

厚岸湖・別寒辺牛川水系におけるトゲウオ科魚類の生物多様性と共存機構

(平成11年度厚岸湖・別寒辺牛湿原学術奨励補助金実績報告書)

高橋 洋

北海道大学水産学部育種培養学講座

〒041-8611 北海道函館市港町 3-1-1

(連絡先：TEL 0138-40-5614；FAX 0138-40-5537)

はじめに

トゲウオ科魚類 Gasterosteidae は冷水性の小魚であり、行動学、進化学、形態学、または生理学など多岐にわたって、最も数多く研究されてきた魚類の一群である(日高 1998)。本科魚類は雄が繁殖時期にナワバリを持ちながら巣を作り、雌を誘い入れて産卵させるという極めてユニークな繁殖生態で知られている。また、本科魚類は湿地河川における魚類群集を特徴づける重要な構成種であり、厚岸湖・別寒辺牛川水系においても文字通りあらゆる水域に遍在している。本水系のトゲウオ科魚類の種多様性については、昭和8年頃池田(1933)によってすでに指摘されていたが、その後いくつかの形態学的研究が積み重ねられたものの全容は明らかにされていなかった(小林 1957 等)。近年になって、アロザイム解析による集団遺伝学的調査が詳細に行われた結果、ようやくその全容が明らかとなり、本水系にはイトヨ属が2種(太平洋型と日本海型)とトミヨ属が3種(エゾトミヨ、淡水型、および汽水型)の合計5種が棲息していることが明らかになった(高田 1987；樋口 1994)。

単一水系にこれだけ多くのトゲウオ種が棲息している場所は世界的に見ても他に例がなく、厚岸湖・別寒辺牛川水系は、近縁種間の生活資源の分割、共存機構等を研究する上での格好の調査地であるといえる。また、各々の種が利用する生活環境の詳細が把握されれば、今後の湿原環境の変化やその保全対策における非常に優れた指標生物となる可能性が考えられる。本研究では厚岸湖・別寒辺牛川水系におけるこれら魚種の生態学的調査の第一歩として、各種の繁殖時期における資源分割、特に各々の種が用いる繁殖場所や繁殖時期について調査することを目的とした。加えて、繁殖に参加する個体の特徴や非繁殖時期の生活場所についても定性的な調査を行い、今後の調査方針を立てる上での基礎的資料を得ることを目的とした。

材料と方法

調査区域の概要、および対象魚種

調査区域は厚岸湖・別寒辺牛川水系の全域とし、河川上流域から下流域(河口部と厚岸湖湖岸を含む)へと流程に沿った調査区を11地点設けた(図2)。また、春先に厚岸湖で行われるシラウオ漁の小型定置網にも多量のトゲウオ科魚類が混獲されることから、そ

れらも調査の対象とした。

調査対象とする魚種は、イトヨ属のイトヨ・太平洋型 *Gasterosteus aculeatus* (Pacific Ocean group)とイトヨ・日本海型 *G. aculeatus* (Japan Sea group)、トミヨ属のエゾトミヨ *Pungitius tymensis*、トミヨ淡水型 *P. sp.1* (Freshwater type)、およびトミヨ汽水型 *P. sp.2* (Brackishwater type)の5種である(図1)。

繁殖場所の調査

繁殖場所の調査は、トゲウオ科魚類がいずれも春期に産卵することから、4月上旬から7月上旬にかけての約3ヶ月間行われた。調査方法は現場での野外調査と、サンプルを持ち帰り行う室内実験とに大きく分けられた。

野外調査では、各調査区において環境測定(水温、塩分、流速など)を行った後に、三角網、もんどり、投網、等を用いた本科魚種の採集を行った。また、これらの道具を用いる際に必要な特別採集許可証は、申請者自身が釧路支庁に申請・交付されたものを携帯した。

つぎに室内実験では、各調査区において採集されたサンプルについて、種を形態学的、または遺伝学的に分類・同定した。各種の分類基準は、イトヨ属については Higuchi and Goto (1996)、トミヨ属については Takata et al. (1987)と高田(1987)に従った。また、各個体について雌雄の成熟度の調査(雄は繁殖期特有の体色“婚姻色”が出ているか、雌は卵で腹部が膨らんでいるか)を行い、各々の種が水系のどの様な場所を繁殖場所として利用しているのかを推定した。さらに、成熟個体については、外部形態と内部形態から雌雄を分けた後に、各個体の標準体長を測定した。

