

## 厚岸湖・別寒辺牛湿原の汽水環境におけるトゲウオ科魚類の繁殖生態

(平成12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

北海道大学大学院水産科学研究科育種生物学講座

〒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

厚岸湖・別寒辺牛川水系下流部一帯にひろがる広大な汽水環境は、鳥類や魚類をはじめ様々な生き物の生息場所として重要な役割を担っている。本水系の汽水環境について特筆すべき点は、別寒辺牛川河口周辺域が、道内の中規模河川としては極めて例外的に、原始の姿のままにその景観が良く保全されていることである。その特徴を手短かに述べると、まず最下流部に位置する厚岸湖は、水産上の有用種の保育場として非常に重要なアマモ *Zostera marina* の群落が発達しており、またシラウオ *Salangichthys microdon* 等の有用魚介類の重要な漁場となっている。次に、別寒辺牛川河口付近は両岸に汽水性の河口干潟が発達した典型的な感潮河川の景観を示し、水鳥にとって大変貴重な餌場を提供している。また、干潟の周辺部にはヨシ群落が発達しており、周辺部では潮汐周期に伴う定期的な浸水や不定期的に起こる氾濫が自然のままに繰り返されている。ヨシ群落およびその中を迷走する小水路は、本水系のシンボリック的存在であるタンチョウ *Grus japonensis* の営巣・育児・摂餌環境である。さらに感潮域は河口より上流数キロに及ぶが、これら全ての水域に渡って海水と淡水(河川水)が複雑に接触・混合している。このように、一口に汽水環境と言ってもその構造は複雑多様であり、それを利用する生物はそれぞれ独自の利用様式を持ち生活を営んでいるのである。

前置きが長くなったが、本水系の汽水環境を利用する典型的な生物として、本研究ではトゲウオ科 Gasterosteidae 魚類を研究対象とした。本科魚類は北半球の北部に周極分布を示す冷水性の小型淡水魚である。背部と腹部に鋭い棘を持ち、繁殖時期になると雄が水中に水草などを用いて巣を作り、雌をジグザグダンスと呼ばれる儀式的求愛行動で誘って産卵させるという行動で知られている。北海道東部では氷上ワカサギ釣りの外道として、小型有用魚種の混獲物として、“トンギョ”と呼ばれ、良くも悪くも良く知られた存在である。昨年度の調査(高橋, 2000)から、本水系には本科魚類が5種共存している事が示された。単一水系に5種が共存する地域は世界的に見ても本水系とその周辺部に限られる。

昨年度の調査からそのうち3種(イトヨ太平洋型 *Gasterosteus aculeatus* [Pacific Ocean group], イトヨ日本海型 *G. aculeatus* [Japan Sea group], トミヨ汽水型 *Pungitius pungitius*)がこの汽水環境を繁殖場所として利用している事が示唆された(高橋, 2000)(図1参照)。このうち、イトヨの2種はサケのように産卵時期に川を遡上する遡河回遊型の生活史を持つのに対し、トミヨ汽水型は汽水域にほぼ周年に渡って定住する。しかしながら、イトヨ属の2種については、春に厚岸湖に

おけるシラウオ小型定置網漁において産卵遡上個体が大量に混獲されるにもかかわらず，別寒辺牛川下流域における繁殖場所が確認されていない．厚岸湾から湖を経て別寒辺牛川へと移動するこれら小型魚類の繁殖生態・および汽水環境の利用様式の違いを把握することは，今後の汽水環境の長期的保全を考えていく上で極めて重要である．本研究ではこれらトゲウオ科魚類3種の移動や繁殖場所，さらにはその種間の差について，繁殖期の定期的な野外調査から把握することを目的とした．

## 材料と方法

調査は1) 小型定置網によるイトヨ繁殖遡上集団の遡上時期・遡上経路の調査，2) イトヨ2型の繁殖場所における稚魚の初期生活史の調査，および3) トミヨ汽水型の汽水環境における定住性についての分子生態学的調査の3つに分けられる．

### 1) 小型定置網によるイトヨ繁殖遡上集団の遡上時期・遡上経路の調査

2000年5月から7月にかけて，水系下流部から順に厚岸湾，厚岸湖，別寒辺牛川下流部（水鳥観察館前）の3地点で，小型定置網を設置してイトヨ遡上集団の定期的採集を行った（図2）．採集されたイトヨ親魚はまず外部形態に基づき太平洋型，もしくは日本海型のどちらかに分類された（図1）．

