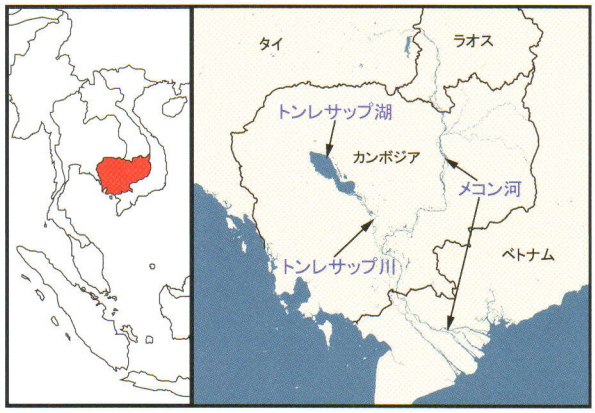
研究紹介

東南アジア最大の淡水湖～カンボジア・トンレサップ湖～における魚類の多様性と特異性

本村浩之　鹿児島大学総合研究博物館
塚脇真二　金沢大学自然計測応用研究センター

1. カンボジアとトンレサップ湖の概要



《図1》東南アジアとカンボジア

カンボジアは、インドシナ半島の中央に位置し、ベトナム、ラオス、およびタイに囲まれた国です（図1）。国土面積は181,000km^{2}と日本の約半分ですが、世界第8位の流量を誇る大河メコン（長さ約5,000km、流域面積約795,000km^2）が国土東部を縦断しています。さらに、カンボジアのほぼ中央には、東南アジア最大の湖で、熱帯低地に位置する淡水湖としては世界最大の冠水面積を誇るトンレサップ湖があります。この湖は季節によって水深や面積が劇的に変化する湖としても知られています（図2）。トンレサップ湖はトンレサップ川を介してメコン河と繋がっているため（図1）、乾季（11～4月）には湖の水がトンレサップ川を通ってメコン河に流出し、同湖の面積は約2,500～3,000km^2、水深は1m以下ときわめて浅くなります。一方、雨季（5～10月）になるとメコン河の水が大量に湖に流入するため、同湖の面積は約10,000～20,000km^2、水深は9m程度にまでになります。雨季の同湖の面積は、宮崎と鹿児島の両県を合わせた面積とほぼ同じです。トンレサップ湖周辺に広がる森林は、雨季になると浸水し（図3）、同湖に生息する多種多様な水生生物の生活に

《図2》プノンクロムからの眺め
A：乾期（2002年5月11日）地平線にみえるところがトンレサップ湖
B：雨期（2002年8月30日）あたり一面浸水（Aと同じ場所より撮影）

