



滋賀県琵琶湖水系から初記録のシマヒレヨシノボリ

尾崎友輔¹・川瀬成吾²・中山耕至³

Author & Article Info

¹ いであ株式会社 (大阪市)
cottusreini@gmail.com (corresponding author)

² 滋賀県立琵琶湖博物館 (草津市)
kawase-seigo@biwahaku.jp

³ 京都大学農学研究科 (京都市)
nakayama.kouji.8z@kyoto-u.ac.jp

Received 16 November 2021
Revised 30 November 2021
Accepted 02 December 2021
Published 03 December 2021
DOI 10.34583/ichthy.15.0_5

Yusuke Ozaki, Seigo Kawase and Kouji Nakayama. 2021. The first record of *Rhinogobius tyoni* (Perciformes: Gobiidae) from the Lake Biwa basin, Shiga Prefecture, Japan. *Ichthy, Natural History of Fishes of Japan*, 15: 5–9.

Abstract

We record *Rhinogobius tyoni* Suzuki, Kimura and Shibukawa, 2019 from the pond in the Daido River system, branch of the Seta River (the Lake Biwa-Yodo River system), in Shiga Prefecture, Japan. This is the first record of *R. tyoni* from Shiga Prefecture. The specimens collected in this study are distinguished from *R. biwaensis* and *Rhinogobius* sp. OR by the combination of following features: the number of predorsal scales, branch pattern of the fifth soft ray in pelvic fin and the coloration of mature male. Genetic analysis reveals *R. tyoni* in the Daido River system has mitochondrial DNA with similar characteristic to that of *Rhinogobius* sp. OR in the Lake Biwa, this suggests mitochondrial DNA introgression from *Rhinogobius* sp. OR to *R. tyoni*. The present record provide insight into the formation process of ichthyofauna in the Lake Biwa-Yodo River system.

琵琶湖・淀川水系には、日本の純淡水魚類の3分の2にあたる約60種の魚類が生息している。そのうち、18種が固有種であり (Maehata, 2020)、多様性や固有性に非常に富んでいる。本水系は淀川の上流部にあたる瀬田川の鹿跳溪谷 (現在では天ヶ瀬ダム) を境に環境が大きく異なり、鹿跳溪谷より上流は湖沼環境、それより下流は河川性の氾濫原環境で特徴づけられる (以下、本論文では鹿跳溪谷より上流側を琵琶湖水系、下流側を淀川水系と表現する)。特に琵琶湖水系では固有種が多いため種分化の場と

して古くから注目され、盛んに研究されてきた (Tokui and Kawanabe, 1984; Tabata et al., 2016; Watanabe, 2020 など)。一方、琵琶湖・淀川水系を俯瞰すると、近縁種が琵琶湖水系と淀川水系に側所的に分布する例があり (例えば、琵琶湖水系にゼゼラ *Biwia zezera* (Ishikawa, 1895)、淀川水系にヨドゼゼラ *B. yodoensis* Kawase and Hosoya, 2010)、二次的と思われる種の接触場としても興味深い (Watanabe et al., 2010)。しかし、後者の研究は進んでおらず多くの分類群において近縁種間の正確な分布パターンさえほとんどわかっていない。

シマヒレヨシノボリ *Rhinogobius tyoni* Suzuki, Kimura and Shibukawa, 2019 は、ワンドやため池などの氾濫原環境の止水域に生息する小型のヨシノボリ属魚類であり、瀬戸内海に面した地域と一部の日本海流入河川に分布する。本種は2010年に和名が与えられるまではトウヨシノボリ縞鱮型と呼ばれていた (鈴木ほか, 2010)。平野部のワンドやため池の開発等に伴い減少していると考えられており、環境省レッドリスト2020では準絶滅危惧種に指定されている (環境省, 2020)。

