特集『沖縄の陸水環境』

特集報告 [Featured Report]

琉球列島の陸水域の魚類とその面白さ

西田 睦¹⁾

Inland water fishes in the Ryukyu Islands: intriguing questions

Mutsumi NISHIDA¹⁾

1. はじめに

日本の南部、九州南端から台湾に至る海域には、全長約 1200 km に及ぶ弧状列島が存在する。琉球列島である。琉球列島は、北琉球（大隅諸島など）、中琉球（奄美群島、沖縄諸島など）、南琉球（宮古・八重山列島）から構成されるが、このそれぞれに、さらには個々の島嶼にユニークな植物相、動物相が形成されている。

この現象には、島嶼の形状や大きさ、あるいは緯度の違いを反映した気候の微妙な違いも関係しているが、島嶼の連続と分断の歴史が大きくかかわっている。琉球列島は、フィリピン海プレートが衝突しその下に沈み込むユーラシア大陸の前面に位置しているということもあり、地殻変動の活発な場所である。また氷期・間氷期の繰り返しによる海水面変動（海退および海進）の影響もあり、島嶼が連続ないし近接したり分断されたりした歴史を有している。陸生あるいは淡水性の生物は、基本的には連続した陸域伝いに分布を広げ、一方、陸域が海によって分断されるとそれぞれの島嶼で独自の進化をする。このために、琉球列島では個々の島嶼や島嶼群にユニークな動物相・植物相が形成されることになったと考えられる。

こうしたユニークな島嶼の動植物相の実態と形成過程を理解するということは興味深い課題であるが、中でも

島嶼における淡水生態系とそれを構成する生物は、非常に興味深い問題を提起する。なぜなら、島嶼における淡水域は「島の中の“島”」とでも呼ぶべき特異なセッティングだからである。このセッティングがなぜどのように面白いかは以下に少し詳しく述べるが、最近、この島の中の“島”という条件を琉球列島においてうまく活用した面白い進化研究が陸水性魚類を対象に進み始めた。また、琉球列島の純淡水魚が在来のものかどうかという長年の課題についても、近年、遺伝的分析がなされることによって明快な解答が得られつつある。そこで本稿では、このような新しい研究の進展にも触れながら、琉球列島の陸水性魚類の系統進化に関する知見の現状を紹介する。

以下では、まず、魚類にとっての琉球列島の淡水域の特徴とそこに見られる魚類の概要について記すことから始めよう。詳細については、『琉球列島の陸水生物』（西田ら, 2003）や『琉球列島産陸水性魚類相および文献目録』（吉郷, 2014）、『沖縄県史各論編第 1 巻自然環境』（沖縄県教育庁文化財課史料編集班編, 2015）などを参照されたい。また、以下に記す魚類の学名等については、『日本産魚類検索全種の同定（第三版）』（中坊, 2013）などで確認いただきたい。なお、本稿では、琉球列島の特徴が強く存在する中琉球および南琉球とそこに生息する魚類に焦点を絞る。

¹⁾ 琉球大学役員室（連絡先 nishida@jim.u-ryukyu.ac.jp）

2. 琉球列島の陸水域に見られる魚類

2-1. 琉球列島の陸水域の特徴

琉球列島において魚類が生息する陸水域としては、河川およびそこに建造されたダム湖、池沼、湧水域、地下水系などがある。

この中で主要な場は河川である。中琉球および南琉球の河川の特徴としては、まず規模が小さいことが挙げられる。沖縄島最大の河川である源河川で全長 12.8 km、石垣島の宮良川で 13.3 km、西表島の浦内川で 18.8 km というところで、ほとんどの河川は全長 10 km に及ばない（西田・立原，2010）。また島嶼には海岸段丘が形成されていることが多いため、ひとつまたは複数の滝が存在する河川が散見される。中には名護市にある数久田川のように、海岸のすぐ近くに滝が形成されている河川もある。中琉球および南琉球の河川の特徴としてさらに指摘すべき点としては、典型的な下流域を経ずに中流域からいきなり感潮域になる河川が多いことである。こうした河川の河口域にはマングローブ林が形成されている場合も多い。