繁殖時期の調査

各種の繁殖時期についての調査は、繁殖場所の調査結果を参考にしたうえで、各種が豊富に棲息しており、繁殖活動の観察がしやすい調査地点を選び、それらの地点で行った。イトヨ属魚類については、営巣状況を陸上から直接目で観察できるため、あらかじめ設定した調査区内の営巣個体数をほぼ3日ごとに計数する方法によって推定した。一方、トミヨ属魚類については、障害物の下部に好んで巣を作ることから陸上からの観察は不可能である。そこで、もんどりによる採集をほぼ3日ごとに行い、採集された成熟個体数の経時的变化を調べる方法によって営巣期間を推定した。

その他の繁殖時期における定性的調査

また非繁殖時期の調査は、繁殖時期直前の4月上旬と、稚魚の成長時期にあたる9月において、水系全体に渡る定性的な採集・および漁師への聞き込み調査を行い、各種の生活場所について推定した。

結果と考察

各調査区的环境と採集魚種

別寒辺牛川上流から下流にかけて本流に沿った6地点、尾幌川水系の流程中に設けた3地点、および厚岸湖とその周辺の2地点の計11調査地点でトゲウオ科魚類の採集調査を行った結果、全ての地点で本科魚類が多数採集された(図2;表1)。各調査区で採集されたトゲウオ科魚類の成熟個体中の種構成を比較した結果、イトヨ太平洋型とトミヨ属汽水型は塩分濃度が0.25‰以上の汽水域を、トミヨ属のエゾトミヨと淡水型は塩分濃度が0.20‰以下の淡水域をそれぞれ繁殖場所として利用していることが明らかになった(図3;表1)。しかしながら、厚岸湖口(St. 10;図2)で行われているのシラウオ(*Salangichthys microdon*)漁において多数混獲されたイトヨ日本海型は全て成熟直前の個体であり、その他の地点では汐見川(St. 11;図3)で少数の成熟個体が採集されたものの、それ以外の場所では発見されなかった。従って、今回の調査ではイトヨ日本海型の繁殖場所、およびその環境については特定することができなかった。

樋口(1996)は、別寒辺牛川の近隣水系である琵琶瀬川において、イトヨ日本海型が河口周辺の潮溜まりで多数繁殖していることを観察している。従って、本研究においてイトヨ日本海型の繁殖場所が特定できなかった原因については、別寒辺牛川河口周辺の潮溜まりの調査が不十分であったことが考えられる。しかしながら、厚岸湾に直接流入している汐見川(St. 11;図3)ではイトヨ太平洋型遡河回遊型の成熟個体が多数採集されており、厚岸湖でほぼ等量採集される日本海型がなぜ汐見川にほとんど遡上しないのかは不明である。

各種の成熟サイズ

採集されたトゲウオ科5種の成熟サイズは、最大のものがイトヨ太平洋型の遡河回遊型で90mm(標準体長)前後の個体であったのに対し、最小がエゾトミヨとトミヨ淡水型に見られた40mm前後の個体であった(図4)。これら5種の標準体長分布を比較すると、イトヨ太平洋型が2峰型を示したのに対し、他の4種は尖度に差はあるものの単峰型を示した。イトヨ太平洋型種内に見られる小型個体群と大型個体群との体長差は歴然としており(Mann-WhitneyのU検定、 $p < 0.01$)、両者はともにほぼ同数の雌雄から構成されていたこと、繁殖時期直前と思われる厚岸湖口(St. 10;図2)の採集個体の体長分布は大型個体群のそれに一致することから、小型個体群は河川(もしくは繁殖場所である汽水域)で一生涯を過ごした残留型であり、大型個体群は海から遡上してきた遡河回遊型であると推定される。両者は汐見川(St. 11;図2)において同所的に繁殖活動を行っており、体サイズの大きく異なる2者が、互いにどのような繁殖戦略を講じることによって、生活史2型が維持されているのかは今後の大きな課題の一つである。

トミヨ属魚類の淡水型と汽水型は非常に近縁であり、形態だけによる区別も非常に困難である一方、種分化研究における大変優れた研究材料といえる。本研究において、これら

2種の成熟サイズが有意に異なり（Mann-Whitney の U 検定、 $p < 0.05$ ）、汽水型の成熟サイズが淡水型のそれより大きいことが示唆された。一般に魚類において、一腹卵数（クラッチサイズ）は体サイズに比例して大きくなると考えられることから、このような成熟サイズの違いは両種の繁殖形質に重大な効果をもたらすと考えられる。今後、両種のクラッチサイズの比較、繁殖場所のより詳細な比較などによって、どのような機構によって生殖的隔離が維持されているのかが明らかになると思われる。