シマヒレヨシノボリは、これまで琵琶湖・淀川水系では大阪平野を流れる下流域からの報告がある (石田ほか, 2005; Suzuki et al., 2019)。京都盆地からは高野川、鴨川からの記録があるが (石田ほか, 2007)、報告例はきわめて少ない。明仁ほか (2019) は京都御苑内の池で本種とビワヨシノボリの交雑に由来する集団を確認し、本種の分布域に関するさらなる調査の必要性を指摘している。

琵琶湖・淀川水系において、ヨシノボリ属魚類は本種の他にゴクラクハゼ *R. similis* (Gill, 1859)、カワヨシノボリ *R. flumineus* (Mizuno, 1960)、トウヨシノボリ *Rhinogobius* sp. OR (平嶋, 2018)、ビワヨシノボリ *R. biwaensis* Takahashi and Okazaki, 2017 が知られる。このうち、本種とビワヨシノボリ、トウヨシノボリは遺伝的に近縁な一群である (Yamazaki et al., 2015; 明仁ほか, 2019)。本種が下流の淀川水系、ビワヨシノボリとトウヨシノボリが上流の琵琶湖水系に分布するとされるが、詳細な分布パターンは不明である。



Fig. 1. Fresh specimen of *Rhinogobius tyoni* (LBM1210058549, male, 30.9mm SL, the pond in the Daido River system).

今回、形態からシマヒレヨシノボリと同定される個体が滋賀県で採集された。mtDNA 調節領域の部分塩基配列を調べた結果、これらは滋賀県におけるシマヒレヨシノボリの初記録となるだけでなく、琵琶湖・淀川水系における他のヨシノボリ属魚類（ビワヨシノボリおよびトウヨシノボリ）との種間関係を明らかにする上でも興味深い集団と考えられたため、本論文にて報告する。

材料と方法

サンプルの採集 滋賀県大津市に流れる大戸川周辺地域のため池で、2020年7月5日に手網を用いてヨシノボリ属魚類を10個体採集した。保全上の観点から採集地の詳細な位置は公開しない。採集された個体は10%ホルマリンで固定した後、70%エタノールに置換し、琵琶湖博物館所蔵標本（LBM 1210058549–1210058552, LBM 1210058554, LBM 1210058562, LBM 1210058565–1210058568）として保管した。

形態解析 採集した10個体について標準体長の計測を行った後、Takahashi and Okazaki (2002), Takahashi and Okazaki (2017), 明仁ほか (2013), Suzuki et al. (2019) を参考に、背鰭前方鱗数、胸鰭軟条数、縦列鱗数を計数し、前鰓蓋管の有無、腹鰭第5軟条の分岐位置、腹鰭前方鱗の有無を双眼実体顕微鏡下で観察した。雄8個体については、第1背鰭を倒して第2背鰭の始部に達するかどうかを確認した。鱗は染色等の処理を行わず、ピンセットで1枚ずつ摘まんで計数した。

採集した10個体については生鮮時に尾鰭基底上部の橙色斑の有無、尾鰭下部の赤色系斑、臀鰭の赤色系縦帯の状態に着目して色彩の目視観察を行った。

遺伝解析 大戸川水系のため池より得られたシマヒレヨシノボリ2個体と、既知の分布域である大阪府大和川水系のため池で採集されたシマヒレヨシノボリ5個体についてmtDNAの遺伝的分析を行った。なお、大戸川水系産の個体は形態解析に用いた個体とは別の個体

Table 1. Measurements and counts of *Rhinogobius tyoni*, *R. biwaensis* and *Rhinogobius* sp. OR.

Species	<i>Rhinogobius tyoni</i>				<i>R. biwaensis</i>	<i>Rhinogobius</i> sp. OR
	This study	Suzuki et al. (2019)			Takahashi and Okazaki (2017)	Takahashi and Okazaki (2002)
Reference						
Number of specimens	n = 10	n = 14			n = 79/38–42* ¹	n = 90/37* ²
	range	mean	S.D.	range	range	range
Measurements						
Standard length (SL; mm)	25.1–31.9	28.6	2.3	25.7–40.0	20.2–43.1	27.3–67.4
Measurements as % of SL						
Head length	29.4–32.6	31.2	1.0	29.9–34.2	28.2–33.7	—
Counts						
Pectoral-fin rays	18–22	—	—	20–22	18–22	18–22
Predorsal scales	8–16	—	—	8–17	0–1	1–8
Longitudinal scales	29–35	—	—	32–35	31–36	31–38

*¹The ranges of SL, pectoral-fin rays, predorsal scales, and longitudinal scales in *R. biwaensis* are obtained from 79, 42, 41, and 38 individuals, respectively.