### 2) イトヨ2型の繁殖場所における稚魚の初期生活史の調査

2000年7月から8月にかけてイトヨ2型の繁殖場所における稚魚の定期的採集調査を行った．採集は手網を用いた．採集されたイトヨ稚魚は標準体長を計測し，その頻度分布の変化を経時的に調査した．

### 3) トミヨ汽水型の汽水環境における定住性についての分子生態学的調査

2000年春の産卵期に，厚岸湖・別寒辺牛川水系汽水域で採集された30匹のトミヨ汽水型について，そのミトコンドリア遺伝子型頻度を，周辺水系のものと比較した．ミトコンドリア遺伝子型は，ミトコンドリアゲノムの調節領域の330塩基対を個体ごとに調べることにより識別した．ミトコンドリア遺伝子型頻度の違いに基づき，周辺水系との間の個体の移動量を推定した．また，淡水域を主な生活場所とするトミヨ淡水型との間で，同様の地理的スケールによる調査を行い，水系間の移動量を比較した．

## 結果と考察

### 1) イトヨ繁殖遡上集団の遡上時期・遡上経路

小型定置網によるイトヨ繁殖遡上集団の採集調査では，厚岸湾と厚岸湖においては，イトヨ太平洋型とイトヨ日本海型の採集個体数に差は見られなかった（図3）．しかしながら，最も多く採集された時期，すなわち繁殖遡上のピーク時期は両者間で異なっており，前者が後者に対して約

1週間早かった(図3)。一方、別寒辺牛川下流部では、イトヨ太平洋型は数多く採集できたものの、イトヨ日本海型は殆ど採集されなかった。これらの結果より、イトヨの2種間には、その遡上時期および遡上経路において明瞭な差が存在することが示唆された。

本年度の調査においても、別寒辺牛川下流部におけるイトヨ日本海型の繁殖場所は特定する事が出来なかった。しかしながら、イトヨ太平洋型が比較的塩分濃度の低い別寒辺牛川下流部まで多数遡上しているのに対し、同じ地点でイトヨ日本海型は殆ど採集されなかったことは、イトヨ日本海型の主な繁殖場所が同採集地点より下流部に位置することを示している。加えて、厚岸湖において採集されたイトヨ日本海型の雌親魚の中に、同じ場所で採集されたイトヨ太平洋型には見られなかった成熟卵を有した個体が複数採集されたことから、本型は厚岸湖内、もしくは別寒辺牛川河口部で繁殖している可能性が高い。残念ながら、別寒辺牛川河口部は、はじめに述べた通り周辺を広大な干潟とヨシ群落で取り囲まれており、またイトヨ繁殖時期は調度タンチョウの子育ての時期と重なることから、定期的な採集調査は困難である。そこで、北海道東部の周辺地域において、本水系河口部と同様の環境条件を備え、さらに採集調査が可能な水系を探索したところ、標津町・茶志骨川河口部および浜中町・琵琶瀬川河口部において比較的大規模なイトヨ日本海型の営巣地を発見した。これらはいずれも塩分濃度が15から25パーミルの間で変動する比較的塩分濃度の高い水域で、かつ水深が約15から40センチメートルの間の比較的浅い場所であった。以上より、厚岸湖・別寒辺牛川水系におけるイトヨ日本海型の営巣地は、厚岸湖内の別寒辺牛川河口部周辺域、おそらく河口干潟の延長線上に位置する浅海域に存在するものと推理される。今後、出来るだけ早い時期に、タンチョウや周辺環境を脅かすことのない方法で(例えば夜間にカヌーで侵入するなど)本種の営巣地を発見することが望まれる。

イトヨ日本海型に対し、イトヨ太平洋型の営巣場所は水系内の複数の地点で比較的容易に発見する事が出来た。なかでも、湾月町内を流れる汐見川とその流入水路、および上流部の沼(通称ひょうたん沼)は繁殖場所が比較的大規模であり、また道路に沿って位置していることから、非常に観察に適していた。そこで、本水路をイトヨ太平洋型の、前出の琵琶瀬川河口部をイトヨ日本海型の稚魚の初期生活史の観察地点に選んだ。