《図3》トンレサップ湖北西部 Prek Toalの浸水林
（荒木祐二氏2005年8月10日撮影）

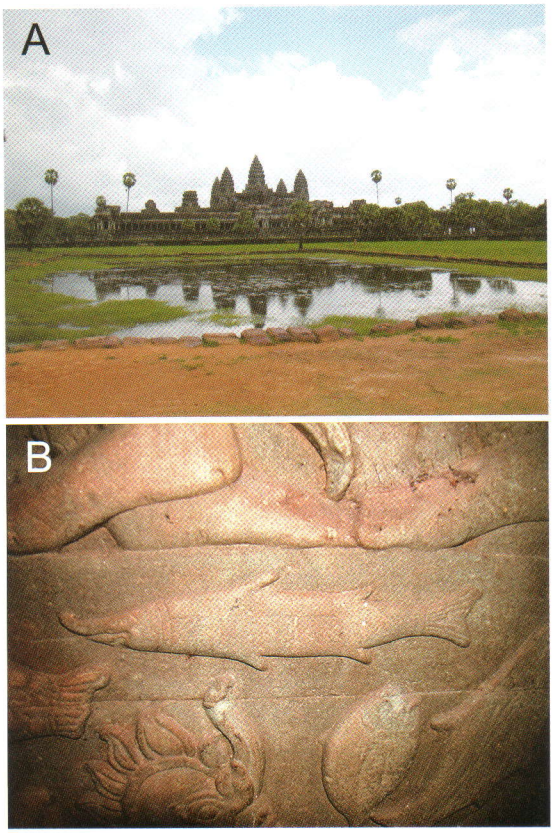
強く関わっています。

1996年から2001年にかけて、塚脇によって、トンレサップ湖で堆積物柱状試料が採集されました. 長い年月をかけて湖底に降り積もった泥を垂直な筒状に採集し、それを地質学的に調べることで湖の誕生から現在にいたるまでの歴史を復元しようという調査です。その結果、この湖の原型が誕生したのは今から約7,500年前であること、その当時の湖は直径10km程度の小さなもので少なくとも3カ所に散在していたこと、そしてこの当時の湖は現在のようにメコン河とは接続していなかったこと、などがわかってきました。さらに、いまから約5,300年前の現在よりも海面が高かった時期にメコン河の水が河道からあふれ出し、それによってトンレサップ湖がメコン河と繋がったことが明らかになりました。すなわち、トンレサップ湖で現在見ることのできるユニークな自然環境が成立したのはいまから約5,300年前だということになります。

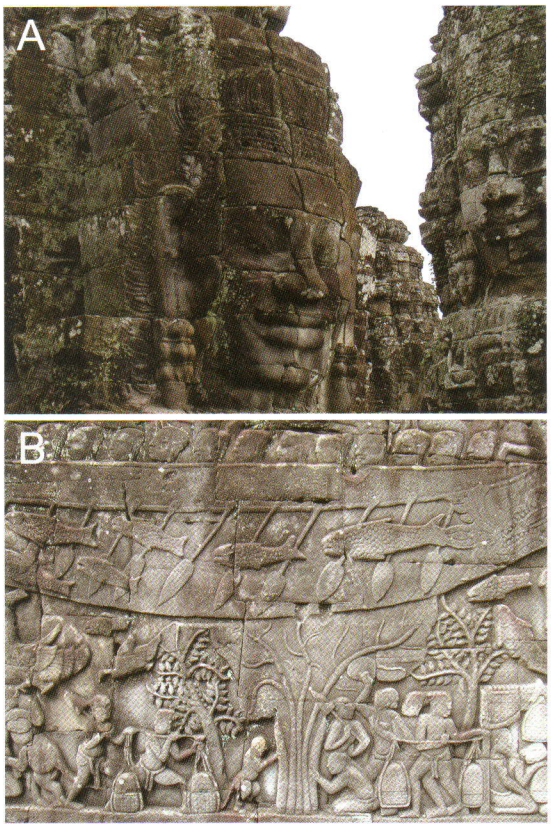
2. カンボジアにおける魚類資源の重要性

カンボジアの内水面漁業における年間漁獲量は、245,300～384,500トン(2000～2004年)で、この値は中国、インド、バングラディシュについで世界第四位です。しかし、これを人口1人あたりの年間漁獲量に換算すると、カンボジアは約20kg/人で、中国やインド(1kg以下)、バングラディシュ(約4.5 kg)を大きく引き離し、世界第一位です。氾濫原1ヘクタールあたりの漁獲量も139～230kg(2000年)と世界第一位です(参考までに、ブラジル・アマゾン河流域では24kg)。なお、カンボジアにおける統計上の漁獲量は、個人で行う小規模な漁業が漏れなく含まれているわけではないので、実際の漁獲量は公式記録よりかなり多いと考えられています。また、カンボジア国民が摂取している動物性タンパク質の約80%が魚類によるもので、日本での45%を大きく引き離しています。これは、カンボジアの人々の生活が豊富な魚類資源によって支えられていることを明示しています。

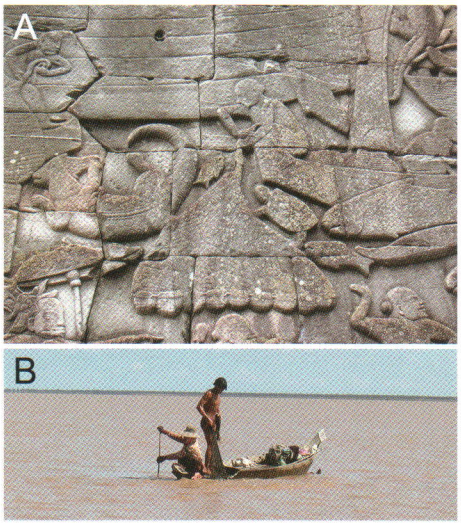
カンボジア北西部のシェムリアプ州に散在するアンコール遺跡群(9世紀前半から15世紀前半のアンコール王朝時代に建造)の壁画には、多くの魚の彫刻を見ることができます。12世紀前半に建設されたアンコール・ワット(図4A)の第一回廊の壁にも多くの魚の浮き彫りがありますが、ラーマヤナ物語や天地創造神話などの彫刻群の中に含まれていることから、空想上の魚類(図4B)が多く含まれていると思われます。一方、12世紀末に建設されたアンコール・トムの中心寺院バイヨン(図5A)の第一回廊壁面には当時のカンボジア人の日常生活がリアルに描かれていることから、ここに彫刻されている魚は実際のカンボジアの魚(図5B)であると考えられ、魚類は当時からカンボジア人の日常の生活に密接に関わっていたことがわかります。バイヨンには、舟の上から投網で魚を採っている彫刻(図6A)もあります。現在も同じ方法で漁業が行