*²The range of SL and counts in *Rhinogobius* sp. OR are obtained from 90 and 37 individuals, respectively.

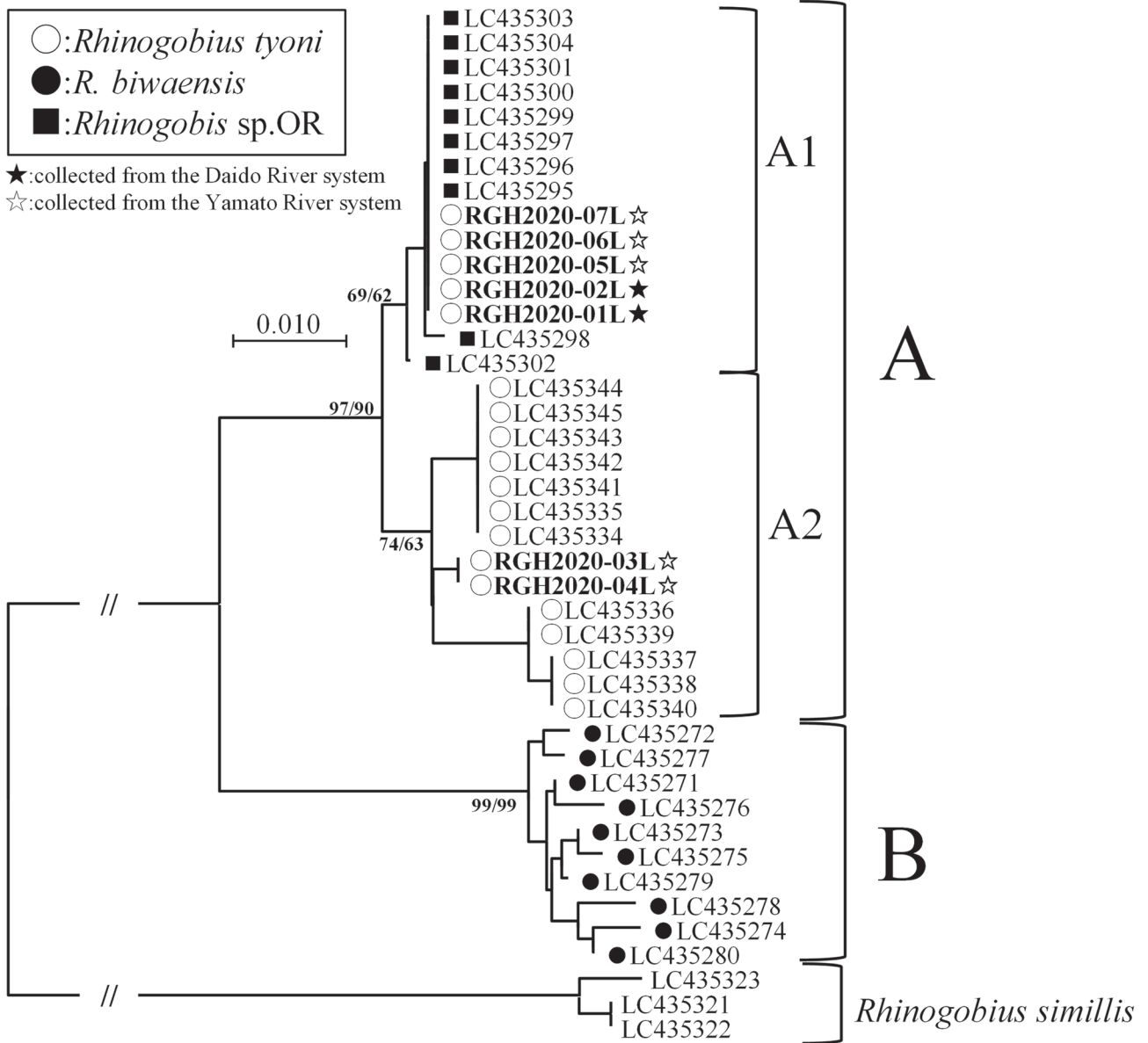


Fig. 2. Neighbor-joining (NJ) tree of *Rhinogobius tyoni*, *R. biwaensis*, and *Rhinogobius* sp. OR, based on partial nucleotide sequences of the mitochondrial control region (474 or 475 base pairs). Bootstrap support values of NJ analysis and ML analysis are shown for major clusters (NJ/ML).

を用いた。99% エタノール中に保存した胸鱭の一部から Wizard Genomic DNA Purification Kit (プロメガ社) を用いて DNA を抽出し、L15924 (5'-AGCTCAGCGCCA GAGCGCCGGTCTTGTA AAA-3') (Kocher et al., 1993) と H16498 (5'-CCTGAAGTAGGAAC CAGATG-3') (Meyer et al., 1990) のプライマーセットを用いて mtDNA トランスファー RNApro から調節領域前半を PCR 増幅した。得られた PCR 産物を ExoSAP-IT PCR Product Cleanup Reagent (サーモフィッシャー社) によって精製した後、BigDye Terminator Cycle Sequencing Kit ver. 1.1 (サーモフィッシャー社) を用いてシークエンス反応を行い、ABI 310 Genetic Analyzer (サーモフィッシャー社) により調節領域前半を中心とする 474 塩基対の配列を決定した。得られた配列に基づき、MEGA X (Kumar et al., 2018) を用いて近隣結合