## 2) イトヨ2型の繁殖場所における稚魚の初期生活史

イトヨ太平洋型稚魚は7月上旬頃から繁殖場所周辺において多数採集されはじめ、10月下旬になっても採集できた(図4)。一方、イトヨ日本海型稚魚は7月上旬頃から繁殖場所周辺において多数採集されはじめるのは同じであったが、10月の時点では一頭も採集されなかった(図4)。また、標準体長頻度分布を経時的に追跡したところ、前者は7月上旬から10月下旬にかけて毎月少しずつ大きくなるのに対し、後者は7月上旬から8月下旬にかけての間、殆ど頻度分布に差は見られなかった。イトヨ日本海型の稚魚の体長頻度分布が、この期間変化しなかった理由としては、1) イトヨ日本海型の稚魚の成長速度がこの期間を通して非常に遅い、もしくは2) 同型の稚魚は孵化後間もなく海に下ってしまい、繁殖場所には孵化からまだ余り時間がたっていない小型のもののみが存在する、という2つの説明が考えられる。しかしながら、最も外敵に対し

抵抗力のない体長の小さな時期を延長することは、生活史戦略として何の利益ももたらさないと予想される。一方後者について考えてみると、イトヨ日本海型の営巣場所はもともと塩分濃度が高く、海水に対する順応が比較的たやすいと考えられる。現在の所、確たる証拠は得られてはいないものの、後の仮説の方が考えやすい。今後、イトヨ日本海型の営巣地において、降海する稚魚をトラップなどで捕らえ、その体長組成を調査することによって、その降海生態について新たな知見を得ることが可能であろう。

### 3) トミヨ汽水型の汽水環境における定住性

イトヨの2種に比べ、トミヨ汽水型は周年別寒辺牛川河口部などの汽水域で採集される汽水域定住型の生活史を持つ。また、本種は厚岸湾などのような外海で採集されることは滅多にない。このような汽水性淡水魚について、厚岸湖・別寒辺牛川水系と周辺水系との間にどれくらいの量の個体の移動（遺伝子流動）が実際に存在するのかを推定することが出来れば、本種をはじめとする、汽水域定住型魚類（例えばシラウオなど）の遺伝的多様性保全上重要な情報が得られるであろう。

そこで、トミヨ汽水型個体群を、釧路川、厚岸湖-別寒辺牛川、琵琶瀬川、風蓮湖-ヤウシュベツ川、西別川、野付湾-茶志骨川の各水系で採集し、各水系間の遺伝子流動量を、一世代当たりの雌の移動個体数推定値として算出した。加えて、これらの水系に共存するトミヨ淡水型個体群も同様の地理的スケールで解析し、淡水域で生活する近縁種として比較対象とした（図5）。

その結果、トミヨ汽水型は、野付湾-茶志骨川水系と他の水系間での一世代当たりの移動個体数が10個体前後と比較的少なかったものの、他の水圏間では非常に多く（理論数式からは無限大と推定される）、水系間に遺伝的な分化は全く認められなかった。一方、トミヨ淡水型では、各水系間の移動個体数は数個体以下と非常に少なく、また水系間で遺伝的分化が認められた（表1、図5）。これらの結果から、汽水性魚類であるトミヨ汽水型は集団構造が明瞭であったトミヨ淡水型に比べ集団構造が不明瞭であり、北海道東部全体として均一な遺伝的組成を持つことが示された。

### 今後の見通し（トゲウオ科魚類は単なる役に立たない魚か？）

一般にトゲウオ科魚類は水産有用種として漁業の対象になることはない。世界的に見ても、本科魚類を食す文化が存在するのは、春先に信濃川に遡上するイトヨを“春告魚”として珍重する日本の新潟県ぐらいのものである。厚岸では、シラウオ小型定置網漁に多量に混獲され、目的のシラウオより遙かに多く獲れるうえに棘を立てて抵抗するので漁民には余り喜ばれる魚とは言えない。しかしながら、本研究により、本科魚類が厚岸湖・別寒辺牛川水系の汽水環境を理解する上での重要な指標となり得ることが示された。

またトゲウオ科魚類は、1930年代のティンバーゲンの行動連鎖モデルに関する研究以来、行動学、進化学、生理学等の様々な分野で数多くの研究がなされ、現在でも、モデル脊椎動物として世界中で活発に研究が行われている。その理由として、世界中に分布していることから、共通の

