関西自然保護機構会誌 *25*（*1*）：*17−22, 2003*

原　著

トウヨシノボリ橙色型，縞鰭型およびビワヨシノボリ（仮称）の各型間での交配実験

大阪市立大学大学院理学研究科・橿原市昆虫館　辻　本　　始
東京大学大学院新領域創成科学研究科　向　井　貴　彦
大阪市立大学大学院理学研究科　幸　田　正　典

Cross breeding experiment among *Rhinogobius* sp. OR, *R.* sp. BW and *R.* sp. OR var. Hajime

Tsujimoto (*Graduate School of Science, Osaka City University & Kashihara City Insectarium*), Takahiko Mukai (*Graduate School of Frontier Sciences, University of Tokyo*) and Masanori Kohda (*Graduate School of Science, Osaka City University*)

Abstract　*Rhinogobius* sp. OR has been regarded to have geographical variants of several types including Shimahire and Toshoku. *Rhinogobius* sp. OR Toshoku and *Rhinogobius* sp. BW (formally included in Toshoku) coexist in Lake Biwa, while the others do not. In this report, we show the results of experimental intercross-matings among some combinations of Toshoku, Shimahire and *Rhinogobius* sp. BW. The lacustrine cohabitants of *Rhinogobius* sp. BW (males) and Toshoku (females) did not mate, but sexual pairs in combinations between types or forms that are allopatrically distributed successfully mated. Many of the spawned eggs in either combination hatched out successfully. The successful matings other than that of cohabitants of Toshoku and *Rhinogobius* sp. BW imply the possiblity of undevelopment of premating isolation among them. It has been pointed out that the release of a number of exploitable fish Ayu from the Lake resulted in the countrywide artificial naturalization of Toshoku that has been mingled with the Ayu. The results of the intercross experiments suggest that the release of Toshoku outside the lake has induced the genetic disturbance in various populations of *Rhinogobius* sp. OR in Japan.

トウヨシノボリ *Rhinogobius* sp. OR は，琉球列島を除く日本全国の河川および湖沼に広く生息するハゼ科魚類である。その色彩および生態が非常に変異に富むことから，将来いくつかの種に分割される可能性があると指摘されている（越川，2001）。現在のところトウヨシノボリは，橙色（とうしょく）型，宍道湖（しんじこ）型，偽橙色（ぎとうしょく）型，縞鰭（しまひれ）型の４型に分けられている（明仁ほか，2000）。これらは自然状態ではほとんどの場合で異所的に生息しており，型間での同所的分布は，今のところ兵庫県内の同一水系内における縞鰭型と宍道湖型が知られているのみである（鈴木，1996）。橙色型，宍道湖型，偽橙色型は遺伝的に高い類似性があることが知られている（Masuda *et al.* 1989）が，これら３型と縞鰭型との遺伝的関係については明らかになっていない。

これまで琵琶湖産トウヨシノボリは，橙色型だけであると見なされてきた。しかし，最近，琵琶湖産トウヨシノボリには，形態的，遺伝的に明確

な差のある2個体群が含まれ，一方は湖の沿岸から流入河川に生息するトウヨシノボリの橙色型，もう一方は，一生を湖内で過ごす新たな型，ビワヨシノボリ（仮称）*Rhinogobius* sp. BW として報告された（高橋，1997；Takahashi and Okazaki, 2002）。

琵琶湖産のトウヨシノボリ橙色型はアユの放流に混じって各地に放流され，定着していることが確認されており，定着地での在来個体群との交雑が危惧されている（明仁ほか，2000；越川，2001）。しかし，交雑の可能性を実際に確かめた報告は無い。またビワヨシノボリは近年までトウヨシノボリと同一視されてきたために，各地での放流個体の中に，ビワヨシノボリが含まれる可能性もある。本研究ではこれらのヨシノボリの交雑が実際に起こるのかどうかを確かめることを目的として水槽内での型間での交配実験を行った。その結果，一定の知見が得られたので報告する。

なお，この論文を書くにあたり非常に的確かつ有益な助言や情報を下さった尼崎北高校の鈴木寿之氏，ビワヨシノボリについての情報を下さった京都大学大学院の高橋大輔博士，情報交換の場を提供して下さった西村俊明氏にこの場を借りて厚く御礼申し上げる。

