

# 北部極東地域におけるコイ科ヤチウグイ *Rhynchocypris perenurus sachalinensis*と ダルマハヤ*R. p. mantchuricus*の遺伝的多様性と分化

酒井治己<sup>\*1=</sup>・倉田麻衣子<sup>\*1</sup>・高橋 洋<sup>\*1</sup>・山崎裕治<sup>\*2</sup>・後藤 晃<sup>\*3</sup>

## Genetic diversity and differentiation of Far Eastern cyprinids, *Rhynchocypris perenurus sachalinensis* and *R. p. mantchuricus*, inferred from allozyme analysis

Harumi Sakai<sup>\*1=</sup>, Maiko Kurata<sup>\*1</sup>, Hiroshi Takahashi<sup>\*1</sup>,  
Yuji Yamazaki<sup>\*2</sup>, and Akira Goto<sup>\*3</sup>

Genetic diversity and differentiation of Far Eastern cyprinids, nine populations from six river basins of *Rhynchocypris perenurus sachalinensis* from Hokkaido, Japan, and six populations from six river basins of *R. p. mantchuricus* from Russia, were analyzed based on allelic constitution of 18 allozyme-coding loci. Observed genetic differentiation supported the subspecific taxonomy of these subspecies, alleles being clearly displaced in two to four loci between them. Genetic diversity of *R. p. mantchuricus* was larger than that of *R. p. sachalinensis*, indicating larger effective population size in the former species. A critical reduction of genetic diversity was observed in four *R. p. sachalinensis* populations from man-made river-bed ponds of the Shibetsu River basin.

Key words : freshwater fish, allozyme, genetic diversity, genetic differentiation, biogeography

### 1 緒 言

北部極東域、特に日本を含む日本海周辺域は、新生代第三紀から第四紀にかけて、海産魚類のみならず淡水魚類においても種分化の一つの中心であったとされている<sup>1-3)</sup>。周日本海地域の淡水魚類相成立については、古くから関心がもたれ多くの議論がなされてきたが<sup>1-5)</sup>、これらは古い分類体系と種分類の混乱を含んでいるため、十分に信頼できるものとは言い難い<sup>6)</sup>。近年、日本海を取り巻く各国で淡水魚類相の整理が進められてきている<sup>7-12)</sup>。しかし、これらの研究も、必ずしも地域間での標本比較に基づいてい

ないため、種や亜種の分類に一貫性があるとは言い難い。今後、水産資源や資源生態系に関する国際的な情報交換を行うことが多くなっていく中で、これらの状況を解消し、分類群や魚類相に関する共通認識を持つことがますます重要になると考えられる。

北部極東域に広く分布する魚類の中で、サケ科Salmonidaeは食料資源として重要なグループであり、古くから種分類についての国際的共通認識を持たれている。一方、河川生態系の中でサケ科魚類の卵や稚魚と被食や捕食を通じて競合関係にあると考えられるコイ科魚類Cyprinidae<sup>13)</sup>は、ウグイ属*Tribolodon*<sup>14)</sup>などを除けばサケ科ほど関心がもた

2006年2月2日受付. Received February 2, 2006.

\*1 水産大学校生物生産学科 (Department of Applied Aquabiology, National Fisheries University, 2-7-1 Nagata-honmachi, Shimonoseki, Yamaguchi 759-6595, Japan)

\*2 富山大学理学部 (Faculty of Science, Toyama University, 3190 Gofuku, Toyama 930-8555, Japan)

\*3 北海道大学北方生物圏フィールド科学センター (Field Science Center for Northern Biosphere, Hokkaido University, 3-1-1 Minato-cho, Hakodate, Hokkaido 041-8611, Japan)

= 別刷り請求先 (Corresponding author ; sakaih @ fish-u. ac. jp)

れることはなく、現在でも国際的に認められた分類がなされているとは言えない状況にある。

最近、Sakai et al.<sup>15)</sup> は、周日本海地域に広く分布し、国際的に分類の混乱していたアブラハヤ類について遺伝学的手法による系統分類を試み、学名の未確定なものを含む2属8種を認めた。そのうち、日本にはアブラハヤ *Rhynchocypris lagowskii* (Dybowski), タカハヤ *R. oxycephalus* (Sauvage et Dabry), ヤチウグイ *R. perenurus* (Pallus) の3種が生息しているが<sup>16)</sup>, ヤチウグイについてはロシア産の標本と遺伝的にも若干異なる可能性が示唆された<sup>15)</sup>。それらを亜種として分類する場合、亜種名はヤチウグイ *R. perenurus sachalinensis* (Berg) ならびにダルマハヤ *R. p. manchuricus* (Berg) となる<sup>16)</sup>。しかし、これら2亜種の分類を確立し、さらにどのような分布関係にあるかを明らかにするためには、より広範できめの細かい調査を行う必要がある。

