

博士論文

日本列島の淡水域に生息する魚類個体群の時空間構造の分析

谷口 昇志

## 目次

1. 序論 .....	4
2. 淡水域に生息する魚類の時空間構造 .....	9
2-1. 序論 .....	9
2-2. 生物多様性の時空間構造に関する理論 .....	9
2-3. 純淡水魚の生物地理 .....	10
2-4. ニホンウナギの時空間構造 .....	17
3. ニホンウナギ来遊量の時空間変動 .....	26
3-1. 序論 .....	26
3-2. 時空間データ分析における課題 .....	26
3-3. 材料と方法 .....	35
3-3. 結果 .....	46
3-4. 考察 .....	50
4. 純淡水魚の生物地理（問題の所在） .....	53
4-1. 序論 .....	53
4-2. タカハヤの場合（先行研究の概要） .....	53
4-3. タカハヤの場合（日本列島・朝鮮半島を含む分析） .....	56
4-4. 問題はなぜ見過ごされたか（カワムツを例に） .....	62
4-5. 種内・種間置き換わり仮説 .....	67
5. 出朝鮮半島仮説の提案と検証 .....	70
5-1. 序論 .....	70
5-2. 分析した魚種の生態 .....	70
5-4. データ .....	71
5-5. 分析 .....	73
5-6. 結果 .....	75
5-7. 考察 .....	91
6. 新規手法による出朝鮮半島仮説の定量的評価 .....	100
6-1. 序論：分析手法の検討 .....	100
6-2 近似ベイズ計算 .....	101
6-3. シミュレーションのアルゴリズム .....	102
6-4. カワムツを対象としたシミュレーションの実施 .....	107
6-5. タカハヤを対象としたシミュレーションの実施 .....	111
6-6. 局所的なシミュレーションの必要性：ホトケドジョウを例に .....	114
6-7. 群集レベルでみるグローバルな侵入プロセス .....	119
7. 総合考察 .....	121



8. 摘要 .....	126
9. 謝辞 .....	129
10. 引用文献 .....	131

## 1. 序論

個体群や群集の時空間構造は、地質学的な時間軸で生じる歴史的なイベントと、主として年単位で生じる生態系の短期的な変動によって規定される (Cox et al., 2016)。前者を扱った研究は特に生物地理学と呼ばれ、ダーウィンは主著「種の起源」の中で世界各地の生物相を比較検討し、生物の分布が移住、気候変動、地形の変化などの諸要因に規定されることを記述するとともに、そうしたダイナミズムが進化論の枠組みのもと統一的に理解できることを示した (Darwin, 1859)。この発想は、塩基配列から集団の進化プロセスを推定する分子系統解析にも取り入れられ、生物系統地理学分野として成立している (Avice, 2000)。短期的な時空間の変動は、湖に生息する動物プランクトン (Carter & Schindler, 2012) から外洋の高次捕食者であるアオザメ *Isurus oxyrinchus* (Lemey et al., 2010) に至るまで、多種多様な生物で報告されている。特に、海洋環境は陸上と比較して拡散障壁が少なく、海流などによって空間構造が刻一刻と変化する傾向がある (Cox et al., 2016)。このように、生物の時空間構造を分析するには、地質学的な時間軸による検討と、短期的な環境変動を踏まえた検討という 2 つのアプローチが存在する。

本論文で主な対象とした日本列島は、北海道、本州、四国、九州の 4 島とそれに付随する島々、伊豆・小笠原諸島、南西諸島から構成され、南北に約 2600 km、全長は 3000 km を超える。日本列島周辺における生物の時空間構造を考察するうえで、日本列島の形成プロセスは議論の土台として欠くことのできない要素である。そもそも、日本列島は元々アジア大陸の東縁に位置しており、地殻変動によって大陸から分離して島嶼として成立したと考えられている。日本列島を構成する岩石のうち、日本が島弧となる以前のものは基盤岩と呼ばれるが、基盤岩の構造が日本列島とアジア大陸で連続すること、中新世や古第三系の時期の化石に共通性があることなどが、日本が元々大陸の東縁に位置していた根拠として挙げられる。基盤岩は、海洋プレートがアジア大陸の下に沈み込む際に海洋プレートの堆積物が積み重なって形成されたと考えられており、このように形成された地層群は付加体と呼ばれている。一般的に日本海側の付加体が古く、太平洋側に向かって新しい付加体となる。付加体は 3 つに大別され、最も日本海側にあり古生代末から三畳紀初期に付加した日本海側に位置するもの、ジュラ紀に付加した列島中央部を占めるもの、そして白亜紀以降に付加したものである。日本列島の付加体は、多くがジュラ紀に形成された。一方で、島弧形成以降の新しい構成物は、海成堆積物や火山噴出物などである。日本列島の平野や盆地の多くは、沈降する基盤岩の上に堆積物が分厚く積み重なって形成された (太田ほか, 2010)。

日本列島とアジア大陸が開裂し日本海形成をもたらす大陸からの分離が始まったのは、25Ma である。乙藤洋一郎らは古地磁気の方角データから日本列島形成過程を推定した。それによると、東北日本は時計回りに回転し (Otofujii et al., 1985)、西南日本は反時計回りに回転したことが示され (Otofujii & Matsuda, 1983)、一連の現象は 20 Ma から 14 Ma の期

間に生じたものであることがわかった (Baba et al., 2007)。二つの地塊に挟まれた地域はフォッサマグナと呼ばれており、14 Ma 時点では海底下にあった (図 1a)。

中新世は、23 Ma から 5.3 Ma にかけての地質時代である。日本列島が現在の位置に定置した 14 Ma より陸地であり続けた地域は、北海道中央部、北上山地、阿武隈山地、朝日・飯豊山地、関東山地、フォッサマグナ以東の大部分の山地などである。当時、こうした地域は起伏の少ないなだらかな環境であり、それ以外の地域は海面下に沈んでいたと考えられている。中新世後期 (6 Ma) 以降、日本列島の多くの地域で大規模な山地の隆起が生じるとともに、沈降する地域には分厚い堆積物が形成されることとなり、今日の日本列島が大まかに形作られた (太田ほか, 2010)。2 つの地塊は、フォッサマグナが陸化することによって一つの大きな島 (本州島) となったが、フォッサマグナの北部と南部では異なる様相を呈している。まず、フォッサマグナの北部は徐々に隆起し陸上部分が徐々に広がることで今日の地形が形成されたのに対し、フォッサマグナの南部は南方から移動してきた島が次々と衝突して今日の地形が形成された。最後の衝突は、伊豆半島が形成された 1.5 Ma のイベントである。中部地方の山地は、中新世以降に隆起したものである。飛騨山脈の隆起は 3 Ma 以降、木曾山脈と赤石山脈の隆起は更新世 (2.6-0.012 Ma) 以降である (町田ほか, 2006) (図 1b)。

西南日本弧の地殻変動はフィリピン海プレートの影響を受けており、東北日本弧の地殻変動は太平洋プレートの影響を受けている。日本列島では、太平洋プレート、フィリピン海プレートという海洋プレートの沈み込みによって海洋プレートと大陸プレートの間に海溝が形成され、大陸プレート側ではアウターリッジ、中央沈降帯、火山性内弧からなる構造を形成している。アウターリッジは海洋プレートに面した大陸プレート辺縁に形成される高まりのことで、北上山地、阿武隈山地、四国山地などがこれに該当する (米倉ほか, 2001)。西南日本では、フィリピン海プレートの沈み込む方向が変わったことにより現在の伊勢湾付近から琵琶湖、瀬戸内海にかけて中央沈降帯が出現し、いくつかの湖が形成された。まず、6.5 Ma に東海地方に東海湖が出現した。東海湖は水深の深い湖というよりは、広大な氾濫原の広がる湿地帯のような環境だったらしい。その後、古琵琶湖 (5 Ma)、古大阪湖 (3 Ma) が出現した (太田ほか, 2004)。東海湖は 1 Ma に消滅し、古琵琶湖は 1.4 Ma で消滅した (琵琶湖自然史研究会, 1994)。古大阪湖については、1 Ma に紀伊水道が形成されて以降海水が流入することとなり、今日における瀬戸内海東部に位置している (太田ほか, 2004)。現在の琵琶湖は 1 Ma に出現し、その安定した湖沼環境は多くの固有淡水魚を育んだ (Tabata et al., 2016)。

過去の気候変動もまた、日本列島の生物相を議論するうえで重要な要因である。白亜紀から中新世初期にかけて、地球上の多くは現在よりも高温多湿な気候が占めていた (高橋 & 小泉, 2008)。特に始新世は北極や南極が森林におおわれた時期すらあり、日本においても温暖湿潤な環境が広がっていた。日本列島に残る石炭は当時の活発な植物生産に由来するところが大きいという。17 Ma にはインド洋と西太平洋が分断されたことで黒潮が形成

され、熱帯域の生物群集が黒潮に乗って日本近海へ分布を広げることとなった。八尾一門ノ沢動物群と呼ばれる熱帯域の海洋の底生生物群集が 16 Ma 前後の地層から得られており、日本列島が熱帯化したことを示すものとして「熱帯海中事件」と呼ばれている（小笠原 & 植村, 2006）。ところが、大陸移動によって中新世中期ごろから地球規模での熱の循環に変化が生じ、寒冷化が始まることとなる。特に、2.7 Ma ごろから顕著になった氷期・間氷期のサイクルは今日の生物相に大きな影響を与えている。氷期・間氷期のサイクルはパナマ地峡の形成などグローバルな地殻変動により生じたと考えられており、当初は 4 万 1000 年周期のサイクルが卓越していたが、0.6 Ma 以降は 10 万年周期のサイクルが卓越している（北村, 2010）。こうしたサイクルは、地球の自転・公転を規定する地球軌道パラメータの変動によって少なくとも部分的に規定されている。地球軌道パラメータが周期的に変動することで、地球が受け取る日射量の地域・季節配分が周期的に変動する現象はミランコビッチ・サイクルとよばれ、これによって更新世の環境は一定の振れ幅を安定して保ちつつも周期的に変動し続けることとなった。氷期・間氷期のサイクルがもたらしたのは氷床の拡大と縮小である。北米や北ヨーロッパなどには氷期に大規模な氷床が形成されたことが知られており、氷期の海面低下と間氷期の海面上昇がもたらされることとなった。一方、日本列島や東アジアでは氷期であっても大規模な氷床は形成されず、寒冷化の度合いもヨーロッパと比べると穏やかであったという（高橋・小泉, 2008）。

最終氷期は 11 万 6000 年前から 1 万 1700 年前にかけての期間である。この時期、ヨーロッパのほとんどの地域は寒さの非常に厳しい環境となり、多くの植物は地中海沿岸のレフュージアに生き残ることとなった（Médail & Diadema, 2009）。北米の動物でも同様に、氷期はレフュージアに生き残り、氷床の後退と共に分布を拡大させ今日の動物相が形成された（Shafer et al., 2010）。日本の年平均気温は現在より 5~8 °C ほど低かった。これは、現在札幌で観測される気候が、最終氷期の東京近辺に広がっていたことを意味している。この間、海水面は現在より 125 m ほど下がり、関東地方から九州にかけては冷温帯落葉樹林が優占し、東北地方から中部地方山岳地域には亜寒帯針葉樹林が優占する気候であったという（北村, 2010; 門田, 2006）。その後最終氷期が終わり現在は間氷期のただなかにあるが、こうした氷期と間氷期のサイクルが繰り返されたことが生物相を理解する上で重要である。

今日の日本列島は、大部分は温帯湿潤気候であるが、南西諸島には熱帯気候が分布し北海道は冷帯に含まれる。日本列島を含む東アジアはモンスーン地域である。一般にモンスーン地域とは異なる季節に相反する向きへ季節風が吹く地域を指し、日本列島では夏に海洋からの南風が、冬に大陸からの北風が吹く（高橋 & 小泉, 2008）。日本列島は太平洋に張り出す高気圧の辺縁に位置していることから、低気圧が頻繁に通過する特徴があり、夏に乾燥して植物の生育が阻害されるようなことは少ない。年降水量は北が少なく南が多い傾向にある（太田ほか, 2010）。

本論文は、日本列島の形成史や物理的な環境要因を背景に、そこに生息する魚類個体群の時空間構造の長期的・短期的変動を規定する要因を明らかにすることを目的とした。時

間的・空間的に様々なスケールで展開する魚類個体群の構造に焦点を当て、日本列島に生息する純淡水魚とニホンウナギ *Anguilla japonica* を議論の対象とする。第 2 章では、本論文と関連する生物多様性・生物地理に関するトピックを概説する。生物多様性の時空間構造に関する諸理論を紹介し、日本列島に分布する純淡水魚の遺伝的空間構造に関する先行研究について議論する。また、ニホンウナギについては生態や資源量に関する基本事項について触れる。

第 3 章では、ニホンウナギの短期的な時空間動態について分析する。ニホンウナギ仔魚の来遊量の時空間変動がどのような環境要因によって影響されるか、データ分析手法の開発を通じて検討する。

第 4 章から第 6 章では、日本列島に分布する純淡水魚の生物地理・遺伝的空間構造について議論する。第 4 章ではまず、これまでの研究で見過ごされてきた空間構造について指摘し、それを矛盾なく説明する仮説として「置き換わり」プロセスを導入する。第 5 章では日本列島・朝鮮半島間の遺伝的交流と置き換わりという観点から「出朝鮮半島」仮説を定式化し、既存の分子系統解析手法を用いその妥当性を議論する。第 6 章では、筆者が新たに開発したシミュレーションを用いて置き換わりの効果を定量的に評価するとともに、遺伝的空間構造の理解をさらに深めるための検討課題を、主に分析手法の面から議論する。

第 7 章では、一連の研究をもとに総合的な考察を行う。

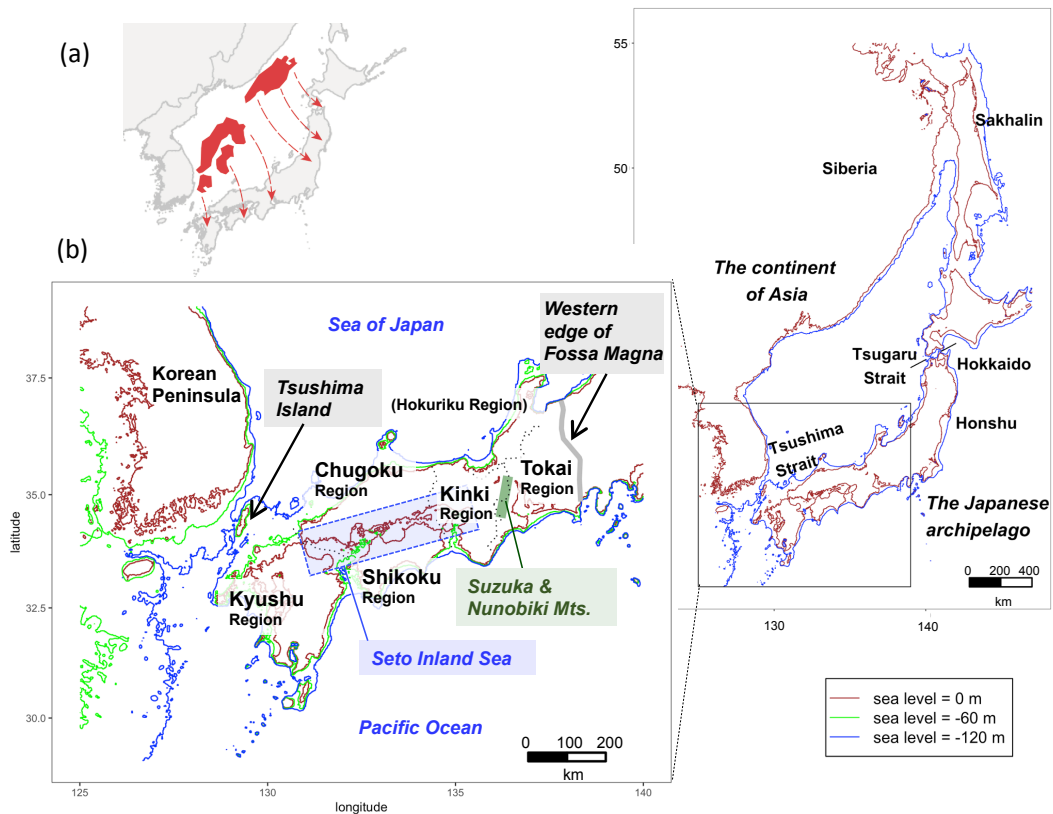


図 1 日本列島の形成過程と現在の地形。

(a) 日本列島はアジア大陸の東縁に位置していた。今日の東北日本に当たる地塊は反時計回りに、西南日本に当たる地塊は時計回りに回転し、現在の位置に収まった。(b) 研究対象とした日本列島の地図。今日の海岸線と氷期の海岸線に相当する水深 120 m の等深線、さらに水深 60 m の等深線を図示した。瀬戸内海は九州・四国・中国・近畿地方に囲まれ、平均水深 38 m の比較的浅い海域である。

## 2. 淡水域に生息する魚類の時空間構造

### 2-1. 序論

淡水域に生息する魚類は「淡水魚」と称されることが多い。その生活環から、一生を淡水域で過ごす純淡水魚、生活環の特定の時期に規則的に淡水と海水を行き来する通し回遊魚、元来は海水魚だが汽水域で生活したり一時的に淡水域に侵入する周縁性淡水魚に大別される。純淡水魚はさらに、塩分耐性のない一次的淡水魚、塩分耐性をもつ二次的淡水魚、そして陸封性淡水魚に区別することができる。多くのコイ科魚類は一次的淡水魚である。通し回遊魚は、淡水生活や回遊の特性に基づき、降河回遊魚、遡河回遊魚、両側回遊魚に三分される。降河回遊魚とは、生活環の多くを淡水生活が占め産卵のために降河回遊する魚種を指し、代表的なものに二ホンウナギがある。一方の遡河回遊魚はサケのように産卵のために海水から淡水に侵入する魚種をさし、両側回遊魚は仔魚期などに海水生活を送るアユなどの淡水魚が当てはまる(岩井, 2005; 後藤, 1985)。

日本列島には、約 100 種の純淡水魚が生息し、通し回遊魚や周縁性淡水魚などを含めると、淡水魚の種数は 300 にのぼる。塩分耐性のない純淡水魚については、水系間の移動は稀なイベントであるとされ、純淡水魚の遺伝的空間構造は地質学的なイベントの影響を強く受けている(Watanabe et al., 2017; 岩井, 2005)。そのため、純淡水魚の時空間構造を分析することで、生物地理において意義ある知見が得られると期待される。本章では、様々なスケールで展開する淡水魚の時空間構造を考察するにあたり、生物の時空間構造に関する諸理論を概観するとともに、日本列島周辺に生息する純淡水魚の生物地理と、降河性回遊魚である二ホンウナギの長期的・短期的な時空間構造について先行研究を紹介する。

### 2-2. 生物多様性の時空間構造に関する理論

生物多様性がどのような原理で構成されているのか、という問いは、時空間構造をめぐる議論の中で中心的なトピックである。本論文では個体群の時空間構造について扱うが、生物多様性という点では、種を基本単位とした生物群集を対象に議論されることも多い。現に、生物多様性や空間的な分布に関する理論は生物群集の分野で発展してきた。例えば、MacArthur & Wilson (1963) によって提唱された島嶼生物地理学の理論は、群集の生物多様性に関する基本的なアイデアを提供する。この理論の特徴は、海洋島の生物種数が大陸からの移入率と島での絶滅率によって規定されるとする点にあり、移入率は大陸との距離によって、絶滅率は島の大きさによって左右される。島嶼生物地理学の理論を発展させた Hubbell (1997; 2001) は、生物多様性学と生物地理学の統一中立理論を提唱した。この理論では、出生率、死亡率、移入率、種分化率が生物種に拘わらず全ての個体で一定であると考え、そして、それらのイベントが確率的に発生すると仮定すると、生物群集を構成する種の相対種個体数(種の希少性や優占度)を感度良く説明できると主張する。こうした生物群集における確率的な現象を、Hubbell は生態的浮動と呼称した。これに対しニッチ構築の理論は、資源をめぐる種間競争と種間のニッチの差異こそが群集構造を規定すると主

張する。この理論は、Diamond (1975) がニューギニアでの鳥類群集の研究を通じて提唱した。様々な調査地の種構成を分析した結果、ニッチを共有する種間で競争排除しあう一方、ニッチを共有しない種間では同所的に生息する傾向を見出したのである。Rosindell et al. (2011) は生態的浮動とニッチ構築という相反する理論を統合し、生物多様性の原理をより包括的に理解する必要性を指摘した。

種内レベル、ないし近縁種間レベルの遺伝的な系統関係に注目し、その地理的分布が形成される過程と原理を探究する学問は生物系統地理学と呼ばれる (Avice, 2000)。Ronquist & Sanmartín (2011) は、生物系統地理の形成過程を規定する要因として、4 種類のモデルを挙げた。一つ目の拡散モデル (diffusion model) は、空間的に連続して広がる生息域を想定し、個体間の遺伝的な近さや遠さが個体間の地理的な距離に影響されると考える。島モデル (island model)、階層的分岐モデル (hierarchical vicariance model)、網状モデル (reticulate model) は生息域が離散的な複数の局所生息地で構成されるときモデルである。島モデルでは、局所生息地間の生物の移動について考えるモデルであり、階層的分岐モデルは連続的な生息域に分散障壁が出現し、局所生息地に分断されてゆくモデルである。網状モデルは、分散障壁の出現による分断化だけでなく、障壁が消失し局所生息地同士が融合するプロセスも扱う。

種内・種間の相互作用が生物地理に与える影響は様々なものが指摘されるが (Pearson & Dawson, 2003; Waters, 2011; Wisz et al., 2013)、互いに排除しあう生物種間の相互作用で分布が形成されるプロセスは生物地理において重要な要素であると指摘されている (Gutiérrez et al., 2014; Yackulic, 2017)。これは、競争排除、すなわち生態的に類似のニッチを占める複数の系統は共存できない現象の一形態といえる。一方で、生物系統地理学の研究では、競争排除、特に種内の競争排除についてはほとんど扱われてこなかった。Waters (2011) は、種間の競争排除が生物の分布に与え得る影響について指摘し、生物系統地理学的分析の中で明示的に組み込む必要性を強調するとともに、そうした現象が種内レベルでも生じる可能性について言及した。Waters et al. (2013) は一連の議論を発展させ、既に個体群が定着した地域では競争排除の原理で新しい系統の侵入が阻害されると指摘し、こうした現象を”founder takes all” (創始者が全てを得る) と呼称している。

### 2-3. 純淡水魚の生物地理

生物地理学的研究において、様々な地域を生物相に基づいて階層的に区分した生物地理区という枠組みが重要である (Morrone, 2018)。生物地理区は生物地理における基本的な単位であり、過去の地質学的・生物学的な影響によって形成されたと考えられる。19 世紀から 20 世紀前半の地理学者でありダーウィンと共に進化論を提唱したウォレスは、動物の分布パターンに基づいて六大動物地理区を設定した。ヨーロッパ・アジアを中心とする旧北区、インドやインドシナなど高温・多湿を特徴とする東洋区、サハラ砂漠以南のエチオピア区、新北区 (北米)、新熱帯区 (中央アメリカ・南米)、オーストラリア区である。その



後ウォレスの六大動物地理区は見直され、今日ではニュージーランドとマダガスカルは独立した別個の生物地理区とみなされている。ウォレスは生物地理区という観点を導入することで、様々な生物の分布の共通性と異質性を見出し、進化論の考察を深めようとしたのである（野尻, 2009）。日本列島は旧北区と東洋区で構成され、トカラ列島に存在するその境界は渡瀬線と呼ばれる（Motokawa, 2017）。生物地理区への関心は一時期低下していたが近年再注目されつつあり（Morrone, 2018）、クラスタリング（Daru et al., 2016）、ネットワーク分析（Carstensen & Olesen, 2009; Vilhena & Antonelli, 2015）などの新しい手法を取り入れ、様々な生物種の分布データから生物地理区を検出する研究が勃興している。

日本に分布する淡水魚の生物地理研究もまた、生物地理区をいかに設定するかという古典的な議論が出発点となった。青柳（1957）は、日本と大陸における淡水魚の分布パターンの共通性と異質性に注目して極東地域を 5 つの地理区に区分し、淡水魚類地理を網羅的に記述した。それによると、日本列島の淡水魚類は中国大陸（長江以北）から朝鮮半島経由で侵入した魚種、千島列島経由で北大西洋方面から侵入した魚種、シベリアから侵入した魚種、そして日本に元々いた魚種から構成されるという。青柳の研究は、プレートテクトニクスの知見が反映されていない、DNA 塩基配列の情報が活用されていないという問題点を含むものの、淡水魚類相全体の形成過程を記述したという点で先駆的な研究であった。一方で渡辺（2010）は、青柳の総説が「種分化の中心地」から「生物相を一方的に吸い込むばかりの空白地帯」への拡散という枠組みを採用している点を批判している。具体的には、(1) ある個体群が日本に侵入した際、近縁の個体群がすでに日本列島に存在した可能性 (2) 日本から大陸へと逆向きに侵入した可能性 (3) 日本海開裂以前、日本列島はそもそも大陸の一部であったことが考慮されていない といった問題点を指摘している。

Abell et al. (2008) は全世界の淡水魚の分布データを元に、淡水魚の生物地理区を世界規模で構築した。地域によって採用された手法は異なるが、本研究で筆者が扱う東アジアでの区分は、主要な水系の情報を足掛かりに伝統的に知られる分布パターンの情報などから判断している。これによると、日本列島は「本州・四国・九州」「琵琶湖」「沿海州・サハリン・北海道」という 3 つの生物地理区に区分される。

Watanabe (2012) は *parsimony analysis of endemism* (PAE) と呼ばれる手法を用い、琉球列島を除く日本列島に分布する純淡水魚の分布情報から生物地理区を検出した。この分析の結果、北海道の魚類相は本州・四国・九州と大きく異なり、さらにフォッサマグナが種構成の大きな境界となっていることが示された。また、フォッサマグナ以西の領域では、琵琶湖周辺と九州北部が生物多様性の中心となっていることが確認された。

では、こうした日本産淡水魚の生物地理的な構造をより詳細に把握し、空間構造に影響を与えた要因を検出するにはどのようなアプローチが必要なのだろうか。一つの有効な方法は、DNA マーカーを利用した系統地理学的研究を行うことである。ここでは、分子系統樹を推定し「クレード」と呼ばれる単系統の集団を検出することが重要なトピックとなる。系統地理学的研究により、淡水魚の分布形成過程を規定する要因とその影響に関する知見

が蓄積されてきた。中でも、日本と同様に氷床形成の影響が少なく、最終氷期を超えて生物地理を長期的にトレースできるニュージーランドでの研究は興味深い。ニュージーランドに生息する *Galaxias* 属の淡水魚に注目した Waters et al. (2020) の総説は、河川争奪と呼ばれる現象が、ニュージーランドにおける淡水魚の生物地理に大きな影響を与えていることを概説している。河川争奪とは、ある水系の上流部が別の水系に組み入れられる現象で、日本でも確認されているが、ニュージーランドでは各地で生じた河川争奪の年代が詳細に調査されている。同総説によると、河川争奪は古いもので 0.3~0.5 Ma ごろ、新しいもので最終氷期極大期 (LGM) ごろに生じており、空間的には数キロから数十キロのスケールとなっている。河川争奪によって生じる影響の一つは、生息地の分断化である。従来一つの水系として連続的な生息環境だったところが、河川争奪によって上流部が別水系に組み入れられ、上流部とそれ以外とで地理的隔離が生じる。こうした地理的隔離によって *Galaxias* 属の種分化および種内の系統分化が進んだという。二つ目の影響は、争奪先の水系において、同一水系内であるにもかかわらず遺伝的に異質の集団が局所的に分布する空間構造が生じることである (図 2)。これは元々、独立した水系間で遺伝的な分化がすすんだ状況で河川争奪が生じることで発生する現象である。ある水系の一部が別の水系に組み入れられた場合、前者に分布していた系統が後者の水系に生息することとなる。後者には既に在来の系統が広範に分布している。そのため、河川争奪が発生した箇所周辺に、水系の大部分に生息する系統とは遺伝的に異質で、むしろ隣接する河川の個体と遺伝的に近縁な系統が分布することとなる。こうした水系の再編成によって生じる空間構造は、種間レベルだけでなく種内レベルでも報告されている。ここで注目すべきは、過去の地形変化によって生じた水系内の遺伝的空間構造が、水系内の個体分散に大きく影響されることなく、長期にわたって保存されている点にある。Waters et al. (2020) は、水系内の局所的な分散障壁だけでなく、系統間の相互作用 (競争排除や founder takes all プロセスなど) を考慮に入れる必要性を強調する。

日本産淡水魚の系統地理研究においても、日本列島内の地域レベルの地形変化と生物地理との関連が主要なトピックとなってきた。例えば、Watanabe (2012) はフォッサマグナが種構成の大きな境界となっている背景として、中部地方において中新世後期から始まった隆起で飛騨山脈などの山地が形成されたことで生息地の分断が生じ、フォッサマグナを挟んで淡水魚類相の相違がもたらされたと推論している。Watanabe et al. (2017) はこの推論と合致する系統地理の例として、フォッサマグナ以東に分布するシナイモツゴ *Pseudorasbora pumila* と関東以西に分布するモツゴ *Pseudorasbora pugnax* の関係、フォッサマグナ以東に分布するゼニタナゴ *Acheilognathus typus* と東海・近畿・北陸地方に分布するイタセンパラ *Acheilognathus longipinnis* の関係などを示している。タナゴの一種であるタビラ *Acheilognathus tabira* やホトケドジョウ *Lefua echigonia* のように系統地理パターンとフォッサマグナの対応が部分的にしか一致しない生物群も存在するものの、フォッサマグナを挟んだ系統の分岐が深いことから、フォッサマグナが隆起し個体群の分断

が生じたことは本質的なイベントであると結論づけている。同様に、更新世前期に隆起した鈴鹿山脈も東海地方・近畿地方間の分散障壁として極めて重要な役割を果たし、多くの魚種で遺伝的分岐を引き起こしたと Watanabe et al. (2017) は考察する。例えば、本州・四国・九州のほぼ全域と朝鮮半島にかけて分布するヤリタナゴ *Tanakia lanceolata* では、東海地方の個体群と近畿・瀬戸内の個体群との間に大きな遺伝的分化があり、その分岐年代と鈴鹿山脈の形成時期が一致するとしている (Tominaga et al., 2020)。

日本産淡水魚の系統地理を考察するうえで、水系の歴史や位置関係も重要なトピックである。中でも、琵琶湖・淀川水系は豊かな淡水魚類相で知られ、PAE による分析でも種多様性の中心として検出された。琵琶湖の固有種および準固有種は 16 種を数え、コイ科ではゲンゴロウブナ *Carassius cuvieri*、ハス *Opsariichthys uncirostris*、ホンモロコ *Gnathopogon caeruleus* などがある。琵琶湖は、淡水魚類が様々な湖沼環境に適応進化することで固有種が生まれ、また生物多様性のレフュージアとしての機能も果たしてきた可能性が示唆されている (Tabata et al., 2016)。例えば、ハゼ科の一種で琵琶湖固有種のイサザ *Gymnogobius isaza* は琵琶湖の沖合環境に適応した生態を有しており、日中は水深の深いところに分布し、夜間は表層まで鉛直移動し採餌する。イサザの共通祖先は今日の琵琶湖環境が形成される 0.4Ma 以前に遡り、何らかの要因で分化した 2 つのクレードが 2 次接触して今日のイサザ個体群が形成されたと推測されているが、未解明の点も多い (Tabata & Watanabe, 2013)。近畿・中国・四国・九州の 4 地方に周囲を囲まれた瀬戸内海は水深が浅いため、氷期には海面よりも高く東西 2 つの古水系が形成されていたと考えられている。今日の備後灘付近を境に、西の豊後水道へと流れる水系と東の紀伊水道へ流れる水系があったとされ、これらは琵琶湖・淀川水系を含む瀬戸内流入河川をつなぎ大水系を形成した。ただし、瀬戸内海の 2 つの古河川の位置関係がクレードの広がり直接的に反映した系統地理はドンコ *Odontobutis obscura* を除き報告されていないようで、多くの場合瀬戸内海周辺に遺伝的に近い個体が広範に分布する (Watanabe et al., 2017)。河川争奪の影響についてはあまり調べられていないが、例えばヤリタナゴやカマツカ *Pseudogobio esocinus* では、瀬戸内流入河川の系統が日本海に流入する江の川でも確認されており、河川争奪によって江の川へ侵入した可能性が示唆されている (Tominaga et al., 2016, 2020)。

このように、日本産淡水魚の系統地理は列島内の地形変化とそれに伴う分岐、拡散という観点から分析が進められた。一方、こうした分析の多くは日本国内のデータにとどまっており、大陸産の近縁個体群を含めたレポートは殆ど出ていないのが現状である。カマツカは北海道を除く日本列島の広範囲に分布し、大陸を含めた系統地理がレポートとして報告された数少ない事例の一つである。カマツカには、フォッサマグナ以西に広く分布するクレード、フォッサマグナ以東に広く分布するクレード、そして瀬戸内・東海地方に分布するクレードの 3 つに大別され、フォッサマグナがクレードの分布境界に位置していた。各クレードは複数のサブクレードから構成され、サブクレードの分布は、鈴鹿山脈による系統的分岐や瀬戸内海の古水系を通じた拡散などを反映していると考えられている。加え

て、大陸産の個体を含めた分子系統解析の結果、古くから日本列島に分布していたクレードと、新たに大陸の個体群から分岐して日本に広がったクレードに分類できることがわかった (Tominaga et al., 2016)。陸橋を通じた大陸からの侵入の影響は古くより指摘されており、淡水魚の系統地理について考察するうえで、日本列島内の地形の変化だけでなく大陸との関係を踏まえて分析する必要性が改めてうかがえる。カマツカの場合、西日本に分布する 2 つのクレードは同所的に分布することから、別種として扱うべきだと Tominaga et al. は主張する。Watanabe et al. (2017) は、古い系統が分布するところに新しい系統が拡散し、層状に積み重なるようにして分布が形成される過程を”multi-layered formation”と呼び、日本の淡水魚類相形成において何らかの役割を果たしたと推測している。

朝鮮半島における淡水魚の生物地理に関しては、日本語では田 (1987) の総説が参照できる。それによると、最大の特徴は朝鮮半島東部に分水嶺として連なる太白山脈の存在で、太白山脈を境に日本海側（嶺東）に流れる河川は短く急な河川が多く純淡水魚が少ない一方、黄海側（嶺西）は傾斜が緩やかで長い河川が多く、コイ目を中心に純淡水魚の種数が多い。朝鮮半島の地質は日本と大きく異なり、古生代以前に形成された地塊が多くを占めている。嶺西側の河川は河口から山地中腹に至るまで傾斜が極めて緩やかで、形成年代の古い丘陵地を縫うように流れる特徴がある (金, 1990)。黄海に注ぐ代表的な河川としては、半島の中央部を流れソウルを經由し黄海へと注ぐ漢江、その南を流れる錦江、栄山江などがあり、対馬海峡へと注ぐ河川にはソムジン江と洛東江がある (図 3)。これらはいずれも嶺西側の河川であり、氷期に黄海が陸化したとき大規模な古水系が誕生し、それを介し中国大陸をも含めた地域間の交流があったと田は推測している。

よりグローバル・長期的な議論を転じると、プレートの移動に伴う陸地の分裂や衝突、海底の大規模な隆起といったイベントが淡水魚の分布パターンに大きな影響を及ぼしていると考えられる。例えば、ウナギ属の種分化と放散プロセスにおいて、テーチス海の形成とその後の大陸移動が大きな影響を与えたという仮説が提唱された (Tesch, 2003)。日本列島もまた、元来大陸の一部の地塊が切り出されて形成された経緯がある。そうした大陸からの分離といったより大きなイベントの影響については未解明の部分が多い。

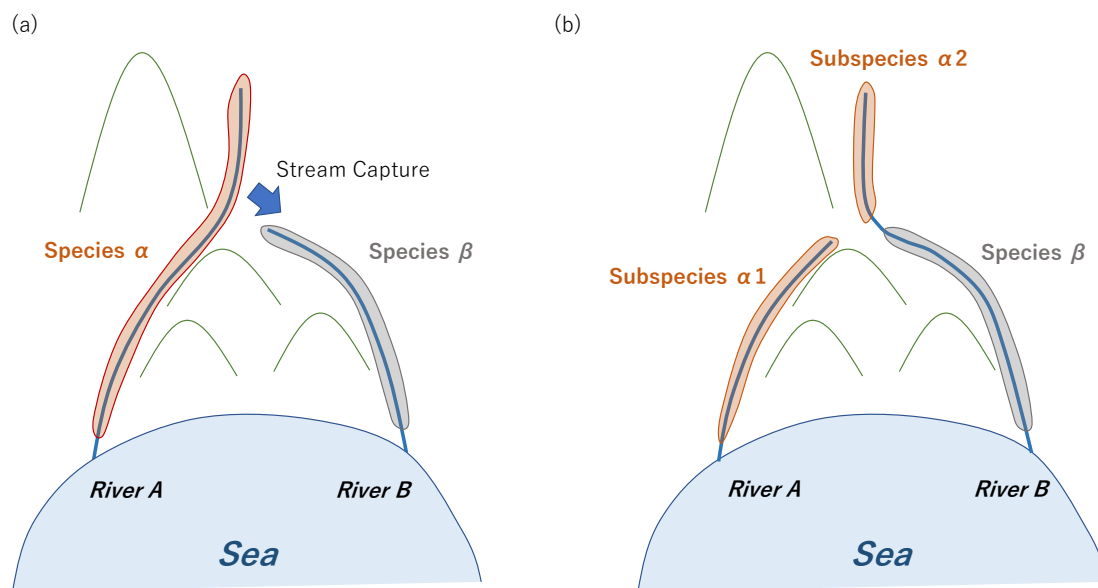


図 2 河川争奪のプロセスと淡水魚の分布への影響

River A の上流域が River B に争奪されるプロセスと、それによる遺伝的空間構造の変化を図示した。(a) River A には種  $\alpha$  が、River B には種  $\beta$  が分布しているとする。River B による土地の侵食が River A よりも早いと、River A の上流域は River B につながり、River A の下流域と切り離される。これが河川争奪である。(b) River A に連続的に分布していた種  $\alpha$  は生息地を分断され、亜種  $\alpha 1$  と亜種  $\alpha 2$  に分化する。River B においては、もともと種  $\beta$  が生息していた下流域には種  $\beta$  がそのまま分布し、もともと種  $\alpha$  が分布していた上流域には亜種  $\alpha 1$  が分布する。このように、河川争奪前に生じた河川間の空間構造が、河川争奪後も同一水系内に引き継がれる。

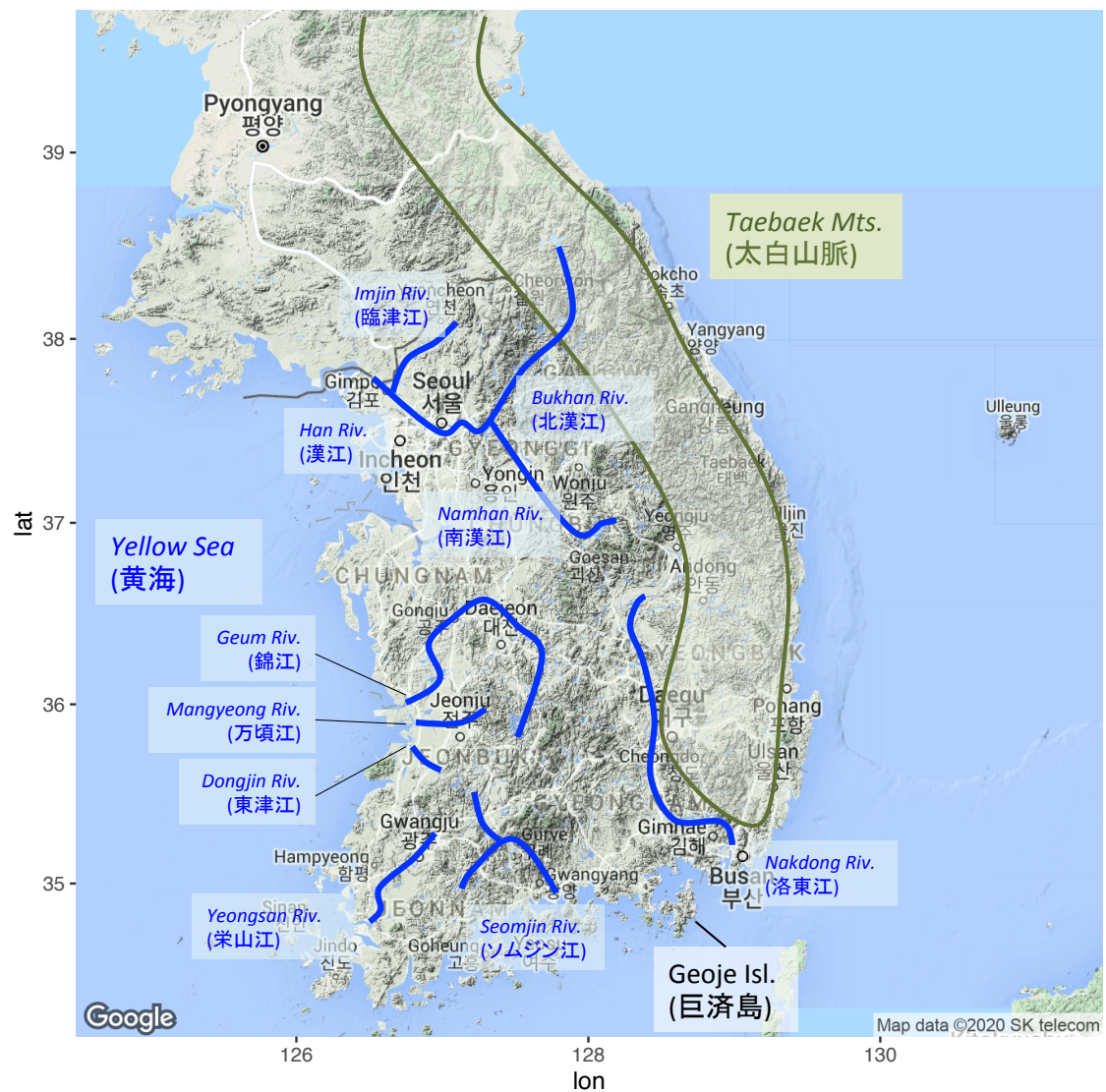


図 3 朝鮮半島の主要な河川と山脈。

漢江、錦江、榮山江、洛東江は主要な 4 大河川であり、最長の長さを有するのは朝鮮半島中部を流れる漢江である。太白山脈は朝鮮半島東部を南北に貫き、太白山脈から日本海へ流れる嶺東側の河川は距離が短く傾斜が急峻である。朝鮮半島での採集地は、4 大河川に加えソムジン江、万頃江、東津江、臨津江、さらに嶺東側の河川を含む。作図にあたり R の ggmap パッケージ (Kahle & Wickham, 2013) を使用した。

## 2-4. ニホンウナギの時空間構造

### 2-4-1. ニホンウナギの生態と進化

ニホンウナギはウナギ属の一種で、日本列島、朝鮮半島、中国、台湾を中心に東アジアに分布する降河回遊魚である。産卵場はグアムに近い西マリアナ弧であると推定されており、大規模な産卵回遊をすることが特徴である。Tsukamoto et al. (2011) が実施した卵、幼生、および親ウナギ個体のサンプリング研究によると、産卵期は夏季であり、新月の 3.5 日前に産卵する。広大な海洋の中で、産卵場は塩分フロントと西マリアナ弧の位置によって決まる。そもそも産卵場周辺では、緯度が低い地域で降雨量が多い一方、緯度が高い地域では降雨量が少ない傾向がある。そのため、緯度が低い地域は高い地域と比べ、海水中の塩分が低い。塩分の低い海水と高い海水の境界を塩分フロントといい、塩分フロントは東西方向にのびている (Kimura et al., 1994)。一方、西マリアナ弧は南北に連なっている。産卵場は、東西方向の塩分フロントと南北方向の西マリアナ弧の交差する場所によって決まり、塩分フロントの南、西マリアナ弧の西の地点で産卵する (図 4)。

ウナギ属は熱帯地方を中心に、世界各地の海洋に分布している。ニホンウナギの回遊は、ウナギ属の魚種の中でも大規模な部類とされる。ミトコンドリア DNA による分岐年代推定によるとウナギ属の種分化は 2 千万年前から始まったとみられるが、ウナギ属の化石はそれより古い白亜紀や始新世のものが見つかっており、未解明の部分が多い (Minegishi et al., 2005)。ウナギ属の魚種のうち、オセアニアを除いたインド・太平洋に生息するグループは単系統を形成することがわかっており、ニホンウナギはその中で最も古くに種分化した魚種である。Arai (2014) はウナギ属の祖先は熱帯地方の淡水域に生息し、生育場にほど近い海洋 (回遊距離は 100km 未満) で産卵する降河回遊の習性を有していたと推測している。その上で、元々産卵時期は通年であったが、産卵場と生育場の距離が遠くなったことで、今日のニホンウナギは産卵時期が限定される生活史となり、また長距離の産卵回遊に適した成熟プロセスを有することとなったと考察した。

ウナギ个体群の歴史や生態を吟味するうえで、集団構造の分析は極めて有意義である。東アフリカから南太平洋にかけて広大な分布域をもつオオウナギ *Anguilla marmorata* は遺伝的に分化した複数の地域个体群が存在している。オオウナギに関しては地域个体群ごとに産卵場があると想定されており、祖先集団が各海域に広がり遺伝的に分化したことで現在の集団構造が形成されたと推測される (Donovan et al., 2012; Ishikawa et al., 2004)。一方、ニホンウナギについては遺伝的集団構造の有無に関して様々な議論があり、資源管理の単位を設定するために考慮すべき課題と位置付けられている (箱山ほか, 2020)。過去には、マイクロサテライトのデータを根拠にニホンウナギが高緯度集団と低緯度集団に分化しているという研究 (Tseng et al., 2006) もあったものの、ミトコンドリア DNA 塩基配列を利用した Sang et al. (1994) や Ishikawa et al. (2001) による研究や、RAD-seq データを利用した Gong et al. (2019) による研究は、ニホンウナギの生息地や来遊年に起因する遺伝的な差異は確認できなかったと結論付けている。リシーケンスを利用した研究 (Igarashi et

al., 2018) は、球磨川河口から得られた集団が他の地域個体と遺伝的に分化していることを示しており、二ホンウナギが単一の任意交配集団であるか否かについてはなお議論がある。

産卵場で孵化した二ホンウナギ仔魚はレプトセファルスと呼ばれ、扁平で透明な形状をしている。産卵場周辺では、東から西へ北赤道海流が流れており、レプトセファルスは北赤道海流によってフィリピン沖へ輸送されると考えられている。北赤道海流は、フィリピン沖の地点 (bifurcation point) で北進する黒潮と南進するミンダナオ海流とに分かれる。二ホンウナギは、フィリピン沖で黒潮に乗り換え東アジアの生育場へと輸送される。レプトセファルスは、台湾付近の黒潮の中でシラスウナギへと変態する (Otake et al., 2006)。二ホンウナギが生育場へ来遊する時期は、地域によって違いがあるものの基本的に冬季である。生育場近海に来遊したシラスウナギは淡水域および沿岸域の生育場へと分散し、成長とともに徐々に体の色素が発達して黒化する (松井, 1792; 箱山ほか, 2020)。

#### 2-4-2. 二ホンウナギ来遊量の時空間変動

二ホンウナギ来遊量の時空間変動には、数十年規模のトレンド、数年規模の短期的な変動、そして来遊シーズン内的変動の 3 つがある。本論文では数年規模の短期的な変動に絞って統計的な分析を行ったが、まずはこれら 3 つについて概説する。

##### 数十年規模のトレンド

数十年規模のトレンドに関しては、二ホンウナギの生態・漁業・資源動向について概説した箱山ほか (2020) を引用しつつ議論を行う。そもそも、二ホンウナギ来遊量の長期的なトレンドに関し、黄ウナギ漁獲量と合わせ資源動向を分析した研究は現状 Tanaka (2014) を除いて存在しない。Tanaka は 1990 年以降 1 歳以上の資源量が増加したと結論付けているが、漁獲量の減少トレンドとは明らかに異なる主張となっている。この結論をめぐっては、大規模なアンケート調査では大部分の漁業者が二ホンウナギ資源は減少していると回答しているなど漁業現場の実感と乖離があることや人為的な放流の影響が考慮されていないといった観点から、疑義が呈されている (Kaifu, 2019)。二ホンウナギは国際的な地域漁業管理機関などでの資源評価は行われていないものの、資源量の減少への危惧から国際自然保護連合が絶滅危惧 IB 類としてレッドリストに記載されている (Jacoby & Gollock, 2014)。二ホンウナギ来遊量・資源量の長期的なトレンドを把握するうえで、重要な指標となるのが天然成魚漁獲量とシラスウナギ採捕量である。日本における二ホンウナギ漁業の歴史は近世以前に遡るが、日本政府の公式統計では 1894 年 (明治時代) 以降の漁獲が報告されている。第二次世界大戦以前 (1915 年から 1943 年) の漁獲量は 3000~4000 トンで安定した水準にあったが、第二次世界大戦前後で漁獲量は落ち込んだ。1960 年代に 3000 トン台に回復したものの 1970 年台以降減少し、2015 年には 100 トンを割り込んだ (図 5)。

現在、市場に流通するうなぎの大部分は養殖生産によるものである。日本でのウナギ養殖は 1879 年に始まり、1920 年代に大量生産の技術が確立した。1980 年代には 4 万トン近



い養殖生産量があったが、2000 年以降は 2 万トン前後で推移している（図 6）。ウナギ養殖の種苗であるシラスウナギは、日本国内で採捕されるほか、海外から輸入されるものも国内の養殖業者に池入れされる。日本国内のシラスウナギ採捕は、都道府県知事の特別採捕許可のもと行われ、採捕期間は基本的に 12 月から 4 月にかけての時期である。国内の種苗採捕量は 1966 年以前は 100 トンを超えていたが、1990 年には初めて 20 トンを下回り、2019 年にはこれまでで最も少ない 3.7 トンを記録した（図 7）。このように、成魚の漁獲量、シラスウナギの採捕量はともに減少しており、資源量そのものも減少基調にあると推測されている。二ホンウナギ資源の持続的な利活用のため、日本、中国、韓国、チャイニーズ・タイペイの 4 者間で「ウナギの国際的資源保護・管理に係る非公式協議」が行われており、日本の池入れ数量の上限は 21.7 トンと定められている。