各種の繁殖時期

トミヨ属のエゾトミヨと淡水型が比較的多数営巣していたチャンベツ沢中流（St. 2；図3）とイトヨ太平洋型が多数営巣していた汐見川（St. 11；図3）において、各々の種の繁殖時期を比較した（図5）。本研究において繁殖場所が特定できなかったイトヨ日本海型と、営巣場所に深い泥底が広がっておりコアマモ等の海草が繁茂しているため観察が困難であった汽水型については、定量的な観察ができなかった。観察した種の中で繁殖時期が最も早くに開始する種はエゾトミヨであり、日中の水温が8～9 ほどの4月中旬に最も活発に繁殖し、5月中旬頃まで継続した（図5、6）。淡水型はそれよりもやや遅く、日中の水温が12 ほどの5月上旬頃にもっとも多く繁殖し、繁殖時期は6月上旬頃まで継続した（図5、6）。一方、汽水域で繁殖活動を行うイトヨ太平洋型は5月中旬より営巣活動を開始し、日中の水温が15 ほどの5月下旬から6月上旬にかけて最も活発に繁殖を行った（図5）。今回、汽水型については定量的なデータは得られなかったものの、汐見川ではイトヨ太平洋型の繁殖時期より少し前に営巣活動を行っていることが採集される雄の婚姻色の出現状況などから示唆された。このような結果からは、より上流域に適応したエゾトミヨが最も早くに繁殖し、より下流域（海域も含む）に適応したイトヨ太平洋型が最も遅くに繁殖するといったような、生活史における河川の利用傾向と繁殖時期との間の相関が考えられるかもしれない。

トゲウオ科5種の共存機構

今回の調査より、厚岸湖・別寒辺牛川水系において、トゲウオ科5種間には繁殖に利用する環境に差が認められ、加えて繁殖環境に重複がみられる種間においては繁殖時期に差がある場合が観察された。しかしながら、これらの要因を組み合わせても、各々の種は、たとえば、エゾトミヨと淡水型が河川上流域において同時期に隣り合って繁殖しているように、完全に繁殖場所という資源を分け得るわけではない。従って、繁殖場所や繁殖時期以外にも、まだ数多くの共存機構が存在している事が示唆される。

一つの可能性としては、繁殖時期以外の時期に利用する資源が異なることがあげられる。例えば、同じように汽水環境を繁殖場所として利用するイトヨ属2種と、トミヨ属の汽水型は、非繁殖時期において前者は降海し、後者は汽水域もしくは淡水域にとどまることが示されている（高田 1987；樋口 1996）。しかし、それでもなお、イトヨ属の2種が（太

平洋グループに見られる残留型を除くと)ほぼ同じ生活史を持ちながら共存しているのか?、など問題点はつきない。

今後、これらの種において、より詳細な生態学的研究に加え、ミトコンドリア遺伝子などの分子マーカーを用いた研究を積み重ねていくことにより、厚岸湖・別寒辺牛川水系の環境の多様性と、トゲウオ科魚類の種多様性との密接な関係が解き明かされることが期待される。

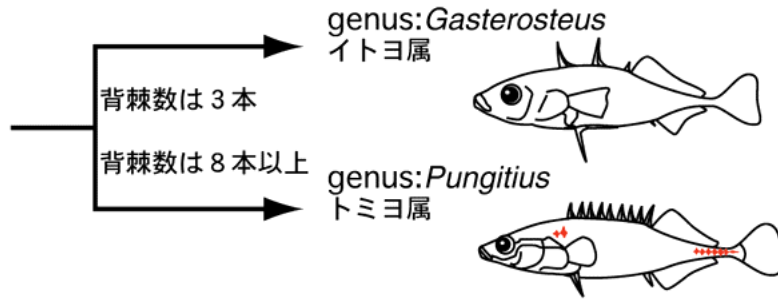
謝辞

本研究を遂行するにあたり、厚岸水鳥観察館の澁谷辰生氏には多大なる援助を頂き、様々な便宜を図っていただきました。ここに感謝の意を表します。野外調査では北海道大学水産学部育種培養学講座の原田祐一氏と森本健吾氏、厚岸湖でシラウオ小型定置網漁を営まれている米村氏、厚岸町カキ種苗センター加藤元一氏の多大なる協力を得ました。ここに記して感謝の意を表します。