法および最尤法によって系統樹を推定した。系統樹の推定は本研究で得られた 7 個体の配列に明仁ほか (2019) で DDBJ/EMBL/GenBank 国際塩基配列データベースに登録された奈良県産および兵庫県産シマヒレヨシノボリ 12 個体 (登録番号 LC435334–LC435345)、滋賀県琵琶湖産ビワヨシノボリ 10 個体 (登録番号 LC435271–LC435280)、滋賀県琵琶湖産トウヨシノボリ 10 個体 (登録番号 LC435295–LC435304) の配列を加えて行い、外群としてゴクラクハゼ (登録番号 LC435321–LC435323) を用いた。近隣結合法では Kimura 2-parameter モデルを、最尤法では HKY モデルを用い、ギャップは Complete-Deletion とした。各クラスターの支持率はブートストラップ法 (10,000 回) によって示した。本研究で決定した 7 個体の塩基配列は日本 DNA データバンク (DDBJ) に登録した (個体番号および登録番号: RGH2020-01L/LC652658–RGH2020-07L/LC652664)。

結 果

形態解析 10 個体の標準体長は 25.1–31.9 mm, 胸鰭軟条数は 18–22, 縦列鱗数は 29–35 であった (Table 1). 背鰭前方鱗数は 8–16 であった (Table 1). すべての個体で前鰓蓋管が確認され, 腹鰭前方鱗は無く, 腹鰭第 5 軟条は最初に 2 分岐した. 雄個体の第 1 背鰭はほとんど伸長せず, 第 3 軟条は短かった. また, 第 1 背鰭を倒しても第 2 背鰭の始部に達しなかった.

成熟した雄の第 2 背鰭, 臀鰭には, シマヒレの由来となる赤色系の縦帯が並んでいた. 臀鰭の縦帯は幅広かった. 尾鰭には赤色系の横帯が並び, 基底上部に橙色斑は無かった (Fig. 1).