一方、河川に建造されたダム湖を除くと、琉球列島では自然の湖沼や池沼はあまり発達していない。ただし、石灰岩層地域が多いため地下水系は発達している。これと関係して地下水が湧き出る湧泉も各所に見られる。

2-2. 琉球列島の陸水域に見られる魚類

さて、琉球列島の陸水域には、どれくらいの種数の魚類が見られるのだろうか。魚類全体で約 3 万種が知られているうち日本に出現するのは約 4200 種だが（中坊，2013）、この 1 割にあたる種が琉球列島の陸水域で記録されている。鈴木・瀬能（2005）によれば、西表島で最大の河川である浦内川だけで、確認されている種類が 400 種を超えている。もっともその大部分はマングローブ林が広がる汽水域で見いだされる種類であり、淡水域にまで入り込まない種も多く含まれている。

生活史の全てまたは一部を淡水域で過ごす魚類に絞りとると、100 余種となる。このうち、一生を淡水で過ごす魚（純淡水魚）は約 40 種である。しかもこの中の多く（30 余種）は列島外から移入されたことが記録されているか、移入であることが明らかな外来魚である（石川ら，2013）。カダヤシ、グッピー、ブルーギル、カワスズメ、コイなどがこれに含まれる。それらを除くと、自然分布の可能性の高い純淡水魚は、フナ、ドジョウ、ミナミメダカ（北日本に生息するメダカと南日本のそれ

とは、最近、別の種であることが分かり、後者はミナミメダカと呼ばれるようになった）、タイワンキンギョ、タウナギの 5 種に過ぎない。琉球列島で種分化したと考えられる河川性のヨシノボリ類であるキバラヨシノボリとアオバラヨシノボリも含めるならばこの数はやや増加するが、いずれにしても琉球列島に純淡水魚が少ないことは間違いない。上述のように、湖沼が乏しく、河川規模は小さい上に河川内には魚類の移動を妨げる滝が存在することなどを特徴とする琉球列島の淡水域は、純淡水魚が存続し続けるには厳しいところであったのだろう。もっとも後述するように、河川内の滝の存在は一方で新たな種の分化を促す要因であったかもしれない。

生活史の一時期を淡水域で過ごす魚類には、一般に、海と河川を一生の間に往復する必要がある種（通し回遊魚）と、海生の種であるが河川に偶来する種がいる。通し回遊魚には、①河川で孵化するが、すぐに海に流れ下り、海で生活史前期を過ごしたのち、河川に遡上し、生活史後期は河川で過ごし、そこで成熟・産卵する両側回遊魚、②河川で生長するが産卵は海に下って行う降河回遊魚、③海で生長するが産卵は河川に上って行う遡河回遊魚がいる。③の遡河回遊魚の典型はサケマス類であるが、このタイプの魚は琉球列島にはいない。②の降河回遊魚の典型はウナギ類で、琉球列島にもニホンウナギとオオウナギが見られる。また琉球列島の河川でよく目にするユゴイやオオクチユゴイもこのタイプの魚とみてよい。①の両側回遊魚の典型はアユやヨシノボリ類、ボウズハゼ類で、琉球列島の河川にはこのタイプに属する特徴的な魚類が少なくない。リュウキュウアユは琉球列島（の中琉球）に固有の亜種である。

琉球列島では一時的に汽水域や淡水域に入り込んでくる海水魚が多い。これは、一般に暖かい水温条件では低塩分に海水魚が生理的に耐えやすいことが背景にある。汽水域で一生を過ごす種はほとんどいないが、コモチサヨリは例外的に汽水性魚類と考えてよいかもしれない。地下水系や湧泉からは、ミミズハゼ類やカワアナゴの一種が見つかることがある（立原，2015）。種数は多くないにしても、地下水系にも独特の魚類群集が形成されているのかもしれない。

3. 琉球列島の淡水域を舞台にした進化学的に興味深い研究課題と最近の研究展開

3-1. 琉球列島に見られる純淡水魚は人為的移入由来なのか

上で、フナ、ドジョウ、ミナミメダカ、タイワンキン

ギョ、タウナギの5種は、自然分布の可能性の高い純淡水魚であると述べた。しかし最近まで、これらは外来種である可能性が排除し切れなかった。キバラヨシノボリとアオバラヨシノボリは琉球列島外にはまったく見られないので、これらは自然分布であることは間違いないと思えるが、上記5種は、いずれも琉球列島以外の地域にも広く分布する種であり、また人間が意図的または非意図的に持ち運んだとしてもおかしくない魚たちなのである。