引用文献

- 池田嘉平. 1933. トゲウオの分布と其の変異. 動物学雑誌, 45: 141-173.
- 石城謙吉. 1967. 北海道根釧地域におけるトミヨ属魚類の分布と形態. 動物学雑誌, 76: 249-254.
- 小林 弘. 1957. 北海道の棘魚に認められた 2、3 の新事実に就て. 北海道学芸大学紀要(第二部), 8: 44-51.
- 樋口正仁・後藤 晃. 1994. イトヨの集団構造と分化のプロセス. 後藤 晃・塚本勝巳・前川光司(編). pp114-126. 川と海を回遊する淡水魚 生活史と進化 . 東海大学出版会, 東京.
- 樋口正仁. 1996. 日本列島に生息するイトヨ (*Gasterosteus aculeatus*) の集団遺伝学のおよび形態学的・生態学的研究. 博士学位論文. 北海道大学. 134pp.
- Higuchi, M. and A. Goto. 1996. Genetic evidence supporting the existence of two distinct species in the genus *Gasterosteus* around Japan. *Env. Biol. Fish*, 47: 1-16.
- 瀬能 宏・高田啓介・森 誠一. 1998. トゲウオ目とタウナギ目. 日高敏隆監修, pp. 78-82. 日本動物大百科 第六巻 魚類. 平凡社, 東京.
- 高田啓介. 1987. トミヨ属魚類の遺伝的分化. 水野信彦・後藤 晃(編). pp134-143. 日本の淡水魚類 その分布、変異、種分化をめぐって . 東海大学出版会, 東京.
- Takata, K., A. Goto and F. Yamazaki. 1987. Biochemical identification of a brackish water type of *Pungitius pungitius*, and its morphological and ecological features in Hokkaido, Japan. *J. Ichthyol.* 34: 176-183.

Gasterosteidae トゲウオ科



属の分類	種のカテゴリ	種の中にみられる変異型
イトヨ属	太平洋型 <i>G. aculeatus</i> (Pacific Ocean Group) 生活史2型が見られる。遡河回遊型は冬季を海で過ごし、産卵期に淡水域に遡上する。河川残留型は一生を淡水域で送る。	 遡河回遊型 河川残留型
	日本海型 <i>G. aculeatus</i> (Japan Sea Group) 生活史多型は無く、全ての個体が遡河回遊型である。	 遡河回遊型
	トミヨ属	
トミヨ属	エゾトミヨ <i>P. tymensis</i> 一生を淡水域で過ごす。背棘は小さく数は12本前後、腹棘や体側の鱗板列は非常に退化的。	
	淡水型 <i>P. sp.1</i> (Freshwater type) 一生を淡水域で過ごす。背棘数は9本前後。体側の鱗板列形態に大きな変異を示す。体色は通常茶褐色～金色。	 鱗板列不連続型 鱗板列連続型
	汽水型 <i>P. sp.2</i> (Brackishwater Type) 生活史の大部分、特に繁殖期に汽水域を利用。背棘数は変異が少なくほとんどが10本。体側の鱗板列形態は不連続型。体色は通常銀箔色。	 鱗板列連続型