材料と方法

トウヨシノボリ橙色型とビワヨシノボリは2001年7月に滋賀県琵琶湖の近江舞子においてタモアミで採集した個体を使用した。トウヨシノボリ橙色型とビワヨシノボリは同所的に採集されるが，雄は尾鰭基部の橙色斑の有無，第一背鰭の伸張の有無で容易に見分けることが可能である（Takahashi & Okazaki, 2002）。トウヨシノボリ縞鰭型の雌個体は2000年10月に奈良県橿原市の用水路においてタモアミで採集した個体を，雄個体は，そのときに採集された雌雄を水槽内で繁殖させ水槽内で成魚までに育てた個体を使用した。本研究に用いたトウヨシノボリ縞鰭型は，鈴木（1996）による縞鰭型の記載によく一致すること，ビワヨシノボリの雄の婚姻色のような著しい黒化が見られないこと，雄の第二背鰭および腹鰭がビワヨシノボリのように尾鰭に達するまで伸張しないことから，トウヨシノボリ縞鰭型と同定した。

実験に使用した個体は35 cm×20 cm×25 cm，もしくは45 cm×30 cm×30 cm 水槽に個体毎に分けて収容し，餌として冷凍赤虫を与え飼育した。実験は2001年から2003年のおもに夏季に，雌の腹部の膨らみおよび雌に現れる婚姻色から，抱卵を確認した雌を用い行った。実験には35 cm×20 cm×25 cm の水槽を用いた。トウヨシノボリは，転石などの天井面に産卵し，その後雄が卵保護を行う（越川，2001）。実験水槽として，その底に直径3－5 mm の砂利を厚さ2 cm に敷き，産卵基質として植木鉢の破片を設置したものを用意した。室内の気温を調整することにより水槽の水温は17－20℃の範囲に，日照は明期14時間，暗期10時間に設定した。

交配実験の組み合わせは以下の通りである（表1）。（1）トウヨシノボリ橙色型の雄×トウヨシノボリ縞鰭型の雌，（2）トウヨシノボリ縞鰭型の雄×トウヨシノボリ橙色型の雌，（3）ビワヨシノボリの雄×トウヨシノボリ橙色型の雌，（4）ビワヨシノボリの雄×トウヨシノボリ縞鰭型の雌の4つの組み合わせで，それぞれ雌雄を1尾ずつ実験水槽に投入し，24時間以内に産卵が行われるかどうかを観察した。試技回数は（1）が1回，（2）が2回，（3）が4回，（4）が2回である。使用した個体は同じ組み合わせの場合でも，違っていても，それぞれの型から同じ個体1尾ずつを繰り返し使用した。なお，実験に使用した各型の雄個体は，本実験の結果では少なくとも1回以上

稚魚を正常に孵化させており，生殖能力があると判断される。また，雌個体は抱卵が確認されたことから，すべての個体が繁殖可能であると見なすことができた。ヨシノボリ類の抱卵した雌は，産卵間近になると主に腹部に婚姻色を呈する（明仁ほか，2002)。実験に用いたトウヨシノボリ橙色型の雌もトウヨシノボリ縞鰭型の雌も腹部に青い婚姻色が現れたことから，抱卵の有無の判別は容易であった。本実験で使用したトウヨシノボリ縞鰭型の雌の抱卵時の腹部の色は青色であり，明仁ほか（2000）に記されるトウヨシノボリ縞鰭型の黄色という特徴とは一致しないが，その他の色斑の特徴は鈴木（1996）のトウヨシノボリ縞鰭型の記載とよく一致していた。

結　果

各組み合わせの結果を表に示した（表１)。

トウヨシノボリ橙色型の雄と抱卵したトウヨシノボリ縞鰭型の雌の組み合わせでは，雌は投入した直後から雄に青くなった腹部を誇示する行動をおこない，24時間以内に産卵に至った。産卵後，雌は巣から出たが雄は巣内にとどまり保護を行った。巣穴の入り口はふさがれることなく開かれたままであった。保護は卵の孵化時まで行われ，問題なく孵化に至った。孵化した稚魚にも泳ぎ方等に異常は見られなかった。

トウヨシノボリ縞鰭型の雄とトウヨシノボリ橙色型の雌の組み合わせでは，１回目は24時間たっても産卵に至らなかったが，数日後，再度配偶実験を試みたところ産卵が行われ，産卵後は雌が巣を去り，雄が孵化まで卵保護を行った。孵化も正常に行われ，稚魚に異常は認められなかった。