タイワンキンギョを除く4種について、琉球列島の集団に遺伝的な固有性があるかどうかについて、最近、DNA分析による調査の手が入った。その結果、いずれの種についても、琉球列島の集団は、他の地域の集団から大きな遺伝的分化を遂げていることが明らかになった（フナについては Takada et al., 2010; ドジョウについては清水ら, 2011 および鹿野ら, 2012; ミナミメダカについては Setiamarga et al., 2009; タウナギについては Matsumoto et al., 2010）。見いだされた遺伝的分化の大きさは、数十万年を超える期間にわたる独自の進化があったことを意味する。列島へのヒトの到来には数万年以下の歴史しかないのに、ヒトによってこれらの魚がもたらされたという可能性はないということになる。こうして琉球列島のこれら4種はいずれも自然分布であることが明白になった。タイワンキンギョについては、まだ詳しいDNA分析がなされておらず早いうちの分析が待たれるが、上記の種についての結果や、生息地点の多さを考えると、本種も自然分布である可能性が高い。琉球列島には種数は少ないとはいえ、ここが陸続きかそれに近い状態になった時期に渡来してきて以来、生息し続けた純淡水魚がいたことが、DNA分析による明確な証拠に基づいて明らかになったのである。

3-2. 両側回遊魚の琉球列島集団は遺伝的にユニークか

海を容易には渡れない純淡水魚の琉球列島集団は、解明されたものはいずれも遺伝的に固有のものであった。では、両側回遊魚ではどうだろうか。

両側回遊魚は仔魚期～稚魚期を海で過ごす。この時期に、海水とともに流されて島嶼間を移動する可能性がある。しかし、中琉球に生息するアユの遺伝的分析をおこなったところ、これは本州・九州等（以下、本土）や大陸のアユとは大きく分化していて、両者は100万年のレベルの隔離があったことを示していた（Nishida, 1985）。また、形態形質や生態形質等にもある程度の特徴があったため（Nishida, 1986）、このアユは琉球列島

固有亜種リュウキュウアユとして記載された（Nishida, 1988）。北琉球の屋久島の集団は遺伝的に完全に基亜種アユに属していた（澤志ら, 1993）。アユとリュウキュウアユでは、浮遊仔魚が海に出ても、奄美大島と屋久島・種子島の間を交流することはなく、それぞれが独自の進化をしてきたということが明らかになった。

他の両側回遊魚では、ヨシノボリ類について最近充実したデータが得られ始め、琉球列島と本土との間で、シマヨシノボリ地域集団間、ヒラヨシノボリとオオヨシノボリならびにオガサワラヨシノボリ間、アヤヨシノボリとヨシノボリの1種（旧トウヨシノボリ）などの間で、アユに見られたのとはよく似たレベルの分化が観察された（Yamasaki et al., 2015; 高木ら, 2015）。ヨシノボリ類以外ではまだ十分な遺伝的情報を得て詳細な地理的比較をした研究はほとんどないが、汽水性のハゼ類については何種かで情報が得られている（Mukai et al., 2003, 2004; 向井・西田, 2004; 向井・杉本, 2006 など）。これらの研究から、琉球列島と本土との間における分化の程度は種によって異なるものの、多くの場合、両地域の集団は遺伝的に分化しており、進化的にユニークであることが分かってきている。

3-3. 両側回遊魚から純淡水魚への進化は各島で独立に起こったのか

琉球列島の淡水魚類の面白さのひとつは、それが「島の中の“島”」とも言えるべきハビタットに生息することである。このハビタットは、きわめてユニークな進化の舞台装置である。それはなぜか。

進化研究のむずかしさのひとつに、一回限りの歴史的出来事が対象になることが多いため、一般の科学で用いられる繰り返し実験（または繰り返し観察）による検証を実施しにくいことがある。ところが複数の島の中にさらに相対的に独立したハビタットである複数の淡水域が提供されるという条件は、進化の繰り返し実験がなされ得る条件となるわけで、きわめて貴重なものとなる。海をある程度行き来できるが淡水域も利用する海水魚や両側回遊魚に適当な淡水域が与えられた場合、それらから純淡水魚が生じて独自に進化するか、つまり進化は必然的に起こるかという問題の解明に好適なセッティングということになる。