図1 厚岸湖・別寒辺牛川水系に棲息するトゲウオ科魚類の形態的特徴と生活史の概要。

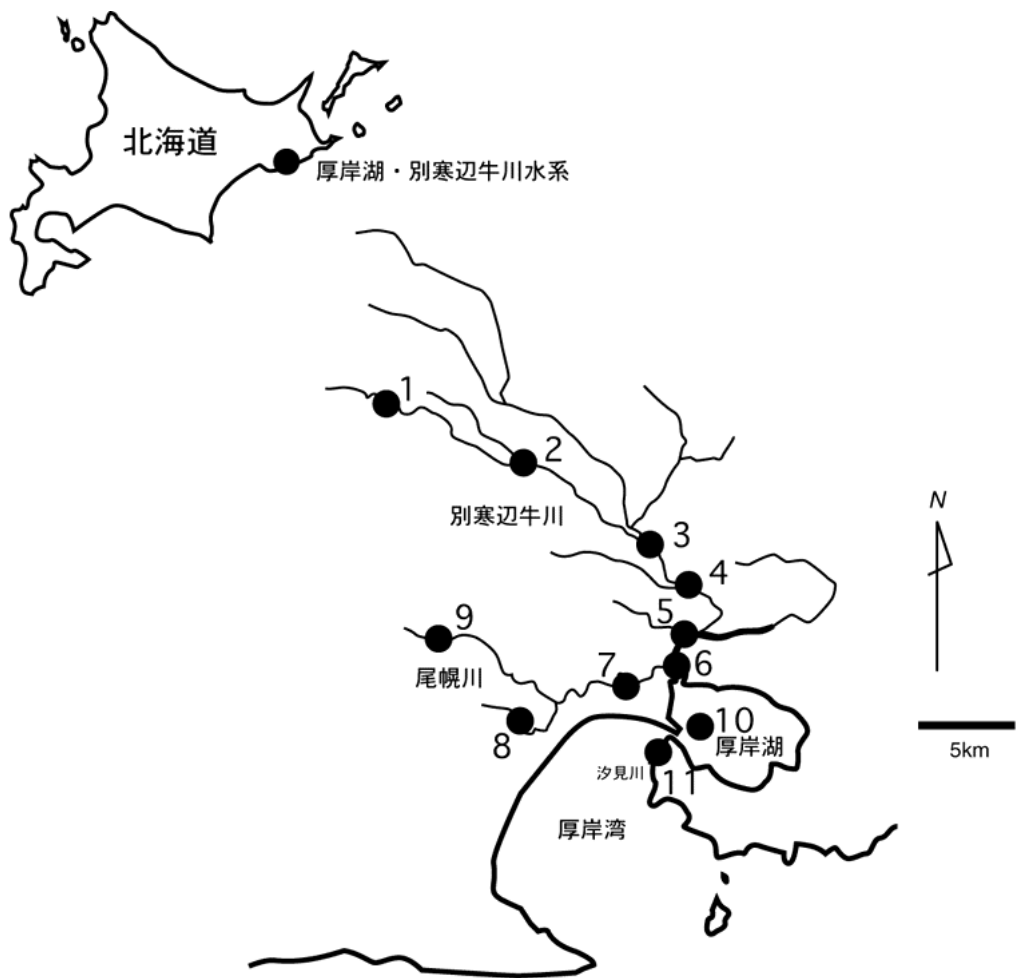


図2 厚岸湖・別寒辺牛川水系の位置と水系内の調査区。

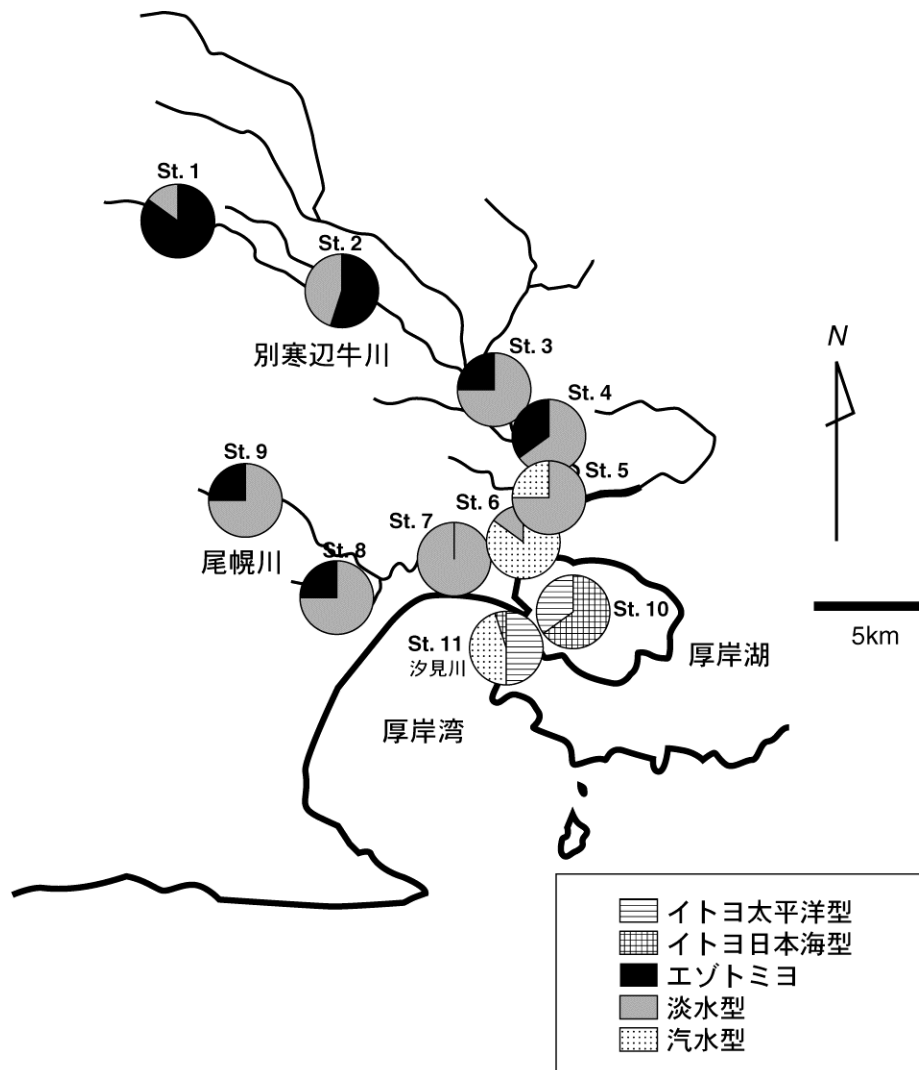


