保存しているものも集めて解析した結果、濃尾平野と、名古屋東部丘陵、三河から伊勢地方に分布するグループの三つに分かれました。この中で、濃尾平野のグループは、美濃関盆地と濃尾平野で少し違っていました。水系としてはどちらも長良川水系なのですが、山の方の盆地と平野部で遺伝子が違うというわけです。

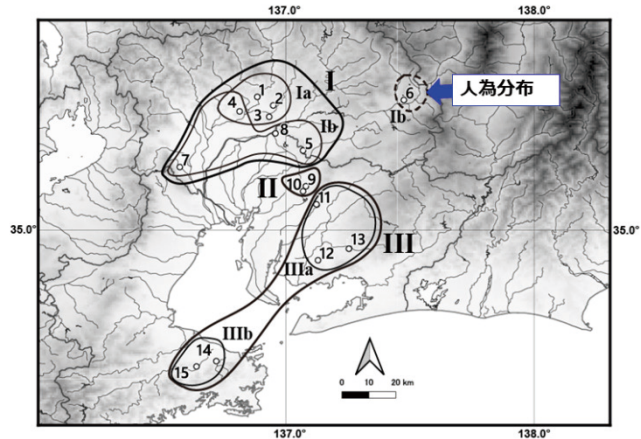
## ナマズとタニガワナマズのmtDNAの分布 (向井, 2019)





# ウシモツゴのmtDNA全塩基配列による系統地理

(Cho and Mukai, in press)



ホトケドジョウ（関市産）

## ・在来種と外来種

ここまで話してきたように、伊勢湾流入河川の淡水魚には河川間の違いというのはあまり見られません。ただ、全く均質というわけでもなさそうです。一部の種類については木曾三川の中でも明確な違いがあります。

このように、日本列島全体だけでなく、岐阜県といった範囲で見ても地理的な多様性があるのですが、残念ながら外来種がいろいろ持ち運ばれているという問題があります。岐阜県でこれまでに見つかっている外来種は39種類が確認されています。岐阜県の在来種は78種類なのに対して、39種類もの外来種が見つかっている。それらは外国のものだけでなく、琵琶湖産アユの放流に混じってきた琵琶湖水系産の種が多い。

その中には、琵琶湖産と濃尾平野のものが亜種として分けられているものもあります。亜種という地域間で形態などに差があるけれど、種として分けるほどではないものなので、よそから持ち込んで放流すると雑種化してしまいます。

これまで調べた中では、ヒガイという淡水魚が琵琶湖のビワヒガイと濃尾平野のカワヒガイという亜種に分けられていたんですけど、現在は濃尾平野のカワヒガイがビワヒガイと混じって雑種化が進んでいます。混ざっている割合は木曾川、長良川が多いですね。揖斐川の方はどちらかというと在来純系に近い。

また、今日お話ししたオイカワについても、琵琶湖産のオイカワのDNAがどこで見つかっているかっていうことを示してみます。色が濃い所ほど、琵琶湖産の割合が高いところですね。もう大変な感じですね。とても残念なことになっています。ただし、土岐川はかなり純粋な在来系統の可能性もあります。

ウグイについても調べたのですが、琵琶湖産のウグイのDNAは飛騨地方のダム湖と飛騨川沿いに多いですね。飛騨地方のヤマメの話もあるんですけど、本来は日本海側の河川にヤマメ、太平洋側の河川にアマゴがいたのが、飛騨地方の日本海側河川にもアマゴを放流してきたせいで、今では飛騨地方はアマゴのようなヤマメのような魚ばかりになっています。

# 岐阜県の外来魚39種 (亜種含む)

(同種同亜種の他地域からの移入は含めていない)