図 4 ニホンウナギの産卵回遊と来遊プロセス。

ニホンウナギは西マリアナ弧周辺で産卵し、孵化した仔魚は北赤道海流によってフィリピン沖へと輸送される。ここから、北上する黒潮へと乗り換え、台湾や日本列島など生育場へ輸送される。

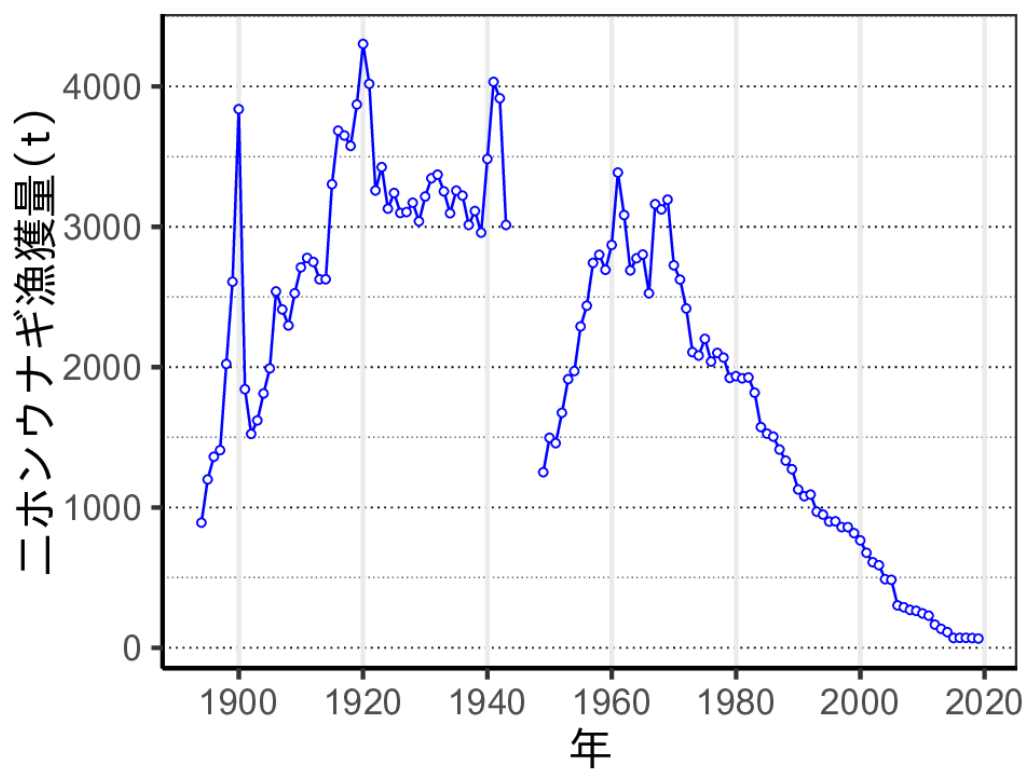


図 5 日本国内におけるニホンウナギ（成魚）漁獲量。

農商務統計表、農林省統計表、漁業養殖業生産統計に基づく。データは Hakoyama et al. (2016)および農林水産省 HP「ウナギに関する情報」

<https://www.jfa.maff.go.jp/j/saibai/unagi.html> (2020 年 9 月 7 日閲覧) より取得。

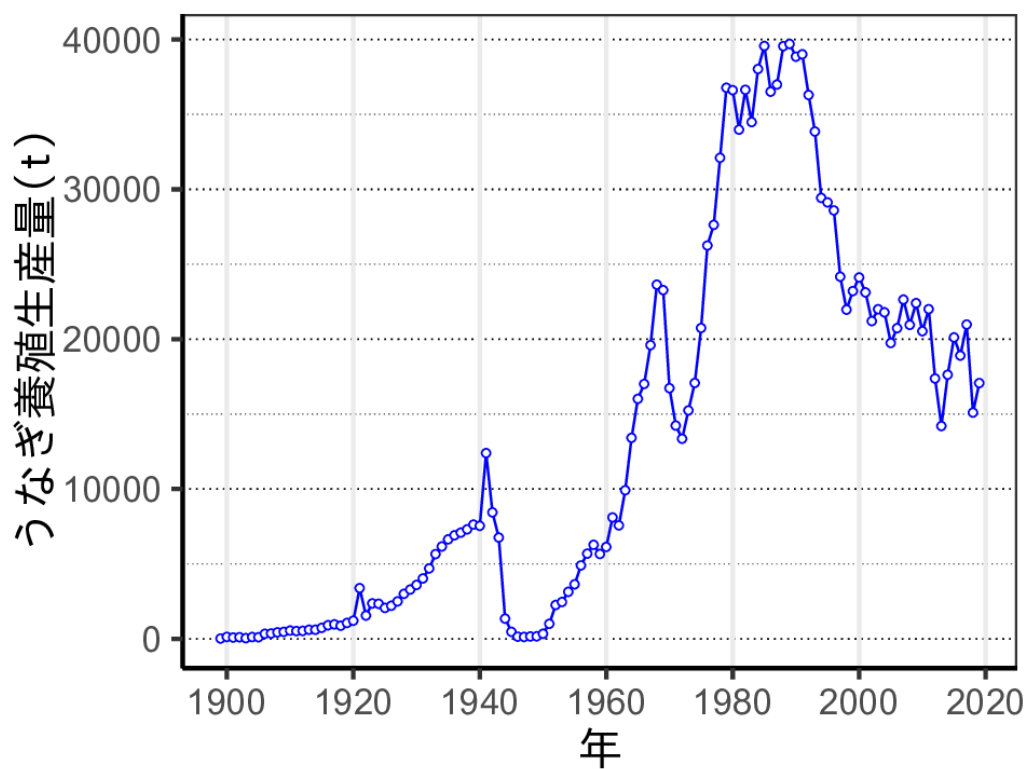


図 6 日本国内におけるうなぎの養殖生産量。

農林省累年統計表及び漁業養殖業生産統計に基づく。データは Hakoyama et al. (2016) および農林水産省 HP「ウナギに関する情報」<https://www.jfa.maff.go.jp/j/saibai/unagi.html> (2020 年 9 月 7 日閲覧) より取得 (農林水産省, 2020)。

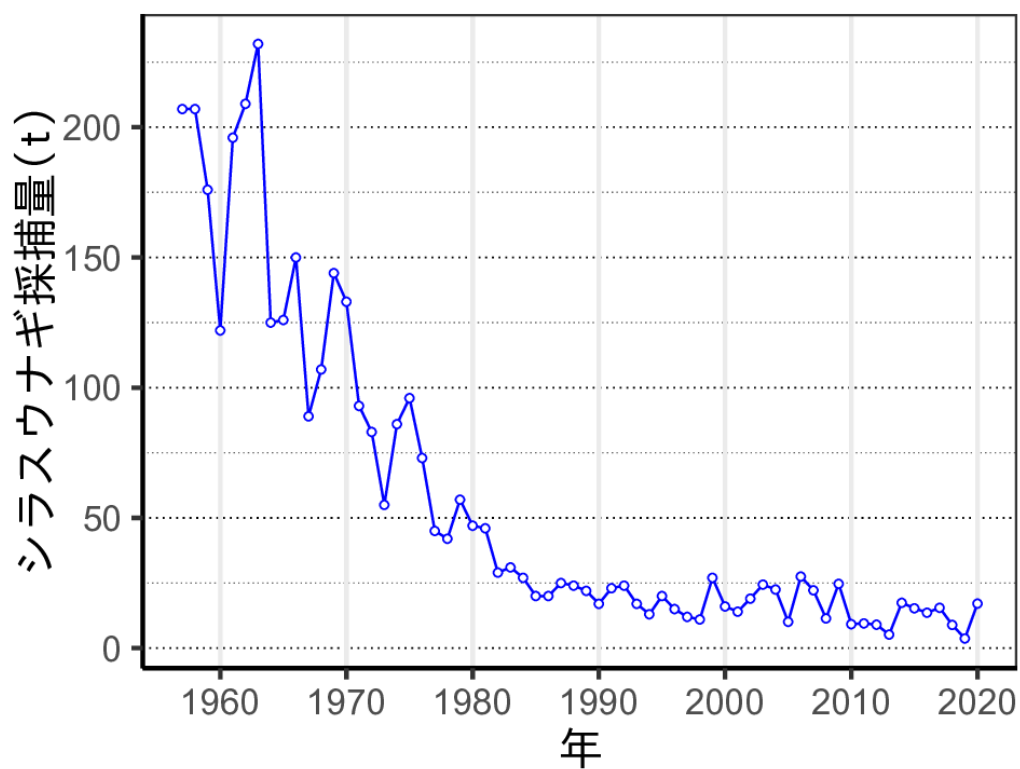


図 7 日本国内における二ホンウナギ種苗の採捕量。

2002 年までは漁業・養殖業生産統計年表による。2003 年以降は、水産庁調べによる（池入れ量から輸入量を引いて得られた量を国内採捕量としてみなす）。データは農林水産省 HP 「ウナギに関する情報」 <https://www.jfa.maff.go.jp/j/saibai/unagi.html> (2020 年 9 月 7 日閲覧) より取得（農林水産省, 2020）。

## 短期的な変動

来遊シーズンごとに発生する来遊量の短期的な変動を引き起こす因子を解明するため、海洋環境のシミュレーションによる研究が行われている。一連のシミュレーションは、北赤道海流が貿易風で生じる北向きのエクマン輸送によって黒潮として北進することに注目する。エクマン輸送は表層（水深 70m 以浅）に限られることから、Kimura et al. (1994) はレプトセファルスの日周鉛直移動の習性とエクマン輸送との関連について論じ、モデルとして提唱した。レプトセファルスは日中は深い海域を、夜間は浅い海域を浮遊する。夜間浮遊する水深は成長とともに浅くなり、エクマン輸送の影響を受けやすくなると推測されている (Otake et al., 1998)。

Kimura et al. (2001) は、塩分フロントの緯度が来遊量の短期的な変動に影響を与えると主張した。塩分フロントは通常北緯 15 度付近に位置しているが、北緯 5 度付近にまで南下することがある。このとき、産卵場も南下することとなり、北赤道海流から北上する黒潮に乗り換えることができず、南下するミンダナオ海流へと流されるため、生育場に参加できないと推測したのである。Zenimoto et al. (2009) はシミュレーションを行い、黒潮とミンダナオ海流がわかれる分岐位置の緯度が生育場への加入の成功度合いを決定するとした。分岐位置の緯度が高いとレプトセファルスはミンダナオ海流へと流されやすく、逆に緯度が低いと黒潮へ流され、生育場へ来遊しやすくなると推論した。塩分フロントの緯度や分岐位置は、エルニーニョ・南方振動 (ENSO) に大きく影響される。エルニーニョ・南方振動とは赤道付近の太平洋で発生する一連の海洋・大気現象であり、海洋に焦点を当てた場合エルニーニョ、大気に焦点を当てた場合は南方振動という。通常、ペルー沖の太平洋では湧昇とフンボルト海流の影響によって海水温が低く、一方の東太平洋では海水温が高い傾向にある。このため、東太平洋では大気が温められ低気圧が発生し降雨量が増えるとともに、太平洋上に西から東への風（貿易風）が吹くこととなる。エルニーニョとは、通常は太平洋の西側に分布する暖水が太平洋の東側へと広がる現象である。エルニーニョの指標としては、東太平洋の水温が平均水温からどれほどずれているかに注目する。エルニーニョの結果、低気圧の位置も東進することとなり、西太平洋での降水量が減少し東太平洋での降水量が増加する。このように、通常の状態とエルニーニョが繰り返されると、太平洋上で気圧の振動が発生することとなる。例えば、オーストラリア北部のダーウィンと東太平洋のタヒチの気圧を比較すると、エルニーニョの年はダーウィンで気圧が高い一方タヒチで低く、逆にエルニーニョでない年はダーウィンで気圧が低い一方タヒチで高い。ダーウィンとタヒチの気圧が逆の関係にあることから発見された気圧が振動する現象は、南方振動と呼ばれている (小倉, 2016)。

エルニーニョ・南方振動に関連する海洋環境によってシラスウナギの来遊量が規定されるとする一連のモデルであるが、台湾における採捕データを用いた統計解析ではこれを直接支持する結果は得られていない (Tzeng et al., 2012)。近年、レプトセファルスの輸送プロセスにおいて中規模渦の役割が注目されている。中規模渦は半径 100 km ほどの渦であり、

北太平洋では北緯 17 度から 27 度にかけての地域で多く形成され、レプトセファルスは中規模渦に取り込まれる可能性がある。中規模渦は暖水渦と冷水渦の 2 種類があり、餌資源の豊富な冷水渦の多寡と来遊するシラスウナギサイズとの関係が指摘されているが、中規模渦が実際に果たす役割については未解明な点が多い (Chang et al., 2018)。

#### 来遊シーズン内の変動

シラスウナギの来遊について、来遊シーズン間だけでなく、シーズン内にも時空間の構造がある。例えば、地域による来遊時期の違いが指摘されており、台湾など黒潮の上流では来遊時期が早い一方、日本や韓国など下流では来遊時期が遅れることは一般に知られている (Han, 2011)。また、前述のとおり二ホンウナギは産卵期の中でも特定の日に産卵すると考えられており、台湾での調査によると、異なる産卵日に由来する個体がバッチ状に来遊するという (Han et al., 2016)。沿海に来遊したシラスウナギが汽水域へと加入するプロセスは *inshore migration* と呼ばれ、特に注目されてきた。二ホンウナギの *inshore migration* については、浜名湖で行われた研究 (Fukuda et al., 2016) が報告されている。

### 3. ニホンウナギ来遊量の時空間変動

#### 3-1. 序論

2章で議論したように、ニホンウナギの仔魚であるシラスウナギ来遊量の多寡を決定する要因として気候の影響が重視されてきた。例えば、Quasi-Biennial Oscillation（成層圏準2年周期振動）や North Pacific Gyre Oscillation はシラスウナギ来遊量の年次変動と相関していることが報告された（Tzeng et al., 2012）。一方で、そうしたインデックスは気象に関する諸現象を包括的に扱っており、具体的にどのようなメカニズムで来遊量の年次変動を引き起こすか推測することは困難である（Bonhommeau et al., 2008）。シラスウナギの来遊プロセスにいかなる環境要因がどのようなメカニズムで作用するか、具体的な仮説を立てて検証することが欠かせない。

そこで本研究では、黒潮の年次変動とシラスウナギの日本列島太平洋側への来遊との関連について2つの仮説を立てて分析した。一つ目は、来遊はランダムに発生し、西から東へと流れる黒潮に沿って来遊量が東西方向に勾配をもつ、というものである（東西勾配仮説）。黒潮の上流にあたる鹿児島県や宮崎県では多くの個体が来遊するが、下流にいくにしたがって黒潮中のシラスウナギ個体が減少し、来遊量も少なくなると想定した。さらに、黒潮流量と離岸距離が環境要因としてシラスウナギ来遊量の時空間変動が生じると予想した。二つ目の仮説は、黒潮流量が増加すると産卵場から輸送される個体数が増加し、来遊量が増えるというものである（黒潮流量仮説）。黒潮離岸距離は、遠ければ遠いほど日本列島南岸を流れる黒潮から海岸まで到達する確率が小さくなり、来遊量が少なくなると直感的には予想される。Miyake et al. (2020) は浜名湖におけるシラスウナギ来遊量と黒潮大蛇行の指標を統計解析し、来遊量が黒潮の接岸によって増加すると主張した。（この研究の解釈にあたっては、3-2節で後述する時系列関連の課題に対処していないという分析上の問題点に留意すべきかもしれない。）一方シミュレーションによる研究では、黒潮の離岸を引き起こす黒潮大蛇行は日本の特定の地域において、むしろ来遊を促進するという直観とは反対の現象が生じる可能性が指摘されている（Chang et al., 2019）。黒潮離岸距離がシラスウナギ来遊量に与える影響については、矛盾した2つの考え方が示されており、様々なデータを用いて詳細に検討を深めることが必要である。そこで本研究では、離岸距離がシラスウナギ来遊量に正または負の影響を与えるという仮説を立てた（黒潮離岸距離仮説）。

#### 3-2. 時空間データ分析における課題

##### 見せかけの回帰

時空間データを分析するうえで、時間的・空間的な自己相関を考慮することが大きな課題となっている。データに含まれる自己相関構造を考慮しない場合、時として大きく誤った結論が導かれることがあるからである。その代表例が見せかけの回帰と呼ばれる問題である。自己相関構造をもつ2つの独立な時系列間で、そうした構造を考慮せずに一般的な最小二乗法による回帰を行うと、2つのデータ間で関係がないという帰無仮説が高い頻度で



棄却されるのである。

では、こうした見せかけの回帰、すなわち高頻度で偽陽性が発生する現象はどのように起こるのであろうか。ここでは、代表的な時系列モデルである自己回帰(AR)過程の場合を例に挙げて説明する。AR 過程とは時点のデータをその前の時点のデータの線形和で説明するものである。例えば、時点 $t$ におけるデータ $y(t)$ を1時点前のデータ $y(t-1)$ で説明する場合

$$y(t) = \rho_1 y(t-1) + \varepsilon_t \quad (3.1)$$

となり、1時点前のデータ $y(t-1)$ と2時点前のデータ $y(t-2)$ で説明するモデルでは

$$y(t) = \rho_1 y(t-1) + \rho_2 y(t-2) + \varepsilon_t \quad (3.2)$$

となる。ここで、 $\rho_1, \rho_2$ は AR 過程の係数、 $\varepsilon_t \sim N(0, \sigma^2)$  は誤差 (ホワイトノイズという) である。(3.1) 式のモデルは1次 AR 過程(AR1)、(3.2)式のモデルは2次 AR 過程(AR2)という。見せかけの回帰問題をめぐる中心的トピックは、データに内在する自己相関の問題であった。本節では、自己相関と類似の意味合いをもつ自己共分散に注目して議論を進める。本節の証明などに関しては浅野 & 中村 (2009)による計量経済学の教科書を引用している。

まず、AR1 について自己共分散関数を考える。 $y(t)$ と $y(t-1)$ の自己共分散に注目すると、

$$\text{Cov}(y(t), y(t-1)) = \text{Cov}(\rho_1 y(t-1) + \varepsilon_t, y(t-1)) = \rho_1 \text{Var}(y(t-1)) \quad (3.3)$$

なる関係が成立する。これを敷衍すると、

$$\text{Cov}(y(t), y(1)) = \rho_1^{t-1} \text{Var}(y(1)) \quad (3.4)$$

であることがわかる。ここで、AR1 過程において $|\rho_1| < 1$ が満たされると、任意の時点 $t$ において分散と期待値が一定、すなわち

$$E(y(t)) = \mu \quad (3.5)$$

$$\text{Var}(y(t)) = \sigma^2 \quad (3.6)$$

なる関係が成立することが一般に知られている。そのため、任意の $t, k$ について

$$\text{Cov}(y(t), y(t-k)) = \rho_1^k \sigma^2 \quad (3.7)$$

という関係が得られる。時系列データを一つのベクトル  $\mathbf{Y}(t)^t = [y(1), y(2), \dots, y(t)]$  にまとめると、 $\mathbf{Y}(t)$  の分散・共分散行列は

$$\text{var}(\mathbf{Y}(t)) = \sigma^2 \mathbf{\Sigma}, \mathbf{\Sigma} = \begin{bmatrix} 1 & \rho_1 & \dots & \rho_1^{t-1} \\ \rho_1 & 1 & \dots & \rho_1^{t-2} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \rho_1^{t-1} & \rho_1^{t-2} & \dots & 1 \end{bmatrix} \quad (3.8)$$

となる。

ガウス・マルコフの定理

見せかけの回帰問題を考えるうえで重要なのが、ガウス・マルコフの定理である。これは、線形回帰モデルに関する定理である。まずは自己相関構造をもたない一般的なデータについて考える。目的変数をベクトル  $\mathbf{Y}$ 、説明変数を行列  $\mathbf{X}$ 、回帰係数をベクトル  $\boldsymbol{\beta}$ 、誤差項をベクトル  $\boldsymbol{\varepsilon} \sim N(\mathbf{0}, \sigma^2 \mathbf{I})$  とし ( $\mathbf{I}$  は単位行列)、

$$\mathbf{Y} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \boldsymbol{\varepsilon} \quad (3.9)$$

なる線形回帰モデルにおいて、最小二乗推定量 (OLS) は

$$\hat{\boldsymbol{\beta}}_{ols} = (\mathbf{X}^t \mathbf{X})^{-1} \mathbf{X}^t \mathbf{Y} \quad (3.10)$$

である。また、 $\hat{\boldsymbol{\beta}}_{ols}$  の分散は

$$\text{var}(\hat{\boldsymbol{\beta}}_{ols}) = \sigma^2 (\mathbf{X}^t \mathbf{X})^{-1} \quad (3.11)$$

であることが知られている。

ガウス・マルコフの定理とは、以下の 4 条件を満たすとき、OLS 推定量が最良線形不偏推定量 (BLUE) であることを指す (Ogaki & Choi, 2001)。

Assumption (A1):  $\mathbf{Y} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \boldsymbol{\varepsilon}$

Assumption (A2):  $E[\boldsymbol{\varepsilon}] = \mathbf{0}$

Assumption (A3):  $E[\boldsymbol{\varepsilon}\boldsymbol{\varepsilon}^t] = \sigma^2 \mathbf{I}$

Assumption (A4):  $\mathbf{X}^t \mathbf{X}$  は正則行列

[証明]

・ OLS 推定量が $\mathbf{Y}$ について線形であることは (3.12) 式のように自明である。

$$\hat{\boldsymbol{\beta}}_{ols} = (\mathbf{X}^t \mathbf{X})^{-1} \mathbf{X}^t \mathbf{Y} \quad (3.12)$$

・ OLS 推定量が不偏、すなわち推定量の期待値が真の値と等しいことを確かめる。

$$E(\hat{\boldsymbol{\beta}}_{ols}) = E((\mathbf{X}^t \mathbf{X})^{-1} \mathbf{X}^t \mathbf{Y}) = E((\mathbf{X}^t \mathbf{X})^{-1} \mathbf{X}^t (\mathbf{X} \boldsymbol{\beta} + \boldsymbol{\varepsilon})) = \boldsymbol{\beta} \quad (3.13)$$

・ OLS 推定量が最良、すなわち最小分散であることを確かめる。

任意の線形不偏推定量を  $\hat{\boldsymbol{\beta}} = \mathbf{C} \mathbf{Y}$  とする。OLS 推定量に関して、 $(\mathbf{X}^t \mathbf{X})^{-1} \mathbf{X}^t = \mathbf{A}$  とすると  $\hat{\boldsymbol{\beta}}_{ols} = \mathbf{A} \mathbf{Y}$  であり、 $\mathbf{C}$  と  $\mathbf{A}$  の差分を  $\mathbf{D}$  とすると

$$\hat{\boldsymbol{\beta}} = (\mathbf{A} + \mathbf{D}) \mathbf{Y} \quad (3.14)$$

であることがわかる。

$\hat{\boldsymbol{\beta}}$  の線形結合を  $\mathbf{a}^t \hat{\boldsymbol{\beta}} = \sum a_i \beta_i$  とすると、

$$\begin{aligned} var(\mathbf{a}^t \hat{\boldsymbol{\beta}}) &= \mathbf{a}^t \text{Var}(\mathbf{C} \mathbf{Y}) \mathbf{a} = \mathbf{a}^t \mathbf{C} \text{Var}(\mathbf{Y}) \mathbf{C}^t \mathbf{a} \\ &= \mathbf{a}^t (\mathbf{A} + \mathbf{D}) \text{Var}(\mathbf{Y}) (\mathbf{A} + \mathbf{D})^t \mathbf{a} \\ &= \mathbf{a}^t (\mathbf{A} + \mathbf{D}) \sigma^2 \mathbf{I} (\mathbf{A} + \mathbf{D})^t \mathbf{a} \\ &= \sigma^2 \mathbf{a}^t (\mathbf{A} \mathbf{A}^t + \mathbf{D} \mathbf{D}^t + \mathbf{D} \mathbf{A}^t + \mathbf{A} \mathbf{D}^t) \mathbf{a} \end{aligned} \quad (3.15)$$

となる。ここで不偏性の条件より  $\mathbf{D} \mathbf{A}^t = \mathbf{A} \mathbf{D}^t = \mathbf{0}$  であることから…①

$$var(\mathbf{a}^t \hat{\boldsymbol{\beta}}) = \sigma^2 \mathbf{a}^t (\mathbf{A} \mathbf{A}^t + \mathbf{D} \mathbf{D}^t) \mathbf{a} = var(\mathbf{a}^t \hat{\boldsymbol{\beta}}_{ols}) + \sigma^2 \mathbf{a}^t \mathbf{D} \mathbf{D}^t \mathbf{a} \quad (3.16)$$

となる。ここで  $\sigma^2 \mathbf{a}^t \mathbf{D} \mathbf{D}^t \mathbf{a}$  は非負なので、

$$var(\mathbf{a}^t \hat{\boldsymbol{\beta}}) \geq var(\mathbf{a}^t \hat{\boldsymbol{\beta}}_{ols}) \quad (3.17)$$

であり、 $\mathbf{a}^t \hat{\boldsymbol{\beta}}_{ols}$  は最小分散であることが示された。

最後に、①について確認する。不偏性の条件より

$$E(\hat{\boldsymbol{\beta}}) = \mathbf{C} E(\mathbf{Y}) = \mathbf{C} \mathbf{X} \boldsymbol{\beta} = \boldsymbol{\beta} \quad (3.18)$$

$$E(\hat{\boldsymbol{\beta}}_{ols}) = \mathbf{A}E(\mathbf{Y}) = \mathbf{A}\mathbf{X}\boldsymbol{\beta} = \boldsymbol{\beta} \quad (3.19)$$

なので、

$$\mathbf{C}\mathbf{X} = \mathbf{A}\mathbf{X} = \mathbf{I} \quad (3.20)$$

であり、

$$\mathbf{C}\mathbf{X} = (\mathbf{A} + \mathbf{D})\mathbf{X} = \mathbf{I} + \mathbf{D}\mathbf{X} = \mathbf{I} \quad (3.21)$$

なので、 $\mathbf{D}\mathbf{X} = \mathbf{0}$ である。ここで、 $(\mathbf{X}^t\mathbf{X})^{-1}\mathbf{X}^t = \mathbf{A}$  であることから

$$\begin{aligned} \mathbf{A}\mathbf{D}^t &= (\mathbf{X}^t\mathbf{X})^{-1}\mathbf{X}^t\mathbf{D}^t = (\mathbf{X}^t\mathbf{X})^{-1}(\mathbf{D}\mathbf{X})^t = \mathbf{0} \\ \mathbf{D}\mathbf{A}^t &= \mathbf{D}((\mathbf{X}^t\mathbf{X})^{-1}\mathbf{X}^t)^t = \mathbf{D}\mathbf{X}((\mathbf{X}^t\mathbf{X})^{-1})^t = \mathbf{0} \end{aligned}$$

となる（証明終了）。

データに自己相関構造がある場合

データに $\boldsymbol{\varepsilon} \sim N(\mathbf{0}, \sigma^2 \boldsymbol{\Sigma})$ なる自己相関構造が存在する場合、ガウス・マルコフの定理の Assumption (A3) が満たされず、OLS 推定量は BLUE ではない。このとき、以下の一般化最小二乗法 (GLS) による推定量が BLUE となる。

$$\hat{\boldsymbol{\beta}}_{gls} = (\mathbf{X}^t \boldsymbol{\Sigma} \mathbf{X})^{-1} \mathbf{X}^t \boldsymbol{\Sigma}^{-1} \mathbf{Y} \quad (3.22)$$

尚、 $\hat{\boldsymbol{\beta}}_{gls}$ の分散は

$$\text{var}(\hat{\boldsymbol{\beta}}_{gls}) = \sigma^2 (\mathbf{X}^t \boldsymbol{\Sigma}^{-1} \mathbf{X})^{-1} \quad (3.23)$$

となる。GLS 推定量 $\hat{\boldsymbol{\beta}}_{gls}$ が線形推定量であることは自明であり、また不偏であることは OLS の場合と同様である。 $\hat{\boldsymbol{\beta}}_{gls}$ が最小分散となることは、データを線形変換して誤差項 $\boldsymbol{\varepsilon}$ から自己相関構造を取り除くことで確認できる。まず、 $\boldsymbol{\Sigma}$ について

$$\boldsymbol{\Sigma} = (\boldsymbol{\Sigma}^{1/2})^T \boldsymbol{\Sigma}^{1/2} \quad (3.24)$$

$$\boldsymbol{\Sigma}^{-1} = (\boldsymbol{\Sigma}^{-1/2})^T \boldsymbol{\Sigma}^{-1/2} \quad (3.25)$$

となるような逆平方根 $\Sigma^{1/2}$ とその逆行列 $\Sigma^{-1/2}$ を求めた。次に、 $\mathbf{Y}$ 、 $\mathbf{X}$ 、 $\boldsymbol{\varepsilon}$ を $(\Sigma^{-1/2})^T$ で変換した。

$$\mathbf{Y}^* = \left(\Sigma^{-1/2}\right)^T \mathbf{Y} \quad (3.26)$$

$$\mathbf{X}^* = \left(\Sigma^{-1/2}\right)^T \mathbf{X} \quad (3.27)$$

$$\boldsymbol{\varepsilon}^* = \left(\Sigma^{-1/2}\right)^T \boldsymbol{\varepsilon} \quad (3.28)$$

このとき、 $\boldsymbol{\varepsilon}^* \sim N(\mathbf{0}, \sigma^2 \mathbf{I})$ となる。

ここで、変換後の次の線形モデルの OLS 推定量を $\hat{\boldsymbol{\beta}}_{ols}^*$ とすると、

$$\mathbf{Y}^* = \mathbf{X}^* \boldsymbol{\beta} + \boldsymbol{\varepsilon}^* \quad (3.29)$$

$\hat{\boldsymbol{\beta}}_{ols}^*$  は $\mathbf{Y}^*$ について線形不偏推定量の中で最小分散であり、

$$\hat{\boldsymbol{\beta}}_{ols}^* = (\mathbf{X}^{*T} \mathbf{X}^*)^{-1} \mathbf{X}^{*T} \mathbf{Y}^* = (\mathbf{X}^T \Sigma \mathbf{X})^{-1} \mathbf{X}^T \Sigma^{-1} \mathbf{Y} = \hat{\boldsymbol{\beta}}_{gls} \quad (3.30)$$

となることから、 $\hat{\boldsymbol{\beta}}_{gls}$ は $\mathbf{Y}$ について線形不偏推定量の中で最小分散である。

見せかけの回帰問題の構造

誤差項に自己相関構造がある場合、 $\hat{\boldsymbol{\beta}}_{gls}$ が BLUE となることから、

$$var(\mathbf{a}^T \hat{\boldsymbol{\beta}}_{ols}) \geq var(\mathbf{a}^T \hat{\boldsymbol{\beta}}_{gls}) \quad (3.31)$$

である。すなわち、 $\hat{\boldsymbol{\beta}}_{ols}$ は真の値から大きくずれる頻度が高まる。回帰モデルでは総変動 (TSS: Total Sum of Squares) を説明された変動 (ESS: Explained Sum of Squares) と残差変動 (RSS: Residual Sum of Squares) に分解できるが、OLS では ESS が過大に、RSS が過少に評価されがちになる。その結果として、 $\hat{\boldsymbol{\beta}}_{ols}$ が偽陽性になる頻度が高まり、見せかけの回帰問題を引き起こすこととなる。

分散共分散行列が未知の場合

上記の議論は、分散共分散行列 $\sigma^2 \Sigma$ が既知の場合を対象としている。しかしながら、現実には分散共分散行列が既知であることはほとんどなく、データから推測しなければならない

い。このとき、 $\hat{\beta}_{glz}$ はバイアスをもつことに注意が必要である。

#### 見せかけの回帰問題の例

本節の最後に、見せかけの回帰問題の例を紹介する。まずはシミュレーションを通じ、時系列データで生じる見せかけの回帰問題と、GLSを採用するメリットを示す。ここでは、説明変数を単変量時系列 $\mathbf{x}$ 、目的変数を単変量時系列 $\mathbf{y}$ とし、ともに時系列長 $T = 100$ のAR1過程 ( $\rho_1 = 0.7$ ) によって独立に生成する (図 8)。 $\mathbf{y}$ を $\mathbf{x}$ で説明する単回帰モデルのもとOLS、GLS双方のアプローチで回帰係数、p値、残差誤差を求めるシミュレーションを10000回繰り返した。すると、OLSではp値が5%を下回る回数が10000回中2435回にも達し、5%有意水準を確保できないことがわかった。一方のGLSではp値が5%を下回る回数は545回で、5%有意水準をほぼ確保できる。シミュレーションによって得られた10000個の回帰係数に関する標準偏差は、OLSで0.17、GLSで0.10となり、GLS推定量が最良性を満たすという前述の特性を確認できた (図 9)。

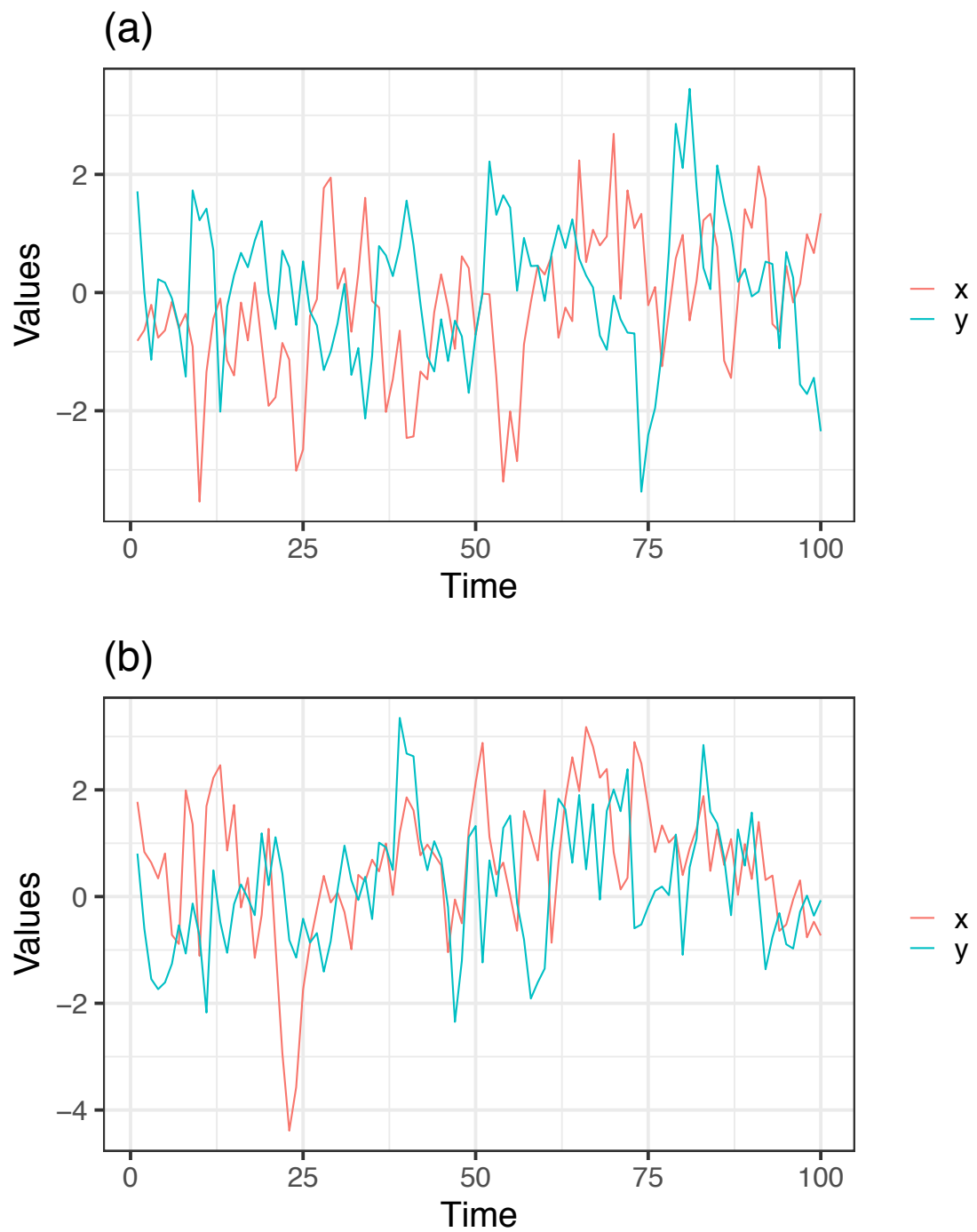


図 8 AR1 過程で生成したデータの例

(a) 時系列長  $T = 100$  の AR1 過程 ( $\rho_1 = 0.7$ ) で生成した  $x$  と  $y$ 。OLS で  $p$  値は 0.00382、GLS で  $p$  値は 0.1678。 (b) 同様に生成した  $x$  と  $y$ 。OLS で  $p$  値は 0.00961、GLS で  $p$  値は 0.7884。

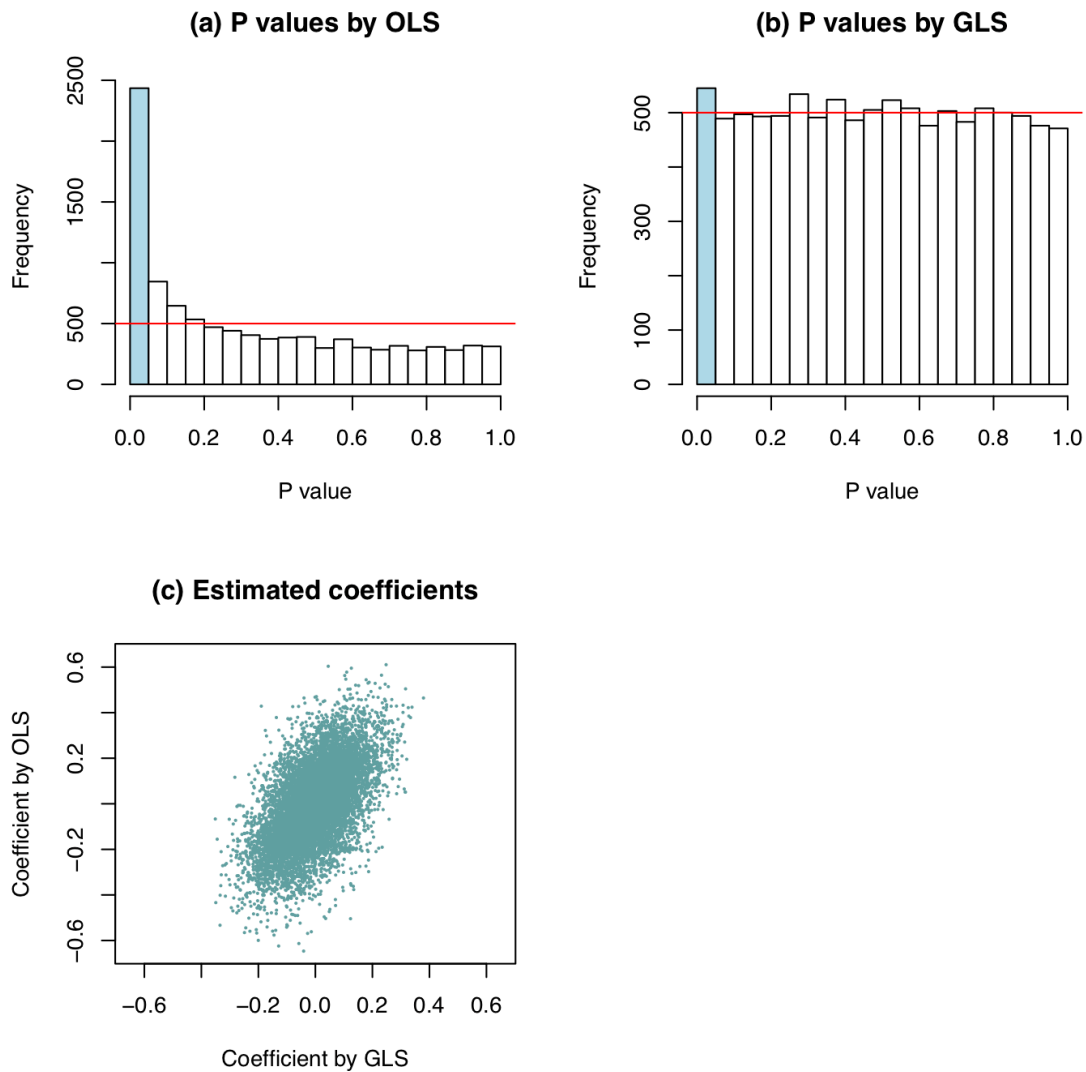


図 9 見せかけの回帰のシミュレーション。

AR1 過程で生成した時系列間で回帰を行った。(a) OLS で回帰をした時の  $p$  値のヒストグラム。 $p$  値が 5%を下回ったものを青く色付けしたところ、その頻度は 5% (赤線) を大きく上回った。(b) GLS で回帰をした時の  $p$  値のヒストグラム。 $p$  値が 5%を下回ったものを青く色付けしたところ、その頻度は 5% (赤線) からの逸脱はわずかであった。(c) OLS で推定された回帰係数と GLS で推計された回帰係数の散布図。前者に比べて後者のばらつきが小さいことがわかった。



自己相関構造と見せかけの回帰をめぐる問題は計量経済学で主要な問題となってきた一方、生態学の分析では往々にして見過ごされ、全ての場面に適用可能な対処法も確立していないのが現状である。二ホンウナギの分析に限っても、浜名湖において黒潮大蛇行とシラスウナギ来遊量の関係を調べた Miyake et al. (2020) や日本・台湾間での来遊量の空間的同期現象に言及した Chang et al. (2018) では自己相関構造を考慮することなく一般的な最小二乗法で分析が行われている。尚、本章で後述するように、本研究ではシラスウナギ来遊量から時間的に有意な自己相関は検出されておらず、上記先行研究の結論は動かないものと考えられる。

### 3-3. 材料と方法

#### 3-3-1. 漁業データ

養鰻研究協議会要録は、主要採捕 9 県（図 10）における漁業年ごとのシラスウナギ採捕量と採捕従事者数を報告している（養鰻研究協議会，1977-1997）。ここでは、漁業年を当年 12 月から翌年の 11 月までにかけてと定義する。報告がなされている漁業年は 1976 年から 1996 年にかけての 21 年分であり、採捕量を採捕従事者数で除算することで単位努力量当たり漁獲量（catch per unit effort: CPUE）を県別・漁業年別に算出した（図 11a）。筆者は CPUE を、東西勾配仮説を検証するために使用した。

環境要因（黒潮流量仮説と黒潮離岸距離仮説）が CPUE の短期変動に与える影響を吟味するため、CPUE 時系列データから県ごとの長期トレンドを取り除いた（Kitagawa & Gersch, 1984）。 $i$  県  $t$  漁業年における CPUE を  $CPUE_{i,t}$  と表記し、これを以下のようにトレンド  $Trend_{i,t}$  と観測ノイズ  $W_{i,t}$  に分解した。

$$CPUE_{i,t} = Trend_{i,t} + W_{i,t} \quad (3.32)$$

$$Trend_{i,t} = 2Trend_{i,t-1} - Trend_{i,t-2} + V_{i,t} \quad (3.33)$$

$$W_{i,t} \sim N(0, \sigma_W^2), V_{i,t} \sim N(0, \sigma_V^2)$$

尚、県数は  $N = 9$ 、漁業年数は  $T = 21$  である。続いて、CPUE とトレンドの違いから以下の手順で標準化 CPUE  $y_{i,t}$  を導出した。

$$y_{i,t} = \frac{CPUE_{i,t} - Trend_{i,t}}{Trend_{i,t}} \quad (3.34)$$

標準化 CPUE はトレンド周りの残差の情報を抽出したものである。CPUE の大きさが県

によって異なるため残差の振れ幅も県によって異なっており、これをすべての県で揃え、CPUE の短期的な時空間変動を表す指標とした。標準化 CPUE は CPUE データに含まれる長期トレンド $T_{i,t}$ を取り除いているため、長期的な系列相関の影響を排除している。筆者は、標準化 CPUE を黒潮流量仮説と黒潮離岸距離仮説を検証するために使用した(図 12)。

### 3-3-2. 黒潮データ

各県から黒潮までの距離を算出するため、海洋情報研究センターから市販されている黒潮流軸データから、東西方向 1 分ごとに黒潮流軸の緯度経度情報を取得した(図 10)。加えて、海岸線の位置を東西方向 1 分ごとに定義した。海岸線は内湾の外側に設定した。これは、内湾の物理環境が河川や潮の干満、吹送流、黒潮によって引き起こされる渦などの影響を複雑に受けるためである。海岸線と黒潮流軸データは水産研究・教育機構の清水学博士にご提供いただいた。

各県から黒潮までの距離は、各県の海岸線の各座標からもっとも近い黒潮流軸点への距離を計算し、県ごと・漁期ごとに平均をとることで導出した。距離の計算には R の `geosphere` パッケージ (Hijmans, 2019) を用いた。黒潮大蛇行の期間は、黒潮離岸距離は長くなる。

黒潮流量のデータは、東経 137 度線で年 2 回、夏季と冬季に行われている気象庁の調査データ(Oka et al., 2018)のうち、冬季のデータを利用した(図 11)。

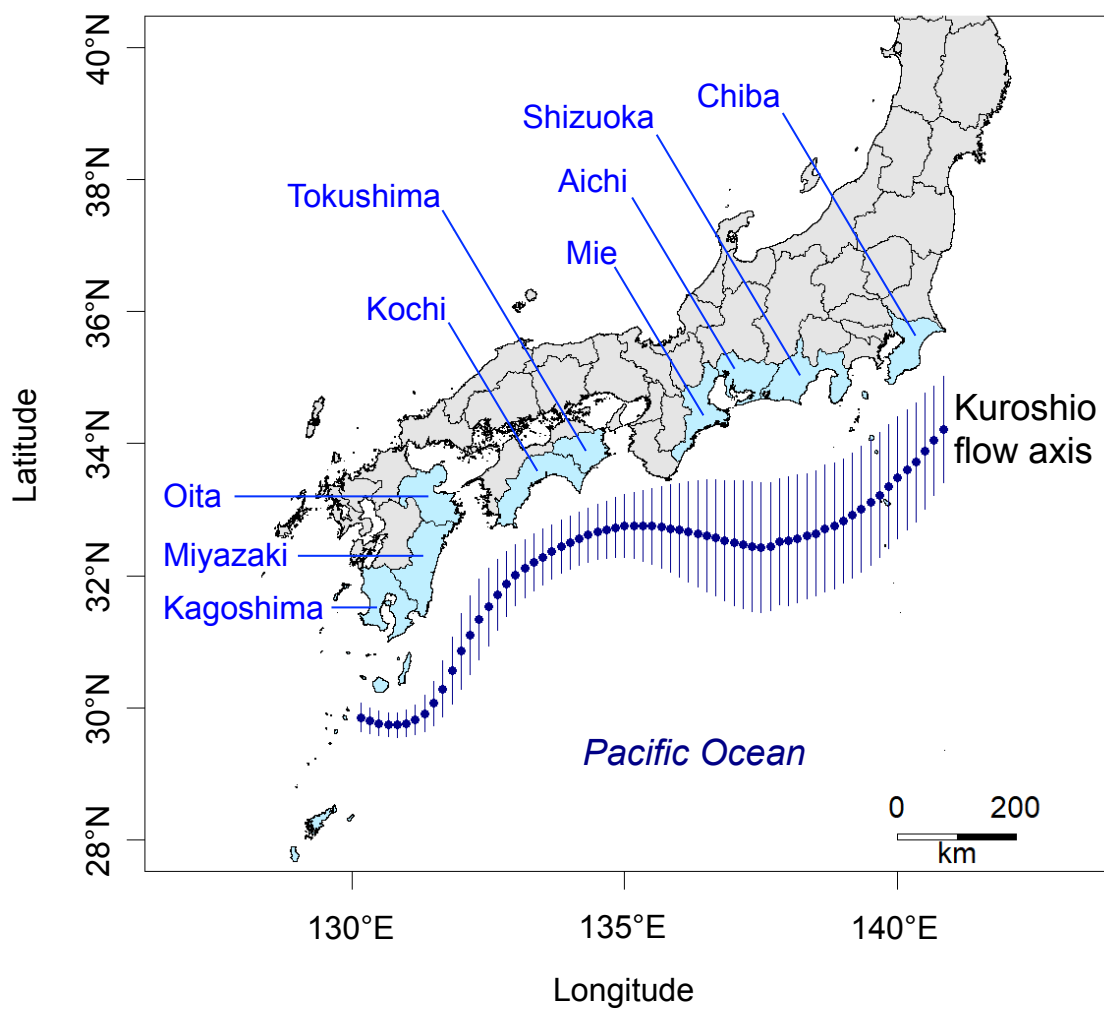


図 10 黒潮流軸の位置と 9 つの県。

青い丸点は 1977 年から 1997 年にかけての各経度における黒潮流軸の平均緯度であり、青いバーは同期間における緯度方向の標準偏差を示す。

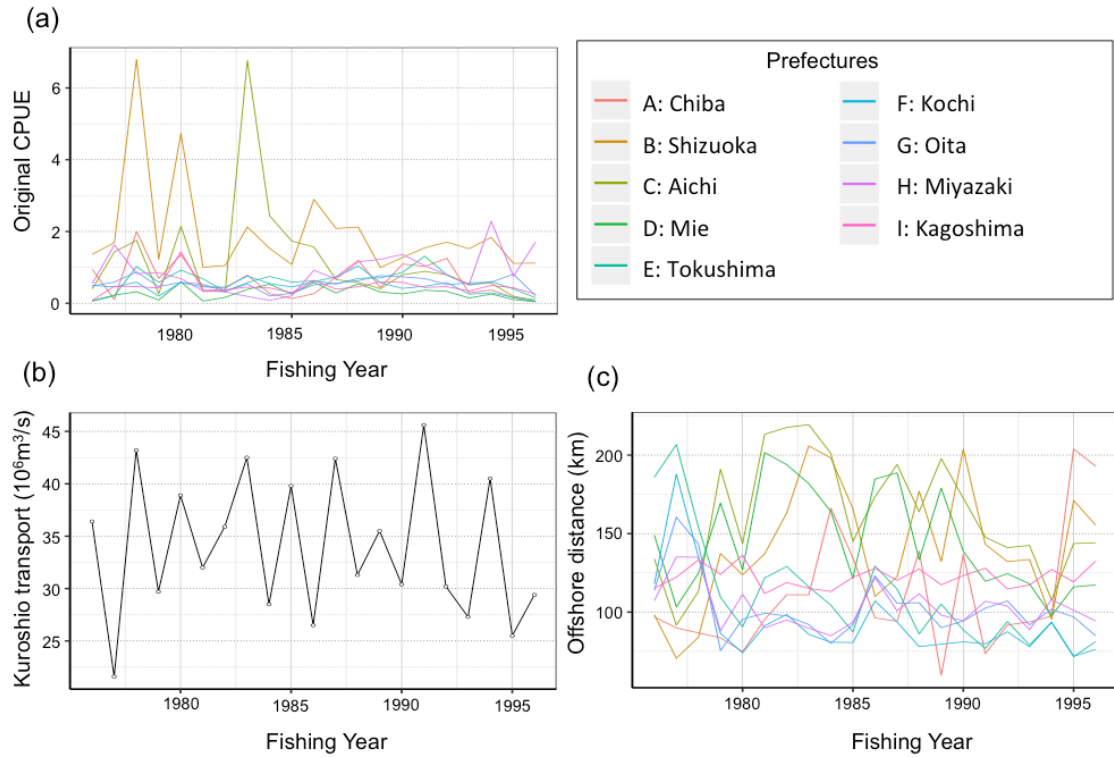


図 11 CPUE と黒潮の効果の時空間変動

(a) 9 県のシラスウナギ CPUE。(b) 冬季の黒潮流量。本研究の対象期間中の流量は 21.6 から 45.6 までの間で、平均流量は 34.0 ( $10^6 \text{m}^3/\text{s}$ )であった。(c) 各県の離岸距離。なお、漁業年(Fishing year)は 12 月から翌年の 11 月まで。