遺伝解析 本研究で遺伝解析を行った 7 個体の塩基配列には 2 種類のハプロタイプが含まれた. 以下, 近隣結合法と最尤法で得られた樹状図の形状はほぼ同じであったため, 近隣結合法の樹状図のみを示す. 得られた樹状図は明仁ほか (2019) の結果と同様に, 大きく 2 つのクラスター A, B に分かれた後, クラスター A は 2 つのサブクラスター A1, A2 に分かれた (Fig. 2). クラスター A (近隣結合法および最尤法のブートストラップ確率: 97%/90%) はトウヨシノボリとシマヒレヨシノボリの全個体を, クラスター B (99%/99%) はビワヨシノボリの全個体を含んでいた. サブクラスター A1 (ブートストラップ確率 69%/62%) には主にトウヨシノボリが, サブクラスター A2 (ブートストラップ確率 74%/63%) には主にシマヒレヨシノボリが含まれた. 本研究で新たに配列を決定したシマヒレヨシノボリ 7 個体のうち, 大戸川水系産 2 個体 (個体番号および登録番号: RGH2020-01L/LC652658, RGH2020-02L/LC652659) と大和川水系産 3 個体 (RGH2020-05L/LC652662–RGH2020-07L/LC652664) はサブクラスター A1, 大和川水系産 2 個体 (RGH2020-03L/LC652660, RGH2020-04L/LC652661) はサブクラスター A2 に含まれた.

考 察

本研究で採集された標本は形態, 色彩ともにシマヒレヨシノボリ (Suzuki et al., 2019) の特徴とよく一致したため, 本研究で得られた個体をシマヒレヨシノボリと同定した. 本研究で得られた標本は背鰭前方鱗が 2 以上であること, 雄の臀鰭に幅の広い赤色斑があることでビワヨシノボリ (Takahashi and Okazaki, 2017) と, 雄の第 1 背鰭第 3 軟条が伸長しないこと, 腹鰭第 5 軟条が最初に 2 分岐することでトウヨシノボリと区別された. シマヒレヨシノボリは滋賀県琵琶湖水系からの初記録となる.

今回採集されたため池には 2017 年に希少コイ科魚類の野生復帰のために復元放流がなされたが, その際, 対象以外の魚類は放流されていない. また, 池の所有者の話によると, 20 年ほど前にコイの稚魚が放流されたことがある

が, その後何度か池の水抜きが行われているとのことであり, もしコイの放流時に混入があったとしてもそのまま定着したとは考えにくい. 今回採集されたため池では大戸川からの逆水灌漑の水が流れ込むことから, 大戸川およびその周辺に生息していたシマヒレヨシノボリが逆水によって池の中に進入, 定着した可能性が高い.

mtDNA 調節領域の部分塩基配列を用いた遺伝分析では, 八尾市のため池で採集されたうちの 2 個体は兵庫県や奈良県産のシマヒレヨシノボリのクラスターに含まれたが, 八尾市産の残りの 3 個体および大戸川水系で採集された個体はトウヨシノボリのクラスターに含まれた. このような形態と遺伝子の不一致は, 交雑による遺伝子浸透が生じた場合や (例えばチチブ類, Mukai et al., 1997), 平行進化が起こった場合にみられる (例えばナガレホトケドジョウ類, Miyazaki et al., 2011). 大戸川が流入する瀬田川にはトウヨシノボリが生息することから, 大戸川に進入したトウヨシノボリがシマヒレヨシノボリと交雑することにより mtDNA の置換が生じた可能性が考えられるが, 本集団の進化的背景を明らかにするには mtDNA の他の領域や核 DNA などさらなる分子解析が必要である.