実験動物として比較的簡単に結果を比較することが出来る点があげられる。そのような背景にあつて、5種類が共存する厚岸湖・別寒辺牛川水系は、今後世界中の研究者から注目されることは間違いないであろう。

一方、日本列島では、北海道の北東部を除き湧水域のシンボルとして保護対策が進んでいる。事実その地域個体群の多くが環境庁もしくは道・環境生活部のレッドデータリストに載っており、早急な保護・生息環境保全対策の確立が求められている。日本において歴史的に最も早く人為的に絶滅した淡水魚は、他にもないトミヨ属のミナミトミヨ *Pungitius sinensis kaibarae* である。各地でその衰退が危惧され、保全対策が急務となっているトゲウオ科魚類が本水系に溢れんばかりに生息していることは、本水系の環境の多様性が良く保全されていることと無縁ではないであろう。残念ながら厚岸町においては、世界的にもここにしかない多様性を示すトゲウオ科魚類を教育・環境指標面で有効利用しているとは言い難い。ヨーロッパ北部（イギリス・オランダ・ノルウェー他）では既に学習教材として用いられているが、今後、そのような利用も考えてみてはどうだろうか。

## 謝辞

本研究を遂行するにあたり、澁谷辰生氏をはじめとする厚岸水鳥観察館のスタッフの皆様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。野外調査では厚岸町カキ種苗センターの武山悟氏、加藤元一氏、北海道大学水産学部育種培養学講座の北村武文氏、久米学氏、厚岸湖でシラウオ小型定置網漁を営まれている馬場氏、丹後屋氏の協力を得ました。また、現地での宿泊では道立厚岸少年自然の家（ネイパル厚岸）の職員のみなさんにお世話になりました。ここに記して感謝の意を表します。

## 引用文献

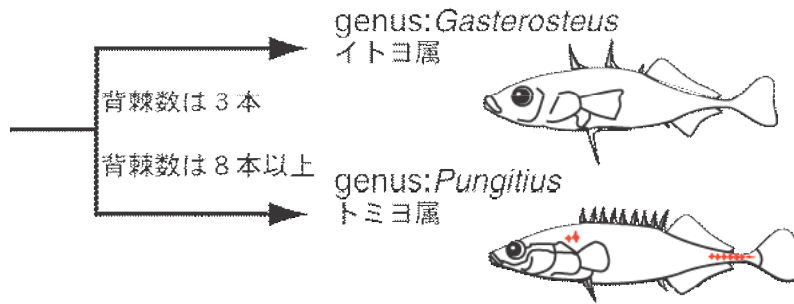
高橋 洋. 2000. 厚岸湖・別寒辺牛川水系におけるトゲウオ科魚類の生物多様性と共存機構. 平成11年度厚岸湖・別寒辺牛湿原学術奨励補助金実績報告書.

表 1 採集された各水系の個体群間の遺伝子流動の推定値 (Nm 値 = 一代当たりの雌の有効移動個体数 ; 右上) とペアワイスFst値.

Population	SHI-F	KUS-F	BEK-F	BIW-F	NIS-F	BEK-B	BIW-B	FUR-B	NOT-B
<b>SHI-F</b>	-	81.55	0.76	0.58	0.26	0.30	0.31	0.29	0.30
<b>KUS-F</b>	0.00609	-	0.67	0.51	0.25	0.28	0.28	0.27	0.27
<b>BEK-F</b>	0.39839*	0.42629*	-	4.43	1.17	1.31	1.31	1.30	1.28
<b>BIW-F</b>	0.46427*	0.49267*	0.10150*	-	1.20	1.28	1.28	1.24	1.51
<b>NIS-F</b>	0.65825*	0.66764*	0.29981*	0.29410*	-	0.87	0.77	0.73	1.09
<b>BEK-B</b>	0.62294*	0.64486*	0.27595*	0.28091*	0.36561*	-	inf.	inf.	6.88
<b>BIW-B</b>	0.61666*	0.63956*	0.27569*	0.28016*	0.39372*	-0.02725	-	inf.	7.40
<b>FUR-B</b>	0.62726*	0.65042*	0.27739*	0.28656*	0.40655*	-0.01795	-0.02336	-	5.90
<b>NOT-B</b>	0.62815*	0.64698*	0.28088*	0.24878*	0.31524*	0.06774*	0.06332*	0.07809*	-

\*denotes significant  $F_{ST}$  at  $p < 0.05$ .