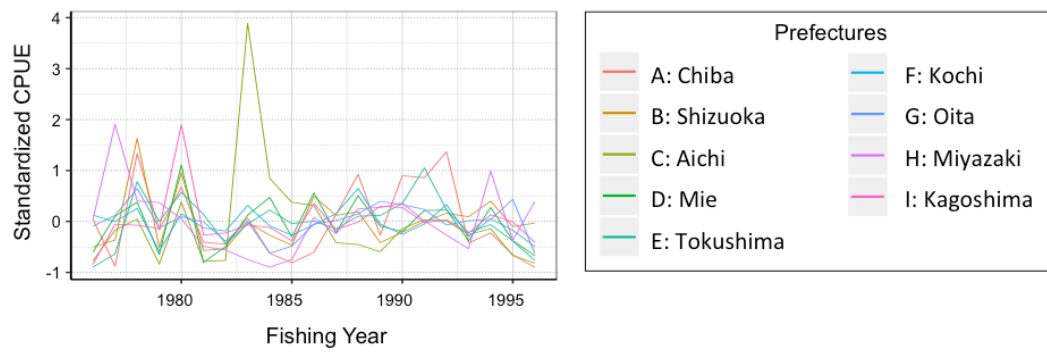


図 12 9 県の標準化 CPUE。

### 3-3-3. 東西方向の勾配

CPUE に東西方向の勾配が存在するか検定するため、筆者は Page's trend test と Friedman's test を実施した。Page's trend test はノンパラメトリック検定の一種で、帰無仮説は  $H_0: CPUE_A = CPUE_B = \dots = CPUE_I$ 、対立仮説は  $H_1: CPUE_A \leq CPUE_B \leq \dots \leq CPUE_I$ 、ただし最低でも 1 つの組は等号が成立しない、というものである Friedman's test の帰無仮説は Page's trend test と同様、対立仮説は  $H_1: CPUE_A, \dots, CPUE_I$  は等しくない、というものである。Friedman's test で帰無仮説が棄却されたため、Ryan (1960) の多重比較法の枠組みで Wilcoxon の符号順位検定を事後検定として実施した。Ryan の多重比較法では、群間比較において全ての組み合わせを通じたエラー率、すなわち 1 つ以上の組み合わせが偽陽性になる頻度を  $\alpha$  とし（本研究では  $\alpha = 5\%$ ）、比較を行うごとに名義的有意水準を設定して群間に有意な違いがあるか否かを検定する手法である。

### 3-3-4. 黒潮流量と離岸距離の効果のモデリングと時空間相関

黒潮流量と離岸距離が来遊量の変動に与える効果を検証するため、標準化 CPUE に対して 4 つの回帰モデルを当てはめた。第一のモデル(M1)は最小二乗法による線形回帰であり、時空間構造を考慮しないモデルである。第二のモデル(M2)は線形回帰の誤差項に時系列の系列相関を考慮した一般化最小二乗法(GLS)である。第三のモデル(M3)は、誤差項の系列相関だけでなく空間相関も考慮した GLS である。第四のモデル(M4)は、黒潮の係数に変量効果を取り入れ、黒潮の影響の強さが時空間変動すると仮定した線形混合モデルである。M3 と M4 については既存パッケージに含まれないため、筆者がアルゴリズムを実装した。

M1 は線形回帰であり、以下の式で表される。

$$y_{i,t} = \beta^{(0)} + \beta^{(1)}x_t^{(1)} + \beta^{(2)}x_{i,t}^{(2)} + \varepsilon_{i,t} \quad (3.35)$$

ここで、 $x_t^{(1)}$  は黒潮流量、 $x_{i,t}^{(2)}$  は黒潮離岸距離である。 $\beta^{(0)}$ 、 $\beta^{(1)}$ 、 $\beta^{(2)}$  はそれぞれ切片、流量、離岸距離の回帰係数である。 $\varepsilon_{i,t}$  は誤差項であり、各々独立に同一の正規分布に従うものとした。これを行列表記すると次のようになる。

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \boldsymbol{\varepsilon} \quad (3.36)$$

ただし、

$$\mathbf{y} = \begin{bmatrix} y_{1,1} \\ \vdots \\ y_{1,T} \\ y_{2,1} \\ \vdots \\ y_{N,T} \end{bmatrix}, \quad \boldsymbol{\beta} = \begin{bmatrix} \beta^{(0)} \\ \beta^{(1)} \\ \beta^{(2)} \end{bmatrix}, \quad \mathbf{X} = \begin{bmatrix} 1 & x_1^{(1)} & x_{1,T}^{(2)} \\ \vdots & \vdots & \vdots \\ 1 & x_T^{(1)} & x_{1,T}^{(2)} \\ 1 & x_1^{(1)} & x_{2,1}^{(2)} \\ \vdots & \vdots & \vdots \\ 1 & x_T^{(1)} & x_{N,T}^{(2)} \end{bmatrix}, \quad \boldsymbol{\varepsilon} = \begin{bmatrix} \varepsilon_{1,1} \\ \vdots \\ \varepsilon_{1,T} \\ \varepsilon_{2,1} \\ \vdots \\ \varepsilon_{N,T} \end{bmatrix},$$

である。

M2、M3 は GLS による線形回帰モデルである。GLS は誤差項の構造を統計モデルに組み入れるうえで有効なモデルである(Pekár & Brabec, 2016)。系列相関は時系列データを扱う上で本質的な特性であるため、筆者は GLS の構造として AR1 モデルを採用した。このモデルの下、誤差項は次のような共分散行列に従う。

$$\boldsymbol{\varepsilon}_{i,\cdot} = \begin{bmatrix} \varepsilon_{i,1} \\ \vdots \\ \varepsilon_{i,T} \end{bmatrix} \sim N(\mathbf{0}, \sigma^2 \mathbf{R}), \quad \mathbf{R} = \begin{bmatrix} 1 & \rho & \dots & \rho^{T-1} \\ \rho & 1 & \dots & \rho^{T-2} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \rho^{T-1} & \rho^{T-2} & \dots & 1 \end{bmatrix} \quad (3.37)$$

ここで、 $\rho$  は AR1 過程を規定する系列相関のパラメータ、 $\sigma^2$  は誤差項の分散である。M2 のパラメータ推定を行うにあたって、R の nlme パッケージ(Pinheiro & Bates, 2000)を用いた。

空間的な同期現象に伴う空間的自己相関はシラスウナギデータにおいて重要である可能性がある。そこで、筆者は AR1 過程と空間的自己相関を誤差項に組み入れた新たなモデル(M3)を作成した。このモデルの下、誤差項の構造は

$$\boldsymbol{\varepsilon} = \begin{bmatrix} \boldsymbol{\varepsilon}_{1,\cdot} \\ \vdots \\ \boldsymbol{\varepsilon}_{N,\cdot} \end{bmatrix} \sim N(\mathbf{0}, \sigma^2 \boldsymbol{\Omega}), \quad \boldsymbol{\Omega} = \begin{bmatrix} \mathbf{R} & \omega \mathbf{R} & \dots & \omega \mathbf{R} \\ \omega \mathbf{R} & \mathbf{R} & \dots & \omega \mathbf{R} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \omega \mathbf{R} & \omega \mathbf{R} & \dots & \mathbf{R} \end{bmatrix} \quad (3.38)$$

となる。なお、 $\omega$  は空間的自己相関のパラメータであり、 $\omega = 0$  のとき M3 は M2 と同一のモデルとなる。M3 は既存のパッケージなどで実装されていないため、筆者が R を用いてプログラムを作成した。時空間相関のパラメータ推定は、Pinheiro & Bates (2000) のアルゴリズムに従い以下のように行った。

1.  $\rho$ 、 $\omega$  の初期値を R の nlminb 関数のデフォルトに設定し、分散共分散行列  $\boldsymbol{\Omega}$  について、

$$\boldsymbol{\Omega} = (\boldsymbol{\Omega}^{1/2})^T \boldsymbol{\Omega}^{1/2}$$

$$\mathbf{\Omega}^{-1} = (\mathbf{\Omega}^{-1/2})^T \mathbf{\Omega}^{-1/2}$$

となるような逆平方根 $\mathbf{\Omega}^{1/2}$ とその逆行列 $\mathbf{\Omega}^{-1/2}$ を求めた。

2. 次に、 $\mathbf{y}$ 、 $\mathbf{X}$ 、 $\boldsymbol{\varepsilon}$ を $(\mathbf{\Omega}^{-1/2})^T$ で変換した。

$$\mathbf{y}^* = (\mathbf{\Omega}^{-1/2})^T \mathbf{y}$$

$$\mathbf{X}^* = (\mathbf{\Omega}^{-1/2})^T \mathbf{X}$$

$$\boldsymbol{\varepsilon}^* = (\mathbf{\Omega}^{-1/2})^T \boldsymbol{\varepsilon}$$

このとき、 $\boldsymbol{\varepsilon}^* \sim N(\mathbf{0}, \sigma^2 \mathbf{I})$ となる。

3. 尤度関数 $L$ を定義し、最大対数尤度 $\log L_{\max}$ を求めた。まず、線形変換 $\mathbf{y}^* = (\mathbf{\Omega}^{-1/2})^T \mathbf{y}$ の微分は $d\mathbf{y}^* = |\mathbf{\Omega}^{-1/2}| d\mathbf{y}$ となることから、

$$L(\boldsymbol{\beta}, \sigma^2, \rho, \omega | \mathbf{y}) = L(\boldsymbol{\beta}, \sigma^2 | \mathbf{y}^*) \left| \mathbf{\Omega}^{-\frac{1}{2}} \right| \quad (3.39)$$

であることがわかる。ここで、 $L(\boldsymbol{\beta}, \sigma^2 | \mathbf{y}^*)$ は線形回帰分析 $\mathbf{y}^* = \boldsymbol{\beta} \mathbf{X}^* + \boldsymbol{\varepsilon}^*$ 、 $\boldsymbol{\varepsilon}^* \sim N(\mathbf{0}, \sigma^2 \mathbf{I})$ の尤度関数である。 $\log L_{\max}$ の導出にあたっては、まず $\boldsymbol{\beta}$ と $\sigma^2$ の最尤推定量をそれぞれ $\hat{\boldsymbol{\beta}}$ 、 $\hat{\sigma}^2$ と表記すると

$$\hat{\boldsymbol{\beta}} = [(\mathbf{X}^*)^T (\mathbf{X}^*)]^{-1} (\mathbf{X}^*)^T \mathbf{y}^* \quad (3.40)$$

$$\hat{\sigma}^2 = \frac{\|\mathbf{y}^* - \mathbf{X}^* \hat{\boldsymbol{\beta}}\|^2}{N} \quad (3.41)$$

であることが知られており、これを尤度関数 $L(\boldsymbol{\beta}, \sigma^2 | \mathbf{y}^*)$ に代入することで $\log L_{\max}$ は次のように求まる。

$$\log L_{\max}(\rho, \omega) = \text{const} - N \log \|\mathbf{y}^* - \mathbf{X}^* \hat{\boldsymbol{\beta}}\| - \frac{1}{2} \log |\mathbf{\Omega}| \quad (3.42)$$



4. パラメータ  $\rho$  と  $\omega$  の最尤推定量は、上記プロファイル対数尤度  $\log L_{\max}(\rho, \omega)$  を R の最適化関数 `nlminb` を用いて最大化することにより得た。

M2 と M3 は誤差項に時空間相関の構造を考慮したが、黒潮の効果もまた時空間変動する可能性がある。そこで、筆者は線形混合モデルの枠組み(Henderson, 1984)のもと変量効果が時空間構造に従って変動するモデル M4 を開発した。

$$y_{i,t} = \beta^{(0)} + b_{i,t}^{(0)} + (\beta^{(1)} + b_{i,t}^{(1)})x_t^{(1)} + (\beta^{(2)} + b_{i,t}^{(2)})x_{i,t}^{(2)} + \varepsilon_{i,t} \quad (3.43)$$

ここで、 $b_{i,t}^{(0)}$ 、 $b_{i,t}^{(1)}$ 、 $b_{i,t}^{(2)}$  はそれぞれ切片、流量、離岸距離の変量効果である。変量効果は以下の分散共分散行列に従うものとした。

$$\begin{bmatrix} b_{1,1}^{(0)} \\ \vdots \\ b_{1,T}^{(0)} \\ \vdots \\ b_{N,1}^{(0)} \\ \vdots \\ b_{N,T}^{(0)} \end{bmatrix} \sim N(\mathbf{0}, \sigma_{b^{(0)}}^2 \mathbf{\Omega}), \quad \begin{bmatrix} b_{1,1}^{(1)} \\ \vdots \\ b_{1,T}^{(1)} \\ \vdots \\ b_{N,1}^{(1)} \\ \vdots \\ b_{N,T}^{(1)} \end{bmatrix} \sim N(\mathbf{0}, \sigma_{b^{(1)}}^2 \mathbf{\Omega}), \quad \begin{bmatrix} b_{1,1}^{(2)} \\ \vdots \\ b_{1,T}^{(2)} \\ \vdots \\ b_{N,1}^{(2)} \\ \vdots \\ b_{N,T}^{(2)} \end{bmatrix} \sim N(\mathbf{0}, \sigma_{b^{(2)}}^2 \mathbf{\Omega}), \quad \begin{bmatrix} \varepsilon_{1,1} \\ \vdots \\ \varepsilon_{1,T} \\ \vdots \\ \varepsilon_{N,1} \\ \vdots \\ \varepsilon_{N,T} \end{bmatrix} \sim N(\mathbf{0}, \sigma_e^2 \mathbf{I})$$

$\sigma_{b^{(0)}}^2$ 、 $\sigma_{b^{(1)}}^2$ 、 $\sigma_{b^{(2)}}^2$ 、 $\sigma_e^2$  は変量効果と残差項の分散である。以上のモデルで、固定効果のパラメータと変量効果のパラメータを Residual Maximum Likelihood(REML)法で推定した。

M4 は既存パッケージでは実装されていないため、筆者は Kang et al. (2008)および Hamazaki & Iwata (2020)の推定方法を活用した R パッケージを新たに開発した。実装したアルゴリズムは以下のとおりである。

1. 計画行列  $\mathbf{Z}^{(0)}$ 、 $\mathbf{Z}^{(1)}$ 、 $\mathbf{Z}^{(2)}$  を以下のように定義した。

$$\mathbf{Z}^{(0)} = \begin{bmatrix} 1 & 0 & \cdots & & 0 \\ 0 & \ddots & & & \\ \vdots & & 1 & & \\ & & & \ddots & \\ & & & & 1 & \vdots \\ 0 & & & \cdots & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix},$$

$$\mathbf{Z}^{(1)} = \begin{bmatrix} x_{1,1}^{(1)} & 0 & \cdots & & & 0 \\ 0 & \ddots & & & & \\ \vdots & & x_{1,T}^{(1)} & & & \\ & & & \ddots & & \\ & & & & x_{N,1}^{(1)} & \vdots \\ & & & & \ddots & 0 \\ 0 & & & \cdots & 0 & x_{N,T}^{(1)} \end{bmatrix},$$

$$\mathbf{Z}^{(2)} = \begin{bmatrix} x_{1,1}^{(2)} & 0 & \cdots & & & 0 \\ 0 & \ddots & & & & \\ \vdots & & x_{1,T}^{(2)} & & & \\ & & & \ddots & & \\ & & & & x_{N,1}^{(2)} & \vdots \\ & & & & \ddots & 0 \\ 0 & & & \cdots & 0 & x_{N,T}^{(2)} \end{bmatrix} \quad (3.44)$$

2.  $\rho$ 、 $\omega$ の初期値を設定し、分散共分散行列 $\mathbf{\Omega}$ を導出した。

3. 変量効果の重み $w^{(0)}$ 、 $w^{(1)}$ 、 $w^{(2)}$ の初期値を

$$w^{(0)} = w^{(1)} = w^{(2)} = \frac{1}{3}$$

と設定し、以下に定義される行列 $\mathbf{K}$ を求めた。

$$\mathbf{K} = \mathbf{Z}^{(0)}\mathbf{\Omega}\mathbf{Z}^{(0)T}w^{(0)} + \mathbf{Z}^{(1)}\mathbf{\Omega}\mathbf{Z}^{(1)T}w^{(1)} + \mathbf{Z}^{(2)}\mathbf{\Omega}\mathbf{Z}^{(2)T}w^{(2)} \quad (3.45)$$

4. 以下の線形混合モデルを解いた。

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{u} + \boldsymbol{\varepsilon} \quad (3.46)$$

尚、

$$\mathbf{u} \sim N(\mathbf{0}, \sigma_s^2 \mathbf{K})$$

であり、

$$\sigma_{b(0)}^2 = \sigma_s^2 w^{(0)}, \sigma_{b(1)}^2 = \sigma_s^2 w^{(1)}, \sigma_{b(2)}^2 = \sigma_s^2 w^{(2)}$$

という関係が成立する。

5. REML が最大となる変量効果の重み $w^{(0)}$ 、 $w^{(1)}$ 、 $w^{(2)}$ を R の最適化関数 `nlminb` を用いて求めた。REML は以下の式で定義される。

$$l_R(\hat{\boldsymbol{\beta}}, \hat{\sigma}_s^2, \hat{\delta} | \mathbf{y}) = \frac{1}{2} \left[ -n \log(2\pi \hat{\sigma}_s^2) - \log |\hat{\mathbf{H}}| - \frac{1}{\hat{\sigma}_s^2} (\mathbf{y} - \mathbf{X}\hat{\boldsymbol{\beta}})^T \hat{\mathbf{H}}^{-1} (\mathbf{y} - \mathbf{X}\hat{\boldsymbol{\beta}}) \right] \\ + \frac{1}{2} [p \log(2\pi \hat{\sigma}_s^2) + \log |\mathbf{X}^T \mathbf{X}|] - \log |\mathbf{X}^T \hat{\mathbf{H}}^{-1} \mathbf{X}| \quad (3.47)$$

ここで、 $\hat{\boldsymbol{\beta}}$ は固定効果の係数、 $\hat{\sigma}_s^2$ は変量効果の分散、 $\hat{\delta} = \hat{\sigma}_e^2 / \hat{\sigma}_s^2$ は変量効果と残差の分散比である。また、行列 $\hat{\mathbf{H}}$ は次のように定義される。

$$\hat{\mathbf{H}} = \hat{\mathbf{K}} + \hat{\delta} \mathbf{I} \quad (3.48)$$

6. 3・5 を繰り返し、REML が最大となるパラメータ $\rho$ 、 $\omega$ の値を R の最適化関数 `nlminb` を用いて求めた。
7. REML 法で推定された諸パラメータの下、対数尤度 $l_F$ を求め、 $l_F$ を用いて AIC と LZC を得た（本節内で後述）。

$$l_F(\hat{\boldsymbol{\beta}}, \hat{\sigma}_s^2, \hat{\delta} | \mathbf{y}) = \frac{1}{2} \left[ -n \log(2\pi \hat{\sigma}_s^2) - \log |\hat{\mathbf{H}}| - \frac{1}{\hat{\sigma}_s^2} (\mathbf{y} - \mathbf{X}\hat{\boldsymbol{\beta}})^T \hat{\mathbf{H}}^{-1} (\mathbf{y} - \mathbf{X}\hat{\boldsymbol{\beta}}) \right] \quad (3.49)$$

8. 固定効果の F 検定を $F$ 値を求めることで行った。

$$F = \frac{(\mathbf{M}^T \hat{\boldsymbol{\beta}})^T \left[ \mathbf{M}^T (\mathbf{X}^T (\hat{\sigma}_s^2 \hat{\mathbf{H}})^{-1} \mathbf{X})^{-1} \mathbf{M} \right]^{-1} (\mathbf{M}^T \hat{\boldsymbol{\beta}})}{\hat{\sigma}^2} \quad (3.50)$$

$$\hat{\sigma}^2 = \frac{(\mathbf{y} - \mathbf{X}\hat{\boldsymbol{\beta}})^T (\hat{\sigma}_s^2 \hat{\mathbf{H}})^{-1} (\mathbf{y} - \mathbf{X}\hat{\boldsymbol{\beta}})}{n - p} \quad (3.51)$$

ここで、 $\mathbf{M}$ はどの固定効果を検定するか指定する行列である。例えば、固定効果が 3 つあり 2 つめの固定効果を検定する際には

$$\mathbf{M} = \begin{bmatrix} 0 \\ 1 \\ 0 \end{bmatrix}$$

とする。

M1 から M4 のモデルを比較するにあたり、モデルごとに Akaike's information criterion (AIC) と Linhart and Zucchini's Criterion (LZC) を求めた。一般的に、AIC は予測のための最適なモデルを選択し、LZC はデータ構造を最も感度良く説明するモデルを選択する。

$$AIC = -2\log l + 2p, LZC = -2\log l + p$$

である。(p はパラメータ数)

#### 4.2.5 パラメトリックブートストラップ

95%信頼区間を求めるためパラメトリックブートストラップを行った。推定されたパラメータ値を用いて標準化 CPUE データをシミュレーションで作成するプロセスを、モデルごとに 1 万回行った。シミュレーションによる標準化 CPUE データからモデルパラメータを求め、各モデルパラメータについて上側・下側 2.5%分位点を得、これをブートストラップ 95%信頼区間とした。

### 3-3. 結果

#### 3-3-1. 東西方向の勾配

当初の仮説と異なり、東西方向に連なった 9 つの県間で CPUE の勾配は認められなかった (Page's trend test,  $L = 4480$ ,  $P = 0.994$ )。一方で、場所による CPUE の違いは有意であった (Friedman's test,  $\chi^2_8 = 75.492$ ,  $P < 0.0001$ ) ことから、CPUE が他と比較して有意に大きい、あるいは小さい県があることがわかった。事後検定によると、静岡県は他の県よりも有意に CPUE が大きく、また三重県は他の県よりも有意に CPUE が小さかった (Ryan's multiple comparisons,  $P < 0.05$ )。

#### 3-3-2. モデル選択

AIC と LZC とともに M4 が最適のモデルとして選択された。モデルの適合度は、AIC で  $M4 > M3 > M2 > M1$  の順、LZC で  $M4 > M3 > M1 > M2$  の順であった (表 1)。

#### 3-3-3. 空間的・時間的自己相関

モデル選択では空間的同期現象を反映した空間相関が検出された一方、系列相関の構造は検出されなかった。空間相関の効果は、M3 で統計的に有意 (空間相関があるモデル M3 と空間相関がないモデル M2 の尤度比検定:  $\chi^2_1 = 19.036$ ,  $P < 0.0001$ )、また M4 でも統計的に有意であった (空間相関があるモデル M4 と、M4 の枠組みで  $\omega = 0$  を設定し空間相関を除いたモデルの尤度比検定:  $\chi^2_1 = 22.9$ ,  $P < 0.0001$ )。系列相関の効果は有意でなかった (系列相関ありのモデル M2 のなしのモデル M1 での尤度比検定:  $\chi^2_1 = 0.12$ ,  $P = 0.729$ )。

#### 3-3-4. 黒潮流量と離岸距離

全てのモデルで、黒潮流量の固定効果は 0.02 前後で一貫しており、ベストモデルである M4 では統計的に有意であった( $F$  test,  $F_{186} = 5.07$ ,  $P = 0.0254$ )。時空間構造をどのようにモデル化するかによって黒潮流量の固定効果の  $P$  値は影響されていたが、M3 を除いて 5% 水準で有意であった(表 1)。M3 モデルで黒潮流量の固定効果は有意でなく( $t$  test,  $t = 1.784$ ,  $P = 0.0761$ )、これは効果の統計的有意性を検証するためには適切なモデルを選択する必要があることを示している。M4 の変量効果に関しては、黒潮流量の標準偏差は 0.00751 で固定効果(0.021)のおよそ 3 分の 1 であった。また、変量効果の標準偏差のブートストラップ信頼区間に関し、黒潮流量については信頼区間の下限が 0 を含んでいたことから、黒潮流量の変量効果は有意とはいえなかった。

離岸距離の固定効果は全てのモデルで極めて小さく、その値はほぼ 0.000 であり、有意な効果は検出されなかった。変量効果の標準偏差に関して、点推定値は 0.00381 であった。また、その信頼区間の下限は 0.002 であり、黒潮離岸距離が来遊量に与える影響が時空間変動する現象は統計的に有意であることが示された。

M4 による固定効果と変量効果の推定値により、標準化 CPUE の予測値を得た(図 13)。実際に観測された標準化 CPUE は空間的な同期現象を有しつつ時空間的に変動しており、予測値も同様の傾向にあった。

表 1 モデル比較と結果

\*\*：1%有意、\*：5%有意、+：10%有意

	M1	M2	M3	M4
Log Likelihood	-161.452	-161.392	-151.874	-135.451
Number of parameters	4	5	6	9
AIC	330.904	332.784	315.748	288.902
LZC	326.904	327.784	309.748	279.902
Fixed effects	Estimates of coefficients (Bootstrap confidence intervals)			
Intercept	-0.588 *	-0.578 *	-0.564	-0.723 *
	(-1.10, -0.076)	(-1.08, -0.069)	(-1.31, 0.166)	(-1.38, -0.082)
Kuroshio Transport	0.019 **	0.018 **	0.018 +	0.021 *
	(0.006, 0.031)	(0.006, 0.031)	(-0.002, 0.037)	(0.002, 0.040)
Offshore distance	0.000	0.000	0.000	0.000
	(-0.003, 0.002)	(-0.003, 0.002)	(-0.003, 0.002)	(-0.003, 0.003)
Random Effects	Estimates of standard deviations (Bootstrap confidence intervals)			
Intercept				0.000
				(0, 0.380)
Kuroshio Transport				0.00751
				(0, 0.012)
Offshore distance				0.00381
				(0.002, 0.005)
	Estimates of correlations (Bootstrap confidence intervals)			
Serial correlation				0.146
				(-0.040, 0.443)
Spatial correlation				0.324 *
				(0.126, 0.699)
Residual	Estimates of standard deviations (Bootstrap confidence intervals)			
Standard deviation	0.573	0.569	0.574	0.165
	(0.514, 0.631)	(0.506, 0.622)	(0.499, 0.633)	(0, 0.383)
	Estimates of correlations (Bootstrap confidence intervals)			
Serial correlation		0.026	0.117 +	
		(-0.126, 0.165)	(-0.040, 2.57)	
Spatial correlation			0.221 **	
			(0.048, 0.351)	

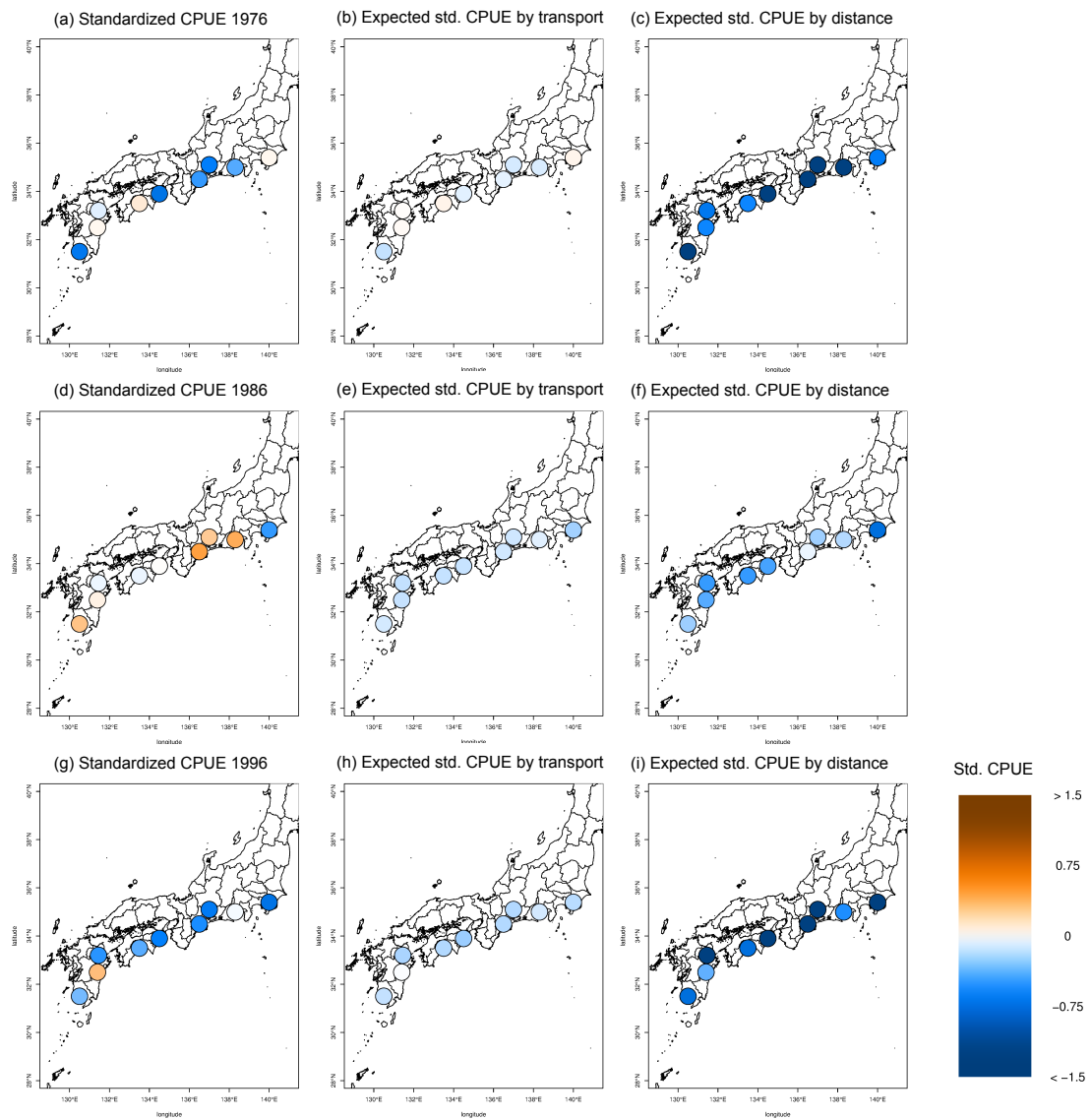


図 13 9 県の標準化 CPUE の変動とその予測値

(a) 1976 年における標準化 CPUE。(b) 1976 年における黒潮流量の固定効果・変量効果から予測された標準化 CPUE。(c) 1976 年における黒潮離岸距離の固定効果・変量効果から予測された標準化 CPUE。(d) 1986 年における標準化 CPUE。(e) 1986 年における黒潮流量の固定効果・変量効果から予測された標準化 CPUE。(f) 1986 年における黒潮離岸距離の固定効果・変量効果から予測された標準化 CPUE。

### 3-4. 考察

シラスウナギのランダムな輸送による東西勾配仮説を支持する結果は得られなかったが、静岡県で来遊量が顕著に多かったことが確認された。この結果は、シラスウナギの来遊がランダムに発生しているのではないことを意味している。静岡県の汽水湖である浜名湖は、豊かなシラスウナギ資源とウナギ養殖に適した広い土地があることから、日本のウナギ養殖の揺籃地として知られている(松井, 1972)。二ホンウナギには、生息に適した場所に加えるための何らかのメカニズムがある可能性がある。例えば、淡水域由来の化合物や淡水そのものといった、生息適地からもたらされる走流性の因子が、局所的な加入地選択において重要な要素となっている可能性がある。大域的な生息地選択に関しては、レプトセファルスからシラスウナギへの変態のタイミングが一つの重要な要素であると指摘されている。これは、柳葉状のレプトセファルスは海流に受動的に輸送される一方、変態後のシラスウナギは海底に住むという生態の違いがあるためと考えられている(Leander et al., 2013)。しかしながら、二ホンウナギは日本列島太平洋側のはるか上流にあたる台湾付近で変態することがわかっており(Otake et al., 2006)、変態タイミングが日本列島での局所的な来遊パターンに影響を与えているとは考えにくい。

本研究の結果は、黒潮流量が増加するとシラスウナギの日本への来遊が促進されるという仮説を支持するものであった。黒潮流量の効果は時空間構造が異なる 4 つのモデルを通じて頑健であり、ベストモデルを含め 3 つのモデルでその固定効果は有意であった。一方、M4 において変量効果の標準偏差は統計的に有意でなく、標準偏差の大きさも固定効果の約 1/3 のスケールであった。このことは、仮に変量効果があったとしても黒潮流量は県・漁業年を通じて正の影響をもつことを示している。黒潮流量は県を通じて一定であるため、日本列島太平洋側におけるシラスウナギ来遊の時空間変動が県をまたいで同期する現象、すなわち空間的同期現象(Liebhold et al., 2004)を引き起こしたと考えられる。空間的同期現象は日本と台湾の間でも存在する可能性があるが(Chang et al., 2018)、Chang et al.の研究では系列相関の影響を考慮せずに検定が行われており、誤差項に AR1 の構造を考慮した GLS による研究では日本・台湾間で空間的同期現象は検出されていない(Tzeng et al., 2012)。本研究では系列相関の影響は検出されなかったが、これは CPUE 中の系列相関が、トレンド成分とそれ以外に分解したことによって標準化 CPUE にはほとんど含まれていないことによると考えられる。黒潮流量の変動は、海洋循環など上流の環境変動に影響されている可能性がある。シミュレーションによる Chang et al. (2018)の研究では、海洋循環がシラスウナギ来遊に影響を与えている可能性が示唆されている。この研究では、1993 年以降の二ホンウナギ漁獲量の減少が北赤道海流と黒潮の流れが弱まったことに起因すると主張する。シミュレーションで得られたこの主張は、一見すると CPUE の年次変動と黒潮流量が正の相関をしているという本研究の主張と対応しているように思われる。しかしながら、Chang et al.のシミュレーション研究は長期トレンドのみを説明しており、筆者が本研究で



分析対象とした年次変動は説明していない。黒潮上流の海洋環境とシラスウナギ来遊量の年次変動の関係は、依然として未知の部分が多く残されている。

黒潮流量とは対照的に、本研究の分析では黒潮離岸距離がシラスウナギ来遊に影響を与えるという離岸距離仮説は、固定効果においては支持されなかったが、変量効果からは支持された。すなわち、離岸距離がシラスウナギ CPUE の変動に与える影響は、全県をまたいで平均すると、全てのモデルで非常に小さかった。変量効果は有意であることから、離岸距離とシラスウナギ CPUE の変動には関係性はあるが、その関係性は地域により異なり、また年により変化することが示唆される。

複数の先行研究では離岸距離仮説を議論しており、離岸距離の正の効果や負の効果が主張されている。黒潮の接岸が来遊を促進するという関係性は、浜名湖での来遊量と黒潮接岸の指標との関連を解析した研究で検出されている(Miyake et al., 2020)。一方で、シラスウナギ個体に見立てた粒子を、シラスウナギの移動特性と海洋環境を再現したコンピューター上のシミュレーション環境で流すことで、来遊プロセスをトラッキングする研究によると、黒潮大蛇行で形成された反時計回りの渦によって東海地方の来遊量はむしろ増加することが示されている(Chang et al., 2019)。黒潮の分流は離岸距離が近いときよりむしろ、大蛇行の際に沿岸近くまで到達することが知られている(川辺, 2003)。現に、黒潮大蛇行に伴う黒潮本流の離岸と分流の接岸によってシラスウナギ来遊量が増加するとの報告がある(松井, 1972)。また、宮崎県での調査によると、黒潮が離岸したときの方が来遊が促進されるという(Aoki et al., 2018)。黒潮流軸と海岸にかけての海域には複雑な海洋環境・潮流が存在しており、黒潮の離岸や接岸がもたらす影響は、地域や漁業年によって様々なパターンがあるのかもしれない。

興味深い問題の一つとして、固定効果が説明できない部分をいかにモデル化するか、という問いがあげられる。GLS(M3)は残差成分を確率的な過程とみなすことでモデル化した。残差成分は正規分布に従い、その分散共分散行列は時空間構造を考慮したものであった。一方、最良のモデルである混合モデル(M4)はその背後に生物学的なプロセスを考慮したものである。そもそも混合モデルは、変量効果が漁業年ごとに空間相関を伴いながら変動することを含意している。変量効果の変動は、シラスウナギ来遊量の空間的同期現象を固定効果と共に説明するものである。そうした変量効果の背景として、未知の要因が黒潮流量や離岸距離と交互作用している可能性が考えられる。例えば、産卵に参加する親個体の数はこれらの環境要因と何らかの交互作用を引き起こすと想像できる。4つのモデルの中でM4が最良のモデルとして選ばれたことは、交互作用がシラスウナギ来遊の時空間変動において極めて重要であることを示唆している。同時に、混合モデルは漁業データの時空間構造をモデリングする上で有効な手法であると考えられる(Kai et al., 2017)。

多くの先行研究は、環境要因がシラスウナギ来遊に与える影響を解明することで資源管理に結び付くと主張してきた。しかしながら、現在の枠組みで環境要因を短期的な来遊量予測に使用することは困難であると考えられる。黒潮流量のような環境要因は、現在のと

ころ来遊量予測をする前に観測して用意することは不可能である。一方で、環境要因に関する確率的な過程を自己相関構造と共にモデル化することができれば、長期的な来遊量・資源量の予測が可能になるかもしれない。環境要因の確率過程を自己相関を含めてモデリングすることは、二ホンウナギのような絶滅危惧種の絶滅確率を予測するモデルにおいても重要である。来遊量の長期トレンドに関する考察は本分析の範囲外であるが、ウナギ個体群減少の原因を探るうえで極めて重要な問題である。ウナギ個体群の減少トレンドの背景として過剰な漁獲圧、海洋環境の長期的な変化、生息環境の悪化などが指摘されているが(Arai, 2014a; Knights, 2003)、未解明の部分が多く残されている。個体群動態を短期的・長期的に分析する包括的なモデルと、そのためのデータ整備が求められる。

## 4. 純淡水魚の生物地理（問題の所在）

### 4-1. 序論

生物系統地理学において、分子系統樹から得られるクレードと地理分布を比較検討することは最も基本的なアプローチである。2 章では、系統地理の構造をもたらす 4 つのモデルについて概説した。これらのモデルは、地域間の距離や拡散障壁によって遺伝的交流が制限され、クレードの分化が生じるという考え方に基づいている。一方で、日本列島を含む東アジアの純淡水魚に注目すると、地域間の距離や拡散障壁だけでは理解が困難な系統地理パターンが存在する。それは、単一のクレードの地理的分布が大きく分断されるという現象である。本章では、単一クレードの地理的分断という現象がどのように確認され、またこれまでの研究で見過ごされてきたのかを概観する。

まず 4-2 節では、中国に生息するタカハヤ *Rhynchocypris oxycephalus* を扱った Yu et al. (2014) のデータを引用し、そこでの議論を紹介する。4-3 節では、Yu et al. (2014) のデータに加えて共同研究者である岡崎登志夫博士提供のデータも用い、日本列島と朝鮮半島を含むタカハヤの分布域ほぼ全体を対象とした分析を新たに行い、生息地全体をカバーするグローバルな分析の必要性を指摘した。4-4 節では、岡崎博士提供のカワムツ *Nipponocypris temminckii* データを用い、日本国内に焦点を合わせる従来型の枠組みと、日本から朝鮮半島に至る分布域を広くカバーする新しい枠組みを比較検討し、後者の新しい枠組みを採用することで単一クレードの地理的分断という現象を検出しやすくなることを示した。最後の 4-5 節において、地理的分断を矛盾なく説明するプロセスとして「種内・種間置き換わり仮説」を紹介する。

### 4-2. タカハヤの場合（先行研究の概要）

タカハヤ *Rhynchocypris oxycephalus* は、日本列島、朝鮮半島、中国大陆に分布するコイ科の純淡水魚であり、河川の上流域に生息する。Yu et al. (2014) は中国大陆に分布するタカハヤを対象に系統地理学的研究を実施し、クレード A、クレード B、クレード C の 3 つを得た（図 14）。クレード B は黄河中流域周辺と長江上流域周辺に分布し、クレード C はクレード B 分布域の東部に分布していた。クレード A は黄河と長江の間にある第三の大河である淮河の上流域にある一地点と日本から得られた。Yu et al. は、クレード B と C の分岐年代と地殻変動の年代が一致することから、拡散障壁による分岐によって分化したと推論している。一方、クレード A の歴史的背景については論文中でほとんど触れられていない。淮河上流域の地点では、サンプリングした 29 個体全てが同一のハプロタイプであった。中国大陆のクレード A が得られた地点の東側は広大な平地が広がっておりタカハヤは生息していないと推測されることや、淮河の合流する長江周辺ではクレード C が分布していたことから、クレード A は淮河の当該地点周辺に他とは遺伝的に異なる集団として局所的に生息していたと考えられる。

もし、クレード A が日本から得られていなかったら、何らかの拡散障壁によってクレード B や C から遺伝的に隔離され特定のエリアで分化を遂げたと推論されよう。しかしながら、クレード A が日本からも得られている現象は地域間の距離や拡散障壁だけで説明することは難しい。Yu et al. は、中新世や更新世において、日本と中国大陆の純淡水魚類相に類似点が多いことに言及するが、そうした純淡水魚類相の類似性が現在の系統地理に如何なる帰結をもたらしたのかについては、言及されていない。

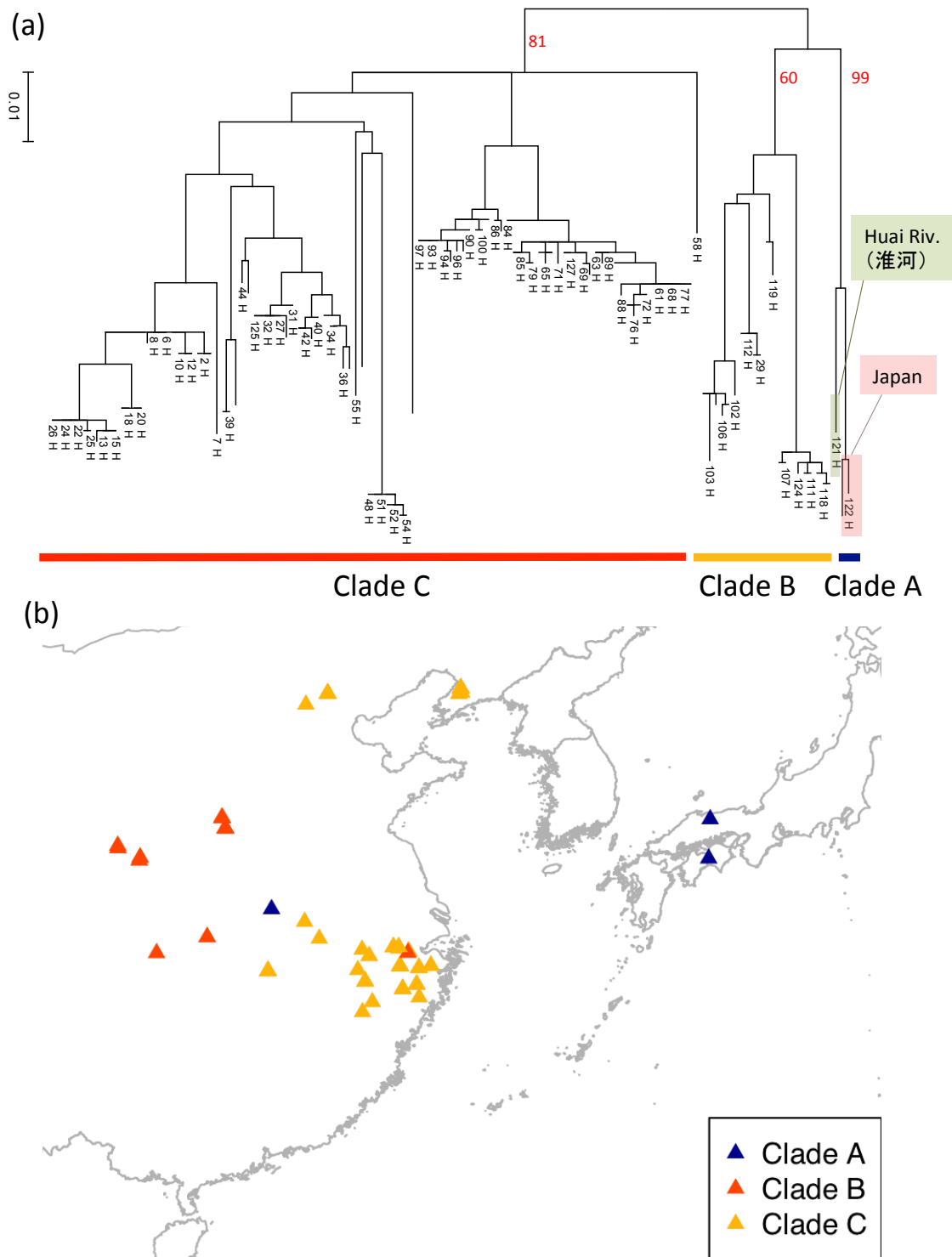


図 14 Yu et al. (2014)のデータによる中国大陸周辺におけるタカハヤの系統樹と採集地。

(a) シトクローム b 配列から推定された系統樹 (b) クレード A、B、C の採集地を濃紺色、赤色、黄色で色分けして図示した。

#### 4-3. タカハヤの場合（日本列島・朝鮮半島を含む分析）

前節では、中国大陆のタカハヤについて分子系統分析を行った先行研究を紹介し、クレード A、B、C の 3 つの系統の分布パターンを示した。その中で、クレード A は中国大陆の局所的な地点と日本列島から得られたものの、どのような背景でそのような分布が形成されたかは推測できないでいた。

そもそも、タカハヤは日本列島フォッサマグナ以西、朝鮮半島、アジア大陸北東部に幅広く分布する魚種であり、分布域の一部を分析しただけでは適切な議論が難しい可能性がある。そこで、岡崎博士が日本列島と朝鮮半島の様々な河川（北朝鮮は除く）で採集しシーケンシングしたデータを新たに加え、分布域をカバーする分子系統分析を行った。

##### 材料と方法

シトクローム b の塩基配列を材料として用いた。日本列島と朝鮮半島からサンプリングしシーケンシングした 35 個体と、先行研究で中国本土を中心にサンプリングされた 127 個体の、計 72 地点 162 個体の塩基配列 656bp を用いた。シトクローム b のプライマーは、Palumbi et al. (1991) と Aoyama et al. (2000) を参考に以下を使用した。

Forward: 5'-TGACTTGAARAACCAAYCGYYG-3'

Backward: 5'-ACCTCCGATCTYCGGATTACAAGAC-3'

そして、automated DNA sequencer (Applied Biosystem 377A) にて配列情報を取得した。

タカハヤの分子系統樹は、MEGA7(Kumar et al., 2016) に実装されている最尤法を用いて構築した。タカハヤの外群として用いたのは、アブラハヤ *Rhynchocypris lagowskii* の配列である。ベイズ情報量基準(BIC)によると、TN93+G+I モデルが塩基置換のモデルとして最良であった。最尤法で推定された枝のブートストラップ値は、アライメントのリサンプリングを 1000 回繰り返すことで求め、系統樹を構成するクレードを得た。分岐年代を推定するため、BEAST2.4.7 (Bouckaert et al., 2014) を用いてベイズ法による系統樹推定も実施した。進化速度は、シトクローム b の進化速度である 100 万年あたり 0.76% という値を用いた(Zardoya & Doadrio, 1999)。これはコイ科魚類で良く用いられている。また、事前分布として個体群サイズ一定の合祖プロセスを指定するとともに、分子進化速度の事前分布については、対数変換値が自己相関しつつ正規分布するモデル(Drummond et al., 2006)を与えた。

祖先分布を推定するため、採集地を日本列島・朝鮮半島・中国大陆に区分し、推定された分子系統樹に沿って状態（ここでは分布地）が離散的に推移するマルコフ過程の計算を行った(Pagel, 1994)。ここではまず、系統樹の不確実性を考慮するため、BEAST 2.4.7 で実装されているベイズ法を利用して系統樹の MCMC サンプルを取得した。9000 の MCMC サンプルから等間隔に 10% の副次標本を取得し、各配列の採集地データと合わせ、BAYESTRAITS V3 の最尤法で祖先の分布を推定した。