このセッティングをうまく活用した研究が、ヨシノボリ類を対象に進展しつつある。ヨシノボリ類は、両側回遊性の種を中心とし淡水性種も含むハゼ科魚類で、琉球列島の陸水域でも非常に目につくグループである。この

仲間はアジア地域に有効種もしくはその可能性のあるものは73種（未記載種を含めると80種以上）、そのうち国内に分布するのは有効種で7種、未記載種を含めると20種近くいるとみられ、淡水域に関わるハゼ科魚類の中でも最も種数が多いグループのひとつである。琉球列島には、ここに固有の両側回遊性の種であるアオヨシノボリやヒラヨシノボリがいることもさることながら、この地域で生じたと考えられる河川性の種であるアオバラヨシノボリ（以下、アオバラ）とキバラヨシノボリ（以下、キバラ）がいることが注目される。この河川性2種は河川の中上流域に生息し、淡水域で一生を過ごす。両側回遊型のヨシノボリ類が小さな卵を産み（小卵型）、それから孵化する仔魚は小さくすぐに海に流れ下るのに対し、アオバラとキバラはやや大きな卵を産み（中卵型）、それから孵化する稚魚はやや大きくて河川に留まる。日本本土や台湾、中国大陸には、さらに大きな卵を産む河川性のヨシノボリ類（大卵型）が生息しているが、これまでのところ中卵型ヨシノボリは琉球列島にしか分布しない。アオバラは同所的なアオヨシノボリと、キバラは同所的なクロヨシノボリと形態的によく似ているが、それぞれ遺伝的に十分に分化していることが判明している（Katoh and Nishida, 1993; Ohara et al., 2005, 2008; Kano et al., 2012; Yamasaki et al., 2015）。

さて、河川性のヨシノボリ類は両側回遊型の母種から種分化したと考えられるが、とくにキバラは急峻な滝の上のみ生息していることが多く、こうした滝の存在が種分化を促したということも考えられ、そうだとすると論理的には河川ごとに分化が起った可能性さえある。もし、それが実証されれば、進化の必然性を示す興味深い成果となる（議論の詳細は、水野, 1987; 西田, 1994, 2001）。

実証のためには、各島の各河川で、基になった両側回遊性種と河川種の遺伝的組成を調べて詳細に比較するとよい。Ohara et al. (2008) はミトコンドリア DNA および核 DNA 分析に基づいて、島ごとにキバラが起源した可能性を示唆した。また Kano et al. (2012) は西表島内の複数河川からのサンプルについてのミトコンドリア DNA 分析から、河川ごとにキバラが起源した可能性を示唆した。山崎らは、より充実したサンプリングと DNA 分析を進め、キバラが少なくとも島ごとに異なった時期にクロヨシノボリから生じてきたことを確証するデータを得つつあり、その公表が楽しみな状況になってきている。

4. まとめ：さらなる研究と保全の必要性

琉球列島の陸水域の魚類の由来については、上記のように、遺伝学的・系統学的分析がなされるようになって、ようやくその全貌が見え始めた。しかし、本格的理解のためには、さらなる研究が求められる。島嶼の自然は脆弱性が高いが、陸水域はとくにそうである。不注意な人間活動のために意外と容易に失われてしまう環境や生物がある。失われる前に、否、失わないように、研究を果敢に推進する必要があるだろう。

筆者が直接経験したところでも、貴重な生物の絶滅が現に起こった。沖縄島のリュウキュウアユが、1978年に1個体が確認されたのを最後に絶滅したのである。沖縄が本土に復帰し、「開発」の遅れを取り戻すかのように、様々な工事が河川内や河川周辺でおこなわれた時期であった。残るのは奄美大島の集団のみである。絶滅の後に沖縄島にリュウキュウアユを復活させようという運動が高まり、奄美大島の役勝川産の親魚から作出した稚魚が1992年に沖縄島北部のいくつかの河川やダム湖に放流された。しかし、後者は陸封個体群としてダム湖に定着したものの、海と川を行き来する本来の生活史を送る個体群はまだ復活していない。一度失ったものの復活はきわめてむずかしいというのが現実である。