# Gasterosteidae トゲウオ科



## 属の分類 種(型)の分類 生活史変異・形態学的特徴など

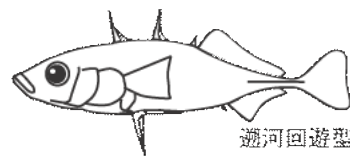
### イトヨ属 *genus: Gasterosteus*

#### 太平洋型

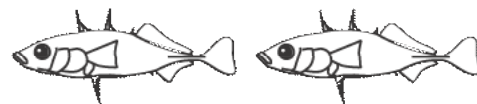
##### *G. aculeatus*

(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。残留型は一生を淡水域で送る。また湖沼などに陸封された集団も存在する。



遡河回遊型



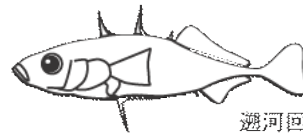
残留型・陸封型

#### 日本海型

##### *G. aculeatus*

(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。



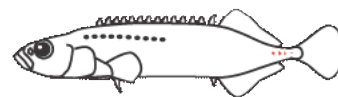
遡河回遊型のみ

### トミヨ属 *genus: Pungitius*

#### エゾトミヨ

##### *P. tymensis*

一生を淡水域で過ごす。背棘数は小さく数は12本前後、腹棘や体側の鱗板列は非常に退化的。



#### 淡水型

##### *P. sp.1*

(Freshwater type)

一生を淡水域で過ごす。背棘数は概ね9~10本前後であるが、変異の幅は大きい。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

##### *P. sp.2*

(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。体色は通常腹側が銀箔色。背側は青みが強い。





図2. 厚岸湖・別寒辺牛川水系の位置と水系内の小型定置網設置地点.