ヤチウグイは、エゾホトケ *Lefua nikkonis*, フクドジョウ *Noemacheilus barbatulus toni* とともに日本において北海道にのみ自然分布する北方性純淡水魚3種のうちの一種で、北海道における淡水魚類相成立の謎を解く鍵となる種とも言われている<sup>17)</sup>。大陸においてはダルマハヤにあたるものがサハリンから広くシベリアに分布するとされているが、ヤチウグイも学名の示す通りサハリン南部から記載されており<sup>16)</sup>, 両者の分布境界は明らかではない。

そこで、本研究では、北海道各地と、サハリンを含むロシア各地から採集したヤチウグイ-ダルマハヤ集団を用い、電気泳動法によって検出されるアロザイム対立遺伝子多型を調べることにより、本種の地理的な遺伝的分化と系統関係を明らかにすることを試みた。

ヤチウグイは、流れの緩やかな淀みや止水環境を好み、北海道においては湿地帯の小川や池沼に多く生息する<sup>18, 17)</sup>。1900年代前半までは大きく蛇行していた湿地河川をその後人為的に直線化した標津川などでは<sup>18)</sup>, 河跡湖として残った旧河川に本種が分断的に取り残されることが多い。このたびの調査の過程で、そのような集団における遺伝的多様性の減少も観察されたので、それについてもあわせて報告する。

## 2 材料と方法

### 2.1 標本

1993年から2003年にかけて採集された北海道産ヤチウグイ6水系9集団およびロシア産ダルマハヤ6水系6集団、

合計326個体を調査した (Table 1, Figs. 1, 2)。北海道産の集団のうち、地点番号4のC, D, G, Hの4集団は、標津川河口から約5.3kmまでの左岸に点在する面積8900-24000m<sup>2</sup>の旧河川(河跡湖)4ヶ所からのものである (Fig. 2)。

採集した個体は、ドライアイスまたは液体窒素で直ちに凍結して持ち帰り、実験に供するまで-80℃の冷凍庫で保存した。

なお、これら2亜種は、形態学的には胸鰭の長さや胸鰭と腹鰭の距離との比で識別できるとされる<sup>16)</sup>。しかしながら、凍結標本では魚体の損傷が激しく、形態学的に同定することは不可能であったため、さしあたってBerg<sup>16)</sup>の記述に従い、北海道のものをヤチウグイ、サハリン中部および大陸のものをダルマハヤとして解析し、解析結果でそれを裏付けることとした。

### 2.2 アロザイム分析

アロザイム分析は常法の水平デンブングル電気泳動法およびザイモグラム法<sup>19)</sup>に従った。

デンブングルは、電気泳動用水解デンブンを緩衝液で12%に懸濁し、過熱して作成した。電気泳動は、標本の組織液を濾紙片に含ませてゲルに挟み、4 mA/cm<sup>2</sup>の定電流で2時間30分から4時間行った。泳動終了後、ゲルを約1mmの厚さにスライスし、それぞれの酵素の染色反応液によって発色させた。染色終了後、7%酢酸で約30分間固定し、10%グリセリン水溶液で透徹後、ガラス板の上で平らにセロハンに挟み乾燥させて保存した。

検出した10酵素16遺伝子座および筋肉タンパク2遺伝子座、計18遺伝子座の検出組織および泳動緩衝液をTable 2に示した。遺伝子座および対立遺伝子の命名はShaklee et al.の方法<sup>20)</sup>に従った。

### 2.3 集団遺伝学的解析

検出されたバンドパターンにより各遺伝子座の対立遺伝子を推定し、遺伝子頻度および平均ヘテロ接合率(観察値:  $H_o$ , 期待値:  $H_e$ )を求めた。系統解析には、PHYLIP ver. 3.5<sup>21)</sup>を用いてNeiによる遺伝的距離( $D$ )<sup>22)</sup>を算出し、それに基づいて、近隣結合法(neighbor-joining 以下, NJ法)<sup>23)</sup>による樹状図を作成した。さらに、1000の擬似データセットを作成し、各分岐点における信頼性の指標をブートストラップ確率<sup>24)</sup>として求めた。

Table 1. Sampling localities, abbreviation, date of collection and number of specimens of 15 populations of *Rhynchocypris perenurus sachalinensis* and *R. p. mantchuricus*