図3 厚岸湖・別寒辺牛川水系におけるトゲウオ科5種の繁殖時期における分布。各調査地点につき体長3 cm以上の個体を100個体以上採集し、種構成比を比較した。

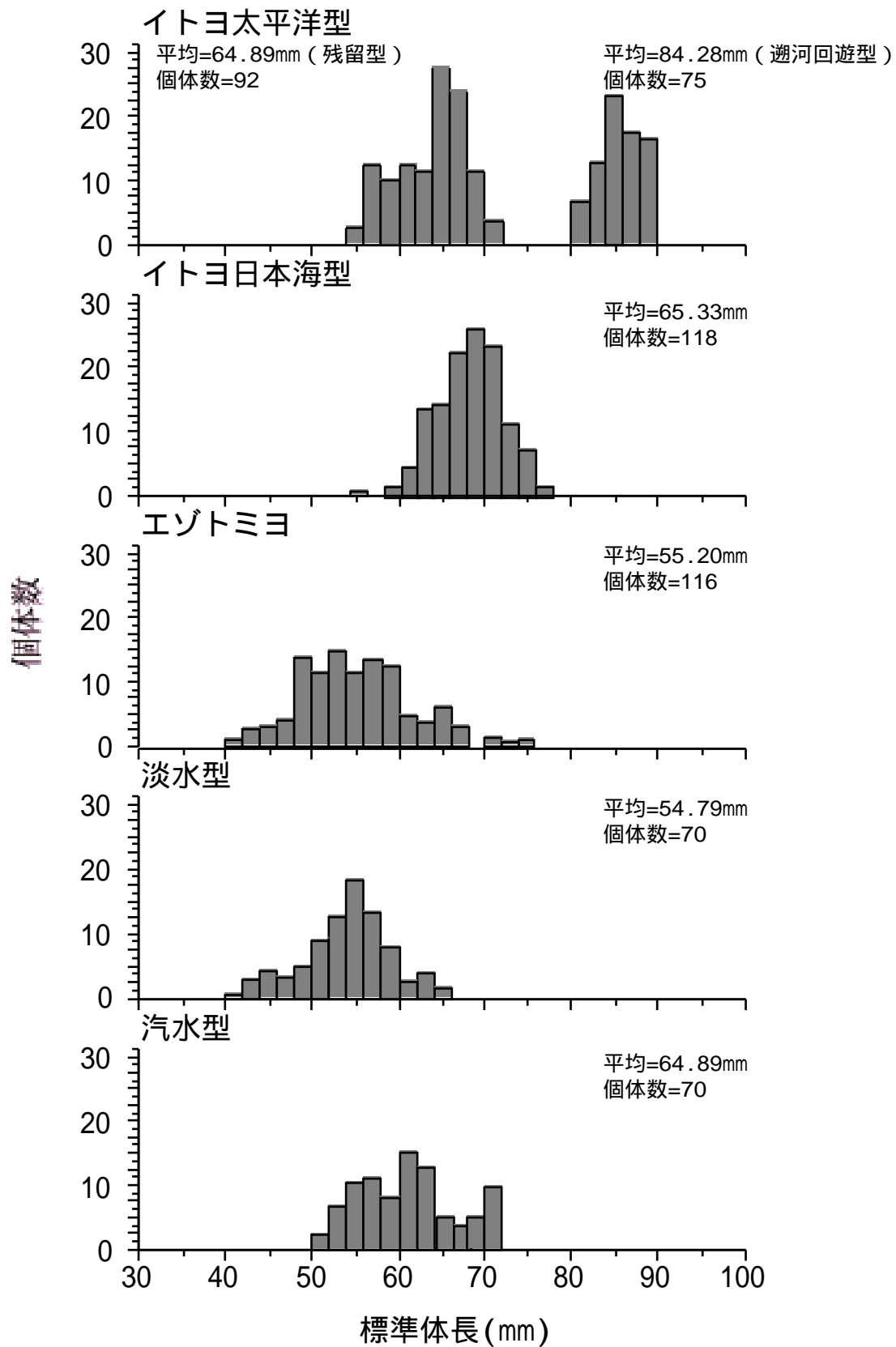


図4 繁殖期における各種の標準体長分布。