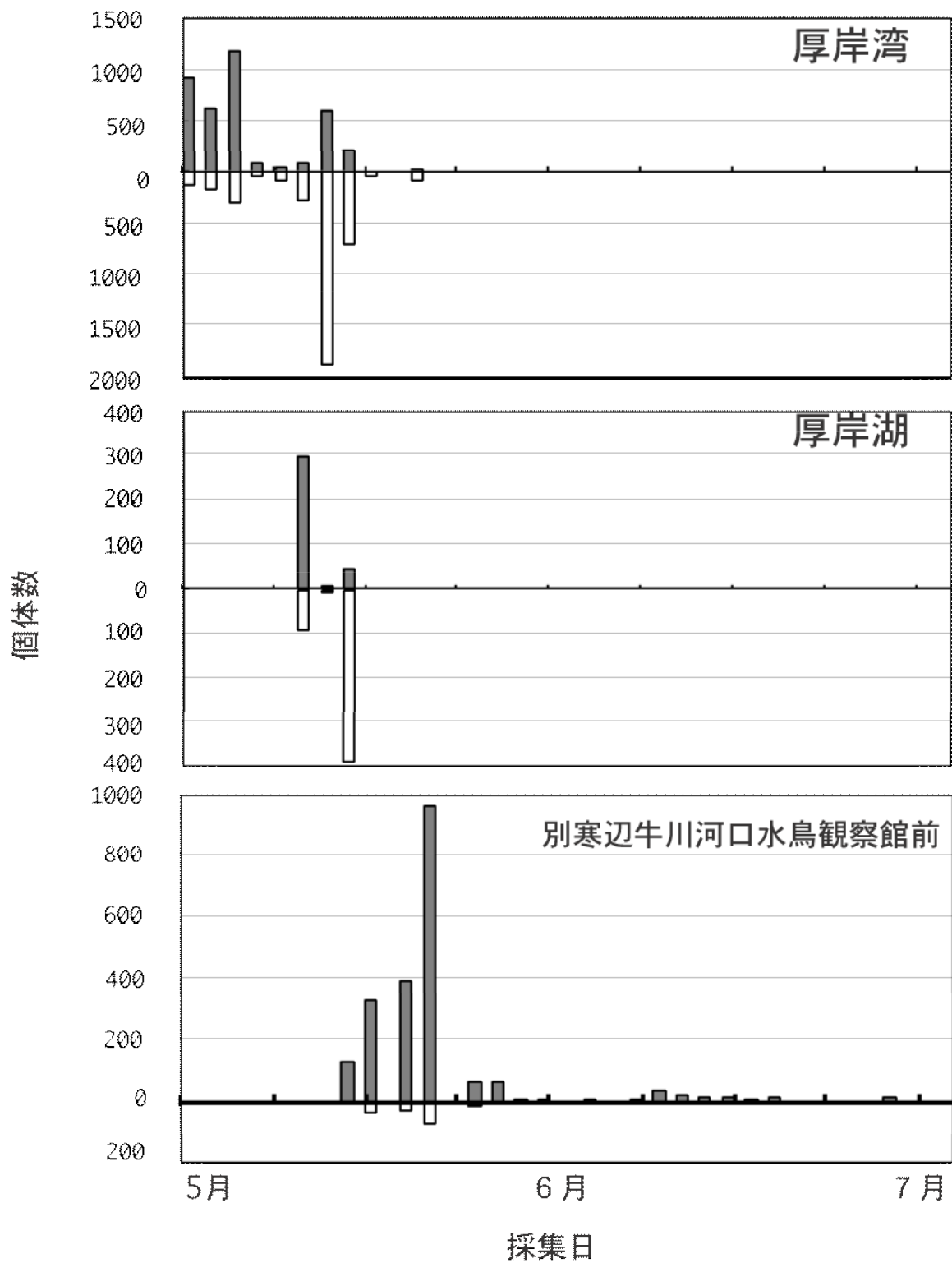


図3. 厚岸湖・別寒辺牛川水系の3定点で小型定置網により捕獲されたイトヨ太平洋型（上）とイトヨ日本海型（下）の個体数の経時的変化。

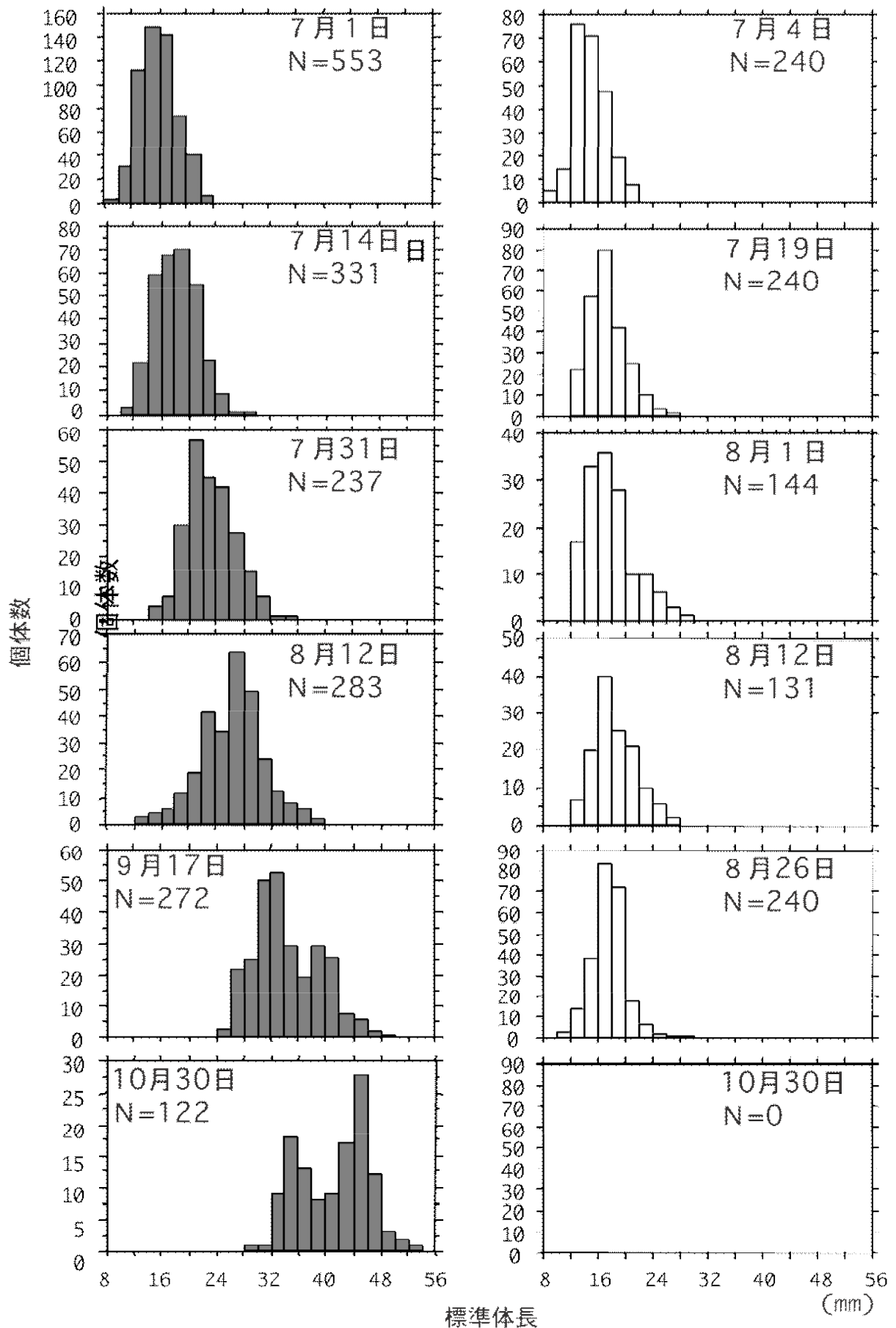