## 定着 22種

|               |                   |
|---------------|-------------------|
| ゲンゴロウブナ       | 国内外来種 (琵琶湖水系原産)   |
| カネヒラ          | 国内外来種 (琵琶湖水系原産)   |
| タイリクバラタナゴ     | 国外外来種 (中国原産)      |
| ワタカ           | 国内外来種 (琵琶湖水系原産)   |
| ハス            | 国内外来種 (琵琶湖水系原産)   |
| 外来タモロコ属       | 国内外来種 (琵琶湖水系原産)   |
| ツチフキ          | 国内外来種 (近畿地方原産)    |
| カラドジョウ        | 国外外来種 (中国原産)      |
| オオガタスジシマドジョウ  | 国内外来種 (琵琶湖水系原産)   |
| ギギ            | 国内外来種 (琵琶湖水系原産)   |
| チャネルキャットフィッシュ | 国外外来種 (北アメリカ原産)   |
| ワカサギ          | 国内外来種 (北日本原産)     |
| ブラウントラウト      | 国外外来種 (ヨーロッパ原産)   |
| タウナギ          | 国外外来種 (中国原産?)     |
| カダヤシ          | 国外外来種 (北アメリカ原産)   |
| オヤニラミ         | 国内外来種 (京都以西原産)    |
| ブルーギル         | 国外外来種 (北アメリカ原産)   |
| オオクチバス        | 国外外来種 (北アメリカ原産)   |
| コクチバス         | 国外外来種 (北アメリカ原産)   |
| シマヒレヨシノボリ     | 国内外来種 (近畿・山陽地方原産) |
| ビワヨシノボリ       | 国内外来種 (琵琶湖原産)     |
| カムルチー         | 国外外来種 (東アジア原産)    |

## 繁殖はしないが長寿なので影響が継続 2種

|      |              |
|------|--------------|
| ハクレン | 国外外来種 (中国原産) |
| ソウギョ | 国外外来種 (中国原産) |

## 未定着? 4種以上

|                          |                 |
|--------------------------|-----------------|
| アリゲーターガー                 | 国外外来種 (北米原産)    |
| ガー類 (レピソステウス属)           | 国外外来種 (北米原産)    |
| 金魚 ( <i>C. auratus</i> ) | 国外外来種 (中国原産)    |
| ニジマス                     | 国外外来種 (北アメリカ原産) |

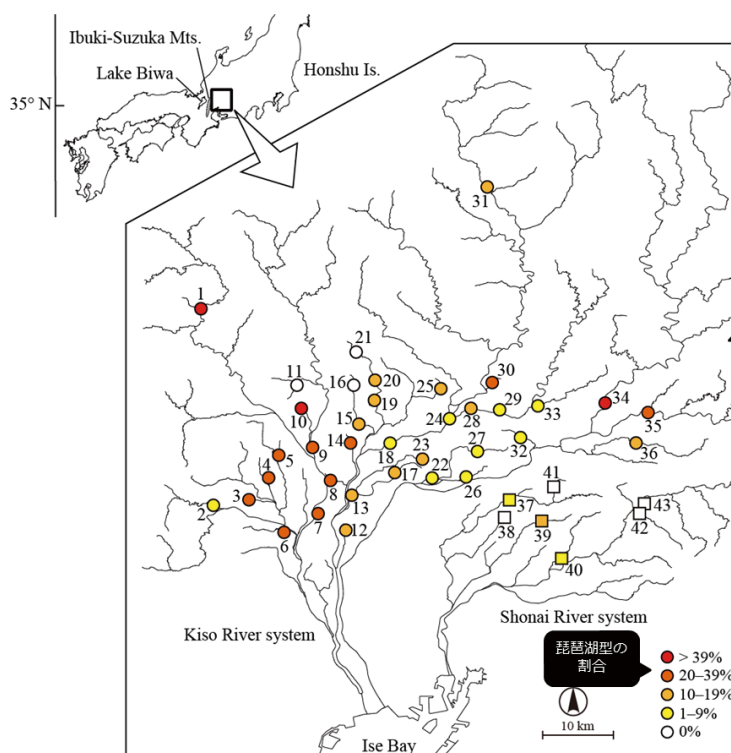
## 未定着 9種

|                 |                  |
|-----------------|------------------|
| プロトプテルス・アネクテンス  | 国外外来種 (アフリカ原産)   |
| ボルプテルス・エンドリケリー  | 国外外来種 (アフリカ原産)   |
| ナイルアロワナ         | 国外外来種 (アフリカ原産)   |
| ヨーロッパナマズ        | 国外外来種 (ヨーロッパ原産)  |
| レッドテールキャットフィッシュ | 国外外来種 (南アメリカ原産)  |
| マダラロリカリ         | 国外外来種 (南アメリカ原産)  |
| コリドラス・アエネウス     | 国外外来種 (南アメリカ原産)  |
| グッピー            | 国外外来種 (中南アメリカ原産) |
| ナイルティラピア        | 国外外来種 (アフリカ原産)   |

## 在来亜種と雑種化 2亜種

|       |                  |
|-------|------------------|
| ビワヒガイ | 国内外来亜種 (琵琶湖水系原産) |
| スゴモロコ | 国内外来亜種 (琵琶湖水系原産) |