《図4》A:アンコール・ワット　B:壁画



《図5》A:アンコール・トムの中心寺院バイヨン　B:壁画



《図6》
A：バイヨンの壁画　船から投網を打つ人の浮彫
B：現在の投網による小規模漁業

《図7》トンレサップ川のダイ漁

われており(図6B)、アンコール朝時代から伝統的な漁法が変わらずに受け継がれていることが分かります。

カンボジアの内水面漁業は、大きく「小規模漁業」と「大規模漁業」に分けることができます。小規模漁業は家族あるいは個人単位で行う投網(図6B)や刺網、釣り、小型定置網など約150種の様々な漁法が含まれます。一方、大規模漁業は、河川を塞き止めるように柵を作り、微細な目合いの網を用いて魚を一網打尽にする漁で、ダイ漁と呼ばれています(図7)。ダイ漁の操業は期間が定められており(通常12月ころから3ヶ月間)、禁漁期には操業できません。毎年3ヶ月間のダイ漁によって6,000～15,000トン(1995～2004年)の魚が水揚げされています。

3. カンボジアの魚類学研究史

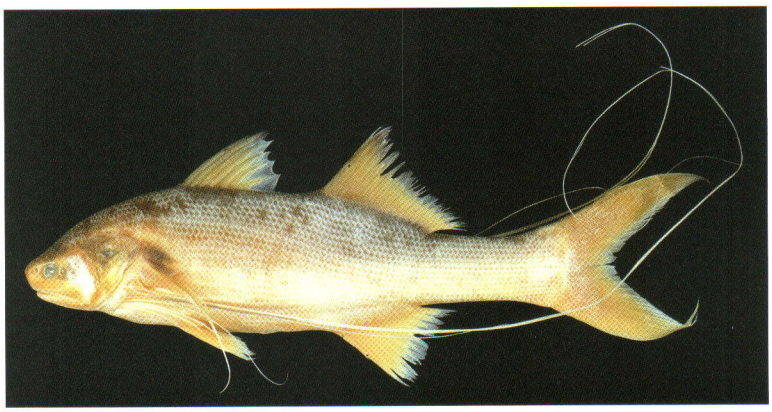
カンボジアの魚類研究史は、同国の近代史に強く反映されています。9世紀から15世紀に栄華を極めたアンコール朝は、アンコールの都を中心にインドシナ半島の大部分を支配していました。その後タイやベトナムの侵攻によりアンコール朝は衰退し、東への遷都を繰り返したあげく、1863年にはフランスの保護領(植民地)となりました。フランス統治下に初めてアンコール遺跡群が西洋に報告され、それと同時に Chabanaud や Chevey などのフランス人によるカンボジアの魚類の研究が始まりました。1953年にカンボジアがフランスから独立すると、戦乱や政治的混乱から魚類の研究は衰退の一途をたどりますが、1960年代にはd' Aubentonがカンボジアの淡水魚に関する著しい業績を挙げています。その後、クメール・ルージュ(ポル・ポト派)による民主カンボジア政権樹立時から1991年のパリ和平協定までの間は、過去のカンボジア調査の出版物や採集された標本を再検討したKottelat (1985)を除いて、魚類の研究は全く行われませんでした。比較的政情が安定してきた1996年には、長年メコン河(特にベトナム)で魚類調査を行っていたアメリカ人 Rainboth による大著『Fishes of the Cambodian Mekong』が出版されました。そして、2002年から著者らによるトンレサップ湖およびトンレサップ川(以下、トンレサップ)の標本に基づく長期継続的な魚類相調査が始まりました。以下、これまでの調査・研究の結果を踏まえ、トンレサップの魚類を紹介します。

4. トンレサップに魚類は何種いるのか？

カンボジアの豊富な魚類資源は、同国の人々にとって、アンコール朝時代(おそらくそれ以前から)から今日に至るまで生活基盤の支えになっていることは先述したとおりです。では、カンボジアの心臓ともいえるトンレサップ(トンレサップ湖とトンレサップ川)にはいったい何種の魚類が生息しているのでしょうか。