図4. イトヨ太平洋型と日本海型の稚魚の標準体長の経時的変化. 左が太平洋型, 右が日本海型の頻度分布を示す.

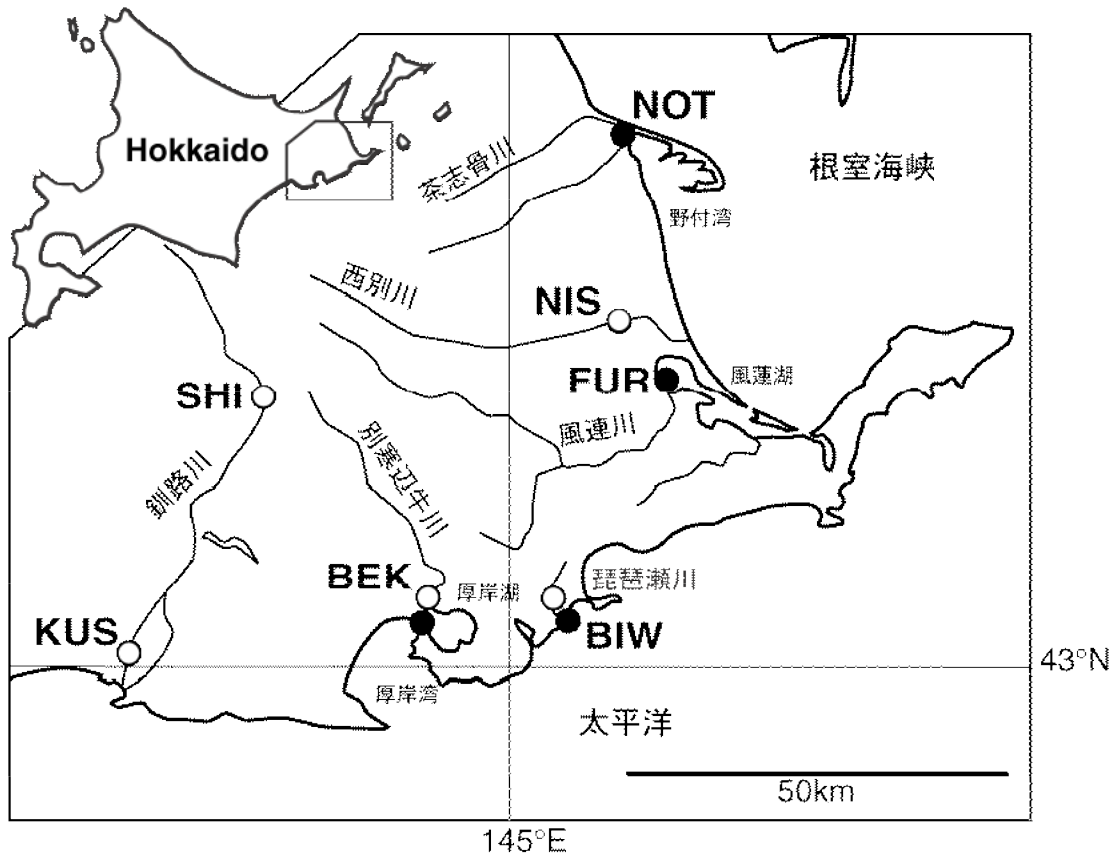


図5. 北海道東部におけるイバラトミヨの汽水型および淡水型個体群の採集地点.