## 濃尾平野における琵琶湖型オイカワのmtDNAの分布 (Kitanishi et al., 2018)



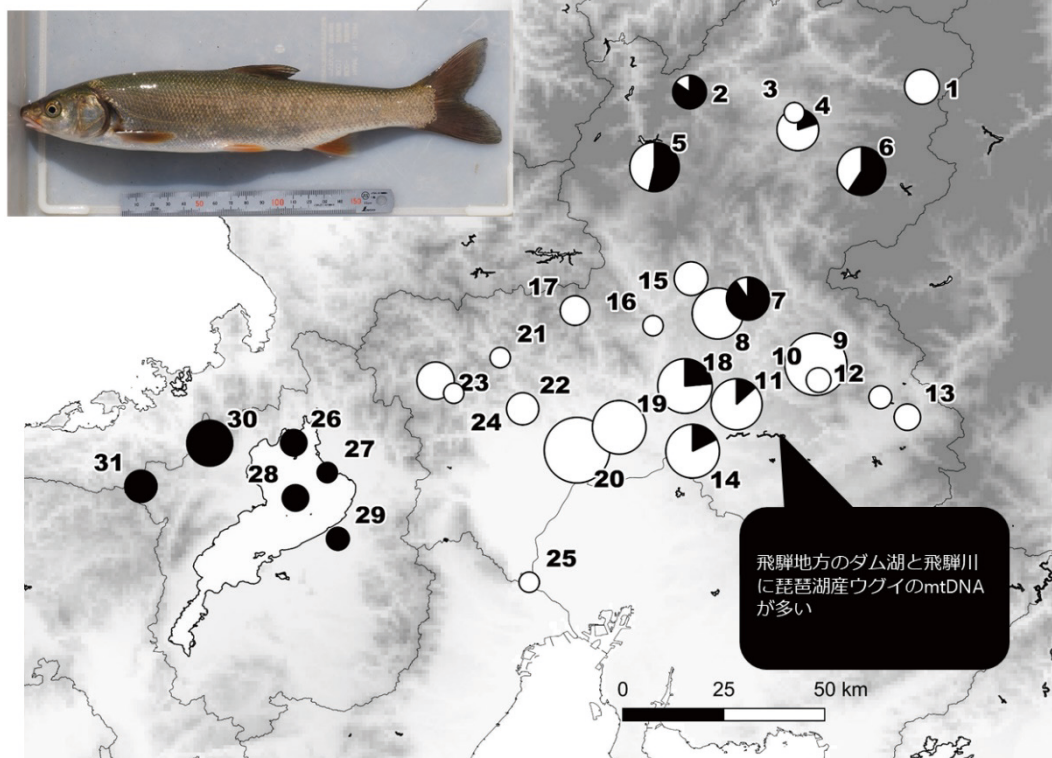
本当は東日本系統だけが分布していたはずなのですが、木曽三川ではほとんどの場所で琵琶湖産オイカワの遺伝子を持った個体が見つっています

琵琶湖産の魚の放流だけでなく、愛好家の人が九州産のアブラボテを放流してる場所があって、岐阜県在来産のアブラボテと雑種化した個体群が岐阜大学のすぐ近くにいます。とても残念ですね。

このような感じで、岐阜県の純淡水魚 49 種類のうち

、30 種類ちょっとについてミトコンドリア DNA を調べました。その結果、20 種類から琵琶湖水系由来などの外来ミトコンドリア DNA が見つかりました。琵琶湖産の魚種が外来種としてたくさん侵入していて、さらに岐阜県産魚種と同種の琵琶湖産を放流することによる遺伝

## 岐阜県における琵琶湖型ウグイのmtDNAの分布 (井原ほか, 2020)



## “愛好家”による放流

岐阜県関市産アブラボテ



福岡県柳川産アブラボテ



九州産が放流されて雑種化した  
岐阜市のアブラボテ



的攪乱も進行しているわけです。本当は、琵琶湖水系と伊勢湾の水系は 100 万年ぐらい地理的に隔離されてて、それによって生き物が違ってました。そういう歴史的な価値があったのだけど、残念ながら我々はその違いをどんどん壊している。

琵琶湖と岐阜の自然には 100 万年分の違いがあったんですけど、魚に関しては、その違いを無くして琵琶湖のレプリカを作っているというのが現状ですね。