Subspecies	Locality	Abbreviation	Date of collection	No. specimens
<b><i>R. perenurus sachalinensis</i></b> from Hokkaido, Japan				
1	Onishibetsu River, Sarufutsu	Onishibetsu	1993.6.11	29
2	A pond, Wakasakunai, Toyotomi	Wakasakunai	1993.9.10	30
3	Tonbetsu River, Hamatonbetsu	Tonbetsu	1993.6.11	20
4H	A river-bed pond, Shibetsu River basin, Shibetsu	Shibetsu H	2003.9.11	27
4G	A river-bed pond, Shibetsu River basin, Shibetsu	Shibetsu G	2003.9.11	30
4D	A river-bed pond, Shibetsu River basin, Shibetsu	Shibetsu D	2003.9.11	30
4C1	A river-bed pond, Shibetsu River basin, Shibetsu	Shibetsu C1	2003.9.11	30
5	Shinotsu River, Ishikari River basin, Shinshinotsu	Ishikari	1993.8.17	27
6	Abira River, Tomakomai	Abira	1996.6.1	13
<b><i>R. perenurus mantchuricus</i></b> from Russia				
7	Anadyr River, Anadyr	Anadyr	1998.8.1	20
8	Lena River, Yakutsk	Lena	1998.8.10	20
9	Tym River, Sakhalin	Tym	2000.8.4	6
10	Tumnin River, Turuti	Tumnin	1998.8.22	4
11	Iruma River, Amur River basin, Ridoga	Iruma	1997.8.16	20
12	Bogataya River, Vladivostok	Bogataya	2001.7.21	20

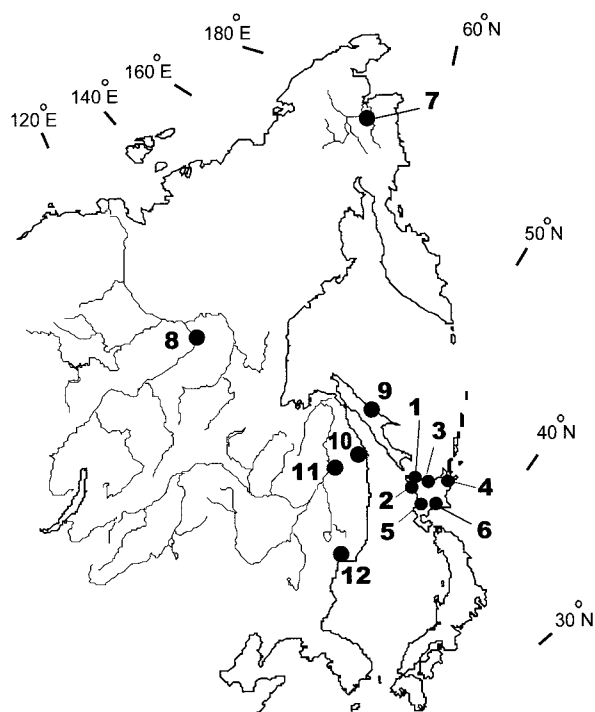


Fig. 1. Sampling localities of *Rhynchocypris perenurus sakhalinensis* (1–6, small circles) and *R. p. manchuricus* (7–12, large circles). Locality numbers correspond to those of Table 1.

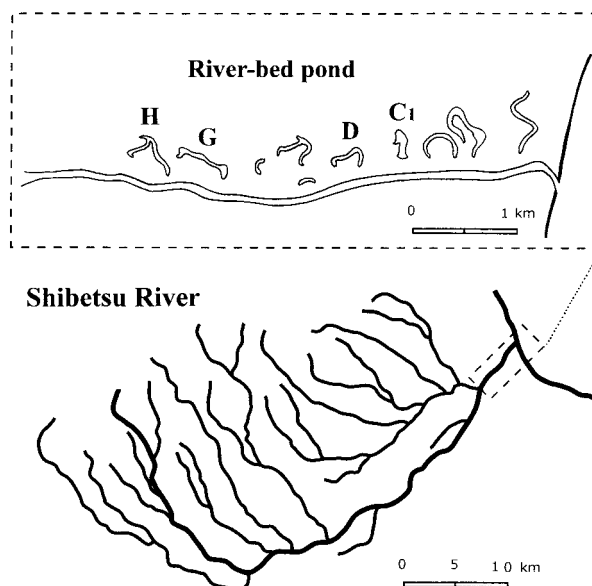


Fig. 2. Four river-bed ponds surveyed, C<sub>1</sub>, D, G, and H, of the Shibetsu River basin, Hokkaido, Japan.

Table 2. Enzymes and proteins, E.C. number, loci, tissues and buffers assayed

Enzyme and protein	E.C.	Locus	Tissue	Buffer
Aspartate aminotransferase	2.6.6.1	<i>Aat-1*</i>	M,L	AC
		<i>Aat-2*</i>	M,L	AC
Alcohol dehydrogenase	1.1.1.1	<i>Adh*</i>	L	TC
Glycerol-3-phosphate dehydrogenase	1.1.1.8	<i>G3pdh*</i>	M	AC
Gluceronol-6-phosphate isomerase	5.3.1.9	<i>Gpi-1*</i>	M	RW
		<i>Gpi-2*</i>	M	RW
L-idoitol dehydrogenase	1.1.1.14	<i>Iddh*</i>	L	RW
Isocitrate dehydrogenase	1.1.1.42	<i>Idhp*</i>	M	TC
L-lactate dehydrogenase	1.1.1.27	<i>Ldh-1*</i>	L	AC
		<i>Ldh-2*</i>	L	AC
		<i>Ldh-3*</i>	L	AC
Malate dehydrogenase	1.1.1.37	<i>Mdh-1*</i>	M	AC
		<i>Mdh-2*</i>	M	AC
		<i>Mdh-3*</i>	M	AC
Phosphoglucomutase	5.4.2.2	<i>Pgm*</i>	M	RW
Superoxide dismutate	1.15.1.1	<i>Sod*</i>	L	RW
General protein		<i>Prot-1*</i>	M	RW
		<i>Prot-2*</i>	M	RW

M, muscle; L, liver. AC<sup>(31)</sup>, TC<sup>(32)</sup>, RW<sup>(33)</sup>.