## 結果

最尤法により、3つの単系統のクレード(A、B、C)が確認された。これらは、中国本土を対象とした Yu et al. (2014)と一致するものであった。各クレードのブートストラップ支持率は、60%、73%、51%であった(図 15)。クレード B と C については、全てのサンプルは中国で得られたのに対し、クレード A は韓国、日本、そして中国の個体を含んでいた。祖先の分布を推定したところ、クレード B と C は中国であると推定された。クレード A に関しては、2つのサブクレード A1、A2 と、それ以外のグループ A3 が得られた。サブクレード A1 は 66%のブートストラップ確率で支持され、A2 は 22%であった。サブクレード A1 は日本の中国・四国・九州地方と、朝鮮半島西岸の一部、そして中国内陸の淮河に分布し、サブクレード A2 は日本の東海・北陸・近畿地方と対馬、そして朝鮮半島南部に分布していた(図 16)。サブクレード A1 に関して、日本産個体の最も新しい共通祖先の年代は 1.56Ma[1.06-2.10]と推定された。A2 に関して、日本の東海・北陸・近畿地方の個体は 87%のブートストラップ確率で支持され、対馬の個体と遺伝的な分化が認められた。東海・北陸・近畿地方の個体の最も新しい共通祖先の年代は 2.88Ma[2.06-3.79]、対馬の個体を含めると 4.21Ma[3.04-5.36]であった。Yu et al.がクレード A として検出した個体は全てサブクレード A1 に含まれていた。検出したサブクレード A1 の共通祖先は朝鮮半島に分布し、A1 のうち日本産個体の共通祖先は日本列島と推定された。グループ A3 は朝鮮半島東部に分布していた。サブクレード A1、A2 の祖先は共に朝鮮半島由来であると推定された。グループ A3 は4個体からなり、うち3個体は朝鮮半島の東側の地域から、1個体はソムジン江上流産であった。

## 考察

日本列島と朝鮮半島を入れて分子系統解析を行い、各クレード・サブクレードの分布(図 16)をみると、単一クレード・サブクレードが地理的に分断される現象を数多く見出すことができる。まず、Yu et al.に言及されるサブクレード A1 は日本の中国・四国・九州地方に広く分布しており、さらに朝鮮半島西部にも分布していることがわかった。日本列島の分布域と朝鮮半島の分布域は対馬海峡で隔てられている。サブクレード A1 の祖先分布に注目すると、サブクレード A1 全体の共通祖先が朝鮮半島に分布していたと推測される(図 15)ことから、日本列島産個体の共通祖先は朝鮮半島由来であったと推測され、対馬海峡を挟んだ交流があったことがわかる。同様に、朝鮮半島の分布域と中国大陸淮河上流の分布域は黄海によって隔てられているが、遺伝的に極めて近い関係にあった。中国大陸に焦点を当てた Yu et al.では由来不明の孤立個体群という扱いであったが、分布域全体のデータを入れることで、日本列島・朝鮮半島・中国大陸というグローバルな移動・侵入プロセスによって現在の分布パターンが形成されたと考えられた。しかしグローバル侵入プロセスだけでは、なぜ中国大陸に孤立個体群があるのか、という問いに答えることはできない。

サブクレード A2 に注目すると、地理的分断の描像をより顕著にとらえることができる。サブクレード A2 はブートストラップ支持率は 22% と低い、サブクレード A1 やグループ A3 とは遺伝的に明確に異なる集団であり、弱いながら単系統を形成しているといえるだろう。サブクレード A2 は日本の東海・北陸・近畿地方にまとまった分布域をもつほか、対馬と朝鮮半島南部に分布していた。対馬と東海・北陸・近畿地方の間には A1 が分布しており、A2 は単系統であるにも拘わらず地理的に分断されている。日本に分布するサブクレード A2 もまた、朝鮮半島由来であることが示された。ただし、A2 の樹根側の系統関係はブートストラップ確率が小さく錯綜している上、朝鮮半島と九州の中間地点に位置する対馬をどのように扱うかという問題があり、朝鮮半島からの侵入回数が何回あったのか検討するのは難しい。ただし、両者の最も新しい共通祖先が朝鮮半島に分布していたと推測されるので、対馬を含めた日本列島には 2 回の侵入があったと考えるのが適切かもしれない。いずれにせよ、A2 も A1 と同様に朝鮮半島から日本列島への侵入が、今日の分布パターンの形成において重要な役割を果たしたと理解できる。

次に、両サブクレードの日本本土（対馬を除く）への侵入時期について検討する。まず、日本本土産サブクレード A1 の最も新しい共通祖先の年代は 1.56Ma[1.06-2.10] と更新世前期であることがわかった。日本本土産サブクレード A2 の最も新しい共通祖先の年代は 2.88Ma[2.06-3.79] と、鮮新世（95% 区間は更新世前期を含む）となった。注目したいのは、サブクレード A2 の日本本土産個体群と対馬産個体が分岐する年代である。この年代は 4.21Ma[3.04-5.36] と推定され、日本本土産 A1 の共通祖先の年代より統計的に有意に古かった。このことは、サブクレード A2 が対馬と東海・北陸・近畿地方で分岐した後で、朝鮮半島から侵入したサブクレード A1 が中国・四国・九州地方に拡散したことを示している。このことは、日本列島においてサブクレード A2 が古い系統、A1 が新しい系統であることを示している。

第 2 章 3 節では、日本列島における純淡水魚の分布形成において、由来・年代の異なるいくつかの系統が層を重ねるように遺伝的空間構造が形成される”multi-layered formation”が、現在提案されている一つの考え方であると紹介した。この考え方はカマツカの系統地理研究がベースとなっている。タカハヤの事例も同様に古いサブクレード A2 の分岐の跡で新しい A1 が拡散したと推測されることから、”multi-layered formation”を例証しているといえるだろう。一方で、カマツカの場合とタカハヤとは明確な違いが存在する。それは、由来の異なる系統が同所的に分布するか、それとも異所的に分布するかという問題である。カマツカの場合、異なる系統が同所的に分布しており、Tominaga et al. (2016) はこれらが別種であると推測している。一方、タカハヤのサブクレード A1 と A2 は異所的に分布している。サブクレード A1 と A2 は共に朝鮮半島由来であることから、朝鮮半島との陸橋が形成された位置から東へ向かって日本列島を徐々に拡散したと想定するのが妥当であろう。その過程でカマツカのように古い系統と新しい系統が混じり合うことなく異所的に分布していたという事実は、第 2 章 2 節で紹介した競争排除のメカニズムを想起させる。一方で、



古いクレードの後に新しいクレードが拡散していることから、”**Founder takes all**”仮説を直接当てはめることは難しいだろう。この現象を矛盾なく理解するには、4・5 節で提示する置き換わり仮説を導入する必要がある。

単一クレードが地理的に分断されて分布する現象は、純淡水魚の系統地理研究で見過ごされてきた問題である。東アジアでは純淡水魚の系統地理を検討するにあたり、日本、韓国、中国など一つの国内でのデータ収集と分析に注力し、他の国のデータは仮に対象魚種が分布していたとしても扱わないか、ごく一部を分析に加えるにとどまることが多い。次の節では、分布域全体を考慮せず特定の国内のデータに焦点を当てるアプローチで地理的分断がどのように見過ごされるのか概観する。

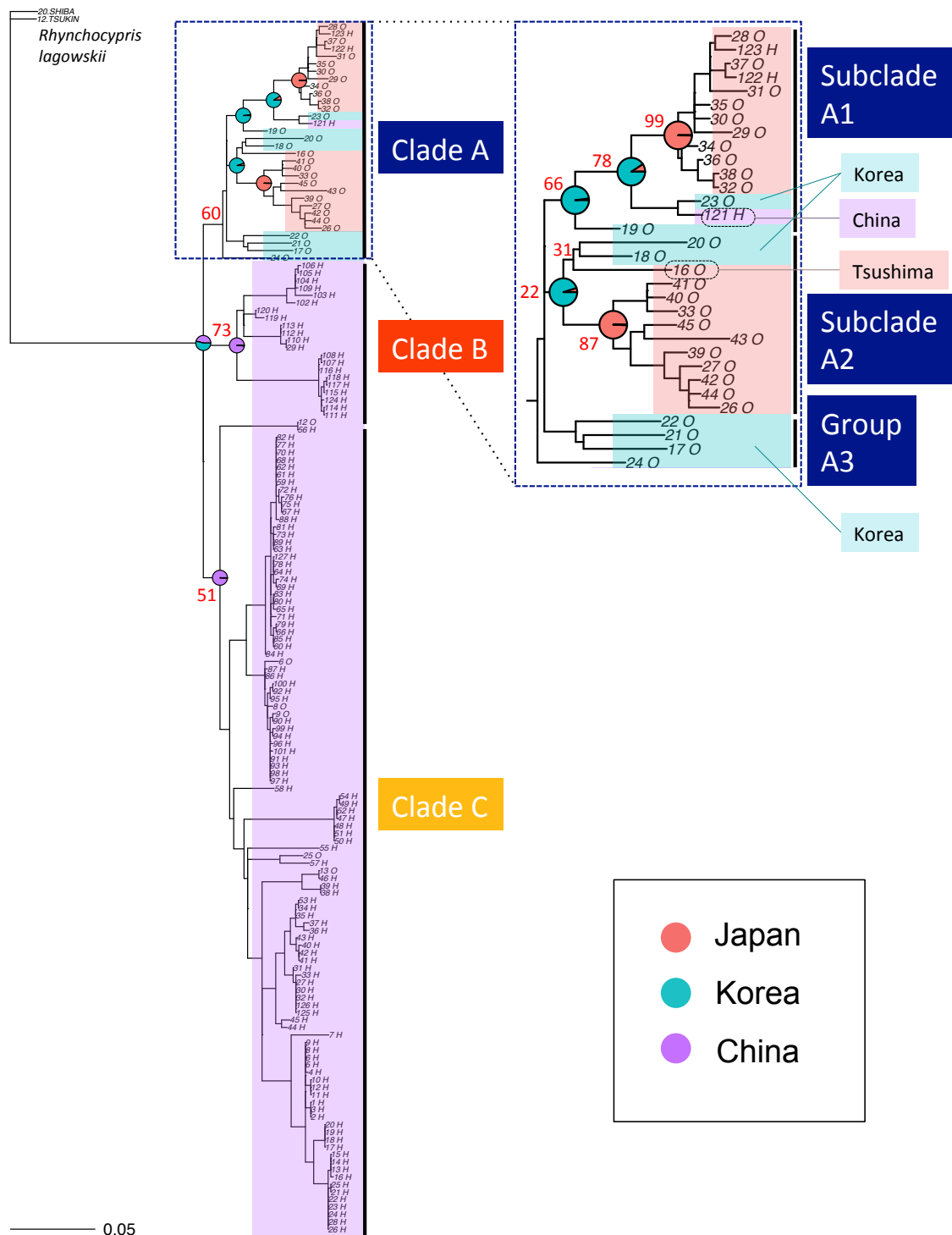


図 15 タカハヤのシトクローム b 配列による系統樹と、系統樹から推定された地理的ロケーション。

赤字の数字はブートストラップ確率(%)を示し、円グラフは当該ノードの地理的割り当ての割合を示している。クレード A については拡大図を示した。

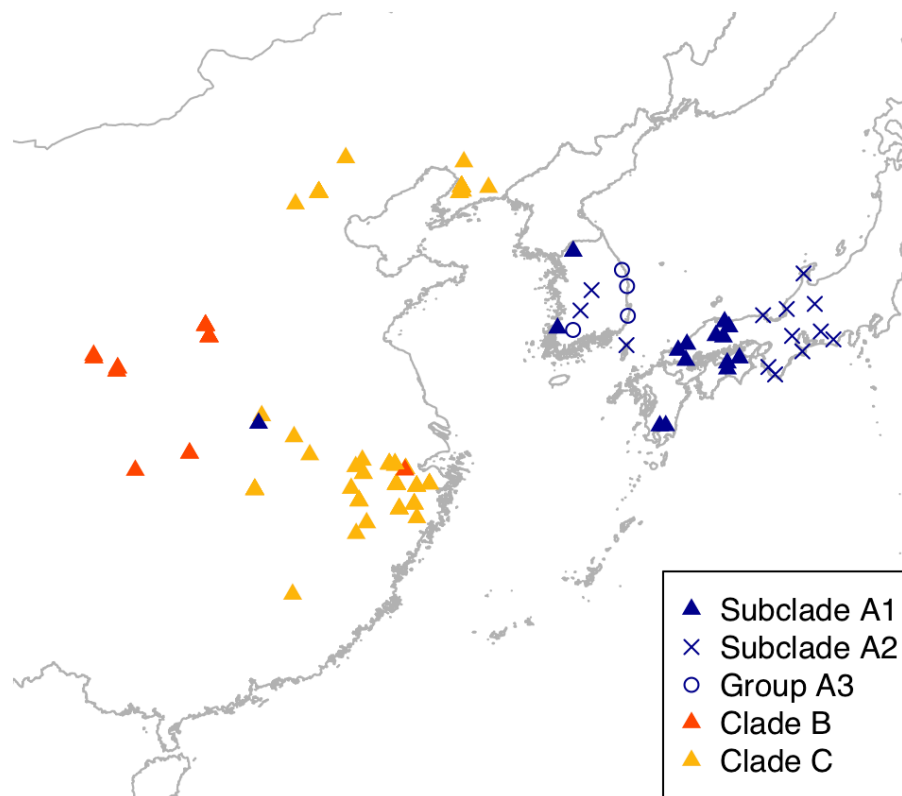


図 16 日本列島・朝鮮半島・中国大陸におけるタカハヤの分布図。

クレード A、B、C の採集地を濃紺色、赤色、黄色で色分けして図示し、クレード A 中のサブクレード・グループを図形で区分した。

#### 4-4. 問題はなぜ見過ごされたか（カワムツを例に）

カワムツ *Nipponocypris temminckii* は、日本列島の東海地方以西と朝鮮半島にかけて、河川の様々な環境に生息する純淡水魚である。分岐年代や局所的な分布の考察といった詳細な分析と議論は改めて 5 章で行うが、ここでは、調査地域の設定方法によって、地理的分断という現象がどのように見過ごされたか考える。

##### 材料

サンプリングとシーケンシングは岡崎博士によるものである。日本では 1990 年から 2013 年にかけてサンプルの採集を行い、韓国では 1991 年から 1994 年にかけて行った。その中で、日本の 340 の採集地から得た 561 個体、韓国の 57 の採集地から得た 93 個体を分析に用いた。4 塩基対を認識する制限酵素を用いた PCR-RFLP 分析を行い、シーケンシングを行う個体を選択した。各採集地において、全ての個体が同じバンドパターンを有していた場合 1 個体のみを選択した。加えて、地理的に近接する数多くの河川から得た個体のバンドパターンが全て同一の場合、河川間の距離が等距離になるように副次標本を選択し、これをシーケンシングした。また、異なるバンドパターンをもつ個体全てをシーケンシングした。結果として、日本の 248 地点から得た 268 個体と韓国の 32 地点から得た 41 個体の ND2 遺伝子の部分配列を得た。配列の長さは 600pb である。配列の取得を行うにあたり、白筋から DNA を抽出し PCR を行った。ミトコンドリア DNA の ND1-16SRNA 領域を対象に、Hall & Nawrocki (1995) の手法に従い次のプライマーを用いた。

Forward: 5'-ACCCCGCCTGTTTACCAAAAACAT-3'

Reverse: 5'-GGTATGAGCCCGATAGCTTA-3'

RFLP で用いた制限酵素は、AfaI、AluI、BstUI、DdeI、HaeIII、HhaI、HinfI、MboI、MspI、NlaIII、ScrFI、Sau96I、TaqI の 13 種類である。

##### 方法

(a)全配列を用いた場合、(b)日本列島産の配列のみを用いた場合、(c)日本の論文では初めて本格的に大陸の個体を分析に含めた Tominaga et al. (2016) のカマツカに関する論文になり臨津江の個体で朝鮮半島集団を代表させた場合、の 3 つの場合について分子系統解析を行い、各クレードの地理分布を求めた。まず、MEGA7 で塩基置換に関するベストモデルを BIC によって選択し、最尤法で分子系統樹を推定した。系統樹推定にあたり、ヌマムツ *N. sieboldii* の配列を外群として用いた。次に、推定された分子系統樹からクレードを抽出し、各クレードの地理分布を図示した。

##### 結果

3つのデータセットで分子系統解析を行い、分布図を作成した。それぞれの結果について次に述べる。

- (a) 最尤法によって推定された分子系統樹により、7つのクレード(A-G)を確認した(図 17)。クレード A、B、D は全て韓国で採集された個体であり、クレード C は韓国と日本の個体であった。韓国の個体群(クレード C)は今日、*N. koreanus* として記載されている。クレード F は日本の個体であり、クレード G は日本と韓国の個体を含んでいた。クレード F は近畿・中国・四国地方に分布しており、クレード G は中国・四国・九州地方に分布していた。カワムツのクレード C の分布は、2つの地域に大きく分断されていた。一つは朝鮮半島の南西部であり、もう一つは日本の東海地方である(Okazaki et al., 1991)。
- (b) 最尤法によって推定された分子系統樹により、3つのクレード(C、F、G)を確認した(図 18)。各個体のクレードは(a)の場合と一致していた。クレード F は近畿・中国・四国地方に分布しており、クレード G は中国・四国・九州地方に分布していた。カワムツのクレード C は東海地方に分布していた。
- (c) 最尤法によって推定された分子系統樹により、3つのクレード(A、C、Φ)を確認した(図 19)。クレード A と C に含まれる各個体の割り当ては(a)の場合と一致していた。クレード A は朝鮮半島の臨津江産、残る C と Φ は日本で採集された個体であった。クレード Φ は近畿・中国・四国・九州地方に分布し、そこには(a)、(b)におけるクレード F と G がまじっていた。クレード C は東海地方に分布していた。クレード Φ のなかで分化した集団があり、これは(a)、(b)における日本列島産クレード G と一致していたことからサブクレード G として表記した。

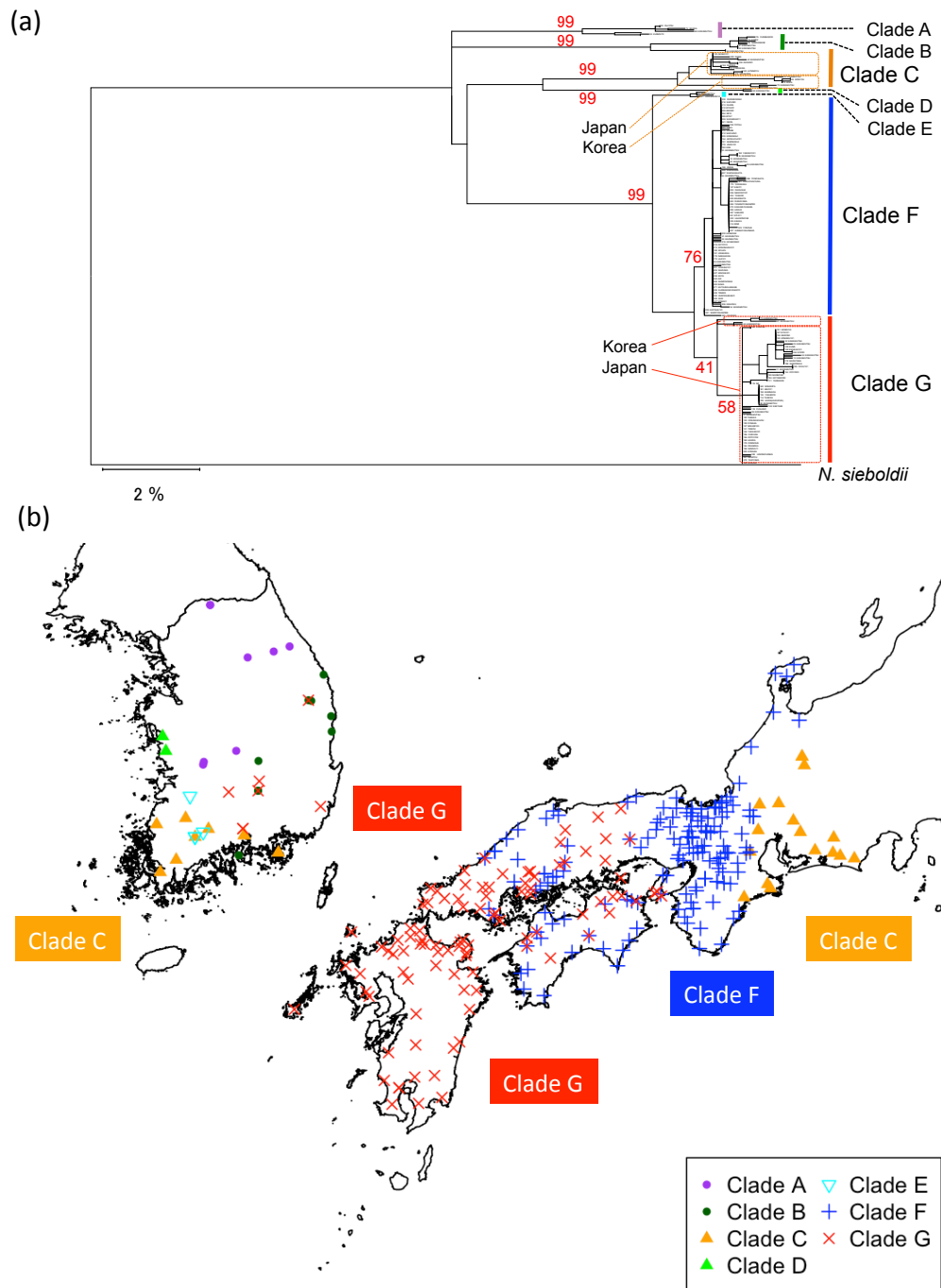


図 17 朝鮮半島から日本列島にかけて分布するカワムツの分子系統樹と採集地。  
 (a) ND2 配列から推定された分子系統樹。赤字の数値はブートストラップ支持率。 (b) 採  
 集地をクレードごとに示した。

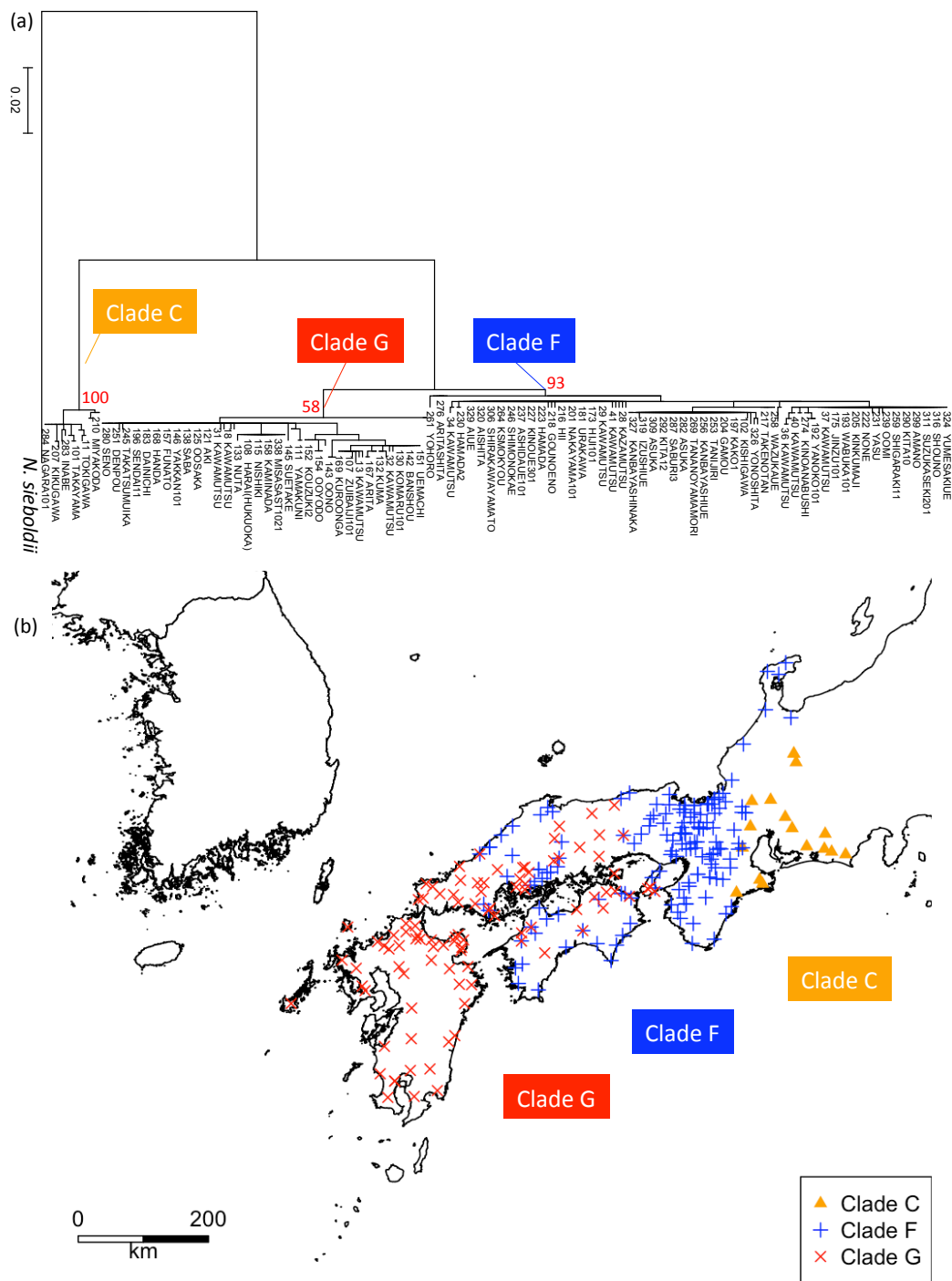


図 18 日本列島のデータから推定されたカワムツの分子系統樹と採集地。  
 (a) ND2 配列から推定された分子系統樹。赤字の数値はブートストラップ支持率。 (b) 採集地をクレードごとに示した。

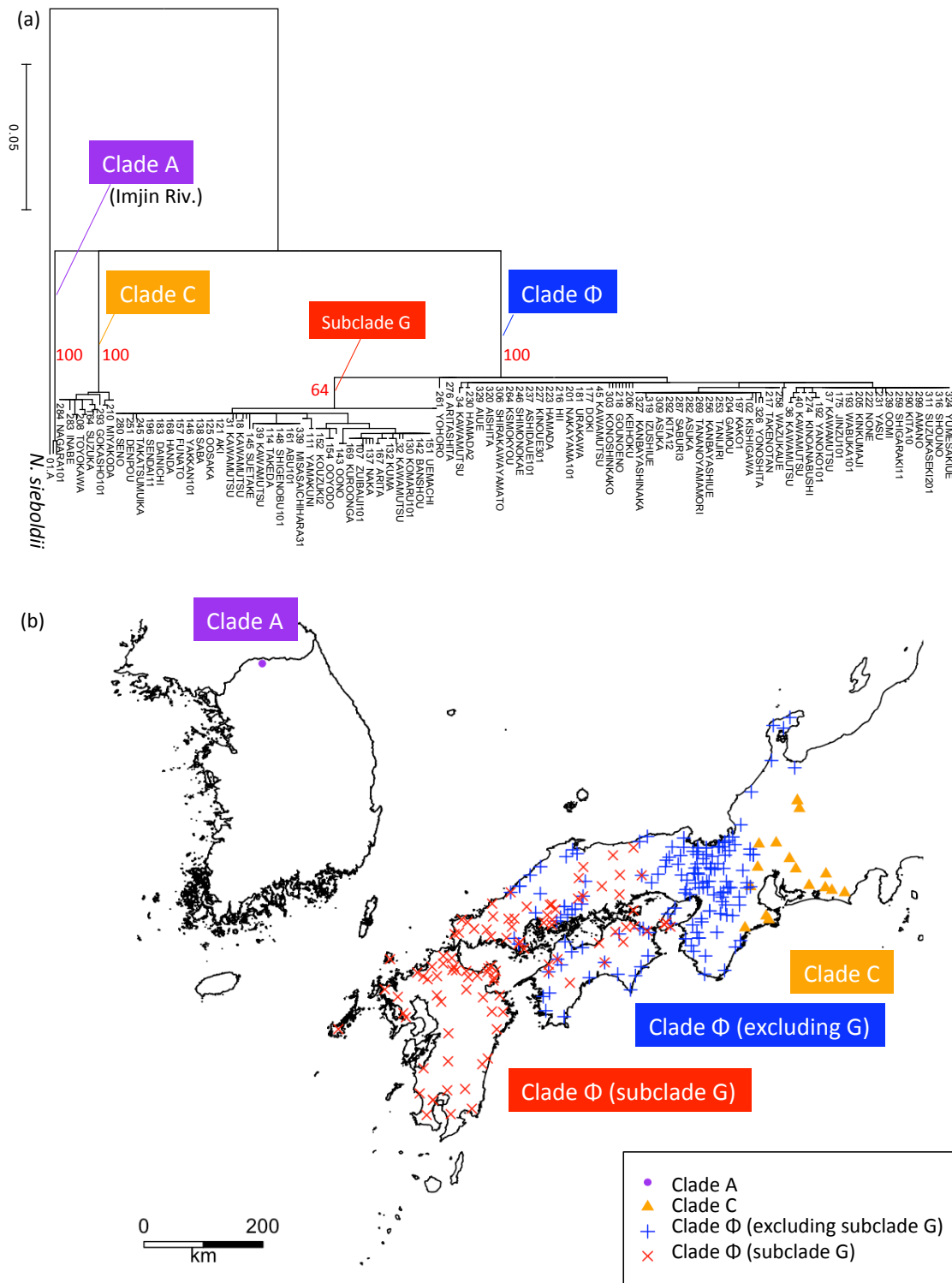


図 19 日本列島と朝鮮半島臨津江のデータから推定されたカワムツの分子系統樹と採集地。

(a) ND2 配列から推定された分子系統樹。赤字の数値はブートストラップ支持率。(b) 採集地をクレードごとに示した。



## 考察

本節では、東海地方に分布する個体群（クレード C）の系統関係に注目して、調査範囲の設定方法が系統地理パターンの把握と分布形成過程の推論に及ぼす影響について考える。まず、日本列島と朝鮮半島の分布域（北朝鮮は除く）を網羅的に扱った(a)では、東海地方の個体群が朝鮮半島南西部の個体群と単一クレード（クレード C）を形成し、これが他の個体と遺伝的に大きく異なりブートストラップでも高く支持された。この現象は、タカハヤと同様にカワムツでも、日本列島と朝鮮半島というグローバルな遺伝的交流の中で単一クレードの地理的分断が生じたことを明確に示している。クレード C の分断された生息地の間にクレード F と G が分布しており、こうしたパターンもタカハヤと類似していた。一方で日本列島の個体のみを扱った(b)では、東海地方の個体群が近畿以西の個体群と遺伝的に分化しているという事実しか認識することができない。臨津江のデータで朝鮮半島集団を代表させた(c)では、さらに誤った推論が導かれる。朝鮮半島集団を代表するクレード A、東海地方のクレード C、日本列島近畿以西のクレード Φ で多分岐しているため、朝鮮半島と日本列島の間と近畿地方と東海地方の間にそれぞれ拡散障壁が形成されて分化したという従来モデルで説明されうる。

調査スキームによる系統地理に関する描像の違いは、東海地方の個体群と近縁な朝鮮半島南西部の個体群をサンプリングするか否かに左右される。分布域全体を網羅的にサンプリングすることで、グローバルな遺伝的交流と単一クレードの地理的分断という現象を検出することが可能となる。

### 4-5. 種内・種間置き換わり仮説

タカハヤとカワムツの事例を通じ、純淡水魚のグローバルな遺伝的交流の中で単一クレードの地理的分断が生じ、分断された生息地間に別のクレードが分布する現象があることを確認した。こうした現象は対象魚種の分布域全体を網羅する調査なしに検出することは必ずしも容易でなく、現に先行研究では見過ごされてきた。

本研究の共同研究者として日本列島と朝鮮半島の数多くの河川で日本産純淡水魚のほぼ全種をサンプリングした岡崎登志夫博士は、分子系統樹と各クレードの分布を比較検討する中で、競争するクレード間の置き換わりが地理的分断を形成したという仮説を得た。この仮説は、次のように定式化できる。まず、あるクレードが地理的に連続的に分布している。次に、別の適応度が高いクレードが侵入・拡散すると、元々いたクレードの個体は競争に負けて姿を消す。新しいクレードは古いクレードを置き換えながら分布域を拡大させ、古いクレードが一部の地域に取り残されることで「単一クレードの地理的分断」が生じる。

環境の変化などで連続的な生息地が分断される場合、局所個体群が生じ、局所個体群間で遺伝的な分化が進むというプロセスが考えられてきた（図 20 a）。分断化されて生じた局所個体群は小さいため、局所個体群間で遺伝的な違いが大きくなる。これらは単系統を形成するのではなく、メインの個体群によってまき散らされたような系統関係を有すること

となる。一方で、競争による置き換わりによってどのような系統地理パターンが生じるか、という問いについては十分に調べられているとはいえない。種間の置き換わりを支持する生物地理的なエビデンスとしては、ある生物種の分布が別種の分布域に取り囲まれることで生じる分布の空間的な分断と隔離に見出すことができる(Gutiérrez et al., 2014)。こうした現象は種間や種内の競合で生じる可能性がある。進化的な時間スケールの中で、競合する種内クレードや別種によってによって比較的最近に分断された局所個体群は遺伝的に同質で単系統を形成すると推測される (図 20 b)。

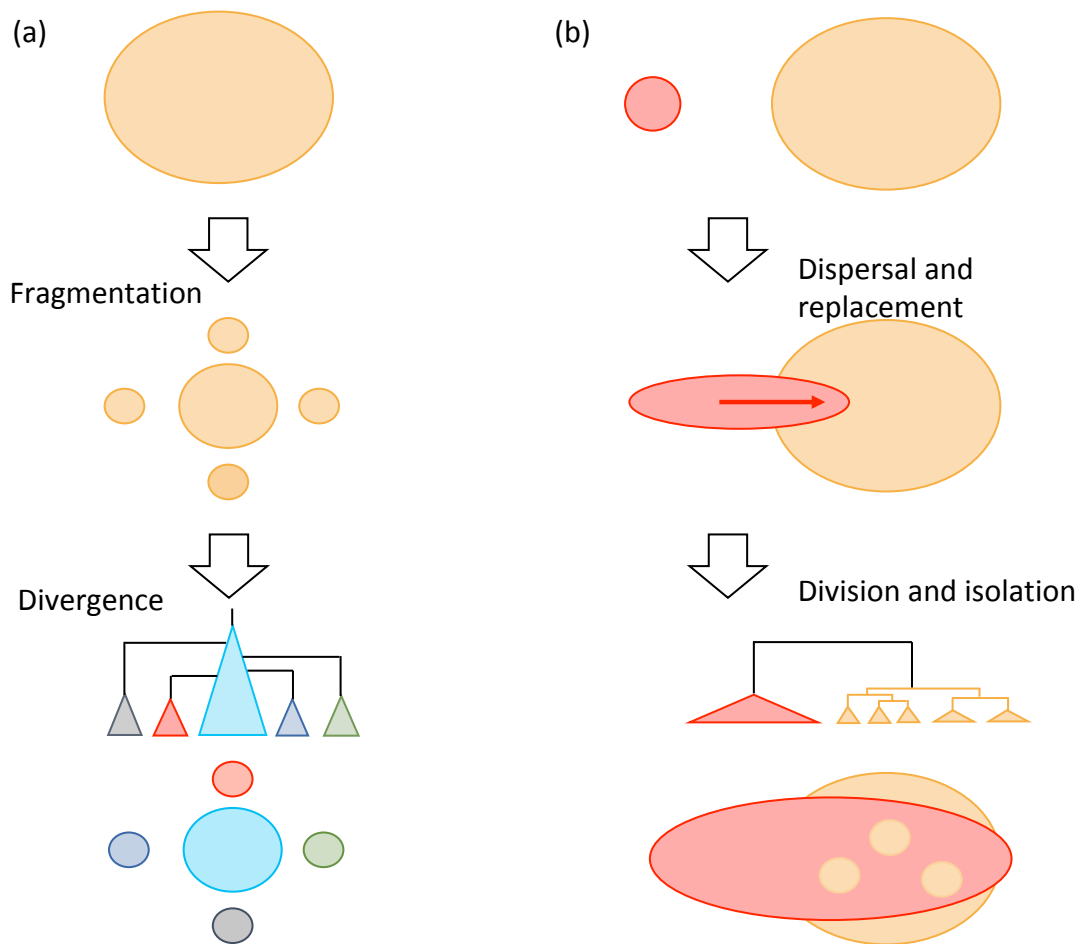


図 20 生息地の断片化と置き換わりの概念図。

(a) 従来注目されてきた断片化では、断片化して小さな個体群が出現し、それらが独自の遺伝的分化を遂げる。孤立した個体群同士が単系統を形成するのではなく、メイン個体群を中心に拡散するような系統関係を形成する。(b) 種内・種間の置き換わりで生じると想定される分布。最近に生じた局所個体群（図中の3つの円と上下に分断化されたエリア）は遺伝的に同質で、単系統を形成する。

## 5. 出朝鮮半島仮説の提案と検証

### 5-1. 序論

2 章では、日本の純淡水魚の分布形成において山脈や水系といった地形の変遷が重要な役割を果たしていることを概観するとともに、空間構造が形成される一つのプロセスとして”multi-layered formation”という考え方があることを紹介した。これはカマツカの系統地理研究などが元となったアイデアで、古い系統が分布しているところに新しい系統が拡散するプロセスが繰り返され、層状に重なるようにして今日の空間構造が形成されたと主張するものであった。一方で、タカハヤの系統地理に注目した 4 章 3 節では、日本列島には朝鮮半島に地理的起源をもつ複数の集団が分布していることから”層状の積み重なり”がカマツカ同様に示された一方、カマツカと大きく異なる点として、古い集団の地理的な分断という現象が確認された。4 章 4 節で示したカワムツの事例から、地理的分断は、生息地全体をカバーする詳細サンプリングを通じグローバルな遺伝的交流について検討することで解析や吟味が可能となることが示唆される。そうした系統地理パターンの背景にあるプロセスとして、「クレード間の置き換わり」が重要な役割を果たしている可能性がある。

そこで本章では、朝鮮半島と日本列島というグローバルな遺伝的交流に着目し、系統地理分析及びシミュレーションによって遺伝的交流とクレード間の置き換わりが果たした役割について検証する。分析対象としたのはズナガニゴイ *Hemibarbus longirostris*、カワムツ *Nipponocypris temminckii*、タナゴの仲間であるアブラボテとその近縁種 *Tanakia* spp.、ゲンゴロウブナとその近縁種 *Carassius* spp. である。これら 4 つの生物群は朝鮮半島から日本列島にかけて分布する。尚、*Carassius* spp. 以外は商業的な漁業の対象となっていない。

人類においては、文化資料とゲノム情報から、アフリカからの断続的な拡散と遺伝的な混合によって世界各地に人類が広がったことがわかっており、この現象は「出アフリカ」(Out of Africa)と呼ばれている(Hellenthal et al., 2014; Nielsen et al., 2017)。新しい移住者が元からいた人々と遭遇した際、交雑したり時には移住者が先住の人々を置き換えたりしたという。第 4 章で概観したように、日本列島の純淡水魚においても朝鮮半島からクレードが侵入・拡散し、その過程でクレード間の置き換わりが生じ単一クレードの地理的分断がもたらされたのかもしれない。本研究はこれを「出朝鮮半島(Out of Korea)」仮説として定式化した。第 5 章では、既存の分子系統地理に関する手法を用いて、出朝鮮半島仮説の検証を実施した。

### 5-2. 分析した魚種の生態

本研究で分析したズナガニゴイ、カワムツ、アブラボテ、ゲンゴロウブナはいずれもコイ科に属する純淡水魚である。本節では、4 つの生物群の生態について概説する。特記のない箇所は細谷ら (2019)を引用している。

ズナガニゴイは全長 15~20cm で、河川本流の中流域で砂が多い環境を好み、水生昆虫などを捕食する。基本的に水底から数 cm 離れたところを遊泳し、驚くと砂の中にもぐること

もある。繁殖期は4月から8月の期間で、多くの場合オスは繁殖のための縄張りを形成し、メスはオスの縄張りに入り産卵行動を行い、粘着性の卵を底砂の中に埋める(秋山, 1996)。カワムツは体長15~20cmで、河川の上流から中流にかけての様々な環境に生息する。カワムツの生態については片野修による一連の研究があり、片野(1999)に詳細に記載されている。それによるとカワムツは基本的に中層を遊泳する魚種であり、付着藻類や底生動物、落下昆虫など様々な餌を食する。繁殖期は5月から8月で、ズナガニゴイと同様に砂底に卵を埋めるが、縄張りはつくらない。カワムツの行動圏の広さは個体差があり、Katano(1996)によると広いもので160m<sup>2</sup>ほどであった。アブラボテは全長4~7cmで、河川の中・下流や平野部の細流に生息する。他のタナゴ類と同じく二枚貝に産卵する習性をもっており、本種の産卵母貝はカタハガイ、ヨコハマシジラガイなどである。本種の繁殖期は4~8月である。ゲンゴロウブナは全長20~50cmで、琵琶湖・淀川水系の固有種である。産卵期は3~6月で、産卵や仔魚の生育は抽水植物帯で行われる。成魚は琵琶湖沖合の表層・中層に生息し、植物プランクトンが主な餌となっている。ギンブナ *Carassius* sp. は日本各地に生息する魚種で、全長は15~40cm、食性は雑食である。3倍体のメスが雌性生殖する特徴的な繁殖生態が知られているが、オス個体が一定数存在することもあり、その繁殖様式については今後の研究の進展が待たれている。

#### 5-4. データ

本研究では、共同研究者の岡崎登志夫博士が日本列島と韓国にある数多くの河川から採集・シーケンシングした淡水魚のサンプルを用いた。各採集地において代表的な魚種を、網やビンドウと呼ばれる罟(透明なセルロイドあるいはプラスチック製で直径16~18cm、長さが30cm程の筒状の形態をしたもので、その中に魚を誘引する餌を入れ、淡水魚の捕獲に使用される道具)などを利用して採集し、分子解析のためにエタノールないし-20℃で適切に固定した。

##### ズナガニゴイ *Hemibarbus longirostris*

日本では1990年から2009年にかけてサンプルの採集を行い、韓国では1991年から1994年にかけて行った。その中で、日本の15の採集地から得た27個体、韓国の20の採集地から得た63個体を分析に用いた。4塩基対を認識する制限酵素を用いたPCR-RFLP分析を行い、シーケンシングを行う個体を選択した。各採集地において、全ての個体が同じバンドパターンを有していた場合1個体のみを選択した。また、分析を通じて異なるバンドパターンをもつ個体が出現した場合、全てをシーケンシングした。系統地理情報を高い解像度で抽出するため、進化速度の速いミトコンドリアのND2遺伝子を分子マーカーとして選択した。最終的に584塩基対のND2配列を42個体分取得した。ほかの魚種についても、同様の理由からND2遺伝子の配列を取得した。

配列の取得を行うにあたり、白筋から DNA を抽出し PCR を行った。ミトコンドリア DNA の ND1-16SRNA 領域を対象に、Hall & Nawrocki (1995) の手法に従い次のプライマーを用いた。

Forward: 5'-ACCCCGCCTGTTTACCAAAAACAT-3'

Reverse: 5'-GGTATGAGCCCGATAGCTTA-3'

続く RFLP では、AciI、AfaI、AluI、BfaI、BstUI、DdeI、HaeIII、HhaI、HinfI、MboI、MspI、NlaIII、ScrFI、Sau96I、TaqI の 15 種類の酵素を用いた。ND2 遺伝子の配列はコイ *Cyprinus carpio* (Chang et al., 1994) のミトコンドリア DNA 塩基配列に基づく以下のプライマーを用いて増幅した。

Forward: 5'-TWTYGGGCCCATACCCCAA-3'

Backward: 5'-GCTTTGAAGGCTYTTRGTCT-3'

最後に、automated DNA sequencer (Applied Biosystem 377A) にて配列情報を取得した。

#### カワムツ *Nipponocypris temminckii*

カワムツのデータは、4 章 4 節の ND2 配列である。ND2 配列の進化速度を計算するため、全てのクレードから選び出した 22 個体のシトクローム b 配列も取得した。シトクローム b のプライマーは、Palumbi et al. (1991) と Aoyama et al. (2000) を参考に以下を使用した。

Forward: 5'-TGA CTTGAARAACCA YCGYYG-3'

Backward: 5'-ACCTCCGATCTYCGGATTACAAGAC-3'

#### アブラボテ *Tanakia limbata*, *T. koreensis*, および近縁種

日本では 1989 年から 2013 年にかけてサンプルの採集を行い、韓国では 1991 年から 1994 年にかけて行った。その中で、日本の 47 の採集地から得た 97 個体、韓国の 15 の採集地から得た 17 個体を分析に用いた。4 塩基対を認識する制限酵素を用いた PCR-RFLP 分析を行い、前述したズナガニゴイと同じ基準でシーケンシングを行う個体を選択した。結果として、70 個体から 741 塩基対の ND2 配列配列を取得した。

DNA の増幅は、次のプライマーを用いて PCR を行った。

Forward: Cb3R-L: 5'-CATATTAAACCCGAATGATATTT-3'

Reverse: 12SAR-H: 5'-ATAGTGGGGTATCTAATCCCAGTT-3'

続く RFLP で用いた制限酵素は、AciI、AfaI、AluI、BfaI、BstUI、DdeI、HaeIII、HhaI、HinfI、MboI、MspI、NlaIII、ScrFI、Sau96I、TaqI の 15 種類である。

#### フナ類 *Carassius auratus*, *C. sp.*、ゲンゴロウブナ *C. cuvieri*

日本では 1989 年から 2007 年にかけてサンプルの採集を行い、韓国では 1991 年から 1994 年にかけて行った。その中で、日本の 48 の採集地から得た 274 個体、韓国の 41 の採集地

から得た 101 個体を分析に用いた。分析に加えた 3 個体の金魚は観賞用に市販されていたものである。PCR-RFLP 分析では地域固有のバンドパターン・ハプロタイプは検出されなかった。フナ類は古来より食料として利用されてきたことから、河川間の人為的な移入に影響されている可能性がある。それ故、分析ではバンドパターンの異なる全ての個体を用いた。結果として 1540 個体から 600 塩基対の ND2 配列配列を取得した。

配列の取得手順はズナガニゴイと同様である。制限酵素については、AfaI、BfaI、BstUI、HhaI、HinfI、MboI、MspI、NlaIII、ScrFI、TaqI の 10 種類を用いた。

### 3.2.1 サンプリング地点と地形情報

採集地点の情報は岡崎博士の野帳に記載された記録を筆者が電子化したものを使用した。水深については ETOPO1 データ (Amante & Eakins, 2009) より取得し、統計言語 R のパッケージである marmap (Pante & Simon-Bouhet, 2013) を使用して図示に用いた。陰影図は国土地理院が提供する色別標高図を用いて描いた (国土地理院, 2013)。なお、色別標高図のうち海洋部分は海上保安庁海洋情報部のデータが用いられている。河川データは、国土数値情報ダウンロードサービスより取得した (国土交通省, 2011)。

## 5-5. 分析

### ズナガニゴイの分子系統分析

ズナガニゴイの分子系統樹は、MEGA7 (Kumar et al., 2016) に実装されている最尤法を用いて構築した。ズナガニゴイの外群として用いたのは、ヤガタニゴイ *H. mylodon* とニゴイ *H. barbus* の配列である。ベイズ情報量基準 (BIC) によると、TN93+I モデルが塩基置換のモデルとして最良であった。最尤法で推定された枝のブートストラップ値は、アライメントのリサンプリングを 1000 回繰り返すことで求めた。塩基配列に基づく分子系統樹と採集地の情報を利用し、現在は日本から韓国にかけて分布するズナガニゴイの祖先がどこに分布していたのか、BayArea (Landis et al., 2013) と BayesTraits V3 に実装されている最尤法 (Pagel, 1994) によって推定した。BayesTraits は対馬海峡をはさんだ侵入に焦点を当てる一方、BayArea は長距離の拡散にペナルティを与える手法である。Watanabe (1998) に基づく 15 のエリアを日本に、主要な水系に対応する 6 つのエリアを韓国に設定した。分子系統樹の各クレードから 1 サンプルをランダムに選択し、離散的なエリアにおいて各クレードの在・不在情報を与えた。選択されたサンプルの系統樹を BEAST2.4.7 で推定し、BayArea のデフォルト設定で祖先の地理的分布を推定した。BayesTraits V3 では、系統樹の不確実性を考慮するため、BEAST 2.4.7 で実装されているベイズ法を利用して系統樹の MCMC サンプルを取得した。9000 の MCMC サンプルから等間隔に 10% の副次標本を取得し、各配列の採集地データと合わせ、BAYESTRAITS V3 の最尤法で祖先の分布を推定した。

表 2 日本と韓国にかけての 21 個のエリアの位置。

Number	Name	longitude	latitude
1	Kyushu-Southeast	131.4	31.9
2	Kyushu-Southwest	130.6	32.5
3	Kyushu-Northwest	130.7	33.7
4	Kyushu-Northeast	131.6	33.2
5	Shikoku-South	133.4	33.5
6	Shikoku-North	134.1	34.2
7	Chugoku-Southwest	132.5	34.5
8	Chugoku-Southeast	133.9	34.7
9	Chugoku-North	132.3	35
10	Kinki-Middle	135.5	34.7
11	Kinki-North	135.1	35.3
12	Kinki-South	135.2	34.2
13	Tokai-Ise Bay	136.7	35.2
14	Tokaik-East	137.8	34.8
15	Hokuriku-West	136.8	36.6
16	Han-Riv	127.3	37.5
17	Geum-Riv	127.4	36.5
18	Yeongsan-Riv	126.6	34.8
19	Seomjin-Riv	127.1	35
20	Nakdong-Riv	128.3	36.2
21	Yeongdong	129.3	37.2