Rainbothの『Fishes of the Cambodian Mekong』にはトンレサップには500種かそれ以上の魚が生息するだろうと書かれています。これは、フランス統治時代を含めた過去に報告された魚名リスト、Rainboth自身によるカンボジアでの短

期調査、およびメコン河や東南アジアの河川に生息し、カンボジアにも出現するだろうと予測される種を合計した値です。『Fishes of the Cambodian Mekong』が出版された1996年以降、ほぼ全ての論文や図鑑などの出版物、およびメディアなどは、トンレサップの魚類が500種以上であると報告しています。



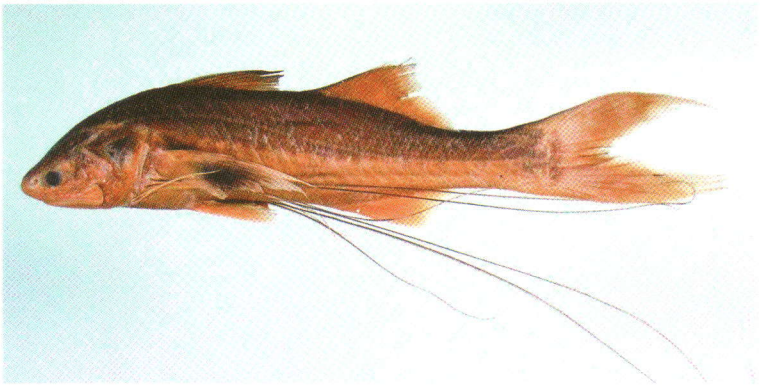
《図8》トンレサップ湖から採集されたツバメコノシロ科 *Polynemus aquilonaris*

しかし、著者らの4年にわたる調査によって、これまでにトンレサップから採集された魚は約140種でした。これは標本に基づく確実な魚類の種数を示しています。さらに、メコンオオナマズ *Pangasianodon gigas* Cheveyなど、年に数個体がメコン河から偶発的にトンレサップに来遊してくる魚類(＝標本確保が難しい魚類)を合わせても、トンレサップの魚類は200種程度であると考えられます。もちろん、カンボジア国内の小河川に生息する(かつトンレサップに出現しない)魚類を加えると種数はさらに多くなると考えられますが、それでも従来考えられていた「500種以上」より遥かに少ない種数です。しかし、日本最大の琵琶湖に生息する魚類が約50種であることと比べると、トンレサップの魚類多様性は極めて高いといえます。

なぜ、従来は「500種以上」と過大に推測されていたのでしょうか。原因は『Fishes of the Cambodian Mekong』に収録されている魚種の多くが「メコン河や東南アジアの河川に生息し、カンボジアにも出現するだろうと"予測される種"」であったためです。2006年に著者らは、分類学的研究が進んでいるツバメコノシロ科(Family Polynemidae)を例に『Fishes of the Cambodian Mekong』に収録されている魚種を検証し、報告しました。その結果、『Fishes of the Cambodian Mekong』に掲載されているツバメコノシロ科魚類2属5種の内、実際にカンボジアに生息するのは*P. aquilonaris* Motomura (図8)(『Fishes of the Cambodian Mekong』では *P. dubius* と *P. longipectoralis* として掲載)と *P. melanochir* Valenciennes (同書では *P. borneensis* として掲載)の1属2種であり、両種とも誤同定によって学名さえ正確ではありませんでした。これは、『Fishes of the Cambodian Mekong』に掲載されている多くの種が、実際の標本を調査した結果ではなかったことが原因です。トンレサップに分布する魚の正確な種数を把握するためには、再現性のある根拠としての標本に基づく調査が必要です。

