化石研究会会誌　Journal of Fossil Research, Vol. 50(2), 71-74(2017)

［特集・講演録］

琵琶湖の魚類の生い立ち－分子データからのアプローチ

渡辺勝敏*

Origins of fishes in Lake Biwa: A molecular approach

Katsutoshi Watanabe*

Abstract

Lake Biwa, the largest lake in Japan, is a typical ancient lake in temperate Asia. It harbors more than two thousand animal and plant species, including about 70 indigenous freshwater fish species/subspecies with 16 endemic or semi-endemic forms. Lake Biwa is more than 4 million years old, but acquired its current form, including its unique environments (pelagic, deep, and rocky zones), 0.4 million years ago. Endemic fishes in Lake Biwa are traditionally divided into old "relict" species and new species that evolved within the lake; the latter are assumed to have evolved through adaptations to the present lake environment. Our molecular phylogenetic/population genetic analyses have revealed that many species considered to have evolved in Lake Biwa in fact have origins that are older than the present lake, although other species likely evolved in response to the present environment. The historical demographic patterns of many endemic and non-endemic species, on the other hand, suggested that their populations expanded after the development of the present lake environment. Lake Biwa appears to have functioned as a reservoir for species and genetic diversity in western Japan, and this may have facilitated further diversification and adaptation of freshwater fishes in Lake Biwa and adjacent waters.

Key words: Lake Biwa, freshwater fishes, endemic species, molecular phylogeny, historical demography

琵琶湖は日本で最大の面積を有する湖であり，また400万年以上の歴史をもつ世界有数の古さをもつ“古代湖”である．広大な沖合域や数十mに及ぶ深層部をはじめ，琵琶湖の特に北湖盆には周辺水域と大きく異なる環境が広がり，水系には2,000種を優に超す生物種が生息する（Kawanabe et al. 2012）．淡水魚類は周辺河川を含めると約70種（亜種を含む）が生息し，琵琶湖水系は種数の多さだけでなく，約2割（16種）を占める固有種においても独特な魚類相を擁する（Okuda et al. 2013）．世界の典型的な古代湖，例えばバイカル湖やタンガニイカ湖，マラウイ湖などでは，ある系統群が爆発的に適応放散した“species flock”の存在が生物相の固有性を特徴付けている．しかし，琵琶湖の魚類相は，多様な分類群に含まれる少数ずつの固有種と広域分布種から構成され，その固有性の様相は大規模な適応放散によるものとは異なっている（図1）．そのような琵琶湖の独特な魚類相はどのように生じ，発達してきたのだろうか．

琵琶湖の固有な魚類相とその進化，適応に関する研究は長い歴史をもつ（例えば，田中 1908；Annandale 1922; Miura 1966; Kawanabe 1978）．400万年以上の湖の歴史の中で，琵琶湖の位置や環境・構造は大きく変遷してきた．琵琶湖は三重県上野盆地に存在した亜熱帯的な浅い湖（大山田湖）に端を発し，北西に移動しながら，深く安定した甲賀湖などのいくつかの古琵琶湖のステージを経て，約40万年前以降に現在の位置

2017年9月7日受付，2017年10月18日受理

*京都大学大学院理学研究科生物科学専攻・動物生態学研究室　〒606－8502　京都市左京区北白川追分町
Laboratory of Animal Ecology, Division of Biological Sciences, Graduate School of Science, Kyoto University, Kitashirakawa-Oiwakecho, Sakyo-ku, Kyoto 606-8502, Japan
E-mail: watanak@terra.zool.kyoto-u.ac.jp