ビワヨシノボリの雄とトウヨシノボリ橙色型の雌の組み合わせでは，２回ともビワヨシノボリの雄がトウヨシノボリ橙色型の雌に対して植木鉢の破片の下から顔を出し下顎をつきだして小刻みに振る求愛と思われる行動は確認できた。しかし，どちらの場合も雌が雄の求愛にまったく反応せず，24時間を経過しても産卵にいたらなかった。２回目の配偶実験では24時間を経過した時点でビワヨシノボリの雄がトウヨシノボリ橙色型の雌に攻撃され，その鰭や体表がぼろぼろにされてしまった。

ビワヨシノボリの雄とトウヨシノボリ縞鰭型の雌の組み合わせでは，４回とも24時間以内に産卵が見られた。産卵を終えた雌は巣から泳ぎ去るが，雄は巣内にとどまり孵化まで卵保護を行った。孵化は４回とも問題なく起こり，孵化した稚魚にも異常は見られなかった。４回の実験中１回の孵化仔魚を，緑藻により緑色に不透明となった淡水の水槽に移し約一ヶ月間飼育を試みた。その結果，着底した稚魚が３尾得られたため，その後アルテミア幼生や冷凍赤虫を与えることによって飼育をおこなったところ，外見から雄２尾，雌１尾と判断できる個体を得た（図１)。雌雄は色彩や顎の

表１． 交雑実験での型の組み合わせと実験結果．○：産卵に至り，かつ卵が正常に孵化した．×：産卵にまで至らなかった．カッコ内の数字は結果の回数．

トウヨシノボリのタイプと性	トウヨシノボリ橙色型♀	トウヨシノボリ縞鰭型♀
トウヨシノボリ橙色型♂	−	○（１）
トウヨシノボリ縞鰭型♂	○（１）　×（１）	−
ビワヨシノボリ♂	×（２）	○（４）

大きさなどからトウヨシノボリ縞鰭型に準じて判断した。これらの個体は雌雄それぞれ1個体が孵化から約9ヵ月後に死亡（雄：全長47.8 mm，雌：全長38.2 mm）し，残りの雄1個体は孵化から約13ヵ月後に固定するまで生存した（全長56.4 mm）。この間，3匹は実験に用いた水槽と同じセットの水槽で飼われていたが，産卵には至らなかった。また，これ以外の実験での孵化仔魚は透明な淡水に移し適宜人工飼料を与えたが，食べる様子は観察されず，着定期まで育つものは無かった。

考　察

本研究の結果，トウヨシノボリ縞鰭型とトウヨシノボリ橙色型の間では正逆両方の交配が，ビワヨシノボリの雄とトウヨシノボリ縞鰭型の雌の交配も簡単に成立した。一方，トウヨシノボリ橙色型とビワヨシノボリの組み合わせは配偶にまで至ることはなく，この結果は琵琶湖内で両型の間に遺伝的交流がない，あるいはあっても低いことを補強するものといえる。トウヨシノボリ縞鰭型が，琵琶湖産のトウヨシノボリ橙色型とビワヨシノボリのどちらに近縁なのかは明らかでない。しかし，トウヨシノボリ縞鰭型が双方と交配可能ということは，これらの型間の行動的生殖隔離が完全には起こっていないことを示している。