上流の琵琶湖水系と下流の淀川水系で近縁種が分布する例として, ヒガイ類 (細谷, 2019), ニゴイ類 (川瀬, 2018), ゼゼラ類 (Watanabe et al., 2010), シマドジョウ類 (Kitagawa et al., 2003) などが挙げられる. 一般的に近縁種が接触した際, いずれかの種に置き換わったり, 交雑帯を形成したり, 何らかの形で“せめぎ合い”が生じる. ゼゼラ類の場合, 上流から下流へ, ゼゼラ *Biwia zezera* (Ishikawa, 1895) からヨドゼゼラ *B. yodoensis* Kawase and Hosoya, 2010 への遺伝子浸透が確認されている (Watanabe et al., 2010). このように上流に生息する種が流下することは, ビワコオオナマズ *Silurus biwaensis* (Tomoda, 1961) やワタカ *Ischikauia steenackeri* (Sauvage, 1883) が下流の淀川水系にも分布することからも想像しやすい. 一方で, 淀川水系に主に分布する種が上流の琵琶湖水系まで分布を拡大している代表例としてコウライニゴイが挙げられるが少数派である. シマヒレヨシノボリが琵琶湖水系で確認されたことは, 少数派の事例に当てはまり興味深い.

シマヒレヨシノボリが発見された大戸川流域はコウライニゴイやナガレカマツカ *Pseudogobio agathonectris* Tominaga and Kawase, 2019, ムギツク *Pungtungia herzi* (Herzenstein, 1892) などのように南湖や瀬田川など滋賀県南東部の限られた地域にしか分布しない種が生息しており, 琵琶湖水系の中では特異な魚類相が形成されている. 今回の発見は琵琶湖・淀川水系における魚類相の形成過程を解明する上で重要な知見になると考えられる.

現在のところ, 琵琶湖水系でシマヒレヨシノボリの生息が確認されているのは本報告で使用した標本の採集地の

みである。琵琶湖水系での本種の分布状況は明らかではないが、これまで報告がなされなかったことを鑑みると、琵琶湖水系における本種の分布は局地的であることが予想される。本種の保全のためにも、今後さらなる分布調査を行い、実態を把握する必要がある。

謝 辞

本研究を行うにあたり、ぼてじゃこトラストの武田繁氏、西村 滋氏には、調査の便宜を図っていただいた。京都大学大学院理学研究科博士課程の国松翔太氏には、今回採集された個体について貴重なご意見を頂いた。また、2名の査読者には原稿の改訂に際し有益なご助言を頂いた。この場を借りて厚く御礼申し上げる。