### 3 結 果

#### 3.1 遺伝的多様性

調査した18遺伝子座のうち、変異の認められた10遺伝子座における対立遺伝子頻度とそれぞれの集団の平均ヘテロ接合体率をTable 3に示した。なお、すべての集団のすべての多型遺伝子座において、出現遺伝子型頻度はハーディ・ワインベルグの平衡から逸脱しておらず ( $X^2$ 検定,  $p > 0.05$ ), メンデル集団と認められたが、全般的に平均ヘテロ接合体率の期待値は観察値よりも高く、若干のホモ接合体過剰状態を示していた。

調査した全集団において,  $H_o = 0.041 \pm 0.037$  (Standard Deviation),  $H_e = 0.042 \pm 0.035$ であった。ヤチウグイにおいては,  $H_o = 0.021 \pm 0.023$ ,  $H_e = 0.022 \pm 0.025$ であったが、標津川の河跡湖集団をもっとも遺伝的多様性の高かった4C<sub>1</sub>の集団で代表させると  $H_o = 0.030 \pm 0.023$ ,  $H_e = 0.032 \pm 0.026$ , さらに池沼集団を除外した4河川集団に限ると  $H_o = 0.044 \pm 0.012$ ,  $H_e = 0.047 \pm 0.015$ と値は上昇した。逆に5池沼集団だけでは  $H_o = 0.003 \pm 0.002$ ,  $H_e = 0.003 \pm 0.003$ と非常に低い値であった。一方ダルマハヤでは,  $H_o = 0.071 \pm 0.036$ ,  $H_e = 0.073 \pm 0.023$ で平均的に高い値を示した。

#### 3.2 遺伝的分化

ヤチウグイ集団とダルマハヤ集団間には、一貫して2-4遺伝子座において対立遺伝子の置換が認められた (Table 4)。ヤチウグイ集団間では、頓別川集団 (3. Tonbetsu) が池沼集団 (2. Wakasakunai, 4C<sub>1</sub>-4H. Shibetsu) と1座の対立遺伝子置換を示したのみであった。一方ダルマハヤ集団間では、0-3遺伝子座での対立遺伝子の置換が確認された。

ヤチウグイ集団とダルマハヤ集団間における遺伝的距離は,  $D = 0.196 \pm 0.041$ であった (Table 4)。ヤチウグイ集団間では,  $D = 0.028 \pm 0.026$ であったが、標津川の河跡湖集団をもっとも遺伝的多様性の高かった4C<sub>1</sub>の集団で代表させると  $D = 0.040 \pm 0.024$ となった。ダルマハヤ集団間では,  $D = 0.089 \pm 0.038$ でヤチウグイ集団間よりも高い値を示した。

#### 3.3 遺伝的類縁関係

遺伝的距離に基づいたNJ樹状図をFig. 3に示した。まず、ヤチウグイ集団ならびにダルマハヤ集団が、それぞれブートストラップ確率  $p = 89.5\%$ と高い値で大きく二つの

クラスターを形成した。ヤチウグイのクラスターの中では、遺伝的多様性の低い5池沼集団が  $p = 60.7\%$ と比較的高い確率で結びついていたが、これらの集団間の遺伝的距離は  $D = 0$ と有為差が認められなかった (遺伝的距離における  $X^2$ 検定<sup>25)</sup>,  $p > 0.05$ )。ダルマハヤのクラスターにおいては、9. Tymと10. Tumninが比較的高い確率 ( $p = 58.6\%$ )で結びついていた以外はさほど高い確率の分岐点はなかったが、それぞれの枝長がヤチウグイのクラスターに比較して若干長い傾向にあった。

## 4 考 察

#### 4.1 ヤチウグイとダルマハヤの遺伝的多様性の差異

ダルマハヤの平均ヘテロ接合体率 ( $H_o = 0.071$ )は、河川集団に限った場合のヤチウグイのそれ ( $H_o = 0.044$ )に比較してもかなり高く、さらに北米産コイ科魚類69種の平均値 ( $H = 0.052$ )<sup>26)</sup>よりも高い値であった。無論、ダルマハヤにも小さな池沼に隔離された集団が存在するはずで、そのような集団では多様性の減少が認められるかもしれない。しかし少なくとも河川においてはダルマハヤの有効集団サイズはかなり大きいと推測される。それに比較してヤチウグイでは、それぞれの有効集団サイズが小さいか、過去に小集団化して瓶首効果を被っているか、あるいは以降に述べるような他の原因によって遺伝的多様性を減少させているものと考えられる。