魚類を始め，様々な動物分類群で近縁種が共存する場合，共存域では生殖隔離が有効に機能して

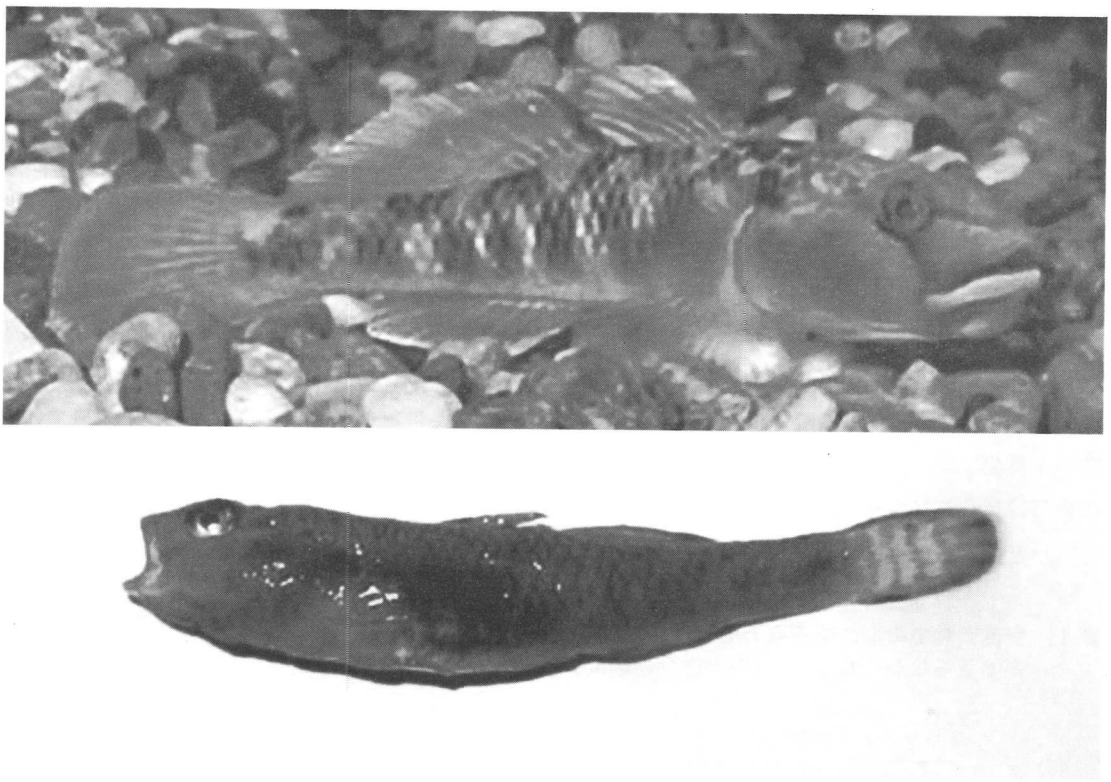


図1. ビワヨシノボリ（仮称）の雄とトウヨシノボリ縞鰭型の雌の間に生まれた交雑固体．上：雄個体（生体，全長56.4 mm），下：雌個体（死後直ちに10％ホルマリンで固定したもの，全長38.2 mm）．雌雄ともに尾鰭に横縞模様が見られる．雄の第一背鰭は伸張しない．

いるが，単独分布域の集団には，異所的な近縁種との間に行動的隔離があまり見られない例が知られている。淡水魚の場合も，交雑の事例は人為的な移入種と在来種の間で多く報告されている（向井，2001）。トウヨシノボリ縞鰭型は溜池や用水路，河川敷の池，ワンドなどと広範囲に生息しているが，トウヨシノボリ縞鰭型が今のところ自然状態でトウヨシノボリの他の型やビワヨシノボリと，同じ水系に分布することはあっても，同じ微小環境に共存しているという報告はない（鈴木，1996；石田ほか，2002）。したがって，トウヨシノボリ縞鰭型はトウヨシノボリ橙色型もしくはビワヨシノボリと地理的に隔離されており，交配前隔離機構が発達しなかったのかもしれない。逆に琵琶湖内で同所的に生息するトウヨシノボリ橙色型とビワヨシノボリにおいて行動上の隔離機構が発達していることは，これまで報告のある共存する近縁種での配偶前隔離機構の事例と矛盾しない。

今回の結果から，自然状態において共存してこなかったヨシノボリ類を移植放流することで，それらの間で生殖行動が起こり，正常な型間での生殖行動が撹乱される可能性が示唆される。また，ビワヨシノボリの雄とトウヨシノボリ縞鰭型の雌との交雑個体は繁殖能力については今回の実験からは確認されなかったが，トウヨシノボリ縞鰭型を基準に考えた場合（奈良県橿原市産のトウヨシノボリ縞鰭型で雄の全長 30.0 mm，雌 37.8 mm の水槽内での組み合わせで産卵・孵化を確認），雌雄とも成魚と考えられる全長までは成長した。もし交雑個体に繁殖能力があるならば，在来のヨシノボリ類に対する遺伝的攪乱を生じさせる可能性が懸念される。

小卵型のヨシノボリ類の仔魚は小さく，その飼育は一般に困難である。今回，水槽内での飼育ができたので，ここでその方法について記しておきたい。孵化した仔魚のうち，緑藻で不透明になった水で育てたもののみが着底期まで育った。今回使用したヨシノボリの仔魚はその小さなサイズのため魚の仔魚の初期餌料としてよく使用されるアルテミアの幼生を食べることができず，また粉状にした人工飼料を食べている様子も観察できなかった。よって初期の給餌が大変難しく，緑色で不透明になった水よりも水中の微生物が少ないと思われる透明な水で仔魚を育てた場合，同型どうしの子供でも着底するまで育ったことは無い（辻本，未発表）。よって透明水に入れた子供が着底期まで育たなかったのは，餌不足による可能性が高いと思われる。なお，実験に使用したトウヨシノボリ縞鰭型の雄は水槽内繁殖個体であるが，これもやはり孵化から着底までの期間を緑色に不透明になった水槽で育てたものである。