5. トンレサップにおける魚類の固有性

インドシナ半島にはチャオプラヤ河水系とメコン河水系の2大生物地理区に分けられ、トンレサップは後者の地理区に含まれます。従来、トンレサップとメコン河が同じ生物地理区に属するため、トンレサップの魚とメコン河の魚は、ほぼ同じ種であると考えられてきました。しかし、2002年の著者らの調査によって、トンレサップとメコン河に生息するこれまで同一種とされているいくつかの種で著しい色彩的な相違があることが世界で初めて明らかになりました。これらの種は、トンレサップの個体とメコン河の個体で形態的な相違がほとんどみられないため、「同一種であるが、異なる個体群である」と結論付けられました。最近では、これらの個体群間に遺伝的相違も確認されています。このようなトンレサップとメコン河の一部の魚にみられる色彩や遺伝子の相違は何に起因しているのでしょうか。トンレサップ湖の現在の自然環境がいまから約5,300年前に成立したことや魚類の種分化には一般的には最低でも数万年～数十万年は掛かるということを考えると、以下の2つの仮説が浮かび上がります。①トンレサップの一部の魚は従来考えられていたメコン河への回遊を行わずに、湖内でのみ再生産を行い、外部(メコン河)からの加入魚とは交雑していない。②トンレサップ湖がメコン河と繋がる前は、現在のトンレサップ湖がある場所にメコン河とは繋がらない小規模な湖沼群が存在していたと考えられおり、その湖沼群で独自に分化した個体群が現在のトンレサップ湖内で生き残っている。①は現在急速な種分化の最中であることを示しています。一方、②はトンレサップの個体群が同湖とメコン河が繋がる前から小規模な湖沼群に生息していた遺存個体群であることを示しています。トンレサップにおける魚類の固有性を明らかにするためには、今後のより詳細な分類学的研究が必要です。



《図9》トンレサップ湖の固有亜種 *Polynemus melanochir dulcis*

6.トンレサップ湖に固有な魚類の発見と絶滅

上記のように、いくつかの種でトンレサップの個体とメコン河の個体で色彩的・遺伝的相違は確認されているものの、形態的な相違はほとんどみつかっていません。しかし、2002年に本村によってトンレサップ湖に固有の新亜種が報告されました(図9)。この新亜種は1970年に同湖で採集された3標本に基づいて、*Polynemus melanochir dulcis*(ラテン語の新亜種名 *dulcis* の語源は湖)と命名されました。メコン河に生息する基亜種 *P. melanochir melanochir* とは形態的に極めて類似しているのですが、吻の長さ(標準体長の7% vs. *P. m. melanochir* では平均6%)や頭部の形態、尾鰭上葉の長さ(平均35% vs. 39%)などに有意な相違が確認されました。新亜種の記載には、1970年1月12日に採集された標本が使用されたのですが、1970年以降に本亜種が採集された記録や報告はありません。第一著者による世界の主要な標本保存機関(大学や博物館、研究所)の調査でも本亜種の標本が所蔵されていないことが分かりました。さらに、著者らによる5年間のカンボジア魚類調査でも一度も確認することができませんでした。これは、トンレサップ湖に固有の本亜種が発見され、命名された時(2002年)には既に絶滅していた可能性が高いことを示しています。本亜種に限らず、多くの魚類で発見された時には既に絶滅していることがあると考えられます。人知れず滅びる生物を救うためにも、分類学・生態学的な研究成果に基づいた保護活動が急務であるといえます。

7. トンレサップから発見された新分類群

Polynemus melanochir dulcis 以外にもトンレサップからいくつも魚類の新種が発見されています。これらの新種は、トンレサップ固有ではない種(図8)、あるいは他の地域の情報が少ないためにトンレサップに固有かどうかまだ不明な種です。特に興味深い最近発見された新分類群は、ネズッポ科の新属新種です(図10)。この新属新種は、2006年3月に発表された論文で、*Tonlesapia tsukawakii* Motomura and Mukai と命名されました。*Tonlesapia* とは、トンレサップをラテン語化したもの、*tsukawakii* は本稿の第二著者のトンレサップ地域における長年の研究業績に敬意を表し、献名したものです。さらにTonle Sap Dragonetという新英名も提唱されました(意味は“トンレサップのネズッポ”)。この魚は2005年5月28～30日にトンレサッ

《図10》トンレサップ湖から得られたネズッポ科 *Tonlesapia tsukawakii*
A:左側面 B:背面 C:腹面

プ湖の北東部に位置するシェムリアプ市のプサークロムという市場でがみつかりました。全部で4個体、体長は25.4～33.6mmでした。

ネズッポ科の魚は全世界に広く分布し、およそ182種が知られていますが、すべて海に生息しています。*Tonlesapia tsukawakii* は、現在のところ世界で唯一の純淡水域に生息するネズッポ科魚類となり、本科魚類の進化やトンレサップの生態系を知る上でも貴重な発見となりました。