#### 4.2 池沼における遺伝的多様性の減少と河川における集団構造

このたび調査した標津川の河跡湖集団では、どれも遺伝的多様性がかなり低く、集団の細分断化が多様性の減少をもたらすことを如実に表している。標津川は、1950年代から1970年代にかけて人為的に河道を直線化し、それによって河跡湖を多く生み出した河川である<sup>19)</sup>。したがって、この多様性減少は河川直線化以降の数十年間で起った可能性がある。標津川本流域では、直線化にともなう流れの緩やかな淵やワンド、および湿原支流の消失 (河跡湖化)により、ヤチウグイの生息を確認できなかった。そのため、本来の河川での多様性を知ることはできないが、他の河川集団と同程度の多様性を持っていたことは仮定できよう。

本来、自然蛇行をしていた河川では、自然状態でもこのような河跡湖が出現し、閉じ込められた魚類の遺伝的多様性は同様に減少したはずである。しかしながら、蛇行を繰

Table 3. Allele frequencies at polymorphic loci of 18 allozyme and protein loci of 15 populations of *Rhynchoypris perennus sachalinensis* and *R. p. mantchuricus*

Locus	Allele	<i>R. p. sachalinensis</i>										<i>R. p. mantchuricus</i>				
		Onishibetsu	Wakasakumai	Tonbetsu	Shibetsu H	Shibetsu G	Shibetsu D	Shibetsu C1	Ishikari	Abira	Anadyr	Lena	Tym	Tummin	Iruma	Bogataya
<i>Aat-1</i> *	*a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	*b	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.875	1.000	-	1.000
	*c	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.125	-	-
<i>Aat-2</i> *	a	0.293	-	-	-	-	-	-	0.708	-	-	-	-	-	-	-
	b	0.707	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.292	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>G3pdh</i> *	*a	0.690	1.000	-	1.000	1.000	1.000	0.981	0.577	0.600	0.450	0.083	-	-	0.450	0.325
	*b	0.310	-	0.792	-	-	-	0.019	0.423	0.400	0.550	0.917	1.000	0.550	0.675	-
	*c	-	-	0.208	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gpi-1</i> *	*a	0.017	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	*b	0.983	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Gpi-2</i> *	*a	-	-	-	-	-	-	-	-	1.000	1.000	0.417	1.000	0.900	1.000	
	*b	1.000	1.000	0.917	0.981	0.983	0.967	0.950	0.389	0.923	-	0.583	-	0.100	-	
	*c	-	-	0.083	0.019	0.017	0.033	0.050	0.611	0.077	-	-	-	-	-	
<i>Mdh-1</i> *	*a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.050	-
	*b	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.950	1.000	1.000	0.950	1.000	
<i>Mdh-2</i> *	*a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.050	-	-	-	-	
	*b	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.615	-	-	-	-	-	-	
	*c	-	-	-	-	-	-	-	0.385	-	-	-	-	-	-	
<i>Pgm</i> *	*a	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	-	-	-	-	-	0.211
	*b	-	-	-	-	-	-	-	-	0.350	-	-	-	-	-	-
	*c	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.600	0.583	0.250	0.250	0.368	-
	*d	-	-	-	-	-	-	-	-	0.650	-	-	-	-	-	-
	*e	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.400	0.417	0.750	0.750	0.395	-
	*f	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.026	-
<i>Sod</i> *	*a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.350	-	-	-	-	-
	*b	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.100	-	-	-	-	-
	*c	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.333	-	0.500	1.000	
	*d	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	-	-	-	-	-	-	
	*e	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.500	-	
<i>Prot-2</i> *	*a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.525	-	-	-	-	-
	*b	-	-	-	-	-	-	-	-	1.000	-	-	-	-	-	-
	*c	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.025	-	-	-	-	-
	*d	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.025	-	-	-	-
	*e	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.025	-	-	-
<i>Ho</i>	0.049	0.000	0.042	0.002	0.002	0.004	0.005	0.028	0.056	0.047	0.086	0.130	0.028	0.078	0.058	
<i>He</i>	0.050	0.000	0.052	0.001	0.002	0.004	0.006	0.025	0.061	0.055	0.090	0.096	0.042	0.091	0.061	

*Ho*, observed mean heterozygosity; *He*, expected mean heterozygosity.