引用文献

- 明仁・藍澤正宏・池田祐二・岸田宗範・林 公義・中山耕至・中坊徹次. 2019. 京都御所の仙洞御所の池に生息するピワヨシノボリ *Rhinogobius biwaensis* とシマヒレヨシノボリ *Rhinogobius* sp. BF の野外交雑個体. 魚類学雑誌, 66: 53–62. [URL](#)
- 明仁・坂本勝一・池田祐二・藍澤正宏. 2013. ハゼ亜目, pp. 1347–1608, 2109–2211. 中坊徹次 (編) 日本産魚類検索 全種の同定. 第3版. 東海大学出版会, 秦野.
- 平嶋健太郎. 2018. トウヨシノボリ, p. 417. 中坊徹次 (編) 小学館の図鑑Z 日本魚類館. 小学館, 東京.
- 細谷和海. 2019. カワヒガイ–ピワヒガイ, pp. 138–141. 細谷和海 (編) 山溪ハンディ図鑑15. 増補改訂. 日本の淡水魚. 山と溪谷社, 東京.
- 石田裕子・安部倉 完・竹門康弘. 2005. 城北ワンド群におけるトウヨシノボリ縞鱗型の生息場所特性. 応用生態工学, 8: 1–14. [URL](#)
- 石田裕子・中林真人・竹門康弘・池淵周一. 2007. 堰堤で仕切られた都市河川の魚類相と生息場の特性. 京都大学防災研究所年報. Disaster Prevention Research Institute Annuals B, 50: 781–788. [URL](#)
- 環境省. 2020. 環境省レッドリスト2020の公表について. 環境省ホームページ報道発表資料 2020年3月27日. [URL](#) (24 Nov. 2021)
- 川瀬成吾. 2018. ニゴイ–コウライニゴイ, p. 104. 中坊徹次 (編) 小学館の図鑑Z 日本魚類館. 小学館, 東京.
- Kitagawa, T., M. Watanabe, E. Kitagawa, M. Yoshioka, M. Kashiwagi and T. Okazaki. 2003. Phylogeography and the maternal origin of the tetraploid form of the Japanese spined loach, *Cobitis biwae*, revealed by mitochondrial DNA analysis. Ichthyological Research, 50: 318–325.
- Kocher, T. D., J. A. Conroy, K. R. McKaye and J. R. Stauffer. 1993. Similar morphologies of cichlid fish in Lakes Tanganyika and Malawi are due to convergence. Molecular Phylogenetics and Evolution, 2: 158–165.
- Kumar, S., G. Stecher, M. Li, C. Knyaz and K. Tamura. 2018. MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. Molecular Biology and Evolution, 35(6): 1547–1549. [URL](#)
- Maehata, M. 2020. Characteristics of the ichthyofauna of Lake Biwa, with special reference to its long-term changes, pp. 213–217. In Kawanabe, H., M. Nishino and M. Maehata (eds.) Lake Biwa: interactions between nature and people second edition. Springer, Switzerland.
- Meyer, A., T. D. Kocher, P. Basasibwaki and A. C. Wilson. 1990. Monophyletic origin of Lake Victoria cichlid fishes suggested by mitochondrial DNA sequences. Nature, 347: 550–553.
- Miyazaki, J. I., M. Dobashi, T. Tamura, S. Beppu, T. Sakai, M. Mihara and K. Hosoya. 2011. Parallel evolution in eight-barbel loaches of the genus *Leleia* (Balitoridae, Cypriniformes) revealed by mitochondrial and nuclear DNA phylogenies. Molecular Phylogenetics and Evolution, 60: 416–427.
- Mukai, T., K. Naruse, T. Sato, A. Shima and M. Morisawa. 1997. Multiregional introgressions inferred from the mitochondrial DNA phylogeny of a hybridizing species complex of gobiid fishes, genus *Tridentiger*. Molecular Biology and Evolution, 14: 1258–1265.
- 鈴木寿之・向井貴彦・吉郷英範・大迫尚晴・鄭 達壽. 2010. トウヨシノボリ縞鱗型の再定義と新標準和名の提唱. 大阪市立自然史博物館報, 64: 1–14. [URL](#)
- Suzuki, T., S. Kimura and K. Shibukawa. 2019. Two new lentic, dwarf species of *Rhinogobius* Gill, 1859 (Gobiidae) from Japan. Bulletin of the Kanagawa Prefectural Museum (Natural Science), 2019: 21–36. [URL](#)
- Tabata, R., R. Kakioka, K. Tominaga, T. Komiya and K. Watanabe. 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. [URL](#)
- Takahashi, S. and T. Okazaki. 2002. A new lentic form of the “yoshinobori” species complex, *Rhinogobius* spp. from Lake Biwa, Japan, compared with lake–river migrating *Rhinogobius* sp. OR. Ichthyological Research, 49: 333–339.
- Takahashi, S. and T. Okazaki. 2017. *Rhinogobius biwaensis*, a new gobiid fish of the “yoshinobori” species complex, *Rhinogobius* spp., endemic to Lake Biwa, Japan. Ichthyological Research, 64: 444–457.
- Tokui, T. and H. Kawanabe. 1984. Fishes, pp. 339–360. In Horie, S. (ed.) Lake Biwa. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Watanabe, K. 2020. Origin and evolution of fishes in Lake Biwa inferred from molecular data, pp. 219–224. In Kawanabe, H., M. Nishino and M. Maehata (eds.) Lake Biwa: interactions between nature and people second edition. Springer, Switzerland.
- Watanabe, K., S. Kawase, T. Mukai, R. Kakioka, J. Miyazaki and K. Hosoya. 2010. Population divergence of *Biwia zezera* (Cyprinidae: Gobiioninae) and the discovery of a cryptic species, based on mitochondrial and nuclear DNA sequence analysis. Zoological Science, 27: 647–655. [URL](#)
- Yamazaki, 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. Molecular Phylogenetics and Evolution, 90: 20–33. [URL](#)