図10のCは *T. tsukawakii* の体の下面を撮影したもので、黄色の部分は発達した生殖腺が半透明の腹膜を通して透けてみえている状態です。これは、この魚が体長3センチ程度で成熟する小型種であること、およびトンレサップ湖で繁殖していることを示しています。また、*T. tsukawakii* は第一背鰭が欠如すること、第二背鰭と臀鰭の鰭条がそれぞれ8本と7本で著しく少なく、しかも各鰭条不分岐であること、尾鰭分節鰭条が6と少ないことなどで既知の属や種と比べて鰭の構造が発達していないことが分かりました。これらの形質は、*T. tsukawakii* の遊泳能力が著しく退化していることを示しています。さらに、頭部感覚管の分布状況や鰓穴の位置や大きさなどから、トンレサップにみられるような泥底での生活に極めて適応していると考えられます。

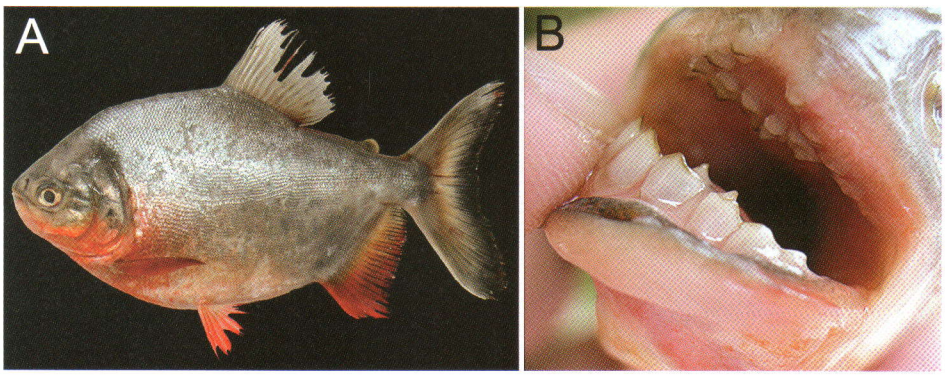
今回採集された *T. tsukawakii* の4個体の内、大型の3個体は成熟したオスで、残りの小型の1個体は未成熟で性別が判明しませんでした。ネズッポ科魚類の多くは顕著な性的二型を示すことが知られています。まだ発見されていない *T. tsukawakii* のメスはどんな形でどのような色彩なのか、興味がつきません。今後の調査によってメスの個体が採集されれば、本種の生物学的知見の飛躍に貢献するものと思われます。

8. トンレサップに生息する外来魚

著者らによるトンレサップの調査において魚類の高い種多様性が確認され、多くの新種がみつかりました。しかし、これらの在来魚に加え、外来魚も多くみつかりました。これまでもカンボジアでその存在が知られていた、アフリカ原産の *Oreochromis niloticus* (Linnaeus)や *Clarias gariepinus* (Burchell)、中国とロシア原産の*Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes)が確認された他に、著者らの調査によって初めてインド原産の*Cirrhinus cirrhosus* (Bloch)と南アメリカ原産の *Piaractus brachypomus* (Cuvier)がトンレサップ湖から確認されました。特に *P. brachypomus* (日本ではレッド・コロソマと呼ばれています)は、全長80cmに達し、肉質も良いことから、高級食用魚としてカンボジアでかつて養殖されていましたが、本種が生簀から逃げ出してトンレサップ湖に定着することを危惧したカンボジア政府によって最近養殖が禁止されました。しかし、政府の対策もむなしく、今回の調査で、トンレサップ湖で在来魚とともに混獲された3個体を採集しました(図11)。これらの外来魚が、在来魚さらにはトンレサップの生態系に与える影響が懸念されます。

9. まとめ

カンボジアの豊かな生態系を守り、さらには人々の生活を直接的に支える魚類資源の持続的な利用を可能にするためには、固有の生態系を築いているトンレサップの魚類の包括的な研究が急務です。著者らが現在行っている調査・研究は、生態系保全のための第一ステップであり、あらゆる関連分野における基盤として最も重要なものと位置づけられます。魚類の多様性や各種の分類学的問題点を明らかにしたうえで、各種の生物学的・生態学的研究を行い、例えば産卵期に禁漁にすること、産卵場所を保護すること、季節によって網の目合を調整することなど、早急に具体的な対策をたてなければなりません。アンコール朝以前から今日に至るまで長年カンボジア人の生活に恩恵を与えていた魚類をそのまま未来のカンボジア人に残すことが、現在の私たちの使命ではないでしょうか。



《図11》トンレサップ湖から得られた南米原産のカラシン科の外来魚 *Piaractus brachypomus*
A:左側面 B:強靭な下顎歯