Table 4. Nei's genetic distance<sup>22)</sup> (below diagonal) and number of diagnostic loci (above diagonal) between pairs of 15 populations of *Rhynchocypris perennus sachalinensis* and *R. p. mantchuricus*

	1	2	3	4H	4G	4D	4C1	5	6	7	8	9	10	11	12
<b><i>R. perennus sachalinensis</i></b>															
1 Onishibetsu	-	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	2	3	2	3
2 Wakasakunai	0.010	-	1	0	0	0	0	0	0	3	3	2	4	2	3
3 Tonbetsu	0.027	0.049	-	1	1	1	1	0	0	3	3	2	3	2	3
4H Shibetsu H	0.010	0.000	0.048	-	0	0	0	0	0	3	3	2	4	2	3
4G Shibetsu G	0.010	0.000	0.048	0.000	-	0	0	0	0	3	3	2	4	2	3
4D Shibetsu D	0.010	0.000	0.048	0.000	0.000	-	0	0	0	3	3	2	4	2	3
4C1 Shibetsu C1	0.010	0.000	0.048	0.000	0.000	0.000	-	0	0	3	3	2	4	2	3
5 Ishikari	0.032	0.021	0.064	0.020	0.020	0.019	0.018	-	0	3	3	2	3	2	3
6 Abira	0.034	0.063	0.069	0.063	0.063	0.063	0.063	0.081	-	3	3	2	3	2	3
<b><i>R. perennus mantchuricus</i></b>															
7 Anadyr	0.184	0.183	0.189	0.182	0.182	0.181	0.180	0.169	0.241	-	2	2	2	2	3
8 Lena	0.170	0.175	0.162	0.174	0.174	0.173	0.172	0.160	0.224	0.079	-	1	1	1	2
9 Tym	0.139	0.160	0.107	0.160	0.160	0.160	0.160	0.169	0.185	0.122	0.061	-	0	0	1
10 Tumnin	0.219	0.244	0.174	0.243	0.243	0.242	0.241	0.228	0.267	0.121	0.064	0.035	-	1	2
11 Iruma	0.163	0.168	0.156	0.167	0.168	0.167	0.166	0.158	0.217	0.086	0.037	0.054	0.059	-	1
12 Bogataya	0.244	0.253	0.225	0.252	0.253	0.252	0.251	0.239	0.300	0.161	0.113	0.121	0.130	0.086	-

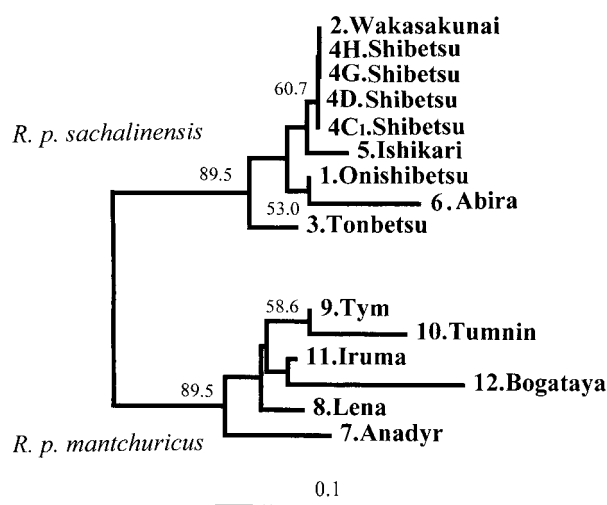


Fig. 3. Neighbor-joining tree based on Nei's genetic distance<sup>25)</sup> among nine populations of *Rhynchocypris perenurus sachalinensis* and six populations of *R. p. mantchuricus*. Bootstrap probability more than 50% of 1000 replications is indicated on node. Population names correspond to those of Table 1.

り返す中で、分断化した河跡湖の集団は再び河川に取り込まれ、集団の混合を果たしていたものと考えられる。そして、魚類集団は河川全体としてメタポピュレーションを形成し、河川集団としての遺伝的多様性を保持してきたのではないだろうか<sup>27)</sup>。

ダルマハヤの生息するシベリアやサハリンの河川では、河川改修がほとんどなされておらず、ダルマハヤは上記のようなメタポピュレーション構造を保持していると推測される。そのことがダルマハヤにおいて遺伝的多様性の高さを保つ一因になっていると考えられる。一方、治水や利水の目的で河川改修が行われることの多い日本の河川では、標津川の例のように、永続的な河跡湖形成や河跡湖そのものの消失が起りやすく、淡水魚類がメタポピュレーションとして存在しにくくなってきている可能性がある。そのことが、北海道においてはヤチウグイの遺伝的多様性の全体的な減少につながっているのかもしれない。

生物集団の縮小や分断化は、その絶滅確率を高めると言われている<sup>28)</sup>。淡水魚類相の貧弱な北海道の河川<sup>17)</sup>においては、たとえ水産資源としてあまり重要ではない魚類でも、絶滅した場合には淡水生態系に与える影響が大きく、被食や捕食を通して関係の浅からぬサケ科魚類資源にも影響を及ぼすものと考えられる。標津川では、自然復元の試みとして蛇行流路の回復が試行されている<sup>18)</sup>。その際、上述したように河川生物の変動的集団構造が遺伝的多様性保持と絶滅確率低下の助けとなっていることを考慮に入れた