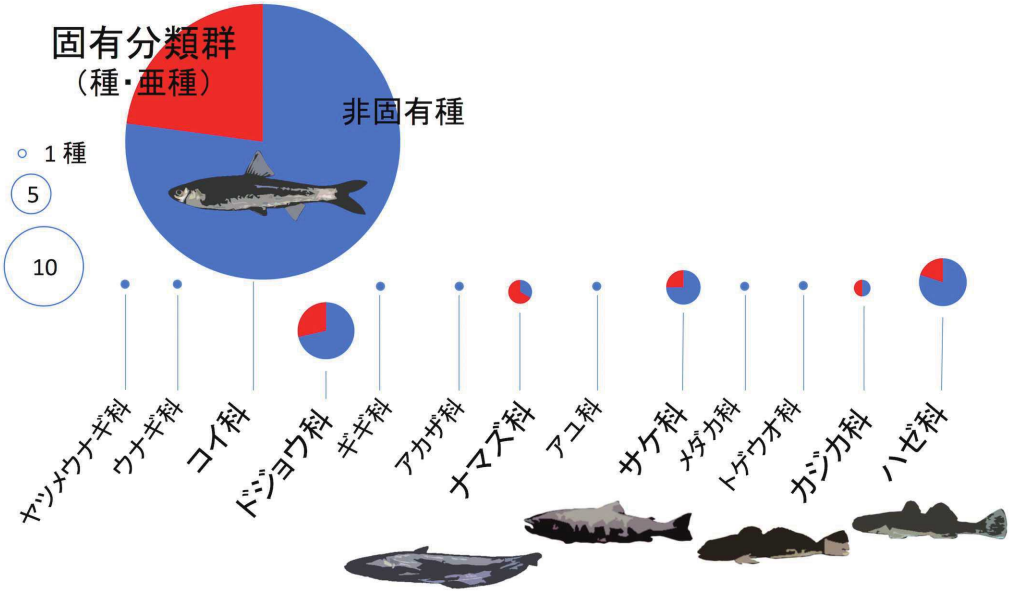

図1．琵琶湖の魚類相の特徴．1または2種の固有種・亜種とその他の広域分布種の組み合わせをもつ種群（属）からなり，コイ科が固有種の多くを占める．

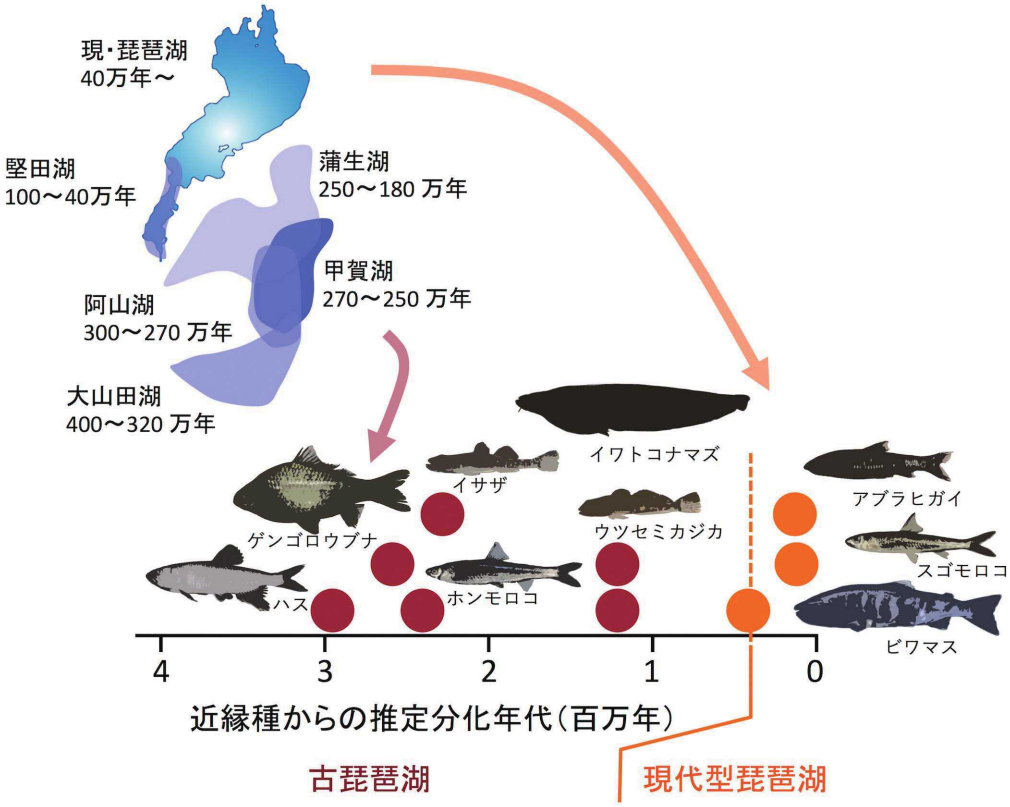

図2．琵琶湖および古琵琶湖の位置と年代（琵琶湖自然史研究会 1994），および琵琶湖固有魚種の最近縁種からの分岐年代（Tabata et al. 2016のデータに基づき作図）．分岐年代は，ミトコンドリア DNA 約5 kbp の塩基配列データと化石・地史情報に基づくベイズ推定による．多くの固有系統は現代型琵琶湖の形成開始以前に現生最近縁系統と分岐したと推定された．