現在，琵琶湖産アユの放流にともない，琵琶湖産トウヨシノボリ橙色型も全国の河川に放流されてしまい，いくつかの河川では定着も確認されている（明仁ほか，2000；越川，2001）。この他に，最近，ビワヨシノボリが釣り餌や熱帯魚の餌として出荷される生きたスジエビに混じっていることも確認されている（向井，辻本，未発表データ；その情報については，ウェブサイト「川魚とエビの家」（http://www1.odn.ne.jp/adi00300/marli/water/index. htm）においても記されている）。

近年，国内や近隣国からの同種個体群や近縁種の個体が野外に放逐され，その結果おこる交雑による在来生物の遺伝的多様性の消失が問題となっている。国内の淡水魚ではメダカやニッポンバラタナゴなどで知られており，特に純粋なニッポンバラタナゴは絶滅寸前の状態である（長田，1997；竹花・酒泉，2002）。このような雑種化は目立たない上に，たとえ判明したとしても元に戻すことができない点で問題が大きい（鷲谷，森本，1993）。本研究は，トウヨシノボリ縞鰭型やビワヨシノボリは，他の型と同所的に生息させた場合，それら

との間で容易に交配が起ってしまうことを示した。もし移植されたヨシノボリが各地で定着し，型間の交雑が生じるようであるならば，在来ヨシノボリの遺伝的撹乱を招く結果となると危惧される。特に琵琶湖産のアユは以前から継続的に全国に放流されているため，一部個体群ではすでにかなりの遺伝的撹乱が生じている可能性も十分考えられる。さらに場合によってはイワナと放流されたカワマスの交雑のような妊性の低い子孫を生じる（北野，2002）ことによる，在来種の絶滅の危険性も危惧される。今後，これ以上の撹乱を回避するために，琵琶湖産アユがこれまで放流されていない河川や場所での新たなる放流は，少なくとも当面は見送られるべきであろう。また，アユの放流時にアユ以外の魚類が混ざることのないような何らかの対策も必要と思われる。

引用文献

明仁・坂本勝一・池田祐二・岩田明久. 2000. ハゼ亜目. 中坊徹次（編），日本産魚類検索：全種の同定. 第2版. 1139－1310pp. 1606－1628 pp. 東海大学出版会，東京.

石田裕子・谷田一三・竹門康弘. 2002. 淀川水域下流域におけるカワヨシノボリ *Rhinogobius flumineus* とトウヨシノボリ *Rhinogobius* sp. OR 縞鰭型の生息場所選択と摂餌生態. 第49回日本生態学会大会講演要旨集. 309.

越川敏樹. 2001. トウヨシノボリ. 川那部浩哉・水野信彦（編），山渓カラー名鑑 日本の淡水魚 改訂版. 594－597pp. 山と渓谷社，東京.

北野聡. 2002. カワマス. 日本生態学会（編），外来種ハンドブック. 114pp. 地人書館，東京.

Masuda, Y. , Ozawa, T. & Enami, S. 1989. Genetic differentiation among eight color types of the freshwater goby, *Rhinogobius brunneus*, from Western Japan. 魚類学雑誌. 36：30－41

向井貴彦. 2001. 魚類の種分化プロセスにおける交雑と遺伝子浸透. 魚類学雑誌. 48：1－18.

長田芳和. 1997. ニッポンバラタナゴ. 長田芳和・細谷和海（編），よみがえれ日本産淡水魚　日本の希少淡水魚の現状と系統保存. 76－85pp. 緑書房，東京.

鈴木寿之. 1996. 兵庫県円山川で採集されたトウヨシノボリの1新型. 兵庫陸水生物. 47：1－9.

高橋さち子. 1997. 琵琶湖のヨシノボリ. 会記. 1997年度日本魚類学会シンポジウム要旨. 魚類学雑誌 44：128.

Takahashi, S. and T. Okazaki. 2002. A new lentic form of “yoshinobori” species complex, Rhinogobius spp. From Lake Biwa, Japan, compared with lake-river migrating Rhinogobius sp. OR. Ichthyological Research 49：333－339.

竹花佑介・酒泉満. 2002. メダカの遺伝的多様性の危機. 遺伝. 56：66－71.

鷲谷いずみ・森本信生. 1993. 日本の帰化生物. 144－145pp. 保育社，東京.