場合、固定的な蛇行河川作出だけでは、必ずしも十分な機能を果たすとは限らないことを銘記すべきであろう。

#### 4.3 ヤチウグイとダルマハヤの遺伝的分化

ヤチウグイとダルマハヤは樹状図において極めて明瞭な二つのクラスターに分かれ、両者間の遺伝的距離も高い値を示していた。この距離 ( $D=0.196$ ) は、北米産コイ科魚類<sup>26)</sup> の平均的な亜種間の距離 ( $D=0.13$ ) より高く、種間の距離 ( $D=0.20$ ) にほぼ匹敵するが、両者の分布域が重なっておらず、生殖的隔離の程度が判断できないため、やはり亜種とするのが妥当であろう。

これら2亜種は、胸鰭の長さと同胸鰭と腹鰭の距離との比が、それぞれ65%以下のものがヤチウグイ、以上のものがダルマハヤとされる<sup>16)</sup>。しかしながら、この形態的基準に基づいて分類したにもかかわらず、このたび遺伝的特徴からダルマハヤと判断された9. Tymの標本をヤチウグイとする報告や<sup>11)</sup>、ヤチウグイの模式産地であるサハリン南部の標本を全く別の亜種名 *percnurus* (模式産地はロシアのレナ川) とする報告<sup>10)</sup> があるなど、両亜種の分布の境界が未だ不明瞭であるばかりでなく、形態学的分類にも混乱を残している。このたびは、残念ながらヤチウグイの模式産地であるサハリン南部の標本を調査できなかった。今後、サハリン南部の標本を入手し、遺伝学および形態学的に調査する必要があるだろう。そうすることによって、北海道とサハリン中部 (このたびの9. Tym) の間の分布境界を明らかにすることができると思われる。

従来、北部日本に分布する純淡水魚は、その仮定される分布形成過程から、日本産淡水魚類相を構成するシベリア要素とされてきた<sup>2)</sup>。一方、イトウ *Hucho perryi* やエゾウグイ *Tribolodon sachalinensis* などの何種かは、北部日本からサハリンおよびサハリン対岸の沿海州の一部には分布するもののアムール川やシベリアには分布しないため、Sakai et al.<sup>14)</sup> がそれら魚類に対しサハリン・日本要素とすることを提唱した。ヤチウグイは近縁亜種ダルマハヤをシベリアに有するものの、この要素の一員である可能性がある。しかしながら、ヤチウグイは北海道とサハリン南部にしか分布せず、極めて特異なパターンと言える。これら分布パターンの異なる魚類がどのように北部日本の淡水魚類相を形成してきたかということについては、やはり北海道の淡水魚を代表するとされるエゾホトケやフクドジョウ<sup>16)</sup> についての同様の調査を踏まえ、総合的に検討していく必要があるだろう。

ダルマハヤのうち7. Anadyrの集団は、近縁種 *R. czeka-*



nowskii からミトコンドリア遺伝子の移入を受けていると推測されている<sup>15)</sup>。細胞質情報であるミトコンドリア遺伝子は、進化や分散において、核遺伝子とは異なった挙動を示すことが知られている<sup>29), 30)</sup>。今後、両亜種の多くの集団について、アロザイムなどに加えてミトコンドリア遺伝子もあわせて調査することにより、これら魚類の分布形成や分化、交雑などに関するより正確な歴史を理解できるものと考えられる。また、遺伝学的に両亜種を分けた後、あらためて形態学的比較検討を行い、両亜種の識別形質を明らかにし、分類学的混乱の解決を目指すことも将来に残された課題である。

## 5 要 約

コイ科アブラハヤ属の2亜種、日本産ヤチウグイ *Rhynchocypris perenurus sachalinensis* の6水系9集団およびロシア産ダルマハヤ *R. p. mantchuricus* の6水系6集団を用い、アロザイムを支配する18遺伝子座の対立遺伝子組成に基づいてその遺伝的多様性と分化を調査した。両亜種は、遺伝的に高い分化を遂げ、亜種という分類学的位置付けを支持した。ダルマハヤはヤチウグイよりも遺伝的多様性に富み、有効集団サイズの大きいことを示唆していた。人為的に分断されたヤチウグイの河跡湖集団では、重大な多様性減少が認められた。

## 6 謝 辞

ロシア科学アカデミーのI. A. Chereshev.博士, V. G. Sideleva博士, S. V. Frolov博士, S. V. Shedko博士, サハリン州立大学のS. Safronov博士には、ロシアにおける標本採集に御協力いただいた。山門大学の関根雅彦教授には、文献についてお世話いただいた。