#### カワムツの分子系統分析

309 個体から得た配列のうち、109 種類のユニーク配列があった。分子系統樹は、MEGA7 に実装されている最尤法(4 章 4 節参照)と BEAST 2.4.7 に実装されているベイズ法で推定した。外群としてヌマムツの配列を用いた。BIC によると、TN93+G が塩基置換の最良モデルであった。ベイズ法で推定するにあたり、事前分布として個体群サイズ一定の合祖プロセスを指定した。分子進化速度の事前分布については、対数変換値が自己相関しつつ正規分布するモデル(Drummond et al., 2006)を与えた。平均進化速度については、コイ科魚類でよく用いられるシトクローム b の進化速度である 100 万年あたり 0.76% という値 (Zardoya & Doadrio, 1999)を ND2 の進化速度に変換することで得た。カワムツのシトクローム b の平均進化距離(0.0513)と、対応する個体の ND2 配列の平均進化距離(0.0627)を比較した結果、ND2 の進化速度はシトクローム b よりもやや速く 0.93%であると求めた。

各クレードの分岐年代の時系列を推定するため、PAML4.9 に実装されている MCMCTree パッケージで相対的な分岐年代を求めた。このパッケージを用いるにあたって、最尤推定した系統樹のトポロジーと塩基配列情報を入力データとした。化石などによる較正ポイントの情報が存在しないため、樹根の年代を 1 とした。加えて、MCMC の過程でパラメータの推定値が極端に逸脱し混合が不十分になるのを防ぐため、最尤法およびベイズ法で推定した系統樹に基づいて、いくつかのノードについてゆるやかな較正を加えた。

また、塩基配列に基づく分子系統樹と採集地の情報を元に、ズナガニゴイと同様の方法で祖先の分布を推定した。

#### アブラボテおよび近縁種の分子系統分析

BIC によると、TN93+I が最良の塩基置換モデルであった。外群として、ヤリタナゴ *T. lanceolate*、ミヤコタナゴ *T. tanago*、カネヒラ *Acheilognathus rhombeus*、ウグイ *Tribolodon hakonensis* の配列を使用した。また、塩基配列に基づく分子系統樹と採集地の情報を元に、ズナガニゴイと同様の方法で祖先の分布を推定した。

#### フナ属の分子系統分析

BIC によると、TN93+I+G が最良の塩基置換モデルであった。外群としてコイ *Cyprinus carpio* の配列を使用した。また、塩基配列に基づく分子系統樹と採集地の情報を元に、ズナガニゴイと同様の方法で祖先の分布を推定した。

## 5-6. 結果

#### ズナガニゴイの系統地理

最尤法およびベイズ法により、3 つの単系統のクレード(I、II、III)が確認された。クレード I と III については、全てのサンプルは韓国で得られたのに対し、クレード II は韓国と日本の個体を含んでいた (図 21)。クレード I は朝鮮半島の中央部に分布し、クレード III は

朝鮮半島の南東部に分布していた。クレードⅡの分布は、対馬海峡をはさみ2つの分断された地域から構成されていた。一つ目は朝鮮半島の南西部であり、もう一つは日本列島である。日本列島の分布域は、中国地方瀬戸内海側から東海地方西部にかけてひろがっていた。BayesTraits (図 21) と BayArea (図 22) の結果は、ズナガニゴイの地理的起源が朝鮮半島にあることを示していた。クレードⅡが分岐したのち、クレードⅡの朝鮮半島内での分布は南西部に限定された。一方で、クレードⅡは分布域を日本列島へと拡大させた。これは、上記3つのクレードが朝鮮半島内で分岐し、朝鮮半島の個体群から分かれたクレードが陸橋を通して日本へ侵入したことを示すものである。

移入ルートとして可能性があるのは、日本とアジア大陸のとの間に形成された2つの陸橋である。一つ目の陸橋は朝鮮半島と西日本の間に形成され、もう一つはシベリア沿海州と北海道の間にサハリンを経由して形成されたものである。ここで、北海道と本州を隔てる津軽海峡は水深が深いためこの部分が陸化することは無かったと考えられ、淡水魚の拡散障壁として機能してきた (Watanabe, 2012)。ズナガニゴイの日本列島内における分布は東海以西に限られることから、朝鮮半島と日本列島をつなぐ陸橋経由で日本に侵入したと考えられる。

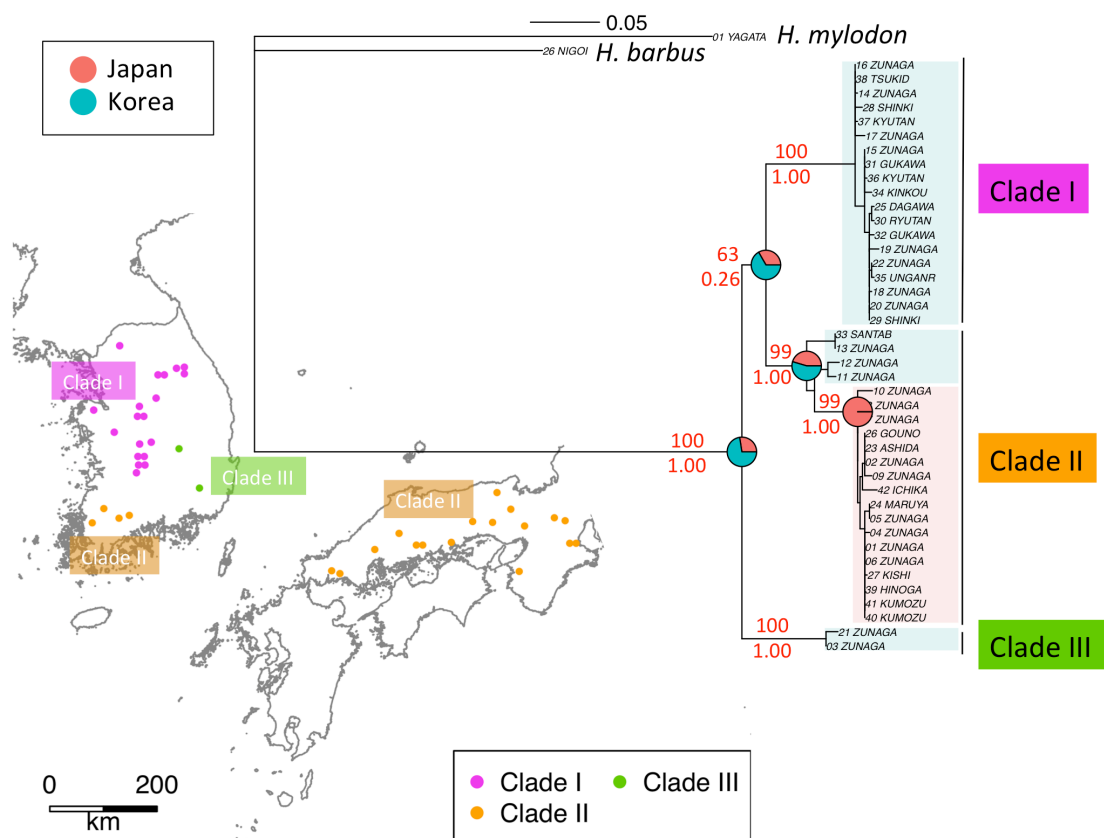


図 21 ズナガニゴイの ND2 配列から推定された分子系統樹と採集地。

上段赤字はブートストラップ支持率(%)を示し、下段赤字はベイズ法による事後確率を示す。  
円グラフは祖先ノードが日本列島・朝鮮半島のどちらに分布していたかをしめす。

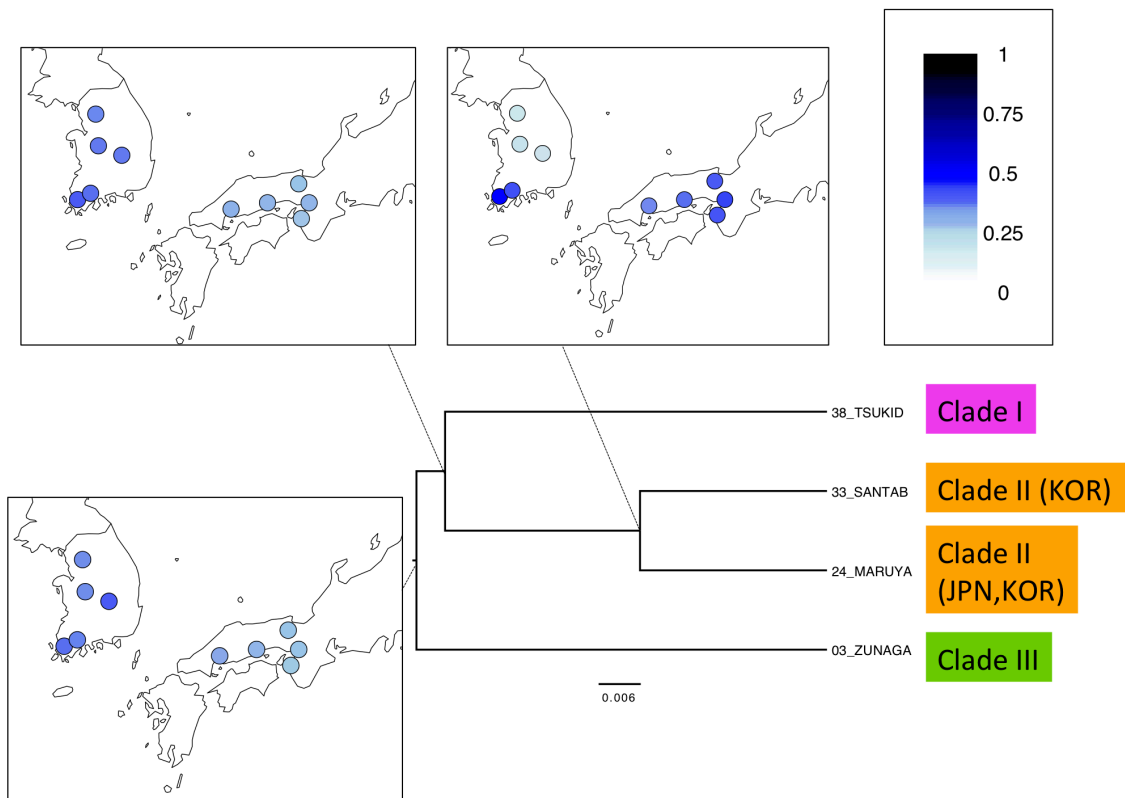


図 22 BayArea で推定されたズナガニゴイの分布の変遷。

祖先の地理的分布は、それぞれの祖先ノードにおいて推定された。地図中の丸印は離散的なエリアを表しており、青い色付けは分布の有無の事後確率を意味している。

## カワムツの系統地理

カワムツについては4章4節で最尤法の結果の概要を説明したが、ここではベイズ法の結果なども合わせて詳細を述べる。まず、最尤法とベイズ法によって推定された分子系統樹により、7つのクレード(A-G)を確認した(図 23)。クレード F はベイズ法によって有意に単系統であった。クレード A、B、D は全て韓国で採集された個体であり、クレード C は韓国と日本の個体であった。韓国の個体群(クレード C)は今日、*N. koreanus* として記載されている。クレード F は日本の個体であり、クレード G は日本と韓国の個体を含んでいた。クレード F は近畿・中国・四国地方に分布しており、クレード G は中国・四国・九州地方に分布していた。両クレードの分布は中国・四国地方において一見重なっていたが(図 24 a、b)、詳細なスケールに図示したところ分離していることがわかった(図 25)。

カワムツのクレード C の分布は、2つの地域に大きく分断されていた。一つは朝鮮半島の南東部であり、もう一つは日本の東海地方である(Okazaki et al., 1991)。クレード G は朝鮮半島の南部から日本の九州・中国・四国地方にかけて広範に分布していた一方、クレード F は九州からは得られず、多くは近畿地方から得られた(図 24 b)。クレード F のいくつかの個体は、東海地方の鈴鹿山脈東側から流れる河川の上流部からも得られた。クレード G の分布は瀬戸内海周辺に広がり、クレード F は瀬戸内海沿岸だけでなく、瀬戸内地域とは山地によって隔離された中国地方日本海側と四国地方太平洋側からも得られた(図 24 a)。瀬戸内海周辺の地域では、クレード F が河川の上流部や山間部から得られたのに対し、クレード G が同じ河川の本流や下流から得られた場所が複数あった。例えば、広島県の太田川では本流からクレード G が得られ、本流から離れた支流の山がちな箇所ではクレード F が採集されたことがわかる。香川県の土器川や綾川では河川の上流部にクレード F が分布し、下流部にクレード G が分布していた。これらの河川周辺にはクレード G の分布域が広がっていた。淡路島では、島の南東部の山地にクレード F の局所個体群があり、その周囲の河川や平地はクレード G が分布していた(図 25 b)。BayesTraits の結果は、日本列島に分布する3つのクレードはいずれも朝鮮半島に地理的起源をもち、3回の侵入イベントが発生したことを示していた(図 24 a)。クレード C、F、G は朝鮮半島で分岐したものであり、朝鮮半島の個体群の中から分岐したクレードが日本列島に侵入した。ズナガニゴイと同様、カワムツも朝鮮半島と日本列島をつないだ陸橋を経由して日本列島に侵入した。BayArea もまた、カワムツの地理的起源が朝鮮半島にあると示していた(図 26)。

クレード C の生息する東海地方は日本でのカワムツ分布域の中で最も陸橋から遠いことから、クレード C が最も古い系統であると考えられる。同様に、クレード F は陸橋から2番目に遠い位置に位置していることから2番目に古いクレードで、対馬海峡をはさんで西日本から朝鮮半島にかけて分布するクレード G は最も新しいクレードである。カワムツの分布域が東海・北陸地方までにとどまっている理由として、フォッサマグナの存在が想定される。陸化した氷期の瀬戸内海には2つの古淡水系が存在し(図 24 a)、それらを介した遺伝的な交流が可能となっていた(Watanabe et al., 2017)。そのため、今日の瀬戸内海は拡

散ルートとして機能したと考えられる。クレード C、F、G が朝鮮半島から継続的に侵入し日本列島内で拡散したことで今日のカワムツの分布が形成されたと考えられる。図 25 に示したように、ノード 1（クレード C の朝鮮半島と日本列島での分岐時点）がノード 2（クレード F の侵入の時点）より古い事後確率は 83.8%であり、ノード 1 がノード 3（クレード G の侵入の時点）より古い事後確率は 98.2%であった。分子系統樹からは侵入順序について決定的な結論は得られなかったものの、分布パターンの情報からノード 1 が最も古いと考えられる。ベイズ法による系統解析の結果、クレード C の侵入は 1.52Ma[0.876-2.04]に、クレード F の侵入は 1.31Ma[0.896-1.74]に、クレード G の侵入は 1.12Ma[0.713-1.43]に生じたと推定された。

#### 種内置き換えの検証

カワムツのクレードが種内レベルの分化か種間レベルかという問題については、判断は容易ではない。自然状態で生殖隔離された個体群と定義される生物学的種概念は、同所的な種多様性に注目した概念であり、カワムツのように異所的な分化の場合適用することが難しい（網谷, 2010）。一方、遡河回遊魚であり広く海洋に生息するサケ科魚類は生物学的種概念が適用しやすく、遺伝的分化の程度と種内・種間の関係を見る上で参考になる。ここで、カワムツのクレード F と G の遺伝的な距離は 1.78%と似通った配列を有しており、サケ科魚類における種間の遺伝距離よりもはるかに小さいものであった(Thomas & Beckenbach, 1989)。一方、クレード C の分類学的位置づけは混乱しており、日本の個体群はクレード F、G と同じくカワムツと分類されているものの、朝鮮半島の個体群は *N. koreanus* と分類されている。朝鮮半島では、2.5%を超える遺伝距離で隔てられたクレード間で交雑が発生していることが報告されている（Kim et al., 2020）。加えて、表 3 に後述するようにクレード C と F の間では交雑が発生していたと考えられる。日本においてこれら 3 つのクレードの表現型は酷似しており、相互交配を通じて時空間的な同一性・連続性を一定レベルで保ってきた（網谷, 2010）と考えるのが妥当である。分類学的位置づけは再検討が必要ではあるが、少なくとも遺伝的距離の近いクレード F と G の関係に関しては種内の変異と捉えるのが妥当と思われる。

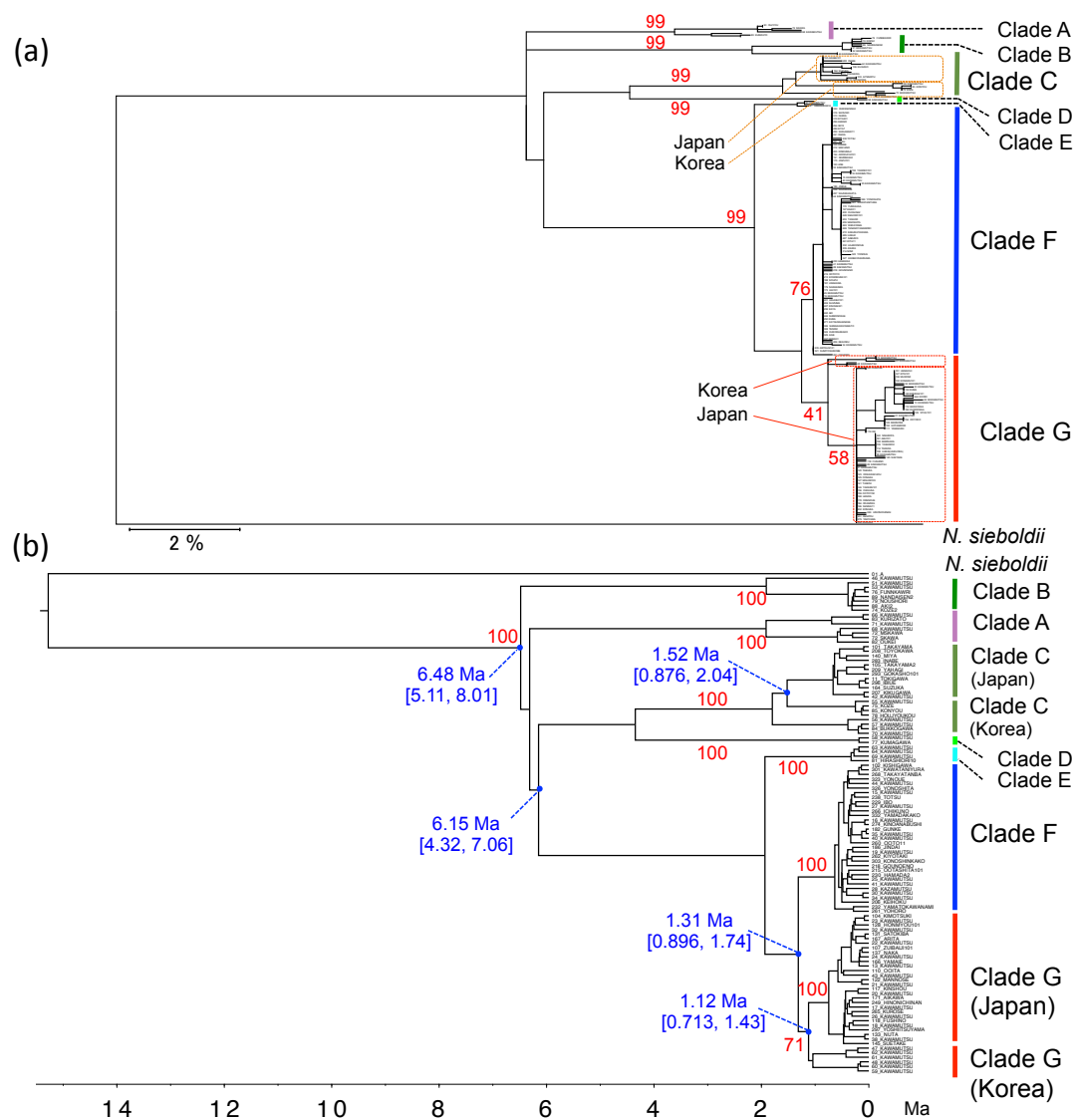


図 23 ND2 配列から推定されたカワムツの分子系統樹

(a) 最尤法で推定された分子系統樹 (図 17 a を再掲)。(b) ベイズ法で推定された分子系統樹。青字の数値は祖先ノードの年代の推定値、括弧に挟まれた青字の数値はその 95%信頼区間(Ma)。赤字の数値は枝の事後確率。

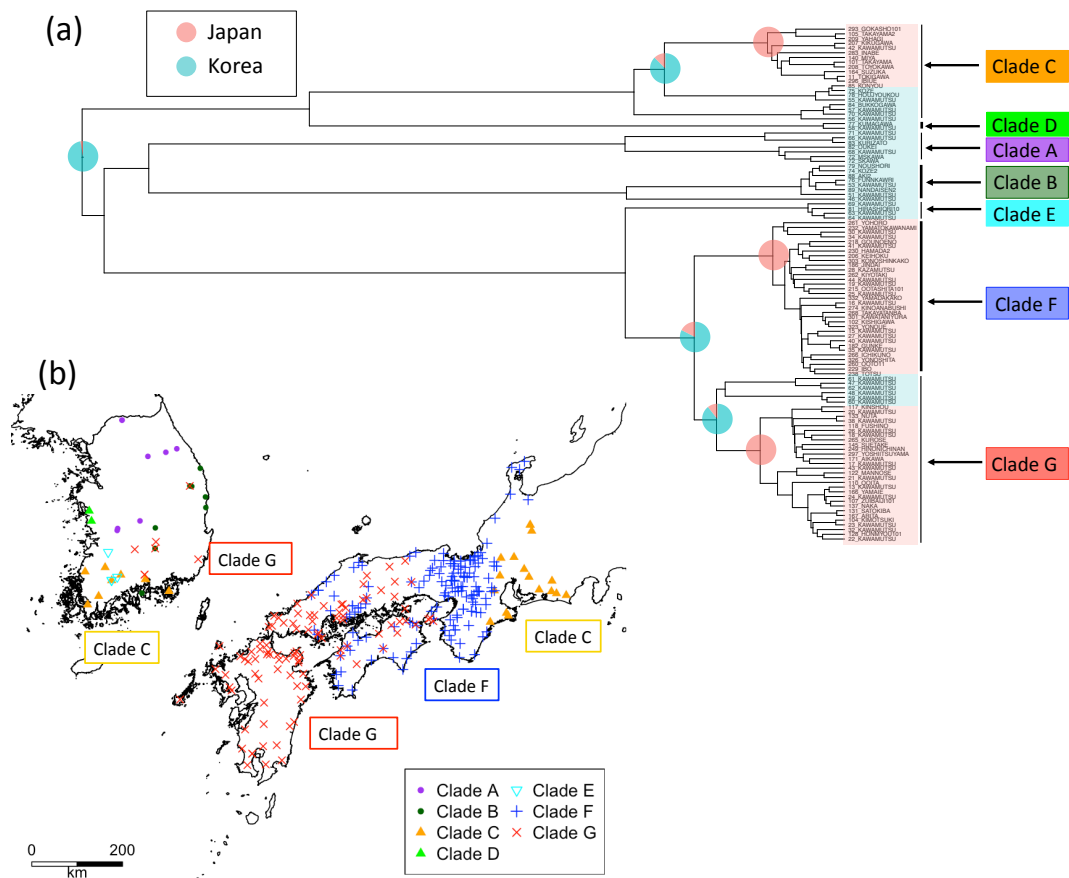


図 24 カワムツの分子系統樹と分布図

(a) 祖先ノードの地理的分布を円グラフで示した。円グラフは R パッケージの GGTREE(G. Yu et al., 2017)で描いた。(b) 各クレードの採集地 (図 17 b を再掲)。



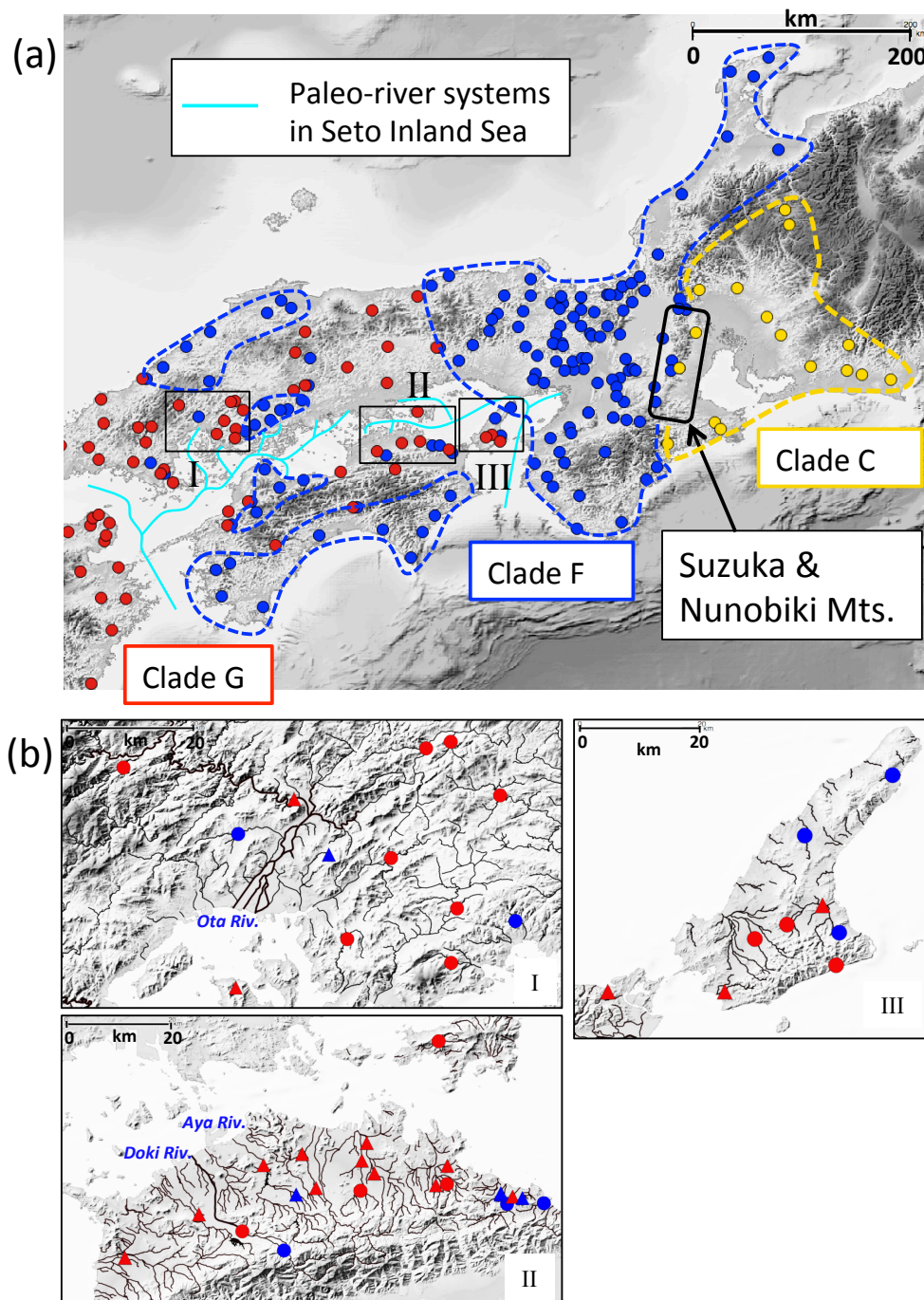


図 25 陰影図に示した各クレードの採集地と周辺の地形。

(a) 陰影図に示した各クレードの採集地と、氷期の瀬戸内海に形成された古水系の推定図。古水系は桑代 (1959)と日本第四紀学会 (1987)を参照して筆者が作成した。(b) エリア I、II、III における詳細図。PCR-RFLP 分析の BstUI、DdeI、TaqI の結果からクレードを決定した個体の採集地については三角印で示した。

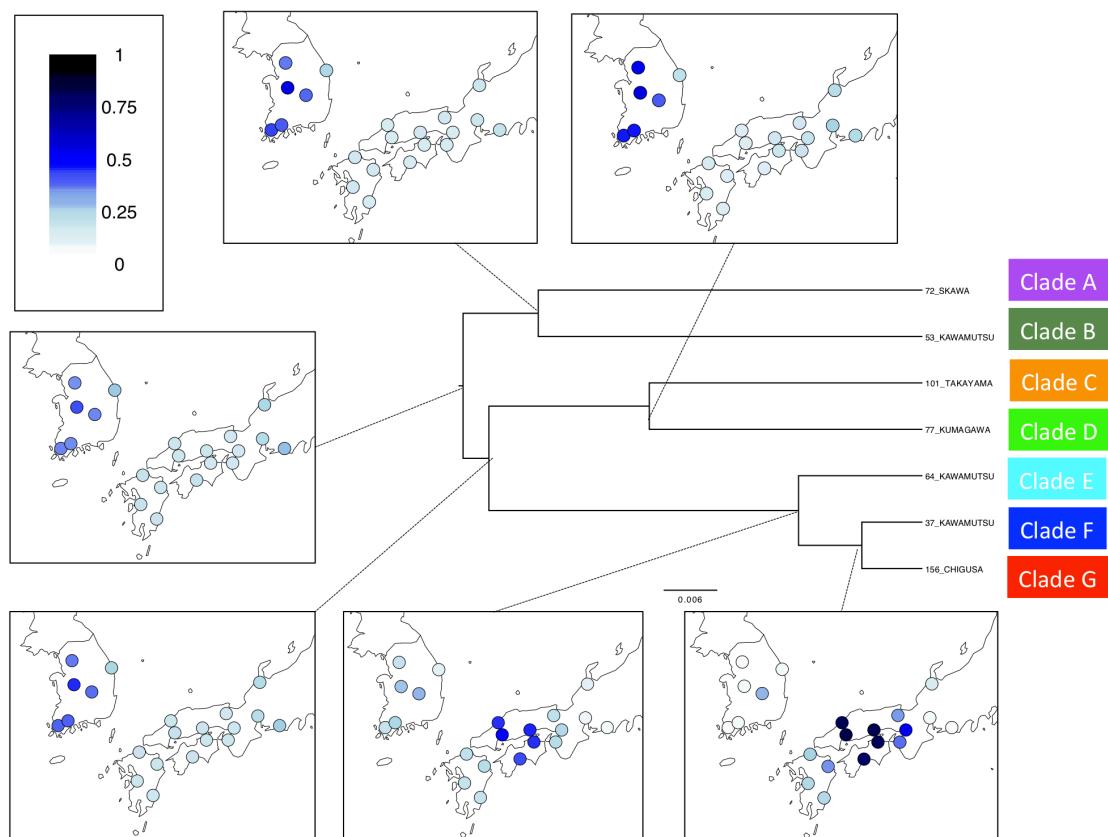


図 26 BayArea で推定されたカワムツの分布の変遷。

祖先の地理的分布は、それぞれの祖先ノードにおいて推定された。地図中の丸印は離散的なエリアを表しており、青い色付けは分布の有無の事後確率を意味している。

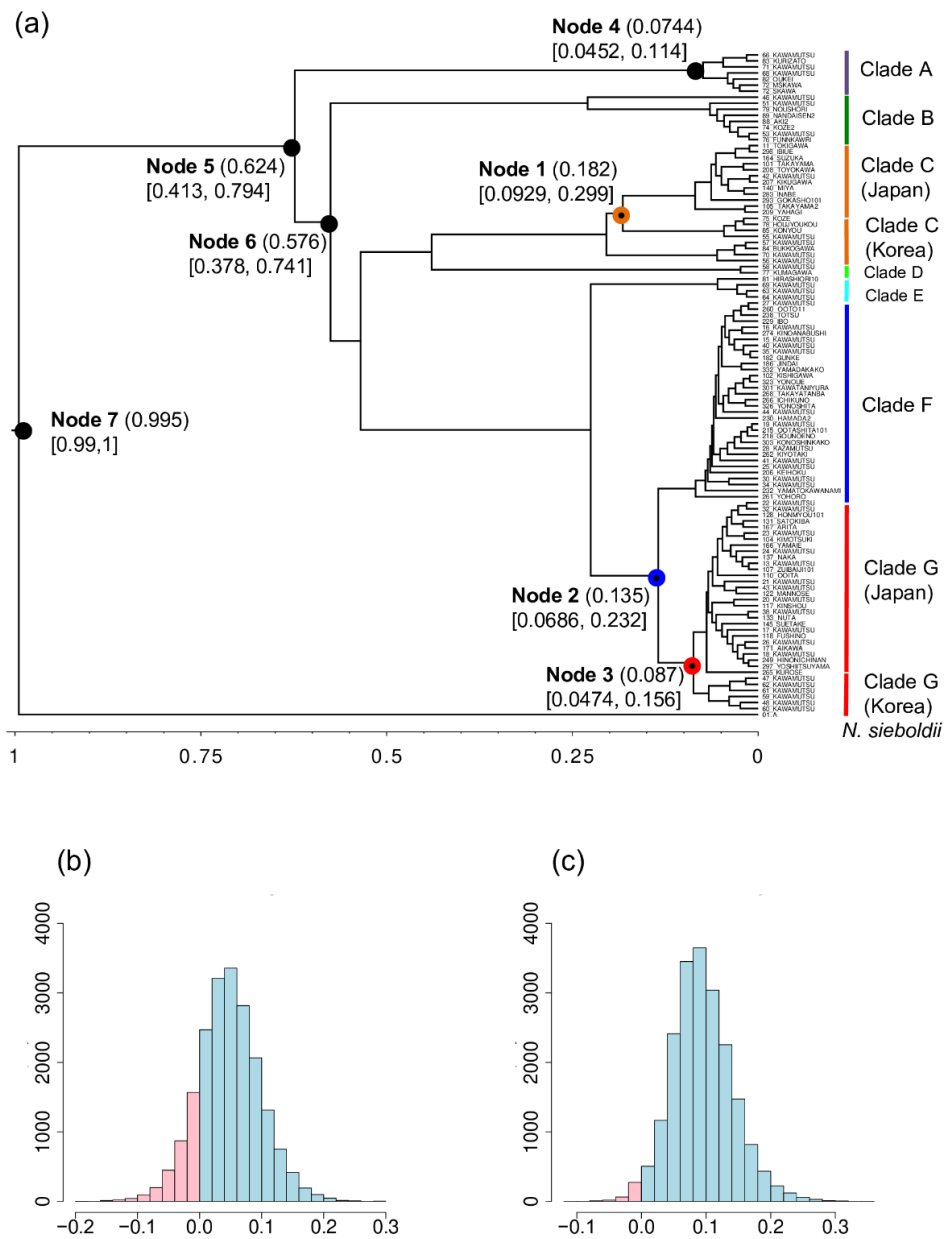


図 27 MCMCTREE で推定された分岐年代。

(a) 祖先ノードの相対分岐年代と、分岐年代の 95%信頼区間。(b)と(c)は MCMC サンプルのヒストグラム。(b) ノード 1 と 2 の相対分岐年代の違い。ノード 1 が 2 より古い確率は 83.8%であり、ヒストグラムで青く示した。その逆の場合はヒストグラムで赤く示した。(c) ノード 1 と 3 の相対分岐年代の違い。ノード 1 が 3 より古い確率は 98.2%であった。

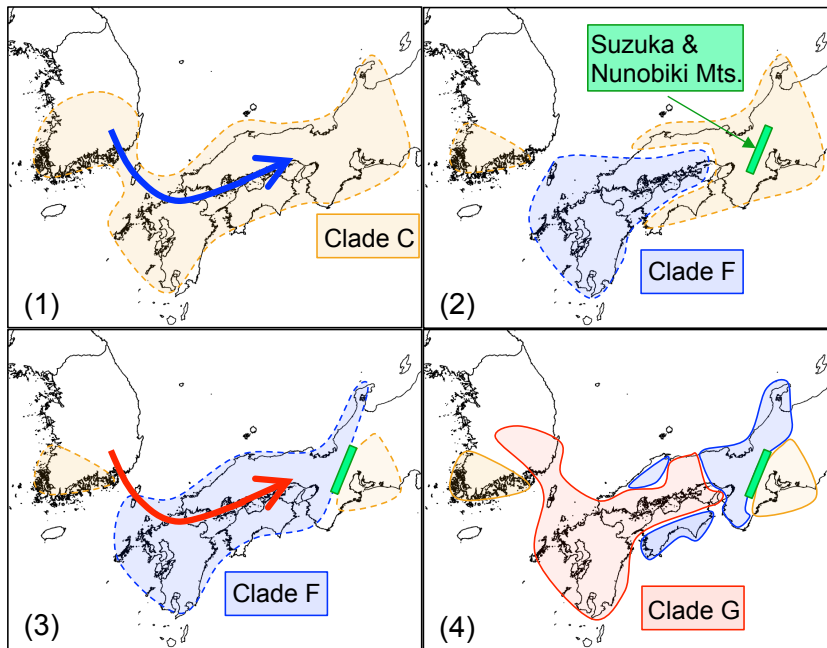


図 28 カワムツの分布形成過程の概念図。

置き換わりを仮定したカワムツの分布形成過程。1 から 4 の数字は時間の経過を表している。  
鈴鹿・布引山地の隆起は(2)において生じた。

アブラボテと近縁種、および *Carassius* spp.

アブラボテについては、東海・近畿・中国・四国・九州地方に3つのクレード（クレード1、2、3）が確認された（図29）。姉妹クレード（5、6、7）は朝鮮半島から得られた。これらは、*T. koreensis*、*T. latimarginata*、*T. signifer*に分類されている。クレード2は、日本の中国地方の山間部で採集された個体と朝鮮半島ソムジン江上流に分布する *T. somjinensis* から構成されていた。*T. somjinensis* はソムジン江上流のみに限定されて分布する魚種であり、*T. koreensis* はソムジン江の中・下流を含む朝鮮半島の南西部に分布している（Jeon et al., 2018）。

BayAreaの結果（図30）は、クレード（1-7）の地理的起源が朝鮮半島にあり、クレード（1-4）の主要な生息地が日本に変わったことを示していた。このグループの朝鮮半島内での分布はソムジン江に限定されることとなり、今日の *T. somjinensis* の分布域に対応している。一方で、BayesTraitsの結果は異なるプロセスを示していた。クレード（1-6）の共通祖先は朝鮮半島から日本列島にかけて分布しており、（日本列島に生息していた事後確率は53.2%）、クレード5と6が朝鮮半島内で生息地を確立した。対照的に、クレード1-4の共通祖先はいったん日本で生息地を確立させた後で、*T. somjinensis* が日本から朝鮮半島へと侵入した。

クレード1-4が1つの大きな単系統のグループを構成することと、*T. somjinensis* の分布域が限定されることから、過去に朝鮮半島から日本列島にかけて連続的な分布があり、その後 *T. koreensis* によって分断されたと考えられる。それゆえ、*T. koreensis* は朝鮮半島での分布を *T. somjinensis* より後に拡大させたと推測される。一方で、*T. somjinensis* は新たに日本から侵入したとする BayesTraits の結果はこれと矛盾する。*T. koreensis* が優占するソムジン江を *T. somjinensis* が遡上したと想定するのは困難であることから BayArea の結果が実際のプロセスを反映していると思われるが、さらなる分析が必要である。

ゲンゴロウブナは琵琶湖固有種であり、クレードbとして系統樹中に位置していた（図31）。ゲンゴロウブナは朝鮮半島と日本の様々な場所に移植されたため、琵琶湖の個体群と全く同一の配列が朝鮮半島からも得られた。しかしながら、朝鮮半島の Haepyeong（海平）からクレードbに属し在来個体と考えられるものが2個体得られた。形態は移植されたゲンゴロウブナとは異なり、この個体と同一の配列が琵琶湖から得られない限り朝鮮半島 Haepyeong 在来の個体とみられる。このことから、クレードbはかつて朝鮮半島から日本列島にかけて連続した分布域があったが、朝鮮半島内で孤立するに至ったと考えられる。BayesTraitsの結果は、クレードbの共通祖先は朝鮮半島にあったことを示していた（事後確率は88.4%）。BayAreaの分析は収束しなかった。

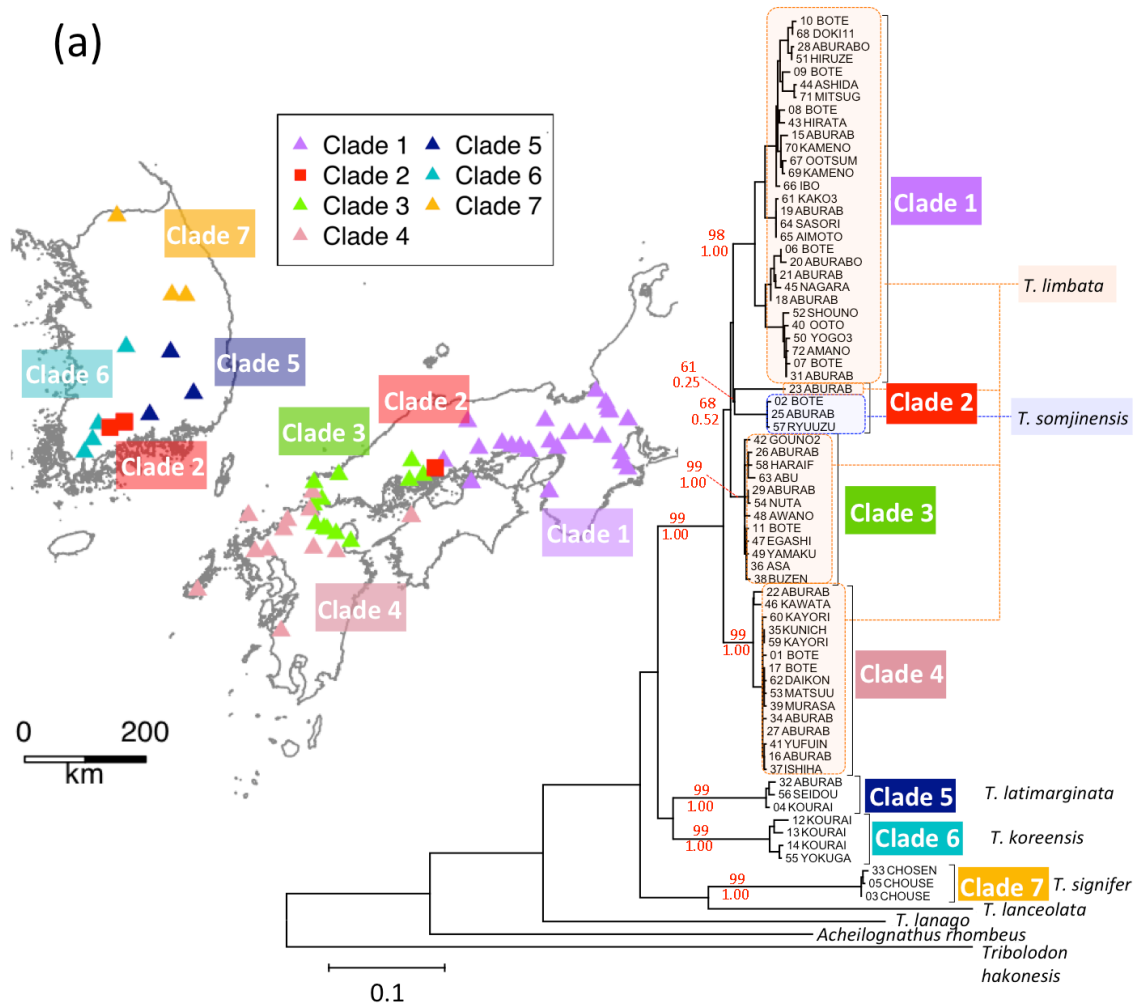


図 29 アブラボテと近縁種の ND2 配列から推定された分子系統樹と採集地  
系統樹に記された赤字の数値 (上段) はブートストラップ支持率 (%) を、下段の数値はベイズ法による事後隔離を示す。

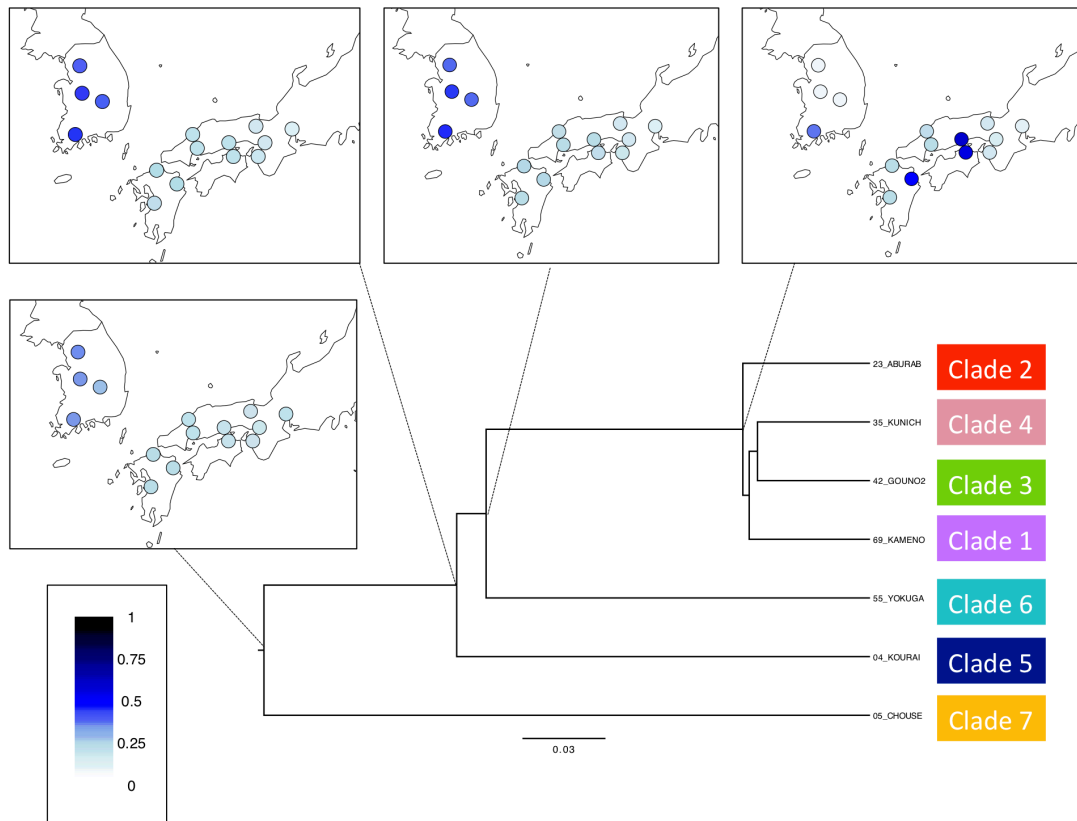


図 30 BayArea で推定されたアブラボテと近縁種の分布の変遷。

祖先の地理的分布は、それぞれの祖先ノードにおいて推定された。地図中の丸印は離散的なエリアを表しており、青い色付けは分布の有無の事後確率を意味している。

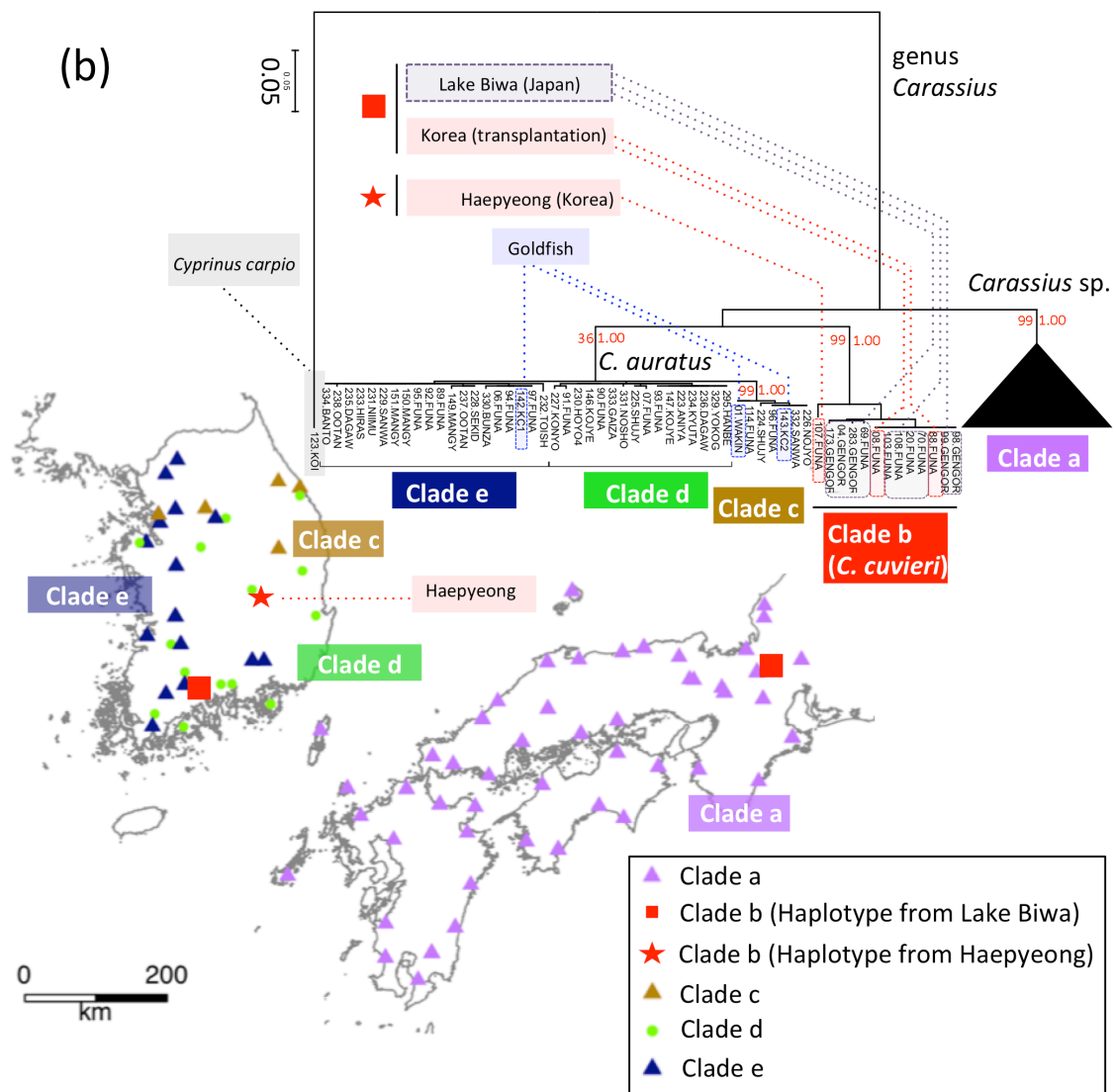


図 31 フナ類の ND2 配列から推定された分子系統樹と採集地

系統樹に記された赤字の数字(枝の左側)はブートストラップ支持率を、右側はベイズ法による事後確率を示す。琵琶湖固有種であるゲンゴロウブナと同じ配列の個体は朝鮮半島でも得られ、人為的な移入によるものと推測された(赤い四角印)。一方で、海平から得られた個体(赤い星印)は琵琶湖の配列とは異なっており、採集時は形態からクレード c、d、e のいずれかに属する個体であるように観察された。