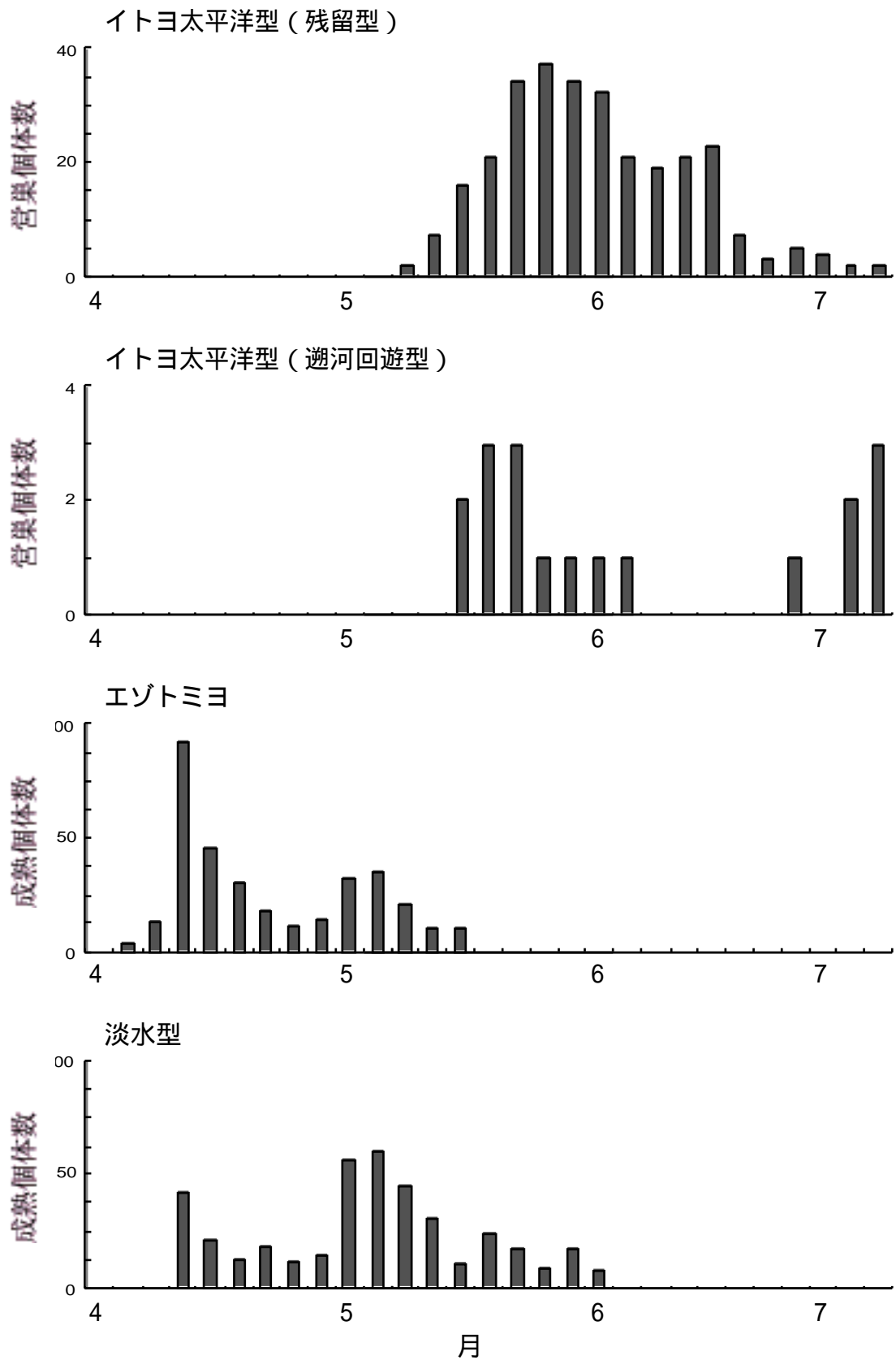


図5 各種の繁殖時期。イトヨ太平洋型は汐見川 (St. 11) の観察区間内で観察された営巣雄の個体数の変化を、エゾトミヨと淡水型は St. 2 において採集された個体中の成熟個体数の変化をそれぞれ示した。