琉球列島に固有で今後の研究においても貴重な河川性ヨシノボリ2種についても、その将来が危ぶまれる。というのも、これらの生息域である河川中上流域には次々にダムが建設されてきたからである。ダム湖にはむしろ両側回遊性のハゼ科魚類が進出して繁栄する。アオバラヨシノボリやキバラヨシノボリはそれらとの競合でむしろ不利になり、その結果消滅するようである（立原, 2009）。琉球列島、さらには個々の島嶼に固有の遺伝的特徴をもった魚類は、それぞれの島の陸水生態系を特徴づける重要な構成員である。これらが沖縄島のリュウキュウアユの二の舞を演じることのないように願う。

謝 辞

本稿に、山崎曜、鈴木寿之、大迫尚晴の諸氏から適切なコメントをいただいた。記して謝意を表する。

文 献

石川哲郎・高田未来美・徳永桂史・立原一憲（2013）沖縄県に導入された外来純淡水魚の定着状況および分布

- パターン. 保全生態学研究, 18: 5–18.
- 鹿野雄一・中島 淳・水谷 宏・仲里裕子・仲里長浩・楫 善継・黄 亮亮・西田 伸・橋口康之 (2012) 西表島におけるドジョウの危機的生息状況と遺伝的特異性. 魚類学雑誌, 59: 37–43.
- Kano, Y., S. Nishida and J. Nakajima (2012) Waterfalls drive parallel evolution in a freshwater goby. *Ecol. Evol.*, 2: 1805–1817.
- Katoh, M. and M. Nishida (1993) Biochemical and egg size evolution of freshwater fishes in the *Rhinogobius brunneus* complex (Pisces, Gobiidae) in Okinawa, Japan. *Biol. J. Linn. Soc.*, 51: 325–335.
- Matsumoto, S., T. Kon, M. Yamaguchi, H. Takeshima, Y. Yamazaki, T. Mukai, K. Kuriwa, M. Kohda and M. Nishida (2010) Cryptic diversification of the swamp eel *Monopterus albus* in East and Southeast Asia, with special reference to the Ryukyuan populations. *Ichthyol. Res.*, 57: 71–77.
- 水野信彦 (1987) ヨシノボリ類. 『日本の淡水魚—その分布, 変異, 種分化をめぐる—』, 水野信彦・後藤 晃 (編), 東海大学出版, pp.179–188.
- Mukai, T., T. Suzuki and M. Nishida (2003) Genetic differentiation of the brackish water goby, *Eutaeniichthys gilli* (Perciformes, Gobiidae) between the Japanese and the Ryukyu Archipelagos. *Biogeography*, 5: 49–53.
- Mukai, T., T. Suzuki and M. Nishida (2004) Genetic and geographical differentiation of *Pandaka* gobies in Japan. *Ichthyol. Res.*, 51: 222–227.
- 向井貴彦・西田 睦 (2004) 日本産ミミズハゼにおけるミトコンドリア DNA の系統と地理的分化. 魚類学雑誌, 51: 157–161.
- 向井貴彦・杉本真奈美 (2006) 日本産トビハゼのミトコンドリア DNA 多型に基づく遺伝的集団構造の解析. 魚類学雑誌, 53: 151–158.
- 中坊徹次 (編) (2013) 日本産魚類検索 全種の同定 (第三版), 東海大学出版会, 2428 pp.
- Nishida, M. (1985) Substantial genetic differentiation in ayu *Plecoglossus altivelis* of the Japan and Ryukyu Islands. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 51: 1269–1274.
- Nishida, M. (1986) Geographic variation in the molecular, morphological and reproductive characters of the ayu *Plecoglossus altivelis* (Plecoglossidae) in the Japan-Ryukyu Archipelago. *Japan. J. Ichthyol.*, 33: 232–248.
- Nishida, M. (1988) A new subspecies of the ayu, *Plecoglossus altivelis*, (Plecoglossidae) from the Ryukyu Islands. *Japan. J. Ichthyol.*, 35: 236–242.
- 西田 睦 (1994) ヨシノボリ類における生活史変異と種分化. 『川と海を回遊する淡水魚—生活史と進化』, 後藤 晃・塚本勝巳・前川光司 (編), 東海大学出版会, pp.154–169.
- 西田 睦 (2001) 大卵化へのプロセス: ヨシノボリ類. 『水生動物の卵サイズ—生活史の変異, 種分化の生物学—』, 後藤 晃・井口恵一朗 (編), 海遊舎, 東京, pp.149–170.
- 西田 睦・鹿谷法一・諸喜田茂充 (編著) (2003) 琉球列島の陸水生物. 東海大学出版会, 572pp.
- 西田 睦・立原一憲 (2010) 沖縄の川—コンパクトながらも多彩な姿. 『図説日本の河川』, 小倉紀雄・島谷幸宏・谷田一三 (編), 朝倉書店, pp.154–157.
- Ohara, K., M. Takagi and K. Hirashima (2005) Genetic diversity and divergence of the endangered freshwater goby *Rhinogobius* sp. BB in Okinawa Island. *Ichthyol. Res.*, 52: 306–310.
- Ohara, K., M. Takagi, M. Hashimoto, K. Miyazaki and K. Hirashima (2008) DNA markers indicate low genetic diversity and high genetic divergence in the landlocked freshwater goby, *Rhinogobius* sp. YB, in the Ryukyu Archipelago, Japan. *Zool. Sci.*, 25: 391–400.
- 沖縄県教育庁文化財課史料編集班 (編) (2015) 沖縄県史各論編 第1巻 自然環境. 沖縄県教育委員会, 782pp.
- 澤志泰正・藤本治彦・東 幹夫・西島信昇・西田 睦 (1993) 琉球列島北部におけるアユの分布ならびにその遺伝的・形態的特徴. 日水誌, 59: 191–199.
- Setiamarga, D. H. E., M. Miya, Y. Yamanoue, Y. Azuma, J. G. Inoue, N. B. Ishiguro, K. Mabuchi and M. Nishida (2009) Divergence time of the two regional medaka populations in Japan as a new time scale for comparative genomics of vertebrates. *Biol. Lett.*, 5: 812–816.
- 清水孝昭・鈴木寿之・高木基裕・大迫尚晴 (2011) 沖縄島と西表島より得られたドジョウの形態的・遺伝的特徴. 日本生物地理学会会報, 66: 141–153.
- 鈴木寿之・瀬能 宏 (2005) 西表島浦内川とトゥドゥマリ浜の魚類目録 (予報). 『西表島浦内川河口域の生物多様性と伝統的自然資源利用の総合調査報告書 II』, 西表島浦内川流域研究会, pp. 12–22.
- 立原一憲 (2009) 琉球列島の中卵型ヨシノボリ属2種: 島嶼の河川で進化してきたヨシノボリ類の保全と将来. 魚類学雑誌, 56: 70–74.