## 5-7. 考察

筆者が分析した日本の淡水魚の個体群は、朝鮮半島個体群の単一ないし複数のクレードに由来していた。シベリアイタチ（図 32）やニホンアマガエル（図 33）も同様に大陸のクレードに由来している。この現象は、日本の生物群に関し、朝鮮半島に遺伝的に関連する生物群が分布する場合、その地理的起源が朝鮮半島にあり、「出朝鮮半島」というべき侵入イベントが繰り返されたことが日本列島内の分布パターンに影響を与えたと考えられる。侵入の影響は生物群によって違いがあった。ズナガニゴイの場合、侵入は一度だけ発生したと考えられ、日本列島内の遺伝的分化が小さいことから短期間の間に拡散したと示唆される。ズナガニゴイの分布は瀬戸内海周辺に広がっていた。対照的に、カワムツは複数回の侵入があり、その結果として今日の遺伝的空間構造が形成されたのであろう。陸橋の断続的な形成と、陸橋を通じた侵入が確率的に生じたことで、生物群特有の侵入パターンが発生した。

日本列島と朝鮮半島から得た複数淡水魚種の遺伝データから、朝鮮半島からの侵入によって日本列島の個体群が成立したことが示された。過去の研究では、日本列島の淡水魚の遺伝構造は主に分岐イベントが形成したものとされてきた。例えば、鈴鹿・布引山地が更新世前期に隆起した(琵琶湖自然史研究会, 1994)ことで、東海地方と近畿地方の遺伝的分化が形成されたと考えられてきた(Tominaga et al., 2020)。しかしながら、朝鮮半島の系統地理データを分析に加えることで、鈴鹿・布引山地をはさんだカワムツの遺伝的な違いは朝鮮半島で生じた分化に起因するもので、その年代も鮮新世 (6.15Ma; 図 23 b) にさかのぼり鈴鹿・布引山地の隆起より有意に古いものであった。加えて、古いクレードが非連続的に分布する一方、新しいクレードが分断された古いクレードの分布間の地域から連続的に得られた。Ronquist & Sanmartín (2011)が示す分岐と拡散のみによる考え方では、分断された個体群間で遺伝的な分化が生じると予想されるため(図 20)、分断された個体群が一つのクレードを形成するこの現象は分岐と拡散だけでは説明がつかない。古いクレードで地理的に分断された個体間で遺伝的に類似している場合、淡水魚は遺伝子流動が極めて小さいことから、最近まで連続的な分布が広がっていたと考えられる。このことより、古いクレードの絶滅と新しいクレードの分布拡大が、今日の分布パターンを形成したとみることができる。

種内・種間の置き換わりが、朝鮮半島からの侵入が繰り返される過程で発生したという仮説は、日本列島内の不連続な淡水魚の分布をよく説明していた。加えて、クレード間の分断は拡散障壁が存在する場所で生じていた。カワムツの場合、隆起した鈴鹿・布引山地の周辺と、中国・四国地方に東西に延びる中国山地・四国山地の周辺である(図 25 a)。瀬戸内海の東方では、隆起した鈴鹿・布引山地が新しいクレードの拡散を阻害し、東海地方に生息する古いクレード C は置き換わることなく分布が残ったと考えられる。ズナガニゴイについてはいくつかの個体が東海地方からも得られたが、これは人為的な移入によるものと指摘されており(樋口, 1980)、現にそれらの個体の配列は近畿地方の個体と同一であっ

た。以上より、ズナガニゴイについてもカワムツのクレード F と同様に東への拡散が妨げられた。カワムツの最も新しいクレード G は瀬戸内海周辺に連続的な分布を有し、古いクレード F は日本海側や太平洋側に流入する河川、ないし瀬戸内海流入河川の上流部から得られた。新しいクレードの拡散は古いクレードの置き換わりを引き起こし、古いクレードは前者が入り込めない場所に分断されたのだろう。

氷期のレフュージアの形成もまた、地理的に分断された分布をもたらした可能性がある。日本列島の多くの陸上動物は、氷期に低緯度地域のレフュージアへ移動し、間氷期に再び分布拡大した(Sato, 2017)。一方で、河川間の拡散が制限される淡水魚の場合、局所的な湧水で越冬するか(Power et al., 1999)、絶滅するかのどちらかである。そのため、日本列島において今日の淡水魚の分布に影響を与えた主要因は、気候変動によるレフュージアでなく、分岐と拡散(Kitagawa et al., 2003; Takehana et al., 2003)、そして侵入と置き換わりであると推測する。

置き換わりの痕跡は日本列島の他の淡水魚でも見られる。例えば、ミナミメダカ *Oryzias latipes* は西日本に分断された分布を有しており(Iguchi et al., 2018; Takehana et al., 2003)、カマツカ *Pseudogobio esocinus* (Watanabe et al., 2017)やシマドジョウ *Cobitis biwae* (Kitagawa et al., 2003)については東日本に古いクレードが、西日本に新しいクレードが分布することが報告されている。本研究の仮説は淡水魚にとどまらない可能性もある。例えば、種間分布に関して、西日本に分布するコウベモグラ *Mogera wogura* と東日本に分布するアズマモグラ *M. imaizumii* は異所的に分布しており、前者は朝鮮半島から西日本にかけて連続的に分布している一方、後者は東日本のに広く分布しているほか西日本のコウベモグラ生息域に囲まれた孤立個体群が存在し(Abe, 1995; 阿部, 2001)、カワムツと類似の分布パターンを示している(図 34)。分布の境界にあたる長野県周辺ではコウベモグラがアズマモグラを置き換えながら分布域を拡大したことが報告されており、種間の置き換わりが分布形成過程において決定的な役割を果たしたと考えられている(阿部, 2010)。

興味深い問題は、置き換わりがミトコンドリアゲノムのみで生じているか、核ゲノムでも生じているか、ということである。カワムツの核の PEPA 遺伝子座に関するアロザイム分析によると、東海地方西部の河川の上流部で 2 種類のアリルがあることがわかった。クレード C で固定されている東海地方では、上記の場所を除いてアロザイムのハプロタイプは\*120 に固定されている。一方クレード F で固定されている近畿地方では、アロザイムのハプロタイプは\*100 で固定されている。遺伝子型毎の個体数は Hardy-Weinberg 平衡に一致していた。また、ミトコンドリアのハプロタイプとアロザイムの遺伝子型は必ずしも一致せず、これはランダムな交配が生じていたことを意味する(表 3)。東海地方西部での交配は河川争奪による可能性がある。クレード F と G は、C と F との関係と比べ遺伝的に近く、F と G も同様に交配すると想像される。このことは、アドミクスチャーの構成の変化を通じて置き換わりが生じることを示唆している。バラタナゴ *Rhodeus ocellatus* の場合、アジア大陸由来の亜種 *R. o. ocellatus* が日本在来亜種 *R. o. kurumeus* の個体群の中に移植

されると、両者は交配しながら在来亜種のみトコンドリアと核ゲノムがアジア大陸由来の移入亜種に置き換わる (Kawamura et al., 2001)。Ohta (1972)によると、選択圧の強さは個体群サイズが大きいほど強く働くため、アジア大陸の一部である朝鮮半島の個体群は強い競争を経験し、日本の在来個体群と比べ適応度が高いのかもしれない。新しい侵入個体群は古いものと比べて長期の選択圧を受けてきたので、在来の個体群より適応度が高く、新しい侵入クレードによる置き換わりが引き起こされた可能性がある。オオサンショウウオ *Andrias japonicus* (Nishikawa, 2017)やニホンイタチ *Mustela itatsi* (今泉, 1960) についても、朝鮮半島やアジア大陸から移入された近縁種が在来種を置き換えつつあることが報告されている。

種内・種間の置き換わりは朝鮮半島内でも発生したと考えられる。朝鮮半島のゲンゴロウブナは Haepyeong で得られたが、これは洛東江の上流に位置しており、周囲は近縁の *C. auratus* の分布によって囲まれている。同様に、日本のアブラボテ個体と単系統 (クレード 2) を形成する *T. somjinensis* はソムジン江の上流に分布し、周囲を *T. koreensis* や *T. latimarginata* が分布している。滝や急流など局所的な拡散障壁のおかげで、これらの個体群が置き換わることなく生存してきたと考えられる。あるいは、置き換わりを偶然によって免れた可能性も考えられる。ズナガニゴイに関し日本の個体群と単系統 (クレード II) を構成する個体群は朝鮮半島南西部に分布し、周囲は他のクレードに囲まれていた。カワムツの場合も、朝鮮半島南西部のクレード (クレード C) はパッチ状にその周囲に広がっていた。ニホンアマガエル (図 33) とシベリアイタチ (Shalabi et al., 2017) (図 32 a) に関しては、日本列島と朝鮮半島の間にある対馬に孤立個体群が分布し、ロシアないし朝鮮半島中央部の個体群と単系統を形成し、間の地域 (朝鮮半島南部など) に別系統が分布している。両種において後者のクレードが前者を置き換えたが、対馬に侵入することはできなかったと想定すると今日の分布を矛盾なく説明できる。

「出朝鮮半島」と置き換わりは分子系統地理において非常に重要な要素と考えられるが、そのほかのファクターもまた考慮に入れる必要があるだろう。例えばゲンゴロウブナは琵琶湖と朝鮮半島で単系統を形成することから、一度の侵入があったと想定される。しかしながら、同種は止水域を好むため、瀬戸内海周辺の古水系が海水面の上昇によって多くの河川が急流となり、流れの緩やかな環境の多くが失われたことで多くの生息地が消失し、結果的に琵琶湖に生き残ったことが可能性として考えられる。同様のパターンは、ハス *Opsariichthys uncirostris* とその近縁種の分布からも得られている (Okazaki et al., 2002)。日本国内におけるアブラボテの分布は 4 つのクレードに分かれており、一つのクレード (クレード 2) だけが朝鮮半島産個体を含んでいた。こうした空間構造を理解するには、より統合的なモデルが必要になる (第 6 章参照)。

侵入と置き換わりというモデルは、様々な場所・生物群に適応可能であると考えられる。北海道におけるヒグマ *Ursus arctos* の分布はその一例である (Hirata et al., 2013, 2014; Waits et al., 1998; 図 32b)。朝鮮半島におけるチュウゴクメダカの空間構造に注目すると、

単系統が地理的に分断され、その間に別のクレードが連続的に分布するパターンが見られる(Takehana et al., 2004; 図 35)。連続分布するクレードは中国大陆にも分布域をもつことから、中国大陆から朝鮮半島に侵入したクレードが朝鮮半島在来のクレードを置き換えたのかもしれない。本研究は日本列島・朝鮮半島の淡水魚を対象に最終氷期を超えて長期的な分布形成過程を追ったが、侵入と拡散、置き換わりというプロセスは様々な地域・生物群で生じているかもしれない。

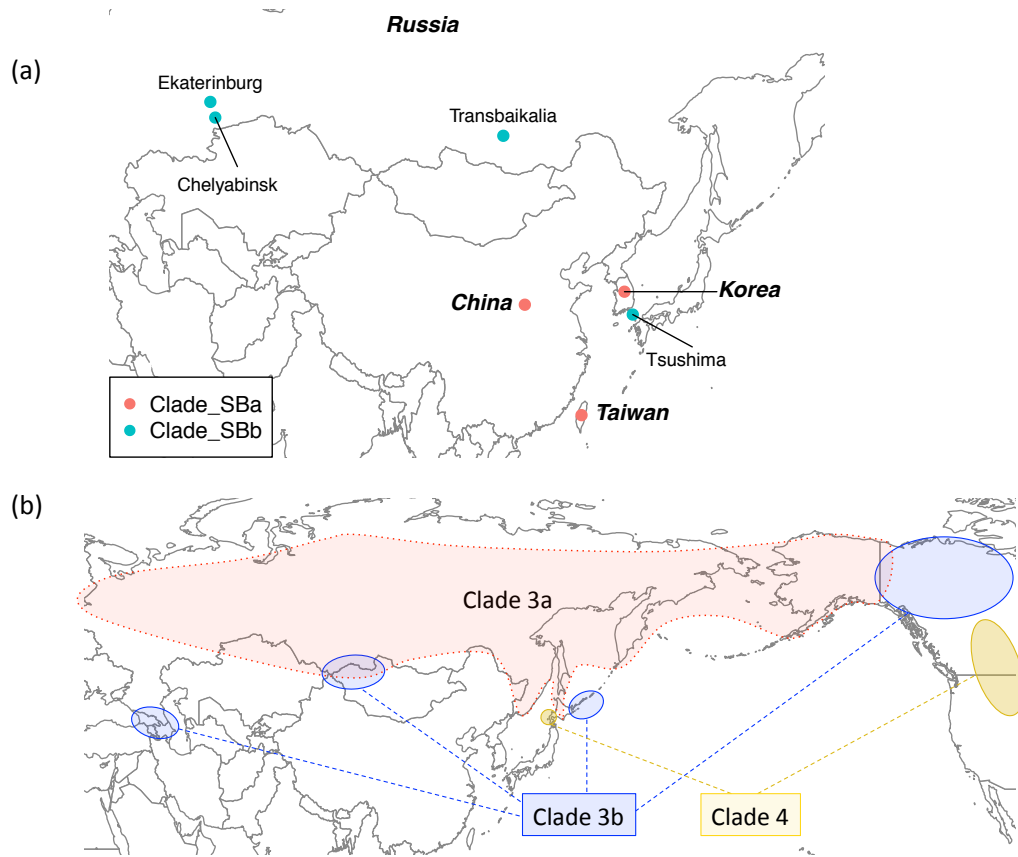


図 32 シベリアイタチとヒグマの分布図

(a) Shalabi et al. (2017)の記述に拠る分布図。クレード SBa は中国大陸・朝鮮半島・台湾に分布し、クレード SBb は多くがロシアでサンプルされたが、対馬の個体も SBb に属していた。クレード SBb はロシアと対馬で地理的に分断され、その間に SBa が分布していた。

(b) 先行研究(Hirata et al., 2013, 2014; Waits et al., 1998)の記述に拠る分布図。クレード 3a はロシアからアラスカにかけて連続的に分布する一方、クレード 3b はユーラシア大陸と北アメリカ、そして日本の北海道周辺に分断されており、それらの生息地はクレード 3a 分布域の周縁に位置していた。クレード 4 は北アメリカと北海道に分断されており、北アメリカの分布域はベーリング海峡から最も地理的に遠いエリアに位置していた。

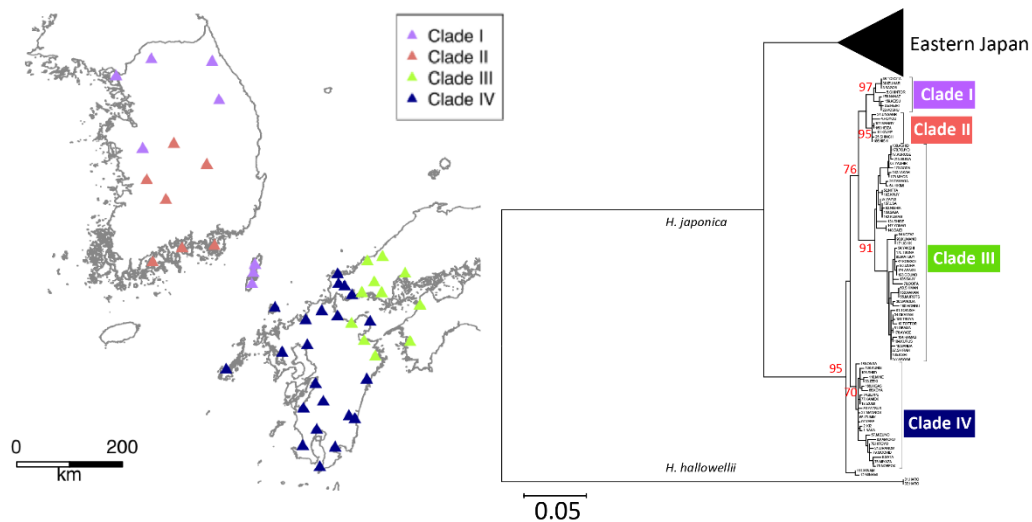


図 33 ND2 配列から推定されたニホンアマガエルの分子系統樹と採集地

ニホンアマガエル個体は岡崎博士が採集・シーケンシングしたものである。ND2 配列をもとに最尤法による分子系統樹を推定し、分布図を作成した。これらの方法はカワムツの場合と同様である。ハロウエルアマガエル *H. hallowellii* の配列を外群として用いた。クレード I は朝鮮半島中央部と対馬から得られた。クレード II は朝鮮半島南部から得られた。ニホンアマガエルに関して、LGM の時期であっても朝鮮半島は生息適地であり続けたと推測されており (Dufresnes et al., 2016)、気候変動によってこうした分布が形成されたとは考えにくい。クレード I と II の間の平均遺伝距離は 1.87% であり、種内レベルの分化であることが確認された。

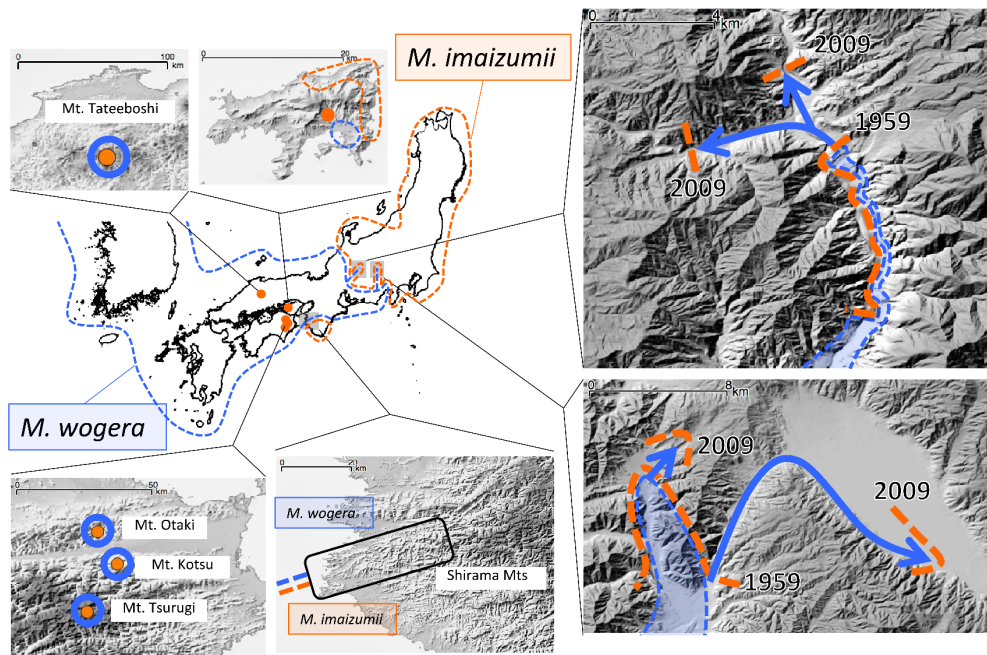


図 34 コウベモグラ *M. wogera* とアズマモグラ *M. imaizumii* の分布

コウベモグラの分布域の東縁では、1959 年から 2009 年にかけて同種がアズマモグラを置き換えながら分布を拡大した。中国・四国地方では、アズマモグラの分布域はいくつかの山の山頂や、瀬戸内海の小豆島の特定の区域など局所的な場所に限られ、孤立している。近畿地方では白馬山脈を境に紀伊半島南部にアズマモグラのまとまった分布域がある (Abe, 1995; 阿部, 2001, 2010)。

表 3 河川の個体群から得た *PEPA locus* における遺伝子型と頻度

アロザイム分析は Okazaki et al. (1991)で行われたものを本研究のために整理しまとめたものである。雲出川、揖斐川、鈴鹿川は東海地方西部に位置しており、*PEPA locus* における\*100 と\*120 なるアリルから多型が得られた。遺伝子型毎の観測個体数は Hardy-Weinberg 平衡から期待された個体数から逸脱していなかった。遺伝子型\*120/\*120 の個体は全てクレード C に分類され、\*100/\*100 はクレード F に分類された。ヘテロの個体はクレード C または F であり、ミトコンドリアのハプロタイプとアロザイムの結果は一致していなかった。これは、近畿地方と東海地方の境界である鈴鹿山地の東側では、クレード C と F がランダムに交配していたことを示唆している。筆者は、カイ 2 乗分布(df = 1) から確率変数をシミュレーションして適合度検定を実施した。イタレーション毎に 3 つの確率変数をシミュレートし、3 つの中から最大のものを選んだ。この操作の繰り返しによって最大値の分布を得たところ、観測したカイ 2 乗値の最大値(1.52)は 95%分位点(5.65)よりかはるかに低く、観測された遺伝子型頻度は期待頻度から逸脱しないことがわかった。

Place	Genotype	Observed number of individuals	Expected number of individuals	Clade type
Kumozu River	*100/*100	0	0.02	-
	*100/*120	1	0.95	C
	*120/*120	12	12.03	-
	X-squared = 0.0208			
Ibi River	*100/*100	1	1.13	F
	*100/*120	7	6.75	F
	*120/*120	10	10.13	C
	X-squared = 0.0247			
Suzuka River	*100/*100	2	1.07	-
	*100/*120	4	5.87	C
	*120/*120	9	8.06	-
	X-squared = 1.52			



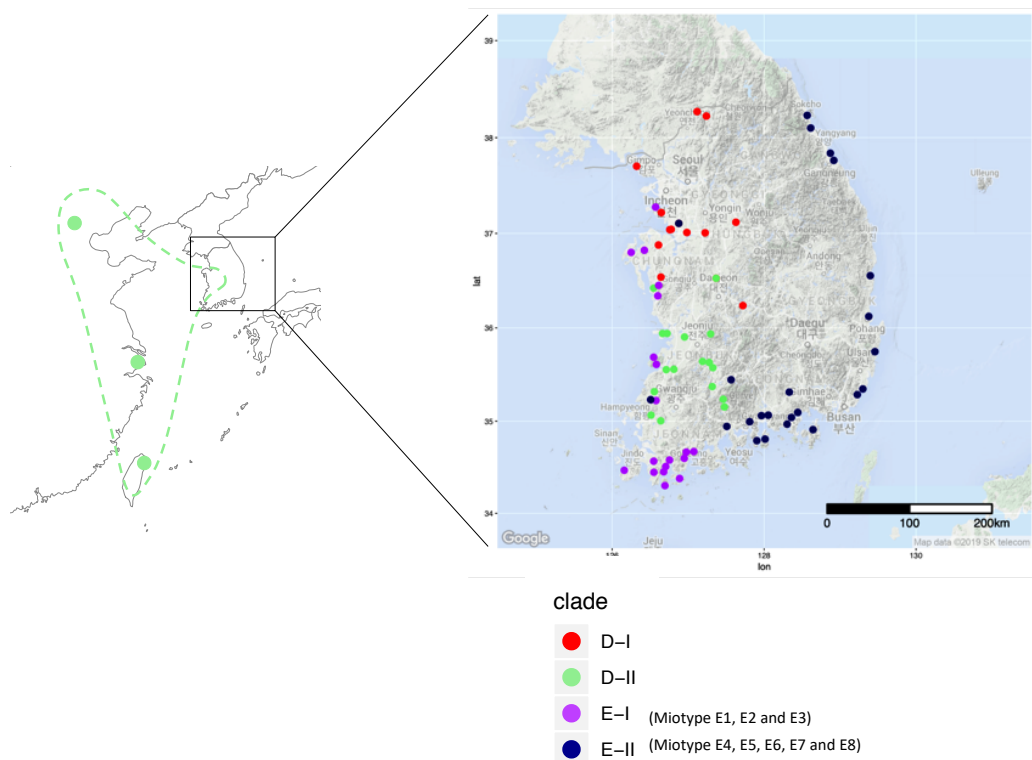


図 35 朝鮮半島周辺におけるチュウゴクメダカの分布図

Takehana et al. (2004)に拠ると、2つのクレード (D、E) とクレード D のサブクレード (D-I、D-II) が確認された。筆者はさらに、クレード E を2つのサブクレード (E-I、E-II) に分割した。サブクレード D-II は中国大陆から朝鮮半島南西にかけて分布し、サブクレード D-I は朝鮮半島中西部に分布していた。サブクレード E-I は朝鮮半島南西にまとまった分布域があったほか、D-I や D-II が広く分布しているエリアの中に孤立した生息地があった。サブクレード E-II は朝鮮半島南東に広く分布していたほか、ソウル近郊の Incheon と朝鮮半島南西部の Hampyeong 付近に孤立した生息地があった。

## 6. 新規手法による出朝鮮半島仮説の定量的評価

### 6-1. 序論：分析手法の検討

本章では、「出朝鮮半島」を定量的に評価するにあたりどのような分析を行うべきか検討する。そもそも、「出朝鮮半島」仮説はグローバルな移動という観点から系統地理データを扱うものである。分子系統解析を土台に地域間の移動・拡散プロセスを推定する様々な方法が提案されている。例えば、Lemey et al. (2009, 2010)はベイズ法によるアプローチを提案した。このモデルは、分子系統解析で一般的に使用されるソフトウェアである BEAST に実装されており扱いが容易である。一方、淡水魚の「出朝鮮半島」仮説を検証するためにこのアプローチを全面的に採用するのは、いくつかの問題点がある。一つ目は、そもそもクレード間の競争関係が一切考慮されていないことである。そのため、単純にこのアプローチを採用するだけでは仮説を検証することはできない。また、この手法では系統樹推定にあたって塩基配列だけでなく地理的分布の情報も同時に用いるため、分岐年代など系統樹そのものの精度に疑問符が付く。加えて、地形の構造を考慮に入れられないことも問題である。例えば、ブラウン運動の座標のとりうる範囲を指定できないと、海水中を遊泳できないはずの淡水魚が、氷期も陸化しなかった海洋を移動する、といった非現実的な結果が得られうる。

生物の分布形成過程をより詳細にモデル化し推定するパッケージとして BioGeoBEARS がある(Matzke, 2014)。これは、事前に推定された分子系統樹のもと、同所的種分化や分岐、新生息地の成立、地域集団の絶滅といった生物系統地理に関する様々なモデルを分析に加えることができ、各モデルの比較も可能である。BioGeoBEARS には、クレード間の競争・置き換わりといった相互作用がモデルに含まれていないことのほかに、一つの重要な問題点がある。それは、分布域を離散的な生息地の集合とみなしている点である。この考え方は、ガラパゴス諸島のように複数の小さな島嶼から構成される地域では極めて有効であろう。しかしながら、日本列島のように細長い地形の場合、連続した地形をどのように離散的な地域に分割するかという問題がある。面的な生息地の広がりの中で、各クレードが出現した年代やクレード間の競争、局所的な地形といった諸要因が淡水魚の分布を形成する過程を分析するには、既存の系統地理的アプローチをそのまま採用するだけでは困難が伴う。

分布域の面的な広がりの中で生物地理を規定する環境要因を分析する方法に、生態ニッチモデリングがある。生態ニッチモデリングは、生物の生態的ニッチを特徴づける気候などの条件を求め、それを元に過去の気候データなどから分布の変遷を探るものである(Peterson, 2003)。例えば、日本列島の九州から北海道南部にかけて分布するサワグルミ *Pterocarya rhoifolia* は比較的冷涼な気候を好む樹木である。今日の分布の中心は東北地方周辺で、九州・四国地方など温暖な地方では主として山地に生息する。しかしながら、生態ニッチモデリングで推定された LGM の分布は今日とは大きく異なっている。東北地方には生息適地がほとんど存在せず、主要な生息地は九州の低地や紀伊半島などであると推定

された。遺伝的多様性は西南日本より東北日本の方が低いことから、LGM が終わり現在の間氷期に入ったことで、西南日本の生息地から東北日本へと分布を拡大させたと推測されている(Sugahara et al., 2017)。生態ニッチモデリングは、過去の分布域を推測するだけでなく、現在の生息可能範囲を予測することも可能である。Gutiérrez et al. (2014)は、ベネズエラやその周辺に生息する 2 種類のマウスオップッサムを対象に気候データを用いた生態ニッチモデリングを行った結果、本来ならば生息適地であると予測されるエリアに競合種が分布していることを指摘し、種間競争が生物地理に与える影響を検出した。

一方、日本列島の淡水魚を対象とした生物地理研究において、生態ニッチモデリングはほとんど行われていないのが現状である。種子や花粉を広範囲に散布させる植物や、陸上を活発に移動する動物などと異なり、河川をまたいだ移動が著しく遅いと想定される淡水魚の場合「生物の生息範囲は気候変動に応じて柔軟に変化する」という前提そのものが妥当性に欠けると筆者は考える。例えば、分水嶺たる山脈に阻まれ本来なら生息適地であるはずの地域へ拡散できない、といったことが想定される。

拡散・置き換わりについて定量的な検証をする有力な方法はシミュレーションの実効であろう。集団遺伝学の分野では、coalescent プロセスをシミュレーションで再現し、シミュレーション結果を実際の個体群の遺伝的構造と比較することで、実際の構造の背後にある要因をあぶり出すアプローチがしばしば採用される。そこで筆者は、朝鮮半島から侵入したクレードの日本国内での拡散・置き換わりを再現するシミュレーションを開発し、拡散・置き換わりの影響を定量的に評価した。本章ではまず、6-2 節において、シミュレーション結果と実際の観測結果を比較検討する上で有効な近似ベイズ計算(ABC)について説明する。6-3 節で筆者が開発したシミュレーションアルゴリズムについて詳述し、6-4 節ではカワムツを対象としたシミュレーションを、6-5 節ではタカハヤを対象としたシミュレーションを実施した。6-6 節ではシミュレーションを改善する上での課題について言及するとともに、6-7 節では様々な魚種についてグローバルな交流を考察するための視点を提供する。

## 6-2 近似ベイズ計算

近似ベイズ計算(ABC)は、広く一般に用いられる MCMC と同様にベイズ法の枠組みによるサンプリング手法であるが、事後分布だけでなく尤度も解析的に求まらない場合に有効である。ABC の基本的なアイデアは、様々なパラメータ値の下でシミュレーションを行い、その結果を観測されたデータと比較することで、パラメータの事後分布を推定するというものである。Pritchard et al. (1999)によって提案された ABC のアルゴリズムは以下のとおりである。

1. 事前分布からパラメータ  $\theta_i$  を生成し、 $\theta_i$  の下でシミュレーションを行う。
2. シミュレーション結果と観測データのそれぞれから要約統計量を計算する。(シミュレーション結果による要約統計量を  $S_i$ 、観測データによる要約統計量を  $S_{obs}$  とする。)

3. 1 から 2 を  $N$  回繰り返す、要約統計量の集合  $\{S_1, \dots, S_N\}$  を得る。
4. シミュレーションで得た  $\{S_1, \dots, S_N\}$  の中から  $S_{obs}$  近傍のものを選択し、これを  $\{S_{s_1}, \dots, S_{s_n}\}$  とする。  $\{S_{s_1}, \dots, S_{s_n}\}$  を生成したパラメータセットが  $\{\theta_{s_1}, \dots, \theta_{s_n}\}$  である。
5. パラメータセット  $\{\theta_{s_1}, \dots, \theta_{s_n}\}$  を以て事後分布の近似とする。

ABC は集団遺伝学の分野で生まれた手法である。Pritchard et al. は変異率や個体群サイズといったパラメータの事後分布を求めるため、事前分布から得たパラメータのもと集団の履歴を再現するシミュレーションを行い、ヘテロ接合度や反復数といった要約統計量を観測データと比較し、事後分布に相当するパラメータセットを得たのである。

このアルゴリズムでは、大量に行ったシミュレーションのうち  $S_{obs}$  近傍のものしか用いないため、無駄な計算を膨大に行わなければならないという欠点を抱えていた。そこで、 $S_{obs}$  から多少離れているものについては回帰モデルで補完することで、より多くのシミュレーション結果を用いるアイデアが提案された。回帰モデルとしては local linear と neural network が提案されており、neural network の方が頑健である(Blum & François, 2010)。

### 6-3. シミュレーションのアルゴリズム

筆者は、クレードの地理分布の形成過程をシミュレーションするため、329 個の格子状のグリッドを点間の距離が等しくなるように生成し、グリッド上の各点にクレードの種類を状態として与え、状態のダイナミズムを生み出すプログラムを作成した。採集努力が場所ごとに異なる影響を除くため、日本列島上に設定した格子状のグリッドの上を個体が分散すると考えた。グリッドは日本におけるカワムツの分布域全体をカバーしており、氷期の海岸線(水深 120m) (Fairbanks, 1989; Rohling et al., 1998)より内陸の範囲全体に及ぶものとした。グリッドの点間の距離は地理的距離とし、R パッケージの geosphere(Karney, 2013)で計算した。

ここでは、カワムツの分布形成過程を例にシミュレーションアルゴリズムについて説明する(図 36)。第 5 章で詳述したように、系統解析の結果、朝鮮半島からクレード C が最初に日本に到達し、その後 F、G の順で日本に侵入したと推測された。クレード F の侵入時期は 1.31Ma であると推測された。シミュレーションの状態は、各グリッドに割り当てられるクレードの種類で決まる。シミュレーションはまず、全ての地点がクレード C に割り当てられた状態から始まる。ただし、九州北部の 3 つの地点にはクレード F が分布するものとしており、これは 1.31Ma におけるクレード F の侵入直後の状態に対応している。rMA にクレード G が朝鮮半島から侵入する。シミュレーションステップごとに、各点のクレードは複数の子孫を作る。一つの個体はその場所にとどまり、他は近傍の地点へと拡散する。筆者は、子孫が時間  $t$  の間に進む距離  $x$  がガンマ分布に従うとした。

$$Gamma(shape = t \cdot m/s, scale = s)$$

ここで、 $m$  は子孫が単位時間(km/Kyr)に分散する距離の期待値であり、 $s$  はスケールパラメ

ータである。このモデルでは、時間 $t$ で進む距離の平均が $tm$ であり、その分散は $tm \cdot s$ である。子孫が地点 $i$ から $j$ へと分散する確率は、地点 $i$ から $j$ までの地理的距離を $d_{ij}$ とすると

$$p_{ij} = P(X > d_{ij})$$

となる。分散の結果地点 $i$ に2つ以上のクレードが同時に出現した場合、各クレードの適応度を反映した確率に従って、一つのクレードがランダムに選択される。クレード間の適応度の違いを表すシンプルなモデルとして、クレードFがクレードCよりも選択されるアドバンテージ $\alpha$ をとし、同様にクレードGがクレードFよりも選択されるアドバンテージも $\alpha$ とした。このモデルのもと、同時に出現した場合一つのクレードが選択される置き換わり率は以下ようになる。

$$\begin{aligned} p(F|C, F) &= p(G|F, G) = \alpha, \\ p(C|C, F) &= p(F|F, G) = 1 - \alpha, \\ p(G|C, G) &= \alpha^2 / \{\alpha^2 + (1 - \alpha)^2\}, \\ p(C|C, G) &= (1 - \alpha)^2 / \{\alpha^2 + (1 - \alpha)^2\}, \\ p(C|C, F, G) &= (1 - \alpha)^2 / \{\alpha^2 + \alpha(1 - \alpha) + (1 - \alpha)^2\}, \\ p(F|C, F, G) &= \alpha(1 - \alpha) / \{\alpha^2 + \alpha(1 - \alpha) + (1 - \alpha)^2\}, \\ p(G|C, F, G) &= \alpha^2 / \{\alpha^2 + \alpha(1 - \alpha) + (1 - \alpha)^2\} \quad (6.1) \end{aligned}$$

計算量が過大になることを避けるため、筆者は時間的に等間隔な40ステップからなるシミュレーションを実施した。そのため、クレードFの侵入タイミングに相当するパラメータ $r$ は39個の等間隔な値から選択されたものとなる。

ABCを行うにあたり、適切な要約統計量を使用することが必要である(Aeschbacher et al., 2012)。モデルを規定する移入のタイミング、拡散のスピード、置き換わりのパラメータに関する情報を含む特徴量を地理的分布パターンから抽出した。まず、Templetonの統計量はNested Clade Phylogeographic Analysis(NCPA)という分析に用いられていたものである(Posada et al., 2006; Templeton et al., 1995)。NCPAはハプロタイプの樹形と地理情報をclade distance ( $D_c$ )とnested clade distance ( $D_n$ )と呼ばれる指標で結びつけ、背後にある進化的プロセスを推定する手法である(Templeton, 2004)。空間的自己相関は、地理的距離と遺伝的距離の相関度合いを計る指標である。あるサンプルの周囲に異なるクレードが分布していれば空間的自己相関の値は小さくなる。統計量の定義は次のとおりである。

空間的自己相関

空間的自己相関の定義は次のとおりである (図 37 a)。

$$S_a = \sum_{i,j} \exp(-cd_{ij}) g_{ij} / \sum_{i,j} \exp(-cd_{ij}) \quad (6.2)$$

ここで、地点 $i$ と $j$ の個体が同一クレードであれば $g_{ij}$ は1であり、異なっていれば0であ

とした。 $d_{ij}$ は地点  $i$  と  $j$  の地理的な距離である。なお、 $c$  の値 0.02 とした。この場合、10 km の重みは 0.82、100 km の重みは 0.14 となる。

#### Templeton の統計量

$D_c$ は一つのクレードの地理的広がり注目した指標であり、 $D_n$ は各クレードの地理的な位置関係に注目した指標である。まず、日本におけるカワムツの採集地点の集合から、セントロイド点( $C_{All}$ )を抽出し、同様に任意のクレード  $X$  に関してセントロイド点( $C_X$ )を抽出した。セントロイド点  $i \in cladeX$  とは、同じくクレード  $X$  である他の採集地点との距離の平均が最も小さくなるもののことである。クレード  $X$  の採集地点と  $j$  の距離を  $d_{ij}$  とすると、セントロイド点  $i$  は以下を満たすこととなる。

$$\operatorname{argmin} \sum_{j \in cladeX} d_{ij}$$

ここで、クレード  $X$  に関して、 $D_c$  と  $D_n$  は次のようになる (図 37 b、c)。

$$D_c = \operatorname{mean}(d_{C_X j}) \quad (6.3)$$

$$D_n = d_{C_X C_{All}} \quad (6.4)$$

以上の設定のもと、R の `abc` パッケージを用いて、ABC で各パラメータの事後分布を求めた。ABC では、各パラメータについて事前分布を設定する必要がある。明らかに事後分布から外れたパラメータ値を高頻度でサンプリングすることで収束しない事態を避けるため、informative な事前分布を以下のように定めた。

$$m \sim \operatorname{unif}\{0,5\}, s \sim \operatorname{unif}\{0,50\}, \alpha \sim \operatorname{unif}\{0.5,1\}, r \sim \operatorname{unif}\{0,1.31\}$$

ABC では `neuralnet` 法を採用し、tolerance rate は 0.025 とした。シミュレーションは合計 360,000 回繰り返し、各回の結果から Templeton の統計量と空間的自己相関を計算し、観測地のそれと比較して事後分布を求めた。

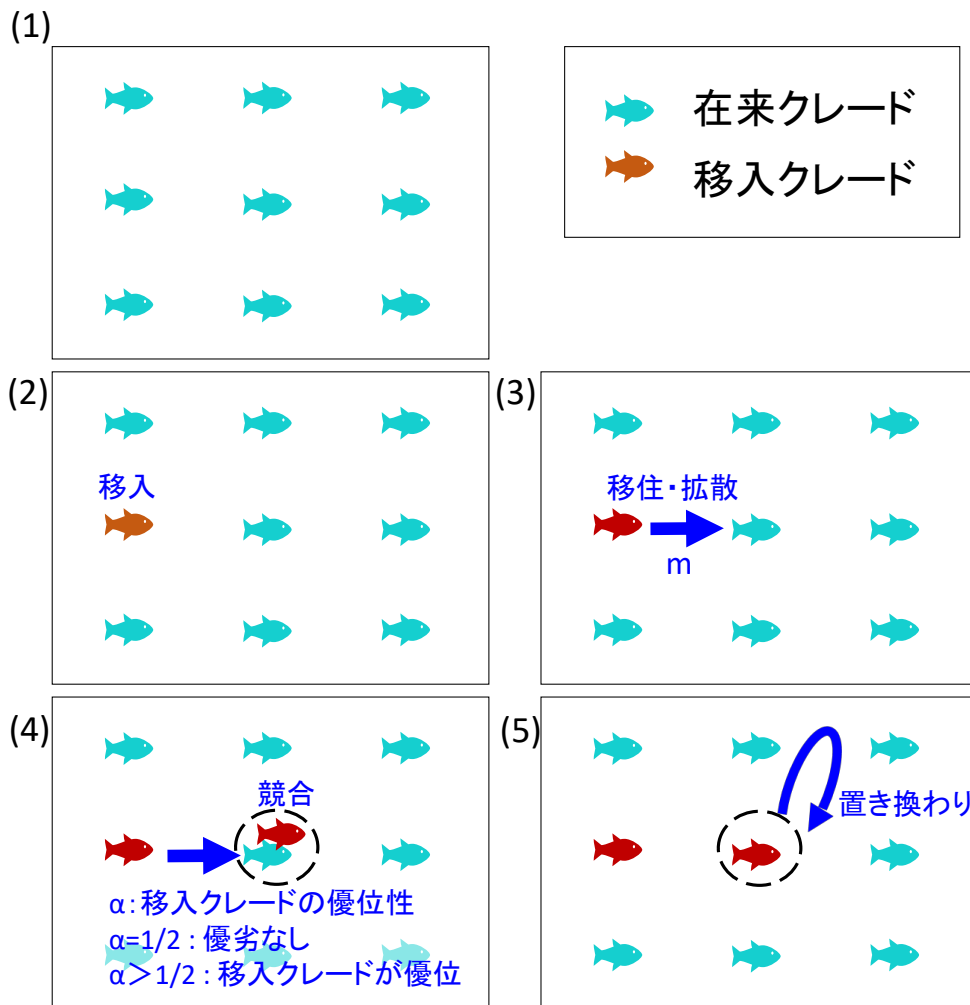
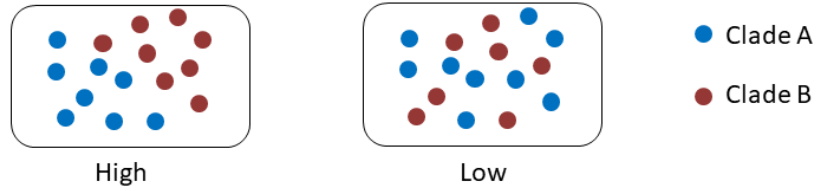


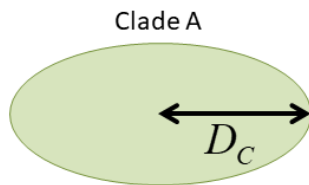
図 36 シミュレーションアルゴリズムの概念図。

- (1) まず、全体的に在来クレードが分布している。(2) ここに、移入クレードが出現する。  
 (3) 移入クレードは近隣の地点に移住・拡散する。(4) 移入先で在来クレードとの競合が発生する。パラメータ  $\alpha$  は移入クレードの優位性を示しており、 $\alpha$  が  $1/2$  のときは優劣なし、 $\alpha$  がより大きいときは移入クレードが優位である。(5) 移入先で在来クレードを置き換える。

(a) Spatial autocorrelation



(b) Clade distance ( $D_c$ )



(c) Nested clade distance ( $D_n$ )

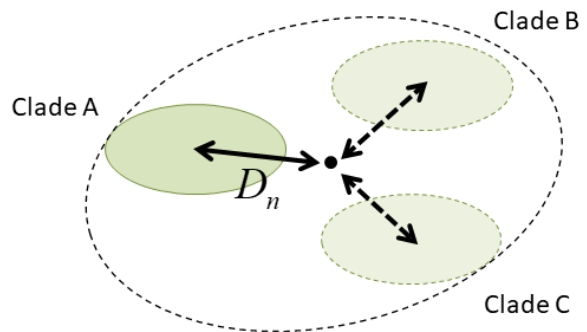


図 37 ABC による種内置き換わり仮説を検定する要約統計量。

(a) 空間的自己相関。各クレードが混ざり合っているか否かを定量化する指標。(b) Clade distance ( $D_c$ ) はあるクレードの空間的な広がりを測る統計量。(c) Nested clade distance ( $D_n$ ) は各クレードの空間配置を測る統計量。



#### 6-4. カワムツを対象としたシミュレーションの実施

在来の個体群が新しい移入個体群によって置き換えられるという仮説を検定するため、カワムツの分布形成過程のシミュレーションを実施した。様々な設定の下で行ったシミュレーションで得られた分布と実際に観察された分布を比較することで、配列データと採集地データの情報が、種内置き換わりの痕跡を残しているのか吟味した。シミュレーションでは、韓国からの移入のタイミング、日本列島内での拡散のスピード、そして種内クレード間の置き換わりの強さが分布形成過程を規定すると仮定した。これら 3 つの要素に関するパラメータは近似ベイズ計算(ABC)によって推定し、種内置き換わりが統計的に有意であるか否か検定した。

#### 材料と方法

6-3 節に詳述したアルゴリズムのもとシミュレーションとパラメータ推定を行った。

#### 結果と考察

カワムツの分布形成過程(図 28)を再現するシミュレーションを様々なパラメータのもと実施した。初期状態はクレード C が西日本全域に分布し、クレード F と G が日本列島に侵入し分散するプロセスを検討した。シミュレートされる分布は置き換わり率によって異なった(図 38)。筆者のモデルでは、分散距離がガンマ分布に従うと仮定し、4 つのパラメータを設定した。 $r$  (Ma)はクレード G の侵入タイミング、 $m$ は拡散率 (km/Kyr)、 $s$ (km)はガンマ分布のスケールパラメータ、 $\alpha$ は置き換わり率である。クレード F の侵入時期は、ベイズ法による推定から 1.31Ma とした(図 23 b)。このモデルの下、置き換わり率 $\alpha$ は 0.774 [0.554–0.951]であり、クレード間で適応度が同一とする中立の場合(0.5)より有意に高かった。 $m$ は極めて小さく 0.345 [0.0135–0.860]km/Kyr であり、 $s$ は 20.2 [5.33–40.1] km であった(図 39)。 $m$ と $s$ の点推定量から、短距離の拡散は長距離の拡散と比べて頻度が多いことがわかった。クレード G の侵入時期は 0.862 [0.552–1.30]Ma と推定された。なお、MCMCTREE による推定は 0.862 [0.543–1.238]Ma である。

シミュレーションで推定されたクレード G の侵入タイミングは、relaxed clock の下でのベイズ法(BEAST)による推定と大まかに一致していた。BEAST ではクレード G の侵入タイミングは 1.120 Ma [0.713–1.430]であったが、F の侵入タイミングを 1.31Ma と条件づけた場合、クレード G の侵入タイミングは 1.013 Ma [0.696–1.263]であった。

クレード F は近畿地方から中国・四国地方にかけて広範に分布しているが、中国・四国地方ではクレード G によって分布が分断されており、クレード F が生息地に定着してからクレード G の侵入・拡散が発生したと考えられる。化石の記録からは、朝鮮半島と西日本の陸橋は 0.43Ma、0.63Ma、1.2Ma、5.3Ma に形成されたと推測される(Taruno, 2010)。最終氷期の海水面は今日より 125m ほど下がったが(Rohling et al., 1998)、韓国の九州の間にある対馬海峡の水深は最も浅い箇所 130m となっており、氷期に陸橋が形成されたと

は必ずしも言えない。陸上哺乳類については、朝鮮半島からの侵入イベントの中には、日本個体群の確立に至らなかったものもあると推測されている(Sato, 2017)。クレード F の侵入と、それに続く G の侵入は更新世に生じたものの、正確なタイミングは不明瞭である。

カワムツを対象としたシミュレーションの結果、クレード間の競争がない場合と比較し、置き換わりの効果が有意であることが示されるとともに、地理的な拡散速度が極めて遅いことがわかった。シミュレーションを通じて置き換わりの検証を行う上で、置き換わりとは異なる仮説（例えば、置き換わりなしに遺伝的に均質化する）を実装し、どちらにより説明力があるか比較検討することが必要である。