## 文 献

- 1) G. U. Lindberg: 現世淡水魚類相の起源, 第四紀の大規模海面変動仮説 (新堀友行・金光不二夫訳), 東海大学出版, 東京, 1981, 366pp.
- 2) 西村三郎: 日本海の成立, 築地書館, 東京, 1974, 277pp.
- 3) 中島経夫: 琵琶湖における魚類相の成り立ちと種分化, “日本淡水魚類, その分布, 変異, 種分化をめぐって” (水野信彦・後藤晃編), 東海大学出版会, 東京, 1987, pp.215-219.
- 4) T. Mori: Studies on the geographical distribution of freshwater fishes in Eastern Asia, Toppan Inc., Tokyo, 1936, 88pp.
- 5) 青柳兵司: 日本列島産淡水魚類総説, 大修館, 東京, 1957, 272pp.
- 6) K. Watanabe: *Ichthyol. Res.*, **45**, 259-270 (1998).
- 7) 中坊徹次(編): 日本産魚類検索, 全種の同定, 東海大学出版会, 東京, 1993, 1474pp.
- 8) 田村麟: 韓国産淡水魚生物地理学論文集, 祥明女子大学校生物学科, ソウル, 1995, 414pp.
- 9) I.-S. Kim: Illustrated encyclopedia of fauna & flora of Korea, Vol. 37, Freshwater fishes, Ministry of Education, Korea, Seoul, 1997, 629pp.
- 10) S. N. Nikiforov, S. S. Makeev, and V. F. Belovolvo: *J. Ichthyol.*, **34**, 24-41 (1994).
- 11) S. N. Safronov and S. N. Nikiforov: *J. Ichthyol.*, **43**, 38-49 (2003).
- 12) I. A. Chereshev: Biogeography of freshwater fish fauna in the Russian Far East, Dalnauka, Vladivostok, 1998, 128pp.
- 13) 中村守純: 日本のコイ科魚類, 資源科学研究所, 東京, 1969, 455pp.
- 14) H. Sakai, A. Goto, and S.-R. Jeon: *Zool. Sci.*, **19**, 1291-1303 (2002).
- 15) H. Sakai, Y. Ito, S. V. Shedko, S. N. Safronov, S. V. Frolov, I. A. Chereshev, S.-R. Jeon, and A. Goto: *Zool. Sci.*, **23** (in press).
- 16) L. S. Berg: Freshwater fishes of the USSR and adjacent countries, Part 1-3, Izd-vo AN USSR, Moscow and Leningrad, 1948-1949, 1382pp.
- 17) 前川光司・後藤晃: 川の魚たちの歴史, 降海と陸封の適応戦略, 中公新書647, 中央公論社, 東京, 1982, 212pp.
- 18) 中村太士: 応用生態工学, **5**, 17-232 (2003).
- 19) R. W. Murphy, J. W. Sites, D. G. Buth, and C.H. Hauffler: Proteins I: isozyme electrophoresis, in “Molecular systematics” (ed. by D. M. Hillis and C. Morits), Sinauer Associates, Sunderland, 1990, pp. 45-126.
- 20) J. B. Shaklee, F. W. Allendorf, D. C. Moritz, and G. S. Whitt: *Trans. Am. Fish. Soc.*, **119**, 2-15 (1990).
- 21) J. Felsenstein: PHYLP (Phylogeny Inference

- Package), version 3.5, Univ. Washington, Seattle, 1991.
- 22) M. Nei : *Am. Nat.*, **106**, 283–292 (1972).
- 23) N. Saitou and M. Nei : *Mol. Biol. Evol.*, **4**, 406–425 (1987).
- 24) B. Efron : *Ann. Stat.*, **7**, 1–26 (1979).
- 25) 根井正利 : 分子進化遺伝学, 培風館, 東京, 1990, 433pp.
- 26) D. G. Buth, T. E. Dowling, and J. P. Gold : Molecular and cytological investigations, in “Cyprinid fishes : Systematics, biology and exploitation” (ed. by I. J. Winfield and J. S. Nelson), Chapman and Hall, London, 1991, pp. 83–126.
- 27) I. A. Hanski and M. E. Gilpin (ed.) : Metapopulation Biology, Academic Press, San Diego, 1997, 512pp.
- 28) R. Frankham, J. D. Ballou and D. A. Briscoe: A Primer of Conservation Biology, Cambridge Univ. Press, New York, 2004, 220pp.
- 29) J. C. Avise: Molecular markers, natural history and evolution, Chapman and Hall, New York, 1994, 511pp.
- 30) 向井貴彦 : 魚雑, **48**, 1–18 (2001).
- 31) J. W. Clayton and D. N. Tretiak : *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **29**, 1169–1172 (1972).
- 32) C. R. Shaw and R. Prasad : *Biochem. Genet.*, **4**, 297–320 (1970).
- 33) G. L. Ridgway, S. W. Sherburne, and R. D. Lewis : *Trans. Am. Fish. Soc.*, **99**, 147–151 (1970).