で深く広い湖の環境を発達させてきた（琵琶湖自然史研究会 1994）．琵琶湖の固有種には，この“新しい”湖の独特な環境（沖合，深層部，岩礁帯）への形態的・生態的適応がみられるため，従来，それらは新しい湖の環境のもとで近縁種から適応的に分化した“初期固有種”だと考えられてきた（Kawanabe 1978；友田 1978；Takahashi 1989；琵琶湖自然史研究会 1994）．またそれとは別に，古い系統の生き残りとみなされてきた種（“遺存固有種”）も存在する．北米や北欧のイトヨ類やイワナ類などでみられる氷河湖における迅速で反復した適応進化に関する研究などから，湖という多様な環境セットを擁する新規環境が目前に展開したとき，魚類は多様化選択（divergent selection）による生態的種分化を繰り返し起し，その結果，適応的な多様化が速やかに生じると推察されている（Schluter 2000; Nosil 2012）．そういった観点から，特に初期固有種に関して，「40万年前以降に発達した現琵琶湖へ侵入した集団が新たな環境に適応しながら最近縁種から種分化した」というシナリオは魅力的であり，合理的だと思われる．

しかし，このような「現琵琶湖への侵入と種分化」という単純なシナリオは，どこまで事実であり，また魚種間で一般性があるのだろうか．われわれの研究グループは，これまで分類学や分布パターンから推察されてきた琵琶湖の固有魚類相の起源に関する従来の仮説を検証し，新たな進化シナリオを描くことを目指して，大規模な分子遺伝学的データを用いた研究を行ってきた（例えば，Kakioka et al. 2013; Komiya et al. 2014; Tabata et al. 2016）．従来のシナリオを「初期固有種とされる種は40万年前以降に最近縁種から分化した」と大きく単純化すれば，年代推定された分子系統樹から明確な検証が可能である．そこでわれわれは，ミトコンドリア DNA 塩基配列データとさまざまな地理・化石情報を用いて，ほとんどすべての固有種について近縁種からの分岐年代を推定した（Tabata et al. 2016）．さらに非固有種を含めた多数種について，DNA 配列データに基づく歴史人口動態推定を行った（Bayesian Skyline Plot 法）．

分子系統解析と年代推定の結果，初期固有種が新しい湖の出現以降に分化したという予測に反して，多くの固有種系統の分岐が100～300万年前と，現代型の琵琶湖が形成される以前に遡ることが明らかとなった（ホンモロコ，ゲンゴロウブナ，イサザなど；Tabata et al. 2016；図２）．また初期固有種と遺存固有種とされるものの区別は分岐年代的にはっきりとしたものではなく，さまざまな古さをもつ固有系統が，現在，琵琶湖に適応して生息しているようである．

一方，歴史人口学的な分析の結果，固有種を含め，琵琶湖に生息する多くの魚種が，新しい琵琶湖の形成以降に個体群を急速に拡大させたこともわかり，一部の固有種はこの時期に分化したと推定された（スゴモロコ，アブラヒガイ，ビワマス；Tabata et al. 2016）．古い固有系統を含め，この時期に新たな湖の環境，つまり沖合，深層部，あるいは岩礁帯に対するさまざまな適応進化が進行したものと推察される．またいくつかの広域分布種においては，複数の分化した種内系統が琵琶湖内にみられることも分かった（ヒガイ類，ウグイ，ナマズなど）．