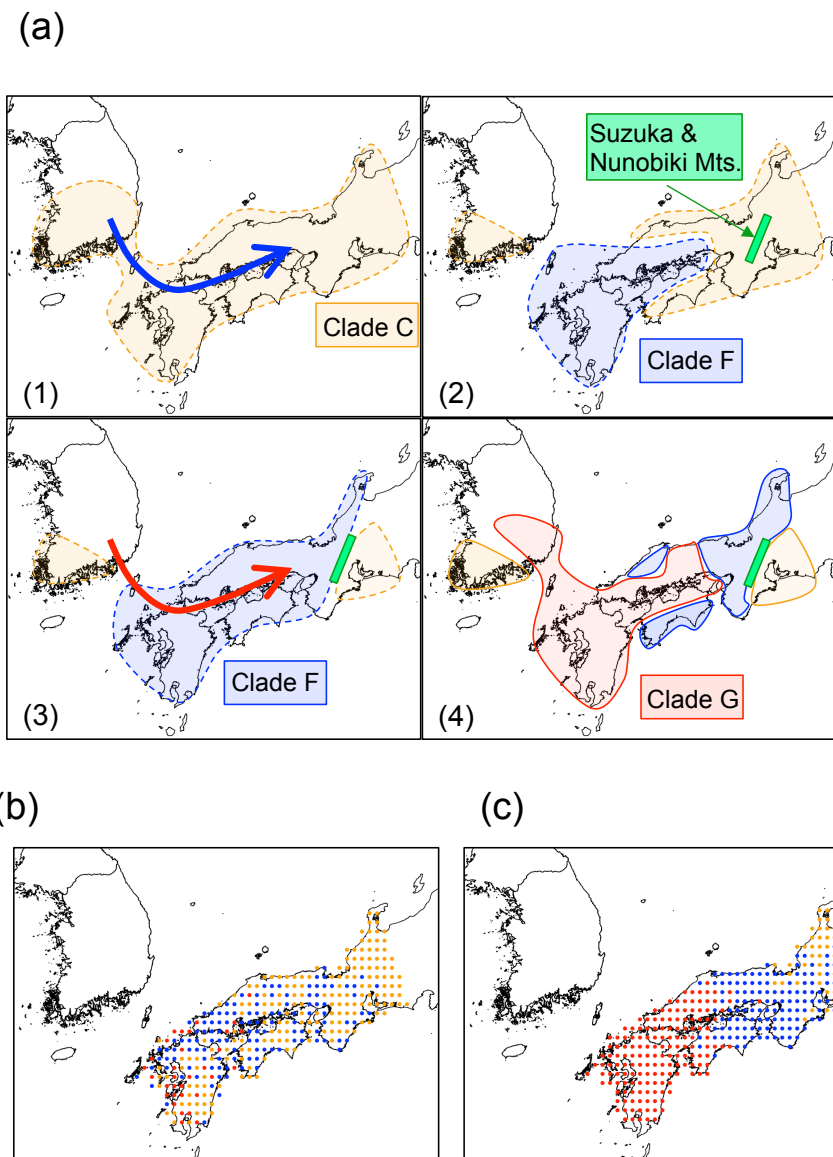


図 38 カワムツの分布形成過程の概念図とシミュレーション。

(a) 置き換わりを仮定したカワムツの分布形成過程。図 28 の再掲。(b)と(c)はシミュレーション結果の一例である。(b)は中立の場合 ( $m = 0.5, s = 20.2, \alpha = 0.5, r = 0.853$ )、(c)は置き換わりを含めたベストシナリオの場合 ( $m = 0.345, s = 20.2, \alpha = 0.5, r = 0.853$ ) である。中立の場合、新しい侵入個体群と在来個体群は混ざり合った分布を形成する。

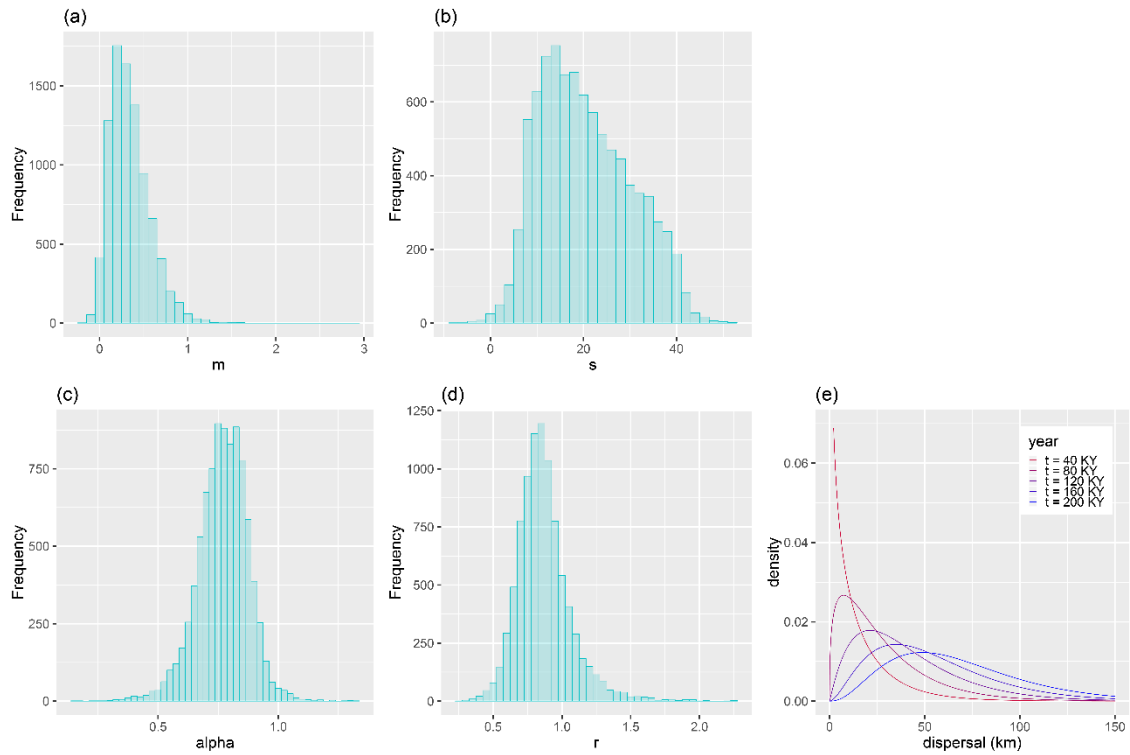


図 39 カワムツに関するシミュレーションパラメータの事後分布と拡散距離の確率密度

パラメータ(a)  $m$ 、(b)  $s$  (c)  $\alpha$  (d)  $r$ の事後分布。(e) パラメータ $m$ と $s$ の点推定値( $m = 0.345$ 、 $s = 20.2$ )のもとでの、拡散距離の確率密度。

## 6-5. タカハヤを対象としたシミュレーションの実施

5 章では「出朝鮮半島」という観点で侵入・拡散と種内・種間置き換わりについてカワムツを対象に議論し、6-4 節でシミュレーションによって定量的に評価した。タカハヤの場合は、サブクレード A2 が古い在来の個体群、A1 が新しい侵入個体群であると推測された。朝鮮半島と日本列島をつなぐ陸橋に位置する対馬にサブクレード A2 が分布していたが、これは対馬特有の地形を踏まえれば、「出朝鮮半島」仮説で説明することができる。そもそも、対馬は海岸線のほとんどがリアス式で、急峻な山の多い島である。そうした急峻な地形が拡散障壁として機能しただろう。氷期に形成された陸橋は細い線というよりは、むしろ面的な広がりを持っていたことにも注意が必要である。陸橋の中で現在の対馬に相当する部分が特に地形が険しく、サブクレード A1 の分散が阻まれた結果、A2 の遺存個体群として局所的な河川に取り残されたと推測できる。

日本列島におけるタカハヤとカワムツの分布の違いは、カワムツの場合 3 つのクレードが分布していたのに対しタカハヤの場合 2 つ（サブクレード A1、A2）であることがあげられる。そこで、2 つのサブクレードの侵入・拡散・置き換わりに関するシミュレーションを実施した。

### 材料と方法

シミュレーションのアルゴリズムはカワムツに準拠した。変更点は以下の通りである。

- ・ サブクレード A2 が東海以西に全体的に分布しているところに A1 が侵入する状況を考えた。侵入イベントは 1 回のみのため、侵入タイミングパラメータ  $r$  は考慮していない。
- ・ サブクレード A1 の侵入年代を 1.56Ma とした。

### 結果と考察

置き換わり率  $\alpha$  は 0.841 [0.700–1.05] であり、クレード間で適応度が同一とする中立の場合 (0.5) は 95% 信頼区間に含まれていなかった。 $m$  は極めて小さく 0.409 [0.065–1.62] km/Kyr であり、 $s$  は 9.53 [–8.97–34.8] km であった。 $m$  の点推定量から、短距離の拡散は長距離の拡散と比べて頻度が多いことがわかった (図 40)。

これら点推定量の結果はカワムツの拡散・置き換わりと同様の示唆を与える一方で、事後分布そのものに目を転じると、手法面での課題が浮き彫りとなる。それは、ABC で推定されたパラメータ  $s$  と  $\alpha$  の事後分布 (95% 区間) が本来とるべき範囲  $0 < s$ 、 $0.5 \leq \alpha \leq 1$  を逸脱したことである。この現象をもたらした直接的な原因は、観測した要約統計量とシミュレーションによる要約統計量の値にずれが生じた場合に、ニューラルネットワークによる補間を実施したことである。本研究で使用したパッケージでは、事後分布がとるべき範囲を明示的に指定することはできない。そのため、補完した結果としてパラメータ値がとるべき範囲を逸脱する現象はそもそも起こり得るものであるといえるが、手法の改善点といえるだろう。

ガンマ分布のスケールパラメータ $s$ については、事後分布として推定された 95%区間は負の側に大きく逸脱していた。考えられる根本的な原因としては、スケールパラメータ $s$ に関する情報が観測された地理分布の中に乏しいということである。カワムツでは 3 つの系統（クレード）の拡散・置き換わりをシミュレーションした一方で、タカハヤでは 2 つの系統（サブクレード）間に止まっている。パラメータ $s$ の事後分布に関しては、カワムツでも明確なピークが存在せず、これは、そもそもパラメータ $s$ を推定するだけの情報が十分でないということかもしれない。タカハヤの場合 2 つのサブクレードのみが日本列島に分布するため、拡散パラメータを推定する情報がカワムツよりも少なかった可能性がある。

興味深いのは、移動率がカワムツで、タカハヤでと同じオーダーで得られたことである。純淡水魚の場合、水系の接続や山脈の形成といった地質学的なイベントが、種をまたいで同様の影響を及ぼす。そのため、分布形成過程について種をまたいだ共通性があり、その一方で生態の特性や生態的浮動に起因する魚種ごとの固有性もあるだろう。様々な魚種のデータを積み上げて一括して分析することで、拡散や置き換わりパラメータの、より確度の高い事後分布を得ることが出来るかもしれない。

本節では、タカハヤにおいても置き換わりの効果が有意であることや拡散速度がカワムツ同様に遅いことが明らかになる一方、1 種のデータのみではシミュレーションパラメータを高精度で推定できるとは限らず、様々な魚種のデータを積み上げる必要性が示された。

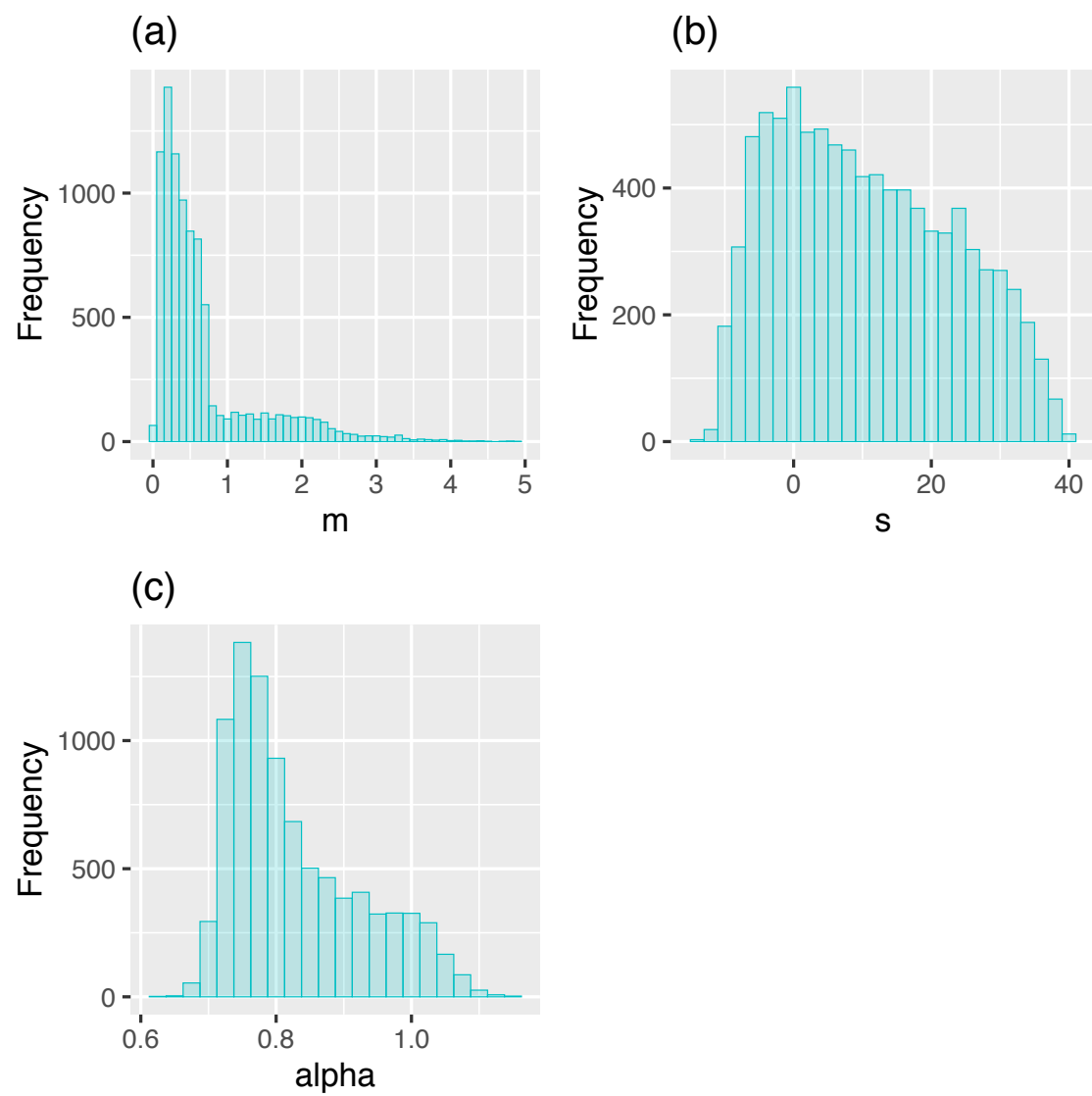


図 40 タカハヤに関するシミュレーションパラメータの事後分布。  
パラメータ (a)  $m$ 、(b)  $s$ 、(c)  $\alpha$  の事後分布。

## 6-6. 局所的なシミュレーションの必要性：ホトケドジョウを例に

6-3 節では、日本列島に等間隔の点群を配置し、地点から地点へと個体が移動し異なるクレードの個体と競合するシミュレーションを開発した。朝鮮半島から日本列島への侵入・拡散というグローバルな系統地理に注目した場合、現実を十分反映していると考えるが、局所的なスケールにも注目した場合、水系の広がりや分水嶺の位置といった情報を考慮する必要性が想定される。そこで、本節ではホトケドジョウという魚種に注目する。近畿地方から東北地方にかけて分布する日本固有種であるホトケドジョウは、日本列島内の詳細な分布パターンを検討する上で適した魚種である。ここでは、福島県太平洋側とその周辺における各クレードの分布パターンと地形情報との関連を検討し、より精緻なモデリングを行うための課題を整理する。

### 材料と方法

福島県太平洋側とその周辺では 1992 年から 2009 年にかけて 37 箇所の採集地においてサンプルの採集を行った。各場所から 4 から 7 個体を採集して得た計 253 個体を分析に用いた。4 塩基対を認識する制限酵素を用いた PCR-RFLP 分析を行い、シーケンシングを行う個体を選択した。最終的に 570 塩基対の ND2 配列を 52 個体分取得した。

配列の取得を行うにあたり、白筋から DNA を抽出し PCR を行った。ミトコンドリア DNA の 12SRNA と 16SRNA 領域を対象に、の手法に従い次のプライマーを用いた。

Forward: 5'- AAACYRGGATTAGATACCCYRYTAT -3'

Reverse: 5'- CCGGTYTGAACTCAGATCAYGT -3'

続く RFLP では、AciI、AfaI、AluI、BstUI、DdeI、HaeIII、HhaI、HinfI、MboI、MspI、NlaIII、ScrFI、Sau96I、Taq $\alpha$ I の 14 種類の酵素を用いた。ND2 遺伝子の配列はズナガニゴイと同様の方法で取得した。

ドジョウの分子系統樹は、MEGA7(Kumar et al., 2016)に実装されている最尤法を用いて構築した。ホトケドジョウの外群として用いたのは、ドジョウ、フクドジョウ、シマドジョウの配列である。ベイズ情報量基準(BIC)によると、TN93+G+I モデルが塩基置換のモデルとして最良であった。最尤法で推定された枝のブートストラップ値は、アライメントのリサンプリングを 1000 回繰り返すことで求め、3 つのクレード(A、B、C)を得た。クレード A に関して TCS によるネットワーク分析を 95%の信頼区間で行い、その分布の中心と拡散プロセスを図示した。

### 結果

対象地域に分布していたのはクレード A、B、C の 3 つであり、いずれのクレードもブートストラップによって支持された。クレード A は郡山・福島盆地から関東平野北部にかけてのエリアに分布しており、クレード B は阿武隈高地および阿武隈川の北方から得られた。クレード C は那珂川・久慈川の周辺から得られた (図 41)。



TCS によるネットワーク分析からネットワークのクラスターが検出された。ネットワークの中心は図のように阿武隈山地南部周辺に存在し、阿武隈川に沿ってネットワークが広がっていた（図 42）。

## 考察

ネットワークの構造から、クレード A は阿武隈高地南部から阿武隈川本流に沿って分布を拡大したと推測される。まず、クレード A とクレード B の関係に注目したい。阿武隈高地に分布するクレード B は、分水界を挟んで太平洋側に直接流入する河川と、分水界を挟んで阿武隈川へ合流する河川の双方に生息していた。阿武隈川流域では、クレード A が本流に沿って平野部から採集されたのに対し、クレード B は阿武隈高地の標高が高く（標高 500m 前後）局所的なエリアから採集された。また、阿武隈川下流域ではクレード B の分布域が阿武隈川の南側と北側に分断され、本流に沿ってクレード A の分布域が広がっているとみることができる。この現象もまた、種内クレード間の置き換えり、という前述の仮説を導入することで、次のように矛盾なく説明が可能となる。

1. 元々、阿武隈高地から阿武隈川にかけての広い範囲にクレード B が分布していた。
2. クレード A が出現し、阿武隈川に沿って北上し、競合するクレード B を置き換えながら分布を拡大した。
3. 阿武隈川に流入する河川の最上部にクレード B が局所的に取り残された。阿武隈川の下流域では、クレード A が拡散しクレード B の分布が置き換えられ、阿武隈川支流のクレード B の分布が本流域の A によって分断された。

同様のプロセスは、那珂川・久慈川流域におけるクレード A、C の分布とも適合する。クレード C は那珂川以南と久慈川以北に分布域が分断されており、その間にクレード A の分布域が連続的に広がっている。このパターンも、クレード C の分布域が那珂川・久慈川下流域に連続的に広がっていたところにクレード A が拡散し置き換えられたと仮定すると、現在の分布と矛盾が生じない。

では、阿武隈川に沿ってクレード A が分布を拡大してクレード B を置き換えた、という仮説を検証するにはどのようなアプローチがあるだろうか。直截的な方法は、カワムツと同様にシミュレーションを通じた検証を行うことである。しかしながら、ここではカワムツ向けに開発した格子状のグリッド上を個体が拡散するアルゴリズムをそのまま実施するのは不適當である。というのも、朝鮮半島からの侵入と拡散というグローバルなプロセスに注目したカワムツに対し、ホトケドジョウの場合は河川の位置や採集ポイントの標高などといった局所的な地形情報が分布形成過程において重要であったと想定されるため、そうした地形情報をアルゴリズムに反映させる必要があると考えられるからである。

一つのアイデアは、河川に沿って移動経路をあらかじめ設定し、地点間の移動のしやすさを流程や標高差といったパラメータで移動率を規定することであろう。この場合、本流・

支流で構成されるネットワークの中を各クレードの個体が拡散・競争していくこととなる。本研究では深く扱うことができなかったが、南九州では大規模な火砕流噴火がたびたび発生した。そうした局所的な地形情報を反映した拡散・置き換えモデルをいかに生成しシミュレーションに落とし込むかは今後の課題として残されている。

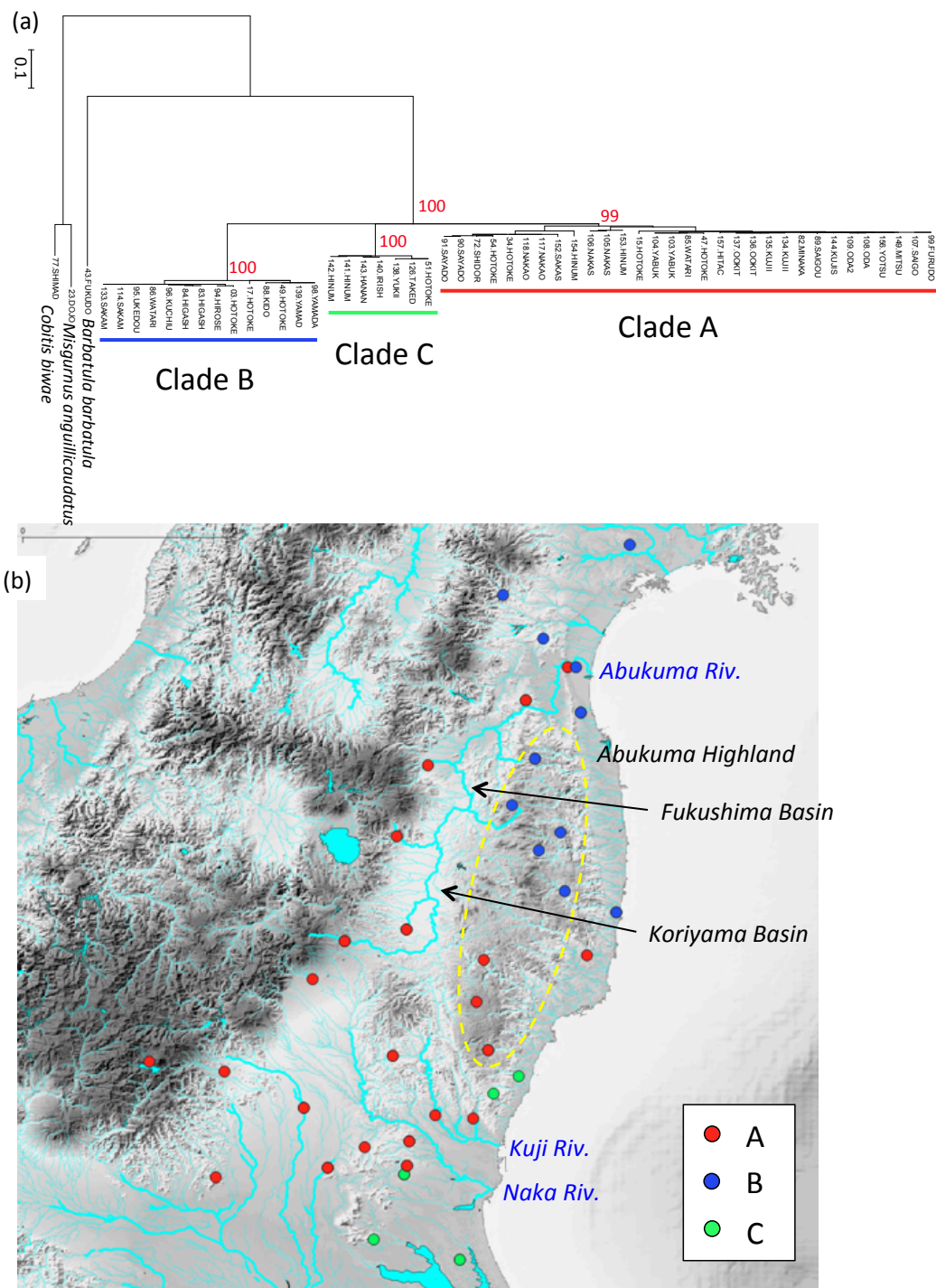


図 41 福島県太平洋側周辺におけるホトケドジョウ個体群の分子系統樹と採集地  
 (a) ND2 配列から推定された分子系統樹。赤字の数字はブートストラップ支持率。(b) ホトケドジョウの各クレードの地理的分布。

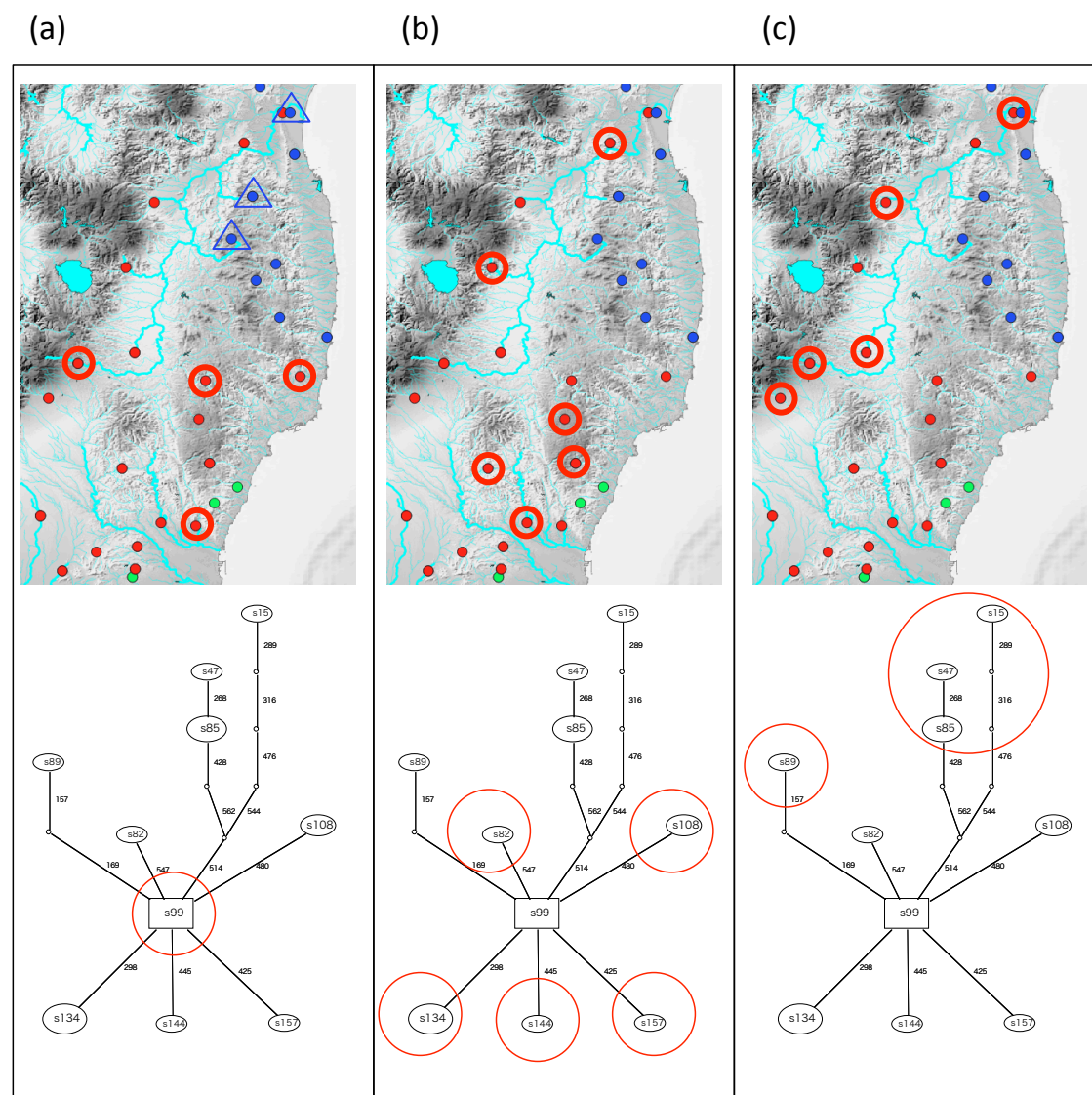


図 42 阿武隈川周辺におけるホトケドジョウの分布と、TCS で検出されたネットワークのハプロタイプに基づく拡散過程。

(a) ネットワークの中心に位置するハプロタイプは、阿武隈川の上流と阿武隈高地の南部、そして久慈川の下流で得られたものである。(b) ネットワークの中心から 1 ステップ離れたハプロタイプは阿武隈川の中流と久慈川周辺の複数の地点から得られた。(c) ネットワークの中心から 2 ステップ以上離れたハプロタイプは、阿武隈川の下流を含む様々な地点から得られた。

#### 6-7. 群集レベルでみるグローバルな侵入プロセス

日本列島、朝鮮半島、中国大陸の間で純淡水魚の侵入現象が起きたことをみてきた。侵入プロセスを定量的に評価したズナガニゴイ、カワムツ、タカハヤの3つの生物群の結果をまとめると表4のようになる。こうした分析を多くの生物群について行うことで、純淡水魚のグローバルな生物地理に関して、生物群ごとの共通性と異質性が浮き彫りになると期待される。

一方で、この分析を行うにはいくつかの問題点がある。一つ目は、生物群をどのように定義するか、という問題である。4章で扱ったフナ類やアブラボテ類では、異なる複数の魚種をまとめて系統解析を行っていた。こうした事例では、生物群の定義は分析者の考え方に委ねられてしまう。日本列島が大陸から分離したタイミングなど、客観的に使用できる基準を用いて生物群を定義する必要がある。あるいは、注目する系統が独自のニッチを占めているか否か、一つ一つ定性的に議論するという方法も取りうるかもしれない。本研究では深くは扱っていないが、種をどのように定義するかという問題にも対処する必要がある。二つ目は、祖先ノードの地理的分布の推定に関する問題である。例えば、祖先ノードが日本に分布していた確率が95%の場合と55%の場合とでは、推定の意味合いが変わってくるだろう。さらに三つ目として、系統樹の分岐がどの程度支持されるか、という問題にも対処しなければならない。

こうした諸課題に対処しつつ、淡水魚の系統地理を群集レベルで分析することで、個々の魚種・生物群の時空間構造の特性をより深く理解できると考える。

表 4 純淡水魚のグローバルな侵入プロセス

	Korea → Japan	Japan → Korea	China → Japan	Japan → China	China → Korea	Korea → China
<i>Hemibarbus longirostris</i>	1	0	-	-	-	-
<i>Nipponocypris temminckii</i>	3	0	-	-	-	-
<i>Rhynchocypris oxycephalus</i>	3	0	0	0	0	1

## 7. 総合考察

本研究では、日本列島の地形や気候、海流といった物理的な環境要因の特性を背景に、淡水域に生息する魚類個体群の時空間構造について、統計的な分析手法を開発しつつ考察を実施した。第 3 章では、黒潮がニホンウナギ来遊量の短期的な時空間変動に与える要因について分析し、黒潮流量の増加が来遊を促進することが示されるとともに、黒潮離岸距離とシラスウナギの来遊との関係は地域により異なり、また年によっても変化することが示唆された。4 章から 6 章では、東アジアのグローバルなスケールで検出された単一クレードの地理的分断という現象に注目した。朝鮮半島から日本列島にかけて分布する純淡水魚の分布形成過程を、朝鮮半島から日本列島へのクレードの侵入・拡散とその過程で生じるクレード間の置き換わりとして定式化し、これを「出朝鮮半島 (Out of Korea)」仮説としてその妥当性を示した。

第 3 章で扱ったニホンウナギは、資源量の減少が懸念されており、現在の資源水準がどのような状況にあるか把握するとともに、来遊量予測を行うことが社会的な要請である。来遊量の年次変動に黒潮流量・離岸距離が与える影響を評価した本研究はそうした要請に直接寄与するものではないものの、それらを実施する際の基礎資料になると期待される。本研究により短期的な時空間変動を分析する上で混合モデルの有効性が示されたが、ニホンウナギ資源水準の評価や来遊量予測を念頭により長期的な変動を分析するには、モデルのさらなる改良が必要である。第 6 章では淡水魚の分布形成過程を再現するシミュレーションを「出朝鮮半島」の枠組みで開発し、ABC と呼ばれる手法を用いて統計的検定を行った。その結果、カワムツでは置き換わりの効果が有意に検出されるとともに、日本列島内での地理的拡散の速度が遅いことが示された。一方でタカハヤを対象としたシミュレーションでは、開発したシミュレーションの限界も示唆され、タカハヤの生物地理データに含まれる情報が本質的に十分ではない可能性が想定される。日本列島における淡水魚類相の形成過程に影響を与えた要因をさらに検証するためには、様々な魚種を統合して分析するアプローチが必要となるだろう。

生物多様性の時空間構造を扱うニッチ構築の議論は、ソースとなる生物種プールから局所生息地にどのような種が侵入し、どのような種構成が出来上がるかを主題としており、多くの研究では、ソースを大陸、局所生息地を島嶼として分析する。こうしたアプローチについては種分化などの進化的なプロセスが軽視されているという批判があった (Mittelbach & Schemske, 2015)。カリブ海の西インド諸島に分布する *Anolis* 属のトカゲ類を系統地理分析したところ、系統多様性が増加すると進化速度が低下することがわかった。これは、種分化が進んで多くのニッチが占有されるようになると、新たな種が出現してニッチを埋めることが困難になることを意味していると考えられる (Mahler et al., 2010)。本研究の淡水魚の系統地理分析でも、大陸側の朝鮮半島で系統の分化が生じ、島嶼である日本列島へ侵入し拡散するプロセスについて検討した。適応度が高い侵入個体群が在来個体

群を置き換えるとする「出朝鮮半島」仮説は、逆の見方をすると適応度が高くなければすでに埋まったニッチに侵入できないことを示唆しているのかもしれない。

本論文は日本列島の物理的な環境を背景に、淡水域に生息する魚類個体群に関連するデータ解析と解釈に主眼をおいており、各研究を周辺分野との関連という文脈で位置付け考察を深めるという点では課題が多い。例えば、ニホンウナギ来遊量の時空間構造には黒潮流量と離岸距離が影響を与えていることが示されたが、黒潮は様々な生物群において、移動や沿岸への来遊に大きな影響を及ぼしており、「黒潮生態系の構成要素としてのニホンウナギ」という文脈で位置付けることで、ニホンウナギ来遊プロセスの特性がより明確になると期待される。純淡水魚の生物地理では、単一クレードの地理的分断という現象が、遺伝的分化の程度が種内レベルか種間レベルであるかにかかわらず存在し、これを矛盾なく説明する仮説として置き換わりの妥当性を示した。日本列島の淡水魚を扱った先行研究では系統の分岐 (vicariance) と拡散が主として考慮され、置き換わりという要因は明示的には取り上げられてこなかった。この点において、本研究には大きな新規性があったと考える。三中 (1997) によると、今日の生物地理学において地理的分断に伴う系統の分岐を意味する vicariance の語義は歴史的な変遷をたどってきたという。三中はラテン語の語源を参照しつつ vicariance の本来的な意味は代置 (置き換わり) であると指摘した上で、今日の生物系統地理学の源流の一つである Willi Henning の著作において「空間的代置」が重視されてきたことを明らかにしている。ドイツ語で著された Henning の著作が英語へ翻訳されるプロセスや生物系統地理を巡って進展した様々な議論の中で vicariance から「代置」という意味合いが消失し、この語は生息地の空間的分割に起因する系統の分岐を意味すると「再定義」されるに至ったらしい。本研究で扱った「置き換わり」というアイデアそのものの新規性について考察を深めるには、系統地理学の土台となった古典的な議論を参照する必要があるだろう。興味深い議論として、生物進化の断続平衡を巡るものがある。断続平衡とは、「相対的な平衡状態が長期間続き、それが相対的に短期間の、つまり急激な、解剖学的構造の形質変化に中断される、すなわち『平衡』が『断続』するという系列漸進論とは対照的なパターンを指す」(Eldredge, 1989, p.69) ものであり、表現型の進化を扱っていない本研究と直接的には関連しない。Eldredge は断続平衡の背景に異所的種分化を想定しており、空間的な構造を背景に生物相が「置き換わっていく」という点では本研究と共通点がある。

本研究は、日本列島という空間的範囲に焦点を絞り、ニホンウナギの来遊プロセスや純淡水魚の分布形成過程について分析と考察を行ったが、他の地域と比較することで新たな知見が得られるのかもしれない。そもそも魚類個体群の時空間構造は、各魚種固有の生態やニッチ構築・中立説といった生物多様性に関する性質だけでなく、生息地固有の地理的要因にも左右されると考えられる。ニホンウナギの場合、日本列島が太平洋に面し黒潮が沖合を流れているという地理的特性に強く依っている。これに対し、生物地理研究で扱った朝鮮半島は日本と異なり、黒潮が沿岸付近まで到達することは基本的にない。朝鮮半島な



ど日本と環境が異なる地域における来遊量の時空間変動は、東経 137 度線で測定される黒潮流量や沿岸から太平洋に位置する黒潮流軸までの距離が一定の影響を及ぼすとする本研究で得られた知見が、必ずしも当てはまらない可能性もあるだろう。また、単一クレードの地理的分断と置き換わりについて検証した生物地理研究は、日本列島を含む東アジアが氷期に氷床に覆われなかったという背景によって初めて可能となった。分布形成を再現するシミュレーションでは、純淡水魚の地理的拡散速度は極めて遅いという結果が得られた。この拡散速度に関しては、脊梁山脈が数多くの小水系を形成する日本列島と、大水系が面的な広がりを示す長江やアマゾン川とでは何らかの違いがあるかもしれない。このように、生物種・個体群・群集に関して、生物学的な性質が仮に一定の共通性を帯びていたとしても、生息地の地理的特性によってその時空間構造は大きく変化する可能性がある。これらは、生命現象の普遍性と個別性という観点から興味深い。魚種の生物学的特徴や生息地の地理的特性に起因する時空間構造の共通性と異質性というテーマは、第 2 章で論じた生物地理区の問題とも関連があるといえるだろう。時空間構造の地域間比較は将来的な課題として残されている。

本論文のまとめとして、様々な時間的・空間的スケールで展開する魚類個体群の時空間構造にまつわる現象を、個々の独立したトピックではなく、時空間的な観点で統合的に理解するためにはどのような枠組みが必要か考察したい。適切な枠組みを設定することで、時空間構造に関する議論を整理できると期待されるからである。フランスの歴史学者であるフェルナン・ブローデルが導入した枠組みは、魚類の時空間構造を考察する上で非常に示唆的である。ブローデルは主著『地中海』（原題：フェリーペ二世時代の地中海と地中海世界）のなかで、地中海世界の人間社会を大きなシステムとして描写するにあたり、3つの時間軸を導入した。一つ目は地理的な時間軸である。地中海とそれを取り巻く山地や丘陵、平野、さらに地中海に流入する河川や海に浮かぶ島々といった物理的な環境要因が、人間の暮らし、文化、産業などに与える影響に注目する。地理的な時間軸の上に社会的な時間軸が展開する。人間集団の形成や再編成は社会的な時間軸の中で生じるものである。三つ目の時間軸は個人の時間軸である。フェリーペ二世とその同時代人の足跡を丹念に追うことで、ブローデルは 16 世紀後半の政治・社会的イベントを活写したのである (Braudel, 1966)。

このアイデアを魚類個体群の時空間構造を巡る問題に援用し、筆者は 3つの時間軸を設定することとした。一つ目は進化・地質学的な時間軸であり、遺伝的分化や地形の変化、さらには気候変動といった現象が展開する。純淡水魚が遺伝的に分化し、侵入・拡散するプロセスは進化・地質学的な時間軸で進行する代表例であろう。ニホンウナギの大規模回遊が形成される進化プロセスも進化・地質学的な時間軸で展開する。進化・地質学的な時間軸の上に、集団の時間軸を置く。ここでは、集団の時間軸はおおよそ数世代から数十世代のスケールとしよう。本研究では扱っていないが、Lotka -Volterra の方程式に代表される個体群動態の議論は往往にして集団の時間軸の現象である。尚、水産資源では年ごとに

生まれた集団を年級群と呼称するので、複数の年級群から成る時間スケールといった方が適切かもしれない。いずれにせよ、ニホンウナギの資源量変動は集団の時間軸の中で議論すべき問題であろう。三つ目は個体の時間軸である。ある個体が誕生してから死亡するまでの生活史の問題や、その個体と同じ世代（年級群）の生態に関する問題などを個体の時間軸とする。進化・地質学的な時間軸、集団の時間軸、個体の時間軸の区分は、厳密な年数で区別されるものではない。例えば、同じ5年間という時間であっても、シラスウナギ来遊量の年次変動に注目すれば集団の時間軸での議論となり、ある個体の行動を5年に渡ってトレースするのであれば個体の時間軸での議論となる。

淡水に生息する魚類個体群の空間構造は水系によって規定される。そこで筆者は、水系の上位概念として複数の水系を集めたものとして水系群、下位概念として水系の一部分にあたるサブ水系の2つの概念を導入したい。水系群を構成する水系は基本的に独立している。洪水などによって一時的に交流することもあるが、個体の時間軸や集団の時間軸に注目する限り稀な現象である。ただし、安積疏水のような人工的な用水が引かれることには注意が必要であろう。一方、進化・地質学的な時間軸では様相が大きく異なる。瀬戸内海沿岸などでは氷期に水系群が複数の大水系に再編成される。また、水系の一部が別の水系に組みかわる河川争奪が生じるなど、水系それ自体がダイナミックに変化する。水系は一般に本川と支川で構成されるが、サブ水系はそうした区分は考慮しないものとした。サブ水系は、水系というネットワークを構成する一部分であり、空間的なスケールは問わない。河川に流入する細流という規模の小さなものから、琵琶湖とそれに流入する河川といった規模の大きなものまで、様々である。純淡水魚は、1つのサブ水系の中で一生を過ごすと言えるだろう。一方で、ニホンウナギのような降河回遊魚ではサブ水系の内部だけでなく、外部にあたる海洋中で過ごす期間を有している。アユのような両側回遊魚では、生まれた水系と遡上する水系が異なることもある。水系・水系群の広がりの中でどのように部分水系を利用し生息するかは、魚種ごとの生活史に大きく左右される。

水系群のスケールで遺伝的な空間構造をみたとき、純淡水魚とニホンウナギとは大きな違いがあった。純淡水魚は水系、場合によってはサブ水系による遺伝的分化が顕著に存在した一方で、ニホンウナギについては、様々な議論があるものの、太平洋側に流入する水系の水系群内では遺伝的分化は報告されていない。これはいうまでもなく、個体の時間軸の中で「西マリアナ弧付近に産卵場をもち、黒潮に乗って日本列島まで輸送され、生育場に参加する」という生態を有していることが大きく影響している。利根川、吉野川、大淀川といった地理的に大きく隔たれた河川の個体群であっても、元をたどると西マリアナ弧の産卵場に由来しているため、集団の時間軸で見ると水系間で遺伝的交流があると考えられるからである。一方の純淡水魚の場合、鈴鹿・布引山地や中国山地、四国山地といった拡散障壁によって遺伝的分化が生じていることを確認した。これは、個体の時間軸や集団の時間軸のスケールでは、水系間の遺伝的交流が少ないことを表している。淡水魚の卵が鳥類によって移動する可能性もあるようだが(Lovas-Kiss et al., 2020)、そうしたイベント

が高頻度に起きているとすると、拡散障壁を挟んでもニホンウナギのように遺伝的に同質になると予測される。現実には複雑な遺伝的分化が観察されていることから、そうしたイベントは仮にあったとしても影響は小さいと想定するのが妥当であるように思われる。

純淡水魚の系統地理を検討した結果、同一水系内であっても、サブ水系によって遺伝的に異質な個体群が空間構造をしばしば形成することが確認された。こうした遺伝的集団構造の起源は更新世に求められた。この結果は、同一水系内の集団構造は進化・地質学的な時間軸で保存されうることを示唆している。一方で、直観的に考えると、個体の時間軸であってもサブ水系からサブ水系への拡散はある程度高頻度であるようにも想像できる。例えば、上流の個体が洪水によって下流へと運ばれることは決して珍しいイベントではないだろう。それにもかかわらず同一水系内の構造が維持されているということは、個体の時間軸、あるいは集団の時間軸で作用する何らかの生態的なプロセスが存在し、一方が他方を排除するようなメカニズムが、進化・地質学的な時間軸で継続的に働いていると想像される。

本研究で議論した種内・種間置き換わりは、そうしたプロセスを維持するメカニズムとして働いている可能性がある。本研究では適応度が高いと想定されるクレードが下流に分布し、適応度が低いと想定されるクレードが上流に分布するパターンを確認した。逆のパターンは得られていない。バラタナゴでは、日本産亜種ニッポンバラタナゴの集団に大陸産亜種タイリクバラタナゴが持ち込まれると、両者は交配しながらタイリクバラタナゴに置き換わることが報告されている。カワムツなど本研究の系統地理分析で扱った生物群では置き換わりの観察結果は得られていないが、バラタナゴの事例を鑑みると、置き換わりは集団の時間軸（あるいは個体の時間軸）で生じる現象と仮定して考察を深めるのが適当かもしれない。本研究では、水系群からサブ水系に至る様々な空間スケールで見られる遺伝的空間構造を、「出朝鮮半島」という観点から、侵入と拡散、置き換わりを中心に進化・地質学的時間軸で議論を展開した。多くの場合、系統地理学的研究は進化・地質学的時間軸を重視するが、集団の時間軸や個体の時間軸で生じる生物間相互作用も同様に重視すべきである。種内・種間置き換わりの影響を吟味するには、集団の時間軸や個体の時間軸で、実際に交配実験などを行うことが必要となろう。本研究ではミトコンドリア遺伝子の配列に注目しており、各ゲノムでも同様の現象が起きているかどうかは特に注目される。また、本章で導入した3つの時間軸と3つの空間スケールを活用する事で、「置き換わり」や「出朝鮮半島」といった仮説のさらなる検証に必要な課題を整理し分析方法の開発につながれるかもしれない。魚類個体群の時空間構造に対する理解を深めるには、対象となる生物の生物学的特性と生息地の地理的特性を踏まえつつ、様々な時空間スケールを統合して考察することが重要である。

## 8. 摘要

個体群や群集の時空間構造は、地質学的な時間軸で生じる歴史的なイベントと、主として年単位で生じる生態系の短期的な変動によって規定される。前者を扱った研究は特に生物地理学と呼ばれている。本論文では、日本列島の地形や海洋環境など物理的な要因を背景に、時間的・空間的に様々なスケールで展開する魚類個体群の構造に焦点を当てた。日本列島に生息するニホンウナギと純淡水魚を対象に、日本列島に生息する魚類個体群の時空間構造の長期的・短期的変動を規定する要因を明らかにすることを目的に分析を行った。

### 1. ニホンウナギ仔魚の来遊量に関する時空間変動

ニホンウナギは西マリアナ弧で産卵し、孵化した仔魚は黒潮によって日本列島や台湾など生育場へと輸送される。来遊した仔魚はシラスウナギと呼ばれ、養殖用の種苗として各地で採捕される。これまで、シラスウナギ来遊量の短期的な変動を決定する要因として、来遊プロセスを反映したモデルの中でエルニーニョなどの気候の影響が重視されてきたが、統計的な支持は得られておらず、影響の有無やその大きさについては議論が分かれている。また、統計的な関連が認められた気象インデックスに関しては来遊プロセスに与える影響の機序が明確化されていないという問題点があった。

そこで本研究では、来遊プロセスにおいて極めて重要な役割を果たす黒潮の効果に注目し、3つの仮説を立てた。一つ目は、来遊はランダムに発生し、西から東へと流れる黒潮に沿って来遊量が東西方向に勾配をもつ、というものである（東西勾配仮説）。黒潮の上流にあたる鹿児島県や宮崎県では多くの個体が加入するが、下流にいくにしたがって黒潮中のシラスウナギ個体が減少し、来遊量も少なくなると想定した。二つ目は、黒潮流量が増加すると産卵場から輸送される個体数が増加し、来遊量が増えるというものである（黒潮流量仮説）。そして三つ目は、黒潮離岸距離が与える影響である（黒潮離岸距離仮説）。これまでのところ、黒潮の離岸が来遊を阻害するという研究と、促進するという研究の、矛盾する2つの考え方が示されている。本研究では、離岸距離が正または負の効果を与える、という仮説を立てた。

まず、1976年から1996年にかけての主要9県における単位努力量あたり漁獲量(CPUE)を算出し多重比較法による検証を行った結果、東西勾配仮説は棄却され、静岡県で来遊量が顕著に多かったことがわかった。この結果は、シラスウナギの来遊がランダムに発生するのではなく、生息適地を選好して来遊する可能性を示唆している。

次に、黒潮流量仮説と離岸距離仮説の検証を実施した。気候変動や環境の劣化などの影響をコントロールするために、県ごとにCPUEのトレンドの影響を取り除いて年次変動成分を抽出することで標準化CPUEを求めた。標準化CPUEは漁期ごと、県ごとに一意的に値が決まるデータであり、時間的・空間的な広がりをもっている。このような時空間データデータには時空間相関があるため、これを考慮せずに分析すると、回帰係数のp値を誤

って見積もってしまう。そこで、4つの回帰モデルを当てはめ比較検討し、標準化 CPUE に流量と離岸距離が与える影響を吟味した。第一のモデル(M1)は最小二乗法による線形回帰、第二のモデル(M2)は線形回帰の誤差項に時系列の構造を考慮した一般化最小二乗法 (GLS)である。第三のモデル(M3)は、誤差項に時系列の構造だけでなく空間構造も考慮した GLS である。第四のモデル(M4)は、黒潮の効果自体が時空間変動すると仮定した線形混合モデルである。M3 と M4 については既存パッケージに含まれないため、筆者がアルゴリズムを実装した。

4つのモデルによる回帰分析の結果、CPUE の変動に空間相関が検出された一方、年の間の系列相関は検出されなかった。また、黒潮流量の回帰係数と黒潮離岸距離の回帰係数は4つのモデルを通じてほぼ一定であった一方、標準誤差はモデルによって違いがあり、効果の統計的検定をするには、データに内在する時空間相関に関して適切なモデリングが必要であることが示された。ここで、ベストモデルとして選択されたのは M4 であった。その結果、黒潮流量が増えると県や年をまたいで共通にシラスウナギの来遊が促進される傾向があることが示された。黒潮離岸距離については、固定効果の値はほぼゼロであり有意でなかったが、変量効果の時空間変動は統計的に有意であった。黒潮離岸距離とシラスウナギの来遊との関係は地域により異なり、また年によっても変化することが示唆された。

## 2. 純淡水魚の生物地理

純淡水魚の生物地理研究において、現在では多くの場合、DNA 塩基配列から分子系統樹を推定し「クレード」と呼ばれる単系統の集団を検出し、クレードの地理的分布を検証する。こうした分子系統地理学的研究において、拡散モデル(diffusion model)、島モデル(island model)、階層的的分岐モデル(hierarchical vicariance model)、網状モデル(reticulate model)などのモデルが提案されてきた。日本国内の純淡水魚を対象とした系統地理研究でも、山脈の形成による生息地域の分断と遺伝的分岐、海面低下に伴う複数水系の接続と遺伝的交流といった観点で分析が進められてきた。