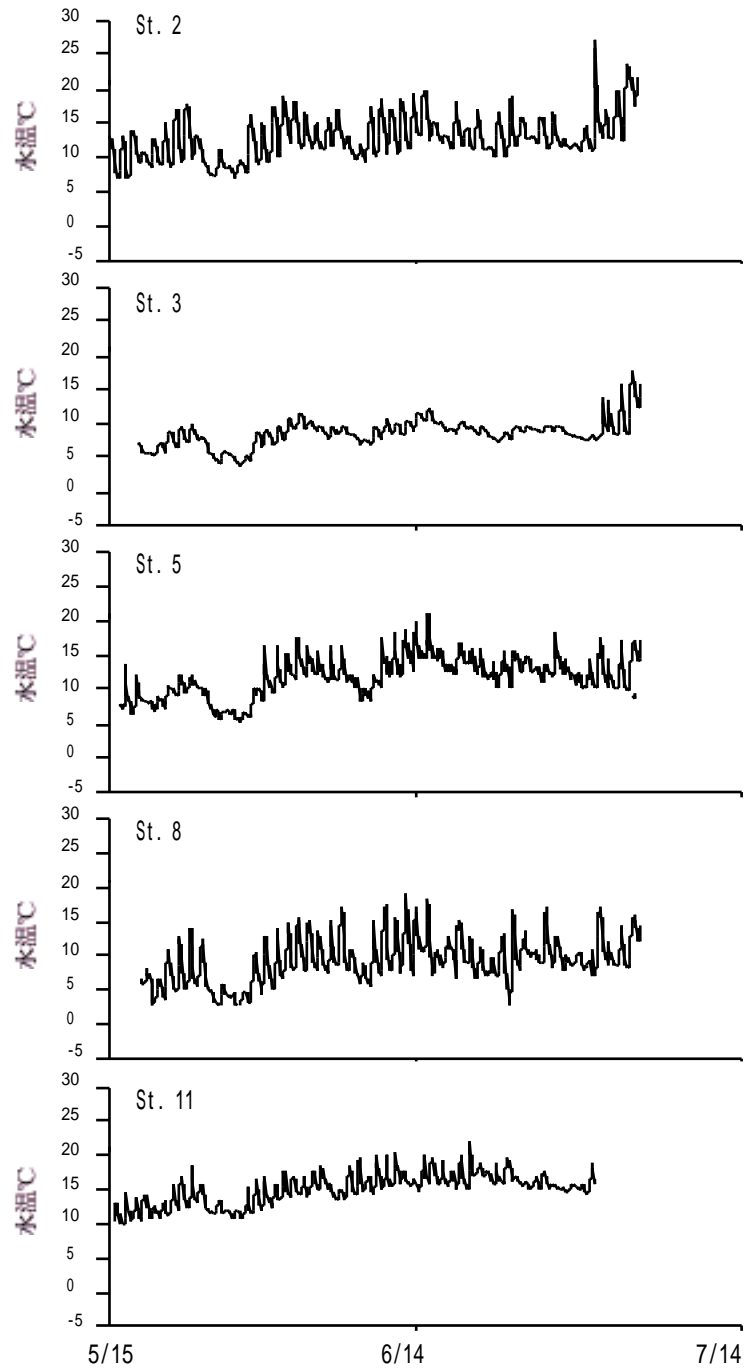


図6 5月中旬から7月上旬にかけての各調査地点の水温の変化。

表1 各調査地点の環境測定結果（1999年5月15日～17日）。－は未調査、もしくは調査不可能。

St	位置(河口から)	川幅 (m)	水深 (m)	流速 (cm/sec)	塩分 (‰)	トゲウオ科魚類以外に多かった魚類
1	チャンベツ沢上流 (約32km)	1.2	0.1~0.3	約70	0.00	ヤツメウナギ属〔幼生〕 フクドジョウ
2	チャンベツ沢中流 (約25km)	4.0~5.5	0.5~1.2	約45	<0.20	フクドジョウ ヤツメウナギ属 (幼生)
3	本流カヌー乗り場 上流 (約11km)	12~15	2~3	約30	0.00	ウグイ ウキゴリ アメマス
4	本流サツテベツ川合流点付近 (約7.5km)	15~20	－	約25	<0.20	－
5	本流大別川合流点付近 (約1km)	25~30	－	－(感潮域)	0.25~1.50*	ビリンゴ ウグイ サケ (稚魚)
6	本流尾幌川合流点付近 (約0.1km)	>120	－	－(感潮域)	>2.0*	－
7	尾幌川 (約9km)	10	0.8~1.5	－(感潮域)	0.25~0.50*	ウキゴリ
8	尾幌川 (約12km)	1.0	0.2~0.5	<10	<0.20	ウグイ ヤチウグイ
9	尾幌川 (約15km)	1.5	0.3	約50	<0.20	ウグイ
10	厚岸湖	－	－	－	－	(シラウオ漁の混獲物)
11	汐見川 (排水溝)	1.5	0.1~0.5	－(感潮域)	0.50~1.00*	ビリンゴ

*干潮時に計測