琵琶湖の固有魚類相の成立過程は従来の想定よりも複雑であるようだ．大きくその姿や環境を変化させてきた湖の歴史の中で，現在の環境に高度に適応した固有種の系統的起源が，現代型琵琶湖の形成をはるかに遡るのはなぜだろうか．その答えの鍵は，温帯域に存在する琵琶湖が，その環境を変えながらも，周囲の河川・湖沼と関係を保ちつつ存在し続けてきたことにあるとわれわれは考えている．長い古琵琶湖の歴史の中で存在した深く安定した湖（例えば甲賀湖）では，おそらく多くの魚種でそのような湖の環境への適応が進んだことであろう．体形や数量的形質など，通常，量的遺伝形質として実現されるそのような適応は（Kakioka et al. 2015），環境が変化したあともゲノムの中に「保有遺伝変異 standing genetic variation」として低頻度で隠蔽され，そのような変異を保持した集団は異なる環境においても存続し続けたであろう．それらは新たに類似した環境が出現したとき，再び迅速に高度な適応と確たる生殖的隔離を実現すると考えられる（Schluter and Conte 2009）．琵琶湖は西日本の淡水魚類の種多様性や遺伝的多様性の「涵養の地」として重要な役割を果たし，さらにそれゆえに種多様性と適応の「創生の地」としてあり続けてきたと推察される．

今日，ゲノムレベルのデータの取得や比較解析が可能な時代となってきており，適応の遺伝基盤を明らかにすることや，それにかかわる遺伝的変異の起源について解明することも可能になりつつある．今後，どのような遺伝基盤のもとで実現される形態，生理，生態機能が琵琶湖環境への適応の実体であり，またそれらがどのような時期やプロセスによって獲得されてきたかを明らかにしていくことにより，固有種をはじめとする琵琶湖産魚類の適応と進化についてのよりリアルな理解が進んでいくものと期待される．

文献

Annandale N（1922）The macroscopic fauna of Lake Biwa. Annotationes Zoologicae Japonenses 10, 127-153

琵琶湖自然史研究会（1994）琵琶湖の自然史．八坂書

房．東京，344p
Kakioka R, Kokita T, Tabata R, Mori S, Watanabe K (2013) The origins of limnetic forms and cryptic divergence in *Gnathopogon* fishes (Cyprinidae) in Japan. Environmental Biology of Fishes 96, 631-644
Kakioka R, Kokita T, Komada H, Watanabe K, Okuda N (2015) Genomic architecture of habitat-related divergence and signature of directional selection in the body shapes of *Gnathopogon* fishes. Molecular Ecology 24, 4159-4174
Kawanabe H (1978) Some biological problems. Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie 20, 2674-2677
Kawanabe H, Nishino M, Maehata M (2012) Lake Biwa: interactions between nature and people. Springer. Dordrecht, 744p
Komiya T, Fujita-Yanagibayashi S, Watanabe K (2014) Multiple colonizations of Lake Biwa by *Sarcocheilichthys* fishes and their population history. Environmental Biology of Fishes 97, 741-755
Miura T (1966) Ecological notes of the fishes and interspecific relations among them in Lake Biwa. Japanese Journal of Limnology 27, 49-72
Nosil P (2012) Ecological speciation. Oxford University Press. Oxford, 280p
Okuda N, Watanabe K, Fukumori K, Nakano S, Nakazawa T (2013) Biodiversity in aquatic systems and environments: Lake Biwa. Springer. Dordrecht, 91p
Schluter D (2000) The ecology of adaptive radiation. Oxford University Press. Oxford, 300p（森　誠一・北野　潤訳．2012．適応放散の生態学．京都大学学術出版会．京都，383p）
Schluter D & Conte GL (2009) Genetics and ecological speciation. PNAS 106, 9955-9962
Tabata R, Kakioka R, Tominaga K, Komiya T, Watanabe K (2016) Phylogeny and historical demography of endemic fishes in Lake Biwa: the ancient lake as a promoter of evolution and diversification of freshwater fishes in western Japan. Ecology and Evolution 6, 2601-2623
Takahashi S (1989) A review of the origins of endemic species in Lake Biwa with special reference to the goby fish, *Chaenogobius isaza*. Journal of Paleolimnology 1, 279-292
田中茂穂（1908）琵琶湖産魚類．動物学雑誌 237, 1-5
友田淑郎（1978）琵琶湖とナマズ．汐文社．東京，326p