本研究ではまず、日本列島を含む東アジアの広範に分布するタカハヤという純淡水魚に注目し、地域間の距離や拡散障壁だけでは理解が困難な系統地理パターンが存在することを確認した。それは、単一のクレードの地理的分布が大きく分断されるという現象であり、日本列島・朝鮮半島・アジア大陸というグローバルなスケールで展開する移動・侵入プロセスとの密接な関連が認められた。この現象は、純淡水魚の系統地理研究で見過ごされてきた問題である。そもそも、東アジアでは純淡水魚の系統地理を検討するにあたり、日本、韓国、中国など一つの国内でのデータ収集と分析に注力し、他の国のデータは仮に対象魚種が分布していたとしても扱わないか、ごく一部を分析に加えるにとどまることが多い。そのため、グローバルな移動・侵入プロセスと密接に関連したこの現象を検出できなかったものと考えられる。

本研究の共同研究者として日本列島と朝鮮半島の数多くの河川で日本産純淡水魚のほぼ

全種をサンプリングした岡崎登志夫博士は、分子系統樹と各クレードの分布を比較検討する中で、競争する種間・種内クレード間の置き換わりが地理的分断を形成したという仮説を得た。この仮説は、次のように定式化できる。まず、あるクレードが地理的に連続的に分布している。次に、別の適応度が高いクレードが侵入・拡散すると、元々いたクレードの個体は競争に負けて姿を消す。新しいクレードは古いクレードを置き換えながら分布域を拡大させ、古いクレードが一部の地域に残されることで「単一クレードの地理的分断」が生じる。

本研究では、朝鮮半島と日本列島というグローバルな遺伝的交流に着目し、系統地理分析及びシミュレーションによって遺伝的交流とクレード間の置き換わりが果たした役割について検証した。分布形成過程を、朝鮮半島から日本列島へのクレードの侵入・拡散と、その過程で生じるクレード間の置き換わりとして定式化し、これを「出朝鮮半島(Out of Korea)」仮説として分析を行った。

本研究で分析を行ったのは、朝鮮半島から日本列島にかけて分布域をもつズナガニゴイ、カワムツ、アブラボテ、ゲンゴロウブナであり、いずれもコイ科に属する魚種である。分布域全体をカバーするようにサンプリングされたデータを分子系統解析し、クレードを地図上にマッピングした。定量的な検証に当たっては、既存のプログラムでは競争の有無をテストできないため、移動・拡散・置き換わりのシミュレーションと ABC によるパラメータのベイズ推定により、置き換わりの有無を定量的に評価した。

分子系統解析の結果、朝鮮半島の多様なクレードの一部が日本列島に侵入するパターンが確認された。侵入の影響は魚種によって違いがあった。ズナガニゴイの場合、侵入は一度だけ発生したと考えられ、日本列島内の遺伝的分化が小さいことから短期間の間に拡散したと示唆される。ズナガニゴイの分布は瀬戸内海周辺に広がっていた。対照的に、カワムツは複数回の侵入があり、その結果として今日の遺伝的空間構造が形成されたのであろう。陸橋の断続的な形成と、陸橋を通じた侵入が確率的に生じたことで、生物群特有の侵入パターンが発生した。

カワムツを対象にしたシミュレーションでは種内クレード間の置き換わりの影響が有意に検出されるとともに、各魚種の分布を定性的に吟味したところ、クレード間の分断は拡散障壁が存在する場所で生じており、種間・種内置き換わりが、朝鮮半島から日本列島にかけて分布する魚種の系統地理パターンを矛盾なく説明する仮説であることが確かめられた。最後に、侵入・拡散や種内・種間置き換わりの観点を交えつつ、純淡水魚の系統地理分析を深化させるために何が必要か、方法論の課題を中心に議論を行なった。

本研究では、日本列島の淡水域に生息する魚類を対象に、様々な時空間スケールで展開する個体群の構造について議論を行った。こうした現象は、時間軸と空間スケールに関する枠組みを導入することで統合的に議論できるようになるだろう。

## 9. 謝辞

本研究の遂行にあたり、指導教員である東京大学大学院農学生命科学研究科生産・環境生物学専攻の岸野洋久教授には、東京大学農学部4年次の生物測定学研究室配属より6年もの間、研究計画の立案や分析モデルの作成、論文の執筆に至るまで、様々な場面でご助言・指導を頂いた。特に、本研究の中心的な課題の一つであるデータ分析に関しては、岸野教授の的確かつ有益な助言によって、適切な道筋を立てて研究を遂行できた。ここに深く感謝の意を表する。

また、東京大学大学院農学生命科学研究科の岩田洋佳准教授、久保田耕平教授、高須賀明典教授、根本圭介教授は本論文の副査を務めて下さった。ここに謝意を表したい。

本研究の遂行にあたり、岡崎登志夫博士には淡水魚の系統地理データを快くご提供いただいたほか、研究計画の立案や論文執筆においてもご指導いただいた。日本列島と朝鮮半島の自然史について、長年の野外調査に立脚した深く多面的な知識や視点をお持ちの岡崎博士が生物測定学研究室に在籍されたことは、筆者にとって大きな幸運であった。動物地理や地誌などについて、座学やフィールドワークを通じて岡崎博士が惜しみなくご教授くださったことは、本研究において大きな推進力となった。純淡水魚の生物地理研究(4章から6章)に当たっては、Johannes Kepler University LinzのAndreas Futschik教授とJohanna Bertl博士に多大な助言を頂いた。研究遂行にあたり、Futschik教授の研究室に1ヶ月間受け入れてくださったことについても感謝の意を表する。

ニホンウナギに関する研究(3章)は、水産研究・教育機構の平成30年度事業及び平成31年度水産資源調査・評価推進事業(ニホンウナギユニット)の一環として実施した。ユニットリーダーで長野大学の箱山洋教授には、水産研究・教育機構の研究等支援職員及び長野大学の研究員として採用していただき、箱山教授のご指導のもとシラスウナギ来遊量を分析する方法論について考察を深めることができた。長野大学の岡本千晶氏は分析に当たって有益なアイデアをご提供下さった他、長野大学の藤森宏佳氏及び児玉紗希江氏にはシラスウナギに関するデータをご提供くださった。水産研究・教育機構の清水学博士は黒潮データや海流に関する知見をご提供・教授下さった。ニホンウナギユニットの業務では、水産現場に近い方々と共同作業する場面が多くあり、水産資源の持続的な利用のためには机上のデータ分析だけでなく、現場の実態を把握し利害関係を調整する必要があることを学ばせて頂いた。箱山教授をはじめとするプロジェクトメンバーならびに関係者の皆様に感謝の意を表するとともに、同プロジェクトを筆者に紹介し貴重な機会を用意して下さった岸野教授にも改めて深謝したい。

生物測定学研究室メンバーの方々には、6年もの長きにわたり支えて頂いた。岸野教授、岩田准教授、大森宏助教、鐘ヶ江弘美特任助教（当時）のご指導のおかげで、研究に必要な統計学、バイオインフォマティクス、統計遺伝学の知識を習得できた。また、学生の方々と統計学や機械学習、統計遺伝学などの教科書を輪読する機会が豊富にあり、様々な学びを得ることが出来た。中でも、研究室のOBである田中凌慧博士、青池亨氏、堀智明氏および現メンバーである濱崎甲資氏に統計分析やアルゴリズムの実装などの場面で相談に乗っていただいたことは、筆者にとって大きな力となった。

筆者が生物測定学研究室に所属するきっかけは、農学部3年次に筆者が所属していた国際開発農学専修の高橋太郎助教（現 University of Bristol）と進路相談した際に頂いた、「社会を見据えつつも基礎研究を重視する研究室で専門性を磨くべきだ」というアドバイスであった。最後に、6年間にわたる研究や出会いのきっかけを作ってくれた高橋助教に対し、厚く御礼を申し上げる。



## 10. 引用文献

- Abe, H. (1995). Revision of the Asian moles of the genus *Mogera*. *Journal of the Mammalogical Society of Japan*, 20(1), 51–68.  
<https://doi.org/10.11238/jmammsocjapan.20.51>
- Abell, R., Thieme, M. L., Revenga, C., Bryer, M., Kottelat, M., Bogutskaya, N., Coad, B., Mandrak, N., Balderas, S. C., Bussing, W., Stiassny, M. L. J., Skelton, P., Allen, G. R., Unmack, P., Naseka, A., Ng, R., Sindorf, N., Robertson, J., Armijo, E., ... Petry, P. (2008). Freshwater Ecoregions of the World: A New Map of Biogeographic Units for Freshwater Biodiversity Conservation. *BioScience*, 58(5), 403.  
<https://doi.org/10.1641/B580507>
- Aeschbacher, S., Beaumont, M. A., & Futschik, A. (2012). A novel approach for choosing summary statistics in approximate Bayesian computation. *Genetics*, 192(3), 1027–1047.  
<https://doi.org/10.1534/genetics.112.143164>
- Amante, C., & Eakins, B. W. (2009). *ETOPO1 1 arc-minute global relief model: procedures, data sources and analysis*. US Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, National Environmental Satellite, Data, and Information Service, National Geophysical Data Center, Marine Geology and Geophysics Division Colorado.
- Aoki, K., Yamamoto, T., Fukuda, N., Yokouchi, K., Kurogi, H., Setou, T., Kuroda, H., Kameda, T., Takafuji, K., & Tokeshi, T. (2018). Enhanced local recruitment of glass eel *Anguilla japonica* in Oyodo River, Miyazaki and offshore environmental conditions in 2002. *Fisheries Science*, 84(5), 777–785. <https://doi.org/10.1007/s12562-018-1207-4>
- Aoyama, J., Watanabe, S., Ishikawa, S., Nishida, M., & Tsukamoto, K. (2000). Are morphological characters distinctive enough to discriminate between two species of freshwater eels, *anguilla celebesensis* and *A. interioris*? *Ichthyological Research*, 47(2), 157–161. <https://doi.org/10.1007/BF02684236>
- Arai, T. (2014a). Do we protect freshwater eels or do we drive them to extinction? *SpringerPlus*, 3(1), 1–10. <https://doi.org/10.1186/2193-1801-3-534>
- Arai, T. (2014b). Evidence of local short-distance spawning migration of tropical freshwater eels, and implications for the evolution of freshwater eel migration. *Ecology and Evolution*, 4(19), 3812–3819. <https://doi.org/10.1002/ece3.1245>
- Avice, J. C. (2000). *Phylogeography: the history and formation of species*. Harvard university press.
- Baba, A. K., Matsuda, T., Itaya, T., Wada, Y., Hori, N., Yokoyama, M., Eto, N., Kamei, R., Zaman, H., Kidane, T., & Otofujii, Y. I. (2007). New age constraints on

- counter-clockwise rotation of NE Japan. *Geophysical Journal International*, 171(3), 1325–1341. <https://doi.org/10.1111/j.1365-246X.2007.03513.x>
- Blum, M. G. B., & François, O. (2010). Non-linear regression models for Approximate Bayesian Computation. *Statistics and Computing*, 20(1), 63–73. <https://doi.org/10.1007/s11222-009-9116-0>
- Bonhommeau, S., Chassot, E., Planque, B., Rivot, E., Knap, A. H., & Le Pape, O. (2008). Impact of climate on eel populations of the Northern Hemisphere. *Marine Ecology Progress Series*, 373(Ices 2006), 71–80. <https://doi.org/10.3354/meps07696>
- Bouckaert, R., Heled, J., Kühnert, D., Vaughan, T., Wu, C. H., Xie, D., Suchard, M. A., Rambaut, A., & Drummond, A. J. (2014). BEAST 2: A Software Platform for Bayesian Evolutionary Analysis. *PLoS Computational Biology*, 10(4), 1–6. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1003537>
- Braudel, F. (1966). *La Méditerranée et le monde méditerranéen à l'époque de Philippe II* (地中海I・II・III・IV・V). 藤原書店. (浜名優美訳)
- Carstensen, D. W., & Olesen, J. M. (2009). Wallacea and its nectarivorous birds: Nestedness and modules. *Journal of Biogeography*, 36(8), 1540–1550. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02098.x>
- Carter, J. L., & Schindler, D. E. (2012). Responses of Zooplankton Populations to Four Decades of Climate Warming in Lakes of Southwestern Alaska. *Ecosystems*, 15(6), 1010–1026. <https://doi.org/10.1007/s10021-012-9560-0>
- Chang, Y.-L. K., Miyazawa, Y., Miller, M. J., & Tsukamoto, K. (2018). Potential impact of ocean circulation on the declining Japanese eel catches. *Scientific Reports*, 8(1), 1–12. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23820-6>
- Chang, Y., Huang, F., & Lo, T. (1994). The complete nucleotide sequence and gene organization of carp (*Cyprinus carpio*) mitochondrial genome. *Journal of Molecular Evolution*, 38(2), 138–155.
- Chang, Y. K., Miyazawa, Y., Miller, M. J., & Tsukamoto, K. (2019). Influence of ocean circulation and the Kuroshio large meander on the 2018 Japanese eel recruitment season. *PLoS ONE*, 14(9), e0223262. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0223262>
- Chang, Y. L. K., Miyazawa, Y., Béguer-Pon, M., Han, Y. S., Ohashi, K., & Sheng, J. (2018). Physical and biological roles of mesoscale eddies in Japanese eel larvae dispersal in the western North Pacific Ocean. *Scientific Reports*, 8(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23392-5>
- Cox, C. B., Moore, P. D., & Ladle, R. J. (2016). *Biogeography: an ecological and evolutionary approach*. John Wiley & Sons.
- Daru, B. H., van der Bank, M., Maurin, O., Yessoufou, K., Schaefer, H., Slingsby, J. A., &

- Davies, T. J. (2016). A novel phylogenetic regionalization of phytogeographical zones of southern Africa reveals their hidden evolutionary affinities. *Journal of Biogeography*, 43(1), 155–166. <https://doi.org/10.1111/jbi.12619>
- Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species* (種の起源 上・下). 光文社. (渡辺政隆訳)
- Diamond, J. (1975). Assembly of species communities. In *Ecology and evolution of communities* (pp. 342–344). Belknap.
- Donovan, S., Pezold, F., Chen, Y., & Lynch, B. (2012). Phylogeography of *Anguilla marmorata* (Teleostei: Anguilliformes) from the eastern Caroline Islands. *Ichthyological Research*, 59(1), 70–76. <https://doi.org/10.1007/s10228-011-0245-z>
- Drummond, A. J., Ho, S. Y. W., Phillips, M. J., & Rambaut, A. (2006). Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS Biology*, 4(5), 699–710. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040088>
- Dufresnes, C., Litvinchuk, S. N., Borzée, A., Jang, Y., Li, J. T., Miura, I., Perrin, N., & Stöck, M. (2016). Phylogeography reveals an ancient cryptic radiation in East-Asian tree frogs (*Hyla japonica* group) and complex relationships between continental and island lineages. *BMC Evolutionary Biology*, 16(1), 1–14. <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0814-x>
- Eldredge, N. (1989). *Macroevolutionary dynamics: species, niches, and adaptive peaks*. マグロウヒル出版. (寺本英監訳, 高木浩一訳)
- Fairbanks, R. (1989). A 17,000-year glacio-eustatic sea level record: influence of glacial melting rates on the Younger Dryas event and deep-ocean circulation. *Nature*, 342(7), 637–642.
- Fukuda, N., Aoyama, J., Yokouchi, K., & Tsukamoto, K. (2016). Periodicities of inshore migration and selective tidal stream transport of glass eels, *Anguilla japonica*, in Hamana Lake, Japan. *Environmental Biology of Fishes*, 99(2–3), 309–323. <https://doi.org/10.1007/s10641-016-0475-z>
- Gong, X., Davenport, E. R., Wang, D., & Clark, A. G. (2019). Lack of spatial and temporal genetic structure of Japanese eel (*Anguilla japonica*) populations. *Conservation Genetics*, 20(3), 467–475. <https://doi.org/10.1007/s10592-019-01146-8>
- Gutiérrez, E. E., Boria, R. A., & Anderson, R. P. (2014). Can biotic interactions cause allopatry? Niche models, competition, and distributions of South American mouse opossums. *Ecography*, 37(8), 741–753. <https://doi.org/10.1111/ecog.00620>
- Hakoyama, H., Fujimori, H., Okamoto, C., & Kodama, S. (2016). Compilation of Japanese fisheries statistics for the Japanese eel, *Anguilla japonica*, since 1894: a historical dataset for stock assessment. *Ecological Research*, 31(2), 153. <https://doi.org/10.1007/s11284-015-1332-9>

- Hall, H. J., & Nawrocki, L. W. (1995). A rapid method for detecting mitochondrial DNA variation in the brown trout, *Salmo trutta*. *Journal of Fish Biology*, 46(2), 360–364. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1995.tb05974.x>
- Hamazaki, K., & Iwata, H. (2020). Rainbow: Haplotype-based genome-wide association study using a novel SNP-set method. *PLoS Computational Biology*, 16(2), 1–17. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1007663>
- Han, Y.-S. (2011). Temperature-dependent recruitment delay of the Japanese glass eel *Anguilla japonica* in East Asia. *Marine Biology*, 158(10), 2349–2358. <https://doi.org/10.1007/s00227-011-1739-y>
- Han, Y. S., Wu, C. R., & Iizuka, Y. (2016). Batch-like arrival waves of glass eels of *Anguilla japonica* in offshore waters of Taiwan. *Zoological Studies*, 55, 1–8. <https://doi.org/10.6620/ZS.2016.55-36>
- Hellenthal, G., Busby, G. B. J., Band, G., Wilson, J. F., Capelli, C., Falush, D., & Myers, S. (2014). A genetic atlas of human admixture history. *Science*, 343(6172), 747–751. <https://doi.org/10.1126/science.1243518>
- Henderson, C. R. (1984). *Applications of linear models in animal breeding*. Guelph: University of Guelph.
- Hijmans, R. J. (2019). *geosphere: Spherical Trigonometry*. <https://cran.r-project.org/package=geosphere>
- Hirata, D., Abramov, A. V., Baryshnikov, G. F., & Masuda, R. (2014). Mitochondrial DNA haplogrouping of the brown bear, *Ursus arctos* (Carnivora: Ursidae) in Asia, based on a newly developed APLP analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 111(3), 627–635. <https://doi.org/10.1111/bij.12219>
- Hirata, D., Mano, T., Abramov, A. V., Baryshnikov, G. F., Kosintsev, P. A., Vorobiev, A. A., Raichev, E. G., Tsunoda, H., Kaneko, Y., Murata, K., Fukui, D., & Masuda, R. (2013). Molecular phylogeography of the brown bear (*Ursus arctos*) in Northeastern Asia based on analyses of complete mitochondrial DNA sequences. *Molecular Biology and Evolution*, 30(7), 1644–1652. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst077>
- Hubbell, S. P. (1997). A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. *Coral Reefs*, 16(5), S9–S21. <https://doi.org/10.1007/s003380050237>
- Hubbell, Stephen P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press.
- Igarashi, Y., Zhang, H., Tan, E., Sekino, M., Yoshitake, K., Kinoshita, S., Mitsuyama, S., Yoshinaga, T., Chow, S., Kurogi, H., Shinoda, A., Han, Y. S., Wakiya, R., Mochioka, N., Yamamoto, T., Kuwada, H., Kaji, Y., Suzuki, Y., Gojobori, T., ... Asakawa, S. (2018).

- Whole-genome sequencing of 84 Japanese eels reveals evidence against panmixia and support for sympatric speciation. *Genes*, 9(10), 1. – 16.  
<https://doi.org/10.3390/genes9100474>
- Iguchi, Y., Nakao, R., Matsuda, M., Takata, K., & Kitagawa, T. (2018). Origin of the widely and discontinuously distributed mitochondrial genotypes of *Oryzias latipes*: introduced or native genotypes? *Ichthyological Research*, 66(1), 183–188.  
<https://doi.org/10.1007/s10228-018-0662-3>
- Ishikawa, S., Aoyama, J., Tsukamoto, K., & Nishida, M. (2001). Population structure of the Japanese eel *Anguilla japonica* as examined by mitochondrial DNA sequencing. *Fisheries Science*, 67(2), 246–253. <https://doi.org/10.1046/j.1444-2906.2001.00227.x>
- Ishikawa, S., Tsukamoto, K., & Nishida, M. (2004). Genetic evidence for multiple geographic populations of the giant mottled eel *Anguilla marmorata* in the Pacific and Indian oceans. *Ichthyological Research*, 51(4), 343–353.  
<https://doi.org/10.1007/s10228-004-0241-7>
- Jacoby, D., & Gollock, M. (2014). *Anguilla japonica*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2014*.  
<https://doi.org/https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T166184A1117791.en>
- Jeon, H., Anderson, D., Won, H., Lim, H., & Young, H. (2018). Taxonomic characterization of Tanakia species (Acheilognathidae) using DNA barcoding analyses. *Mitochondrial DNA Part A*, 29(6), 964–973. <https://doi.org/10.1080/24701394.2017.1398746>
- Kahle, D., & Wickham, H. (2013). ggmap: Spatial Visualization with ggplot2. *The R Journal*, 5(1), 144–161.
- Kai, M., Thorson, J. T., Piner, K. R., & Maunder, M. N. (2017). Spatiotemporal variation in size-structured populations using fishery data: an application to shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) in the Pacific Ocean. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 74(11), 1765–1780. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0327>
- Kaifu, K. (2019). Challenges in assessments of Japanese eel stock. *Marine Policy*, 102, 1–4.  
<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.marpol.2019.02.005>
- Kang, H. M., Zaitlen, N. A., Wade, C. M., Kirby, A., Heckerman, D., Daly, M. J., & Eskin, E. (2008). Efficient control of population structure in model organism association mapping. *Genetics*, 178(3), 1709–1723. <https://doi.org/10.1534/genetics.107.080101>
- Karney, C. F. F. (2013). Algorithms for geodesics. *Journal of Geodesy*, 87(1), 43–55.  
<https://doi.org/10.1007/s00190-012-0578-z>
- Katano, O. (1996). Foraging tactics and home range of dark chub in a Japanese river. *Oecologia*, 106(2), 199–205. <https://doi.org/10.1007/BF00328599>
- Kawamura, K., Ueda, T., Arai, R., Nagata, Y., Saitoh, K., Ohtaka, H., & Kanoh, Y. (2001).

- Genetic Introgression by the Rose Bitterling, *Rhodeus ocellatus ocellatus*, into the Japanese Rose Bitterling, *R. o. kurumeus* (Teleostei: Cyprinidae). *Zoological Science*, 18(7), 1027–1039. <https://doi.org/10.2108/zsj.18.1027>
- Kim, P., Han, J. H., & An, S. L. (2020). Genetic identification of species and natural hybridization determination based on mitochondrial DNA and nuclear DNA of genus *Zacco* in Korea. *Mitochondrial DNA Part A*, 31(6), 221–227. <https://doi.org/10.1080/24701394.2020.1777994>
- Kimura, S, Tsukamoto, K., & Sugimoto, T. (1994). A model for the larval migration of the Japanese eel: roles of the trade winds and salinity front. *Marine Biology*, 119(2), 185–190. <https://doi.org/10.1007/BF00349555>
- Kimura, Shingo, Inoue, T., & Sugimoto, T. (2001). Fluctuation in the distribution of low-salinity water in the north equatorial current and its effect on the larval transport of the Japanese eel. *Fisheries Oceanography*, 10(1), 51–60. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2419.2001.00159.x>
- Kitagawa, G., & Gersch, W. (1984). A smoothness priors--state space modeling of time series with trend and seasonality. *Journal of the American Statistical Association*, 79(386), 378–389.
- Kitagawa, T., Watanabe, M., Kitagawa, E., Yoshioka, M., Kashiwagi, M., & Okazaki, T. (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(4), 318–325. <https://doi.org/10.1007/s10228-003-0174-6>
- Knights, B. (2003). A review of the possible impacts of long-term oceanic and climate changes and fishing mortality on recruitment of anguillid eels of the Northern Hemisphere. *Science of the Total Environment*, 310(1–3), 237–244. [https://doi.org/10.1016/S0048-9697\(02\)00644-7](https://doi.org/10.1016/S0048-9697(02)00644-7)
- Kumar, S., Stecher, G., & Tamura, K. (2016). MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 7.0 for Bigger Datasets. *Molecular Biology and Evolution*, 33(7), 1870–1874. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw054>
- Landis, M. J., Matzke, N. J., Moore, B. R., & Huelsenbeck, J. P. (2013). Bayesian analysis of biogeography when the number of areas is large. *Systematic biology*, 62(6), 789–804.
- Leander, N. J., Tzeng, W.-N., Yeh, N.-T., Shen, K.-N., & Han, Y.-S. (2013). Effects of metamorphosis timing and the larval growth rate on the latitudinal distribution of sympatric freshwater eels, *Anguilla japonica* and *A. marmorata*, in the western North Pacific. *Zoological Studies*, 52(1), 30. <https://doi.org/10.1186/1810-522X-52-30>
- Lemey, P., Rambaut, A., Drummond, A. J., & Suchard, M. A. (2009). Bayesian phylogeography finds its roots. *PLoS Computational Biology*, 5(9).

- <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1000520>
- Lemey, P., Rambaut, A., Welch, J. J., & Suchard, M. A. (2010). Phylogeography takes a relaxed random walk in continuous space and time. *Molecular Biology and Evolution*, 27(8), 1877–1885. <https://doi.org/10.1093/molbev/msq067>
- Liebhold, A., Koenig, W. D., & Bjørnstad, O. N. (2004). Spatial synchrony in population dynamics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 467–490. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132516>
- Lovas-Kiss, A., Vincze, O., Löki, V., Paller-Kapusi, F., Halasi-Kovács, B., Kovács, G., Green, A. J., & Lukács, B. A. (2020). Experimental evidence of dispersal of invasive cyprinid eggs inside migratory waterfowl. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 117(27), 15397–15399. <https://doi.org/10.1073/pnas.2004805117>
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1963). An Equilibrium Theory of Insular Zoogeography. *Evolution*, 17(4), 373–387. <https://doi.org/10.2307/2407089>
- Mahler, D. L., Revell, L. J., Glor, R. E., & Losos, J. B. (2010). Ecological opportunity and the rate of morphological evolution in the diversification of greater Antillean anoles. *Evolution*, 64(9), 2731–2745. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.01026.x>
- Matzke, N. J. (2014). Model selection in historical biogeography reveals that founder-event speciation is a crucial process in island clades. *Systematic Biology*, 63(6), 951–970. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syu056>
- Médail, F., & Diadema, K. (2009). Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *Journal of Biogeography*, 36(7), 1333–1345. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.02051.x>
- Minegishi, Y., Aoyama, J., Inoue, J. G., Miya, M., Nishida, M., & Tsukamoto, K. (2005). Molecular phylogeny and evolution of the freshwater eels genus *Anguilla* based on the whole mitochondrial genome sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 34(1), 134–146. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.09.003>
- Mittelbach, G. G., & Schemske, D. W. (2015). Ecological and evolutionary perspectives on community assembly. *Trends in Ecology and Evolution*, 30(5), 241–247. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.02.008>
- Miyake, Y., Tellier, M. A., Takeshige, A., Itakura, H., Yoshida, A., & Kimura, S. (2020). Past and lost influence of the Kuroshio on estuarine recruitment of *Anguilla japonica* glass eels. *Journal of Oceanography*, 76(4), 259–270. <https://doi.org/10.1007/s10872-020-00543-9>
- Morrone, J. J. (2018). The spectre of biogeographical regionalization. *Journal of Biogeography*, 45(2), 282–288. <https://doi.org/10.1111/jbi.13135>

- Motokawa, M. (2017). “Land Emergence” and “Elevation Shift” Affect Diversification: A New Perspective Toward Understanding the High Species Diversity of Terrestrial Animals in Japan. In *Species Diversity of Animals in Japan* (pp. 3–23). Springer.
- Nielsen, R., Akey, J. M., Jakobsson, M., Pritchard, J. K., Tishkoff, S., & Willerslev, E. (2017). Tracing the peopling of the world through genomics. *Nature*, *541*(7637), 302–310. <https://doi.org/10.1038/nature21347>
- Nishikawa, K. (2017). Species Diversity of Japanese Amphibians: Recent Progress and Future Prospects of Systematic Studies. In *Species Diversity of Animals in Japan* (pp. 165–181).
- Ogaki, M., & Choi, C. Y. (2001). *The Gauss-Markov theorem and spurious regressions*. Ohio State University Department of Economics Working Paper
- Ohta, T. (1972). Population Size and Rate of Evolution. *Journal of Molecular Evolution*, *1*(4), 305–314. <https://doi.org/10.1007/BF01653959>
- Oka, E., Ishii, M., Nakano, T., Suga, T., Kouketsu, S., Miyamoto, M., Nakano, H., Qiu, B., Sugimoto, S., & Takatani, Y. (2018). Fifty years of the 137°E repeat hydrographic section in the western North Pacific Ocean. In *Journal of Oceanography* (Vol. 74, Issue 2). Springer Japan. <https://doi.org/10.1007/s10872-017-0461-x>
- Okazaki, T., Jeon, S.-R., & Kitagawa, T. (2002). Genetic Differentiation of Piscivorous Chub (genus *Opsariichthys*) in Japan, Korea and Russia. *Zoological Science*, *19*(5), 601–610. <https://doi.org/10.2108/zsj.19.601>
- Okazaki, T., Watanabe, M., Mizuguchi, K., & Hosoya, K. (1991). Genetic Differentiation between Two Types of Dark Chub, *Zacco temminckii*, in Japan. *Japanese Journal of Ichthyology*, *38*(2), 133–140.
- Otake, T., Inagaki, T., Hasumoto, H., Mochioka, N., & Tsukamoto, K. (1998). Diel vertical distribution of *Anguilla japonica* leptocephali. *Ichthyological Research*, *45*(2), 208–211. <https://doi.org/10.1007/BF02678565>
- Otake, T., Miller, M. J., Inagaki, T., Minagawa, G., Shinoda, A., Kimura, Y., Sasai, S., Oya, M., Tasumi, S., Suzuki, Y., Uchida, M., & Tsukamoto, K. (2006). Evidence for migration of metamorphosing larvae of *Anguilla japonica* in the Kuroshio. *Coastal Marine Science*, *30*, 453–458.
- Otofuji, Y., & Matsuda, T. (1983). Paleomagnetic evidence for the clockwise rotation of Southwest Japan. *Earth and Planetary Science Letters*, *62*(3), 349–359. [https://doi.org/10.1016/0012-821X\(83\)90005-5](https://doi.org/10.1016/0012-821X(83)90005-5)
- Otofuji, Y., Matsuda, T., & Nohda, S. (1985). Paleomagnetic evidence for the Miocene counter-clockwise rotation of Northeast Japan—rifting process of the Japan Arc. *Earth and Planetary Science Letters*, *75*(2–3), 265–277.



- [https://doi.org/10.1016/0012-821X\(85\)90108-6](https://doi.org/10.1016/0012-821X(85)90108-6)
- Pagel, M. (1994). Detecting Correlated Evolution on Phylogenies: a General Method for the Comparative Analysis of Discrete Characters. *Proceedings of the Royal Society of London*, 255, 37–45. <https://doi.org/10.1098/rsta.1892.0001>
- Palumbi, S., Martin, A., Romano, S., McMillan, W. O., Stice, L., & Grabowski, G. (1991). *Simple fool's guide to PCR*. Department of Zoology and Kewalo Marine Laboratory, University of Hawaii.
- Pante, E., & Simon-Bouhet, B. (2013). marmap: a package for importing, plotting and analyzing bathymetric and topographic data in R. *PLoS One*, 8(9), e73051. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0073051>
- Pearson, R. G., & Dawson, T. P. (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 361–371. <https://doi.org/10.1109/CLOUD.2010.16>
- Pekár, S., & Brabec, M. (2016). Marginal models via GLS: a convenient yet neglected tool for the analysis of correlated data in the behavioural sciences. *Ethology*, 122(8), 621–631. <https://doi.org/10.1111/eth.12514>
- Peterson, A. T. (2003). Predicting the Geography of Species' Invasions via Ecological Niche Modeling. *The Quarterly Review of Biology*, 78(4), 419–433. <https://doi.org/10.1086/378926>
- Pinheiro, J., & Bates, D. (2000). *Mixed-effects models in S and S-PLUS*. Springer-Verlag.
- Posada, D., Crandall, K. A., & Templeton, A. R. (2006). Nested clade analysis statistics. *Molecular Ecology Notes*, 6(3), 590–593. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2006.01368.x>
- Power, G., Brown, R. S., & Imhof, J. G. (1999). Groundwater and fish - Insights from northern North America. *Hydrological Processes*, 13(3), 401–422. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1099-1085\(19990228\)13:3<401::AID-HYP746>3.0.CO;2-A](https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-1085(19990228)13:3<401::AID-HYP746>3.0.CO;2-A)
- Pritchard, J. K., Seielstad, M. T., Perez-Lezaun, A., & Feldman, M. W. (1999). Population growth of human Y chromosomes: a study of Y chromosome microsatellites. *Molecular Biology and Evolution*, 16(12), 1791–1798. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026091>
- Rohling, E. J., Fenton, M., Jorissen, F. J., Bertrand, P., Ganssen, G., & Caulet, J. P. (1998). Magnitudes of sea-level lowstands of the past 500,000 years. *Nature*, 394(6689), 162–165. <https://doi.org/10.1038/28134>
- Ronquist, F., & Sanmartín, I. (2011). Phylogenetic Methods in Biogeography. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42(1), 441–464. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144710>

- Rosindell, J., Hubbell, S. P., & Etienne, R. S. (2011). The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography at Age Ten. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(7), 340–348. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.024>
- Ryan, T. H. (1960). Significance tests for multiple comparison of proportions, variances, and other statistics. *Psychological Bulletin*, 57(4), 318.
- Sang, T. K., Chang, H. Y., Chen, C. T., & Hui, C. F. (1994). Population structure of the Japanese eel, *Anguilla japonica*. *Molecular Biology and Evolution*, 11(2), 250–260. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040107>
- Sato, J. J. (2017). A review of the processes of mammalian faunal assembly in Japan: insights from molecular phylogenetics. In *Species Diversity of Animals in Japan* (pp. 49–116). Springer.
- Shafer, A. B. A., Cullingham, C. I., Côté, S. D., & Coltman, D. W. (2010). Of glaciers and refugia: A decade of study sheds new light on the phylogeography of northwestern North America. *Molecular Ecology*, 19(21), 4589–4621. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04828.x>
- Shalabi, M. A., Abramov, A. V., Kosintsev, P. A., Lin, L. K., Han, S. H., Watanabe, S., Yamazaki, K., Kaneko, Y., & Masuda, R. (2017). Comparative phylogeography of the endemic Japanese weasel (*Mustela itatsi*) and the continental Siberian weasel (*Mustela sibirica*) revealed by complete mitochondrial genome sequences. *Biological Journal of the Linnean Society*, 120(2), 333–348. <https://doi.org/10.1111/bij.12891>
- Sugahara, K., Kaneko, Y., Sakaguchi, S., Ito, S., Yamanaka, K., Sakio, H., Hoshizaki, K., Suzuki, W., Yamanaka, N., Isagi, Y., Momohara, A., & Setoguchi, H. (2017). Quaternary range-shift history of Japanese wingnut (*Pterocarya rhoifolia*) in the Japanese Archipelago evidenced from chloroplast DNA and ecological niche modeling. *Journal of Forest Research*, 22(5), 282–293. <https://doi.org/10.1080/13416979.2017.1351837>
- 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(8), 2601–2623. <https://doi.org/10.1002/ece3.2070>
- Tabata, R., & Watanabe, K. (2013). Hidden mitochondrial DNA divergence in the Lake Biwa endemic goby *Gymnogobius isaza*: Implications for its evolutionary history. *Environmental Biology of Fishes*, 96(6), 701–712. <https://doi.org/10.1007/s10641-012-0062-x>
- Takehana, Y., Nagai, N., Matsuda, M., Tsuchiya, K., & Sakaizumi, M. (2003). Geographic variation and diversity of the cytochrome b gene in Japanese wild populations of

- medaka, *Oryzias latipes*. *Zoological Science*, 20(10), 1279–1291.  
<https://doi.org/10.2108/zsj.20.1279>
- Takehana, Y., Uchiyama, S., Matsuda, M., Jeon, S., & Sakaizumi, M. (2004). Geographic Variation and Diversity of the Cytochrome b Gene in Wild Populations of Medaka (*Oryzias latipes*) from Korea and China. *Zoological Science*, 21(4), 483–491.  
<https://doi.org/10.2108/zsj.21.483>
- Tanaka, E. (2014). Stock assessment of Japanese eels using Japanese abundance indices. *Fisheries Science*, 80(6), 1129–1144. <https://doi.org/10.1007/s12562-014-0807-x>
- Taruno, H. (2010). The stages of land bridge formation between the Japanese Islands and the continent on the basis of faunal succession. *The Quaternary Research*, 49(5), 309–314.
- Templeton, A. R., Routman, E., & Phillips, C. A. (1995). Separating population structure from population history: A cladistic analysis of the geographical distribution of mitochondrial DNA haplotypes in the tiger salamander, *Ambystoma tigrinum*. *Genetics*, 140(2), 767–782.
- Templeton, Alan R. (2004). Statistical phylogeography: Methods of evaluating and minimizing inference errors. *Molecular Ecology*, 13(4), 789–809.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.02041.x>
- Tesch, F. W. (2003). *The eel* (5th ed.). Wiley-Blackwell.
- Thomas, W. K., & Beckenbach, A. T. (1989). Variation in salmonid mitochondrial DNA: Evolutionary constraints and mechanisms of substitution. *Journal of Molecular Evolution*, 29(3), 233–245. <https://doi.org/10.1007/BF02100207>
- Tominaga, K., Nagata, N., Kitamura, J. ichi, Watanabe, K., & Sota, T. (2020). Phylogeography of the bitterling *Tanakia lanceolata* (Teleostei: Cyprinidae) in Japan inferred from mitochondrial cytochrome b gene sequences. *Ichthyological Research*, 67(1), 105–116. <https://doi.org/10.1007/s10228-019-00715-8>
- Tominaga, K., Nakajima, J., & Watanabe, K. (2016). Cryptic divergence and phylogeography of the pike gudgeon *Pseudogobio esocinus* (Teleostei: Cyprinidae): a comprehensive case of freshwater phylogeography in Japan. *Ichthyological Research*, 63(1), 79–93.  
<https://doi.org/10.1007/s10228-015-0478-3>
- Tseng, M. C., Tzeng, W. N., & Lee, S. C. (2006). Population genetic structure of the Japanese eel *Anguilla japonica* in the northwest Pacific Ocean: Evidence of non-panmictic populations. *Marine Ecology Progress Series*, 308, 221–230.  
<https://doi.org/10.3354/meps308221>
- Tsukamoto, K., Chow, S., Otake, T., Kurogi, H., Mochioka, N., Miller, M. J., Aoyama, J., Kimura, S., Watanabe, S., Yoshinaga, T., Shinoda, A., Kuroki, M., Oya, M., Watanabe,

- T., Hata, K., Ijiri, S., Kazeto, Y., Nomura, K., & Tanaka, H. (2011). Oceanic spawning ecology of freshwater eels in the western North Pacific. *Nature Communications*, 2(1), 1–9. <https://doi.org/10.1038/ncomms1174>
- Tzeng, W.-N., Tseng, Y.-H., Han, Y.-S., Hsu, C.-C., Chang, C.-W., Di Lorenzo, E., & Hsieh, C. (2012). Evaluation of multi-scale climate effects on annual recruitment levels of the Japanese eel, *Anguilla japonica*, to Taiwan. *Plos One*, 7(2), e30805. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0030805>
- Vilhena, D. A., & Antonelli, A. (2015). A network approach for identifying and delimiting biogeographical regions. *Nature Communications*, 6, 1–9. <https://doi.org/10.1038/ncomms7848>
- Waits, L., Talbot, S., Ward, R. H., & Shields, G. . (1998). Mitochondrial DNA Phylogeography of the North American Brown Bear and Implications for Conservation. *Conservation Biology*, 12(2), 408–417.
- Watanabe, K. (1998). Parsimony analysis of the distribution pattern of Japanese primary freshwater fishes, and its application to the distribution of the bagrid catfishes. *Ichthyological Research*, 45(3), 259–270.
- Watanabe, K. (2012). Faunal structure of Japanese freshwater fishes and its artificial disturbance. *Environmental Biology of Fishes*, 94(3), 533–547. <https://doi.org/10.1007/s10641-010-9601-5>
- Watanabe, K., Tominaga, K., Nakajima, J., Kakioka, R., & Tabata, R. (2017). Japanese Freshwater Fishes: Biogeography and Cryptic Diversity. In *Species Diversity of Animals in Japan* (pp. 183–227). Springer.
- Waters, J. M. (2011). Competitive exclusion: Phylogeography’s “elephant in the room”? *Molecular Ecology*, 20(21), 4388–4394. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05286.x>
- Waters, J. M., Burrridge, C. P., & Craw, D. (2020). River capture and freshwater biological evolution: A review of galaxiid fish vicariance. *Diversity*, 12(6), 24–29. <https://doi.org/10.3390/D12060216>
- Waters, J. M., Fraser, C. I., & Hewitt, G. M. (2013). Founder takes all: Density-dependent processes structure biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 28(2), 78–85. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.08.024>
- Wisz, M. S., Pottier, J., Kissling, W. D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C. F., Dormann, C. F., Forchhammer, M. C., Grytnes, J. A., Guisan, A., Heikkinen, R. K., Høye, T. T., Kühn, I., Luoto, M., Maiorano, L., Nilsson, M. C., Normand, S., Öckinger, E., Schmidt, N. M., ... Svenning, J. C. (2013). The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: Implications for species distribution modelling.

- Biological Reviews*, 88(1), 15–30. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00235.x>
- Yackulic, C. B. (2017). Competitive exclusion over broad spatial extents is a slow process: evidence and implications for species distribution modeling. *Ecography*, 40(2), 305–313. <https://doi.org/10.1111/ecog.02836>
- Yu, D., Chen, M., Tang, Q., Li, X., & Liu, H. (2014). Geological events and Pliocene climate fluctuations explain the phylogeographical pattern of the cold water fish *Rhynchocypris oxycephalus* (Cypriniformes: Cyprinidae) in China. *BMC Evolutionary Biology*, 14, 225. <https://doi.org/10.1186/s12862-014-0225-9>
- Yu, G., Smith, D. K., Zhu, H., Guan, Y., & Lam, T. T. Y. (2017). GGTREE: an R Package for Visualization and Annotation of Phylogenetic Trees With Their Covariates and Other Associated Data. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(1), 28–36. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12628>
- Zardoya, R., & Doadrio, I. (1999). Molecular evidence on the evolutionary and biogeographical patterns of European cyprinids. *Journal of Molecular Evolution*, 49(2), 227–237. <https://doi.org/10.1007/PL00006545>
- Zenimoto, K., Kitagawa, T., Miyazaki, S., Sasai, Y., Sasaki, H., & Kimura, S. (2009). The effects of seasonal and interannual variability of oceanic structure in the western Pacific North Equatorial Current on larval transport of the Japanese eel *Anguilla japonica*. *Journal of Fish Biology*, 74(9), 1878–1890. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02295.x>
- 青柳兵司. (1957). 日本列島産淡水魚類総説. 大修館書店.
- 秋山廣光. (1996). 水槽内におけるズナガニゴイ *Hemibarbus longirostris* の繁殖行動について. 滋賀県立琵琶湖文化館研究紀要, 13, 63–67.
- 網谷祐一. (2010). 第6章 種問題. In 進化論はなぜ哲学の問題になるのか—生物学の哲学の現在 <いま> (pp. 121–139). 勁草書房.
- 浅野哲, & 中村二郎. (2009). 計量経済学[第2版]. 有斐閣.
- 阿部永. (2001). モグラ類における遺存個体群とその維持機構. 哺乳類科学, 41(1), 35–52.
- 阿部永. (2010). 2009年本州中部におけるコウベモグラ *Mogera mogera* の分布北東端, 特に長野県における北端50年間の変化. 哺乳類科学, 50(1), 55–66.
- 今泉吉典. (1960). 原色日本哺乳類図鑑. 保育社.
- 岩井保. (2005). 魚学入門. 恒星社厚生閣.
- 太田陽子, 小池一之, 鎮西清高, 野上道男, 町田洋, & 松田時彦. (2010). 日本列島の地形学. 東京大学出版会.
- 太田陽子, 成瀬敏郎, 田中眞吾, & 岡田篤正. (2004). 日本の地形6 近畿・中国・四国. 東京大学出版会.
- 小笠原憲四郎, & 植村和彦. (2006). 日本列島の生き立ちと動植物相の由来. In 日本列島の自然

- 史 (pp. 60–78). 東海大学出版会.
- 小倉義光. (2016). 一般気象学 (第2版補訂版). 東京大学出版会.
- 片野修. (1999). カワムツの夏-ある雑魚の生態. 京都大学学術出版会.
- 門田裕一. (2006). 氷期が残した北の植物. In *日本列島の自然史* (pp. 116–123). 東海大学出版会.
- 川辺 正樹. (2003). 黒潮の流路と流量の変動に関する研究. *海の研究*, 12(3), 247–267.
- 北村晃寿. (2010). 日本列島の成立と古環境. In *淡水魚類地理の自然史—多様性と分化をめぐって* (pp. 13–28). 北海道大学出版会.
- 金萬亨. (1990). *韓国の河川地形*. 古今書院.
- 桑代勲. (1959). 瀬戸内海 of 海底地形. *地理学評論*, 32(1), 24–35.  
<https://doi.org/https://doi.org/10.4157/grj.32.24>
- 国土交通省. (2011). 国土数値情報河川データ.  
<https://nlftp.mlit.go.jp/ksj/gml/datalist/KsjTmplt-W05.html#!>
- 国土地理院. (2013). 色別標高図. <https://maps.gsi.go.jp/development/ichiran.html>
- 後藤晃. (1985). 淡水魚—生活環からみたグループ分けと分布域形成. In *日本の淡水魚類—その分布、変異、種分化をめぐって* (pp. 1–15). 東海大学出版会.
- 高橋日出男, & 小泉武栄. (2008). *自然地理学概論*. 朝倉書店.
- 田祥麟. (1987). 韓国の淡水魚類. In *日本の淡水魚類—その分布、変異、種分化をめぐって* (pp. 200–213). 東海大学出版会.
- 日本第四紀学会. (1987). *日本第四紀地図*. 東京大学出版会.
- 農林水産省. (2020). ウナギに関する情報. <https://www.jfa.maff.go.jp/j/saibai/unagi.html>
- 野尻亘. (2009). 分布・境界と進化-アルフレッド・ラッセル・ウォレスの生物地理学的方法論. *人文地理*, 61(4), 1–19.
- 箱山洋, 阿部貴晃, 谷口昇志, Kaushik, P., 児玉紗希江, 藤森宏佳, 岡本千晶, Daryani, A., Manwong, A. F., Galang, I., & 黒木洋明. (2020). *国際漁業資源の現況 二ホンウナギ*.  
[http://kokushi.fra.go.jp/R01/R01\\_77\\_ELJ.pdf](http://kokushi.fra.go.jp/R01/R01_77_ELJ.pdf)
- 樋口行雄. (1980). 三重県の淡水魚類相. 三重県立博物館研究報告, 自然科学, 2, 69–100.
- 琵琶湖自然史研究会. (1994). *琵琶湖の自然史*. 八坂書房.
- 細谷和海, 内山りゅう, 藤田朝彦, 武内啓明, & 川瀬成吾. (2019). *山溪ハンディ図鑑 増補改訂 日本の淡水魚*. 山と溪谷社.
- 町田洋, 松田時彦, 海津正倫, & 小泉武栄. (2006). *日本の地形5 中部*. 東京大学出版会.
- 松井魁. (1792). *鰻学[生物学的研究篇]*. 恒星社厚生閣.
- 松井魁. (1792). *鰻学[養殖技術篇]*. 恒星社厚生閣.
- 三中信宏. (1997). *生物系統学*. 東京大学出版会.
- 養鰻研究協議会. (1977). *第7回養鰻研究協議会要録*.
- 養鰻研究協議会. (1978). *第8回養鰻研究協議会要録*.

- 養鰻研究協議会. (1979). 第9回養鰻研究協議会要録.
- 養鰻研究協議会. (1980). 第10回養鰻研究協議会要録.
- 養鰻研究協議会. (1981). 第11回養鰻研究協議会要録.
- 養鰻研究協議会. (1982). 第12回養鰻研究協議会要録.
- 養鰻研究協議会. (1983). 第13回養鰻研究協議会要録.
- 養鰻研究協議会. (1984). 第14回養鰻研究協議会要録.
- 養鰻研究協議会. (1985). 第15回養鰻研究協議会要録.
- 養鰻研究協議会. (1986). 第16回養鰻研究協議会要録.
- 養鰻研究協議会. (1987). 第17回養鰻研究協議会要録.
- 養鰻研究協議会. (1988). 第18回養鰻研究協議会要録.
- 養鰻研究協議会. (1989). 第19回養鰻研究協議会要録.
- 養鰻研究協議会. (1990). 第20回養鰻研究協議会要録.
- 養鰻研究協議会. (1991). 第21回養鰻研究協議会要録.
- 養鰻研究協議会. (1992). 第22回養鰻研究協議会要録.
- 養鰻研究協議会. (1993). 第23回養鰻研究協議会要録.
- 養鰻研究協議会. (1994). 第24回養鰻研究協議会要録.
- 養鰻研究協議会. (1995). 第25回養鰻研究協議会要録.
- 養鰻研究協議会. (1996). 第26回養鰻研究協議会要録.
- 養鰻研究協議会. (1997). 第27回養鰻研究協議会要録.
- 米倉伸之, 貝塚爽平, & 野上道男. (2001). 日本の地形1 総説. 東京大学出版会.
- 渡辺勝敏. (2010). 日本産淡水魚類の分布のその研究史. In 淡水魚類地理の自然史【多様性と分化をめぐって】 (pp. 3-12). 北海道大学出版会.