- 立原一憲 (2015) 第3節 陸水環境と生物の変遷.『沖縄県史 各論編 第1巻 自然環境』, 沖縄県教育庁文化財課史料編集班 (編), 沖縄県教育委員会, pp.375–392.
- Takada, M., K. Tachihara, T. Kon, G. Yamamoto, K. Iguchi, M. Miya and M. Nishida (2010) Biogeography and evolution of the *Carassius auratus*-complex in East Asia. BMC Evol. Biol., 10: #7.
- 高木基裕・久門伸司・大原健一・関伸吾・米澤俊彦・大迫尚晴・鈴木寿之 (2015) 琉球弧広域に生息するヒラヨシノボリの集団構造解析. 日本生物地理学会会報, 70:123–130.
- Yamasaki, Y. Y., M. Nishida, T. Suzuki, T. Mukai and K. Watanabe (2015) Phylogeny, hybridization, and life history evolution of *Rhinogobius* gobies in Japan, inferred from multiple nuclear gene sequences. Mol. Phylogenet. Evol., 90: 20–33.
- 吉郷英範 (2014) 琉球列島産陸水性魚類相および文献目録. Fauna Ryukyuana, 9: 1–153. (http://w3.u-ryukyu.ac.jp/naruse/lab/2014J_files/FR9-2_Yoshigou.pdf)