

厚岸産トゲウオ科魚類 5 種の共存機構の進化-異所的生息地との比較-

(平成 13 年度厚岸湖・別寒辺牛湿原学術奨励補助金実績報告書)

山田 美穂、北村 武文、久米 学

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

トゲウオ科魚類 Gasterosteidae は、北半球の北部に周極分布する冷水性の小型淡水魚で、背部と腹部に鋭い棘を持つことが形態的な特徴である。春から初夏にかけての繁殖期にはオスは鮮やかな婚姻色を示し、水草の小片や細根で作った巣にメスをジグザグダンスと呼ばれる求愛行動で誘い産卵を促す行動でよく知られている。

厚岸湖・別寒辺牛川水系のトゲウオ類の多様性研究は古くから行われてきたが、近年の調査により、本水系にはトゲウオ科魚類のイトヨ属 2 種 (日本海型と太平洋型) とトミヨ属 3 種 (エゾトミヨ、イバラトミヨ淡水型、イバラトミヨ汽水型) の合計 5 種が共存していることが明らかとなった (高橋、2000)。このように単一水系にトゲウオ科 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。本水系における 5 種の共存機構として、種間で繁殖場所や繁殖時期に差があることが、これまでの調査で明らかになりつつあるが、まだ数多くの共存機構が存在している可能性が示唆されている (高橋、2000)。

さらに、近年のミトコンドリア DNA を指標とした遺伝学的調査から、これらの種のうち少なくとも 2 種間 (イトヨ太平洋型 *Gasterosteus aculeatus* [Pacific Ocean form]、イトヨ日本海型 *G. aculeatus* [Japan Sea form]) で、現在でも雑種を介した大規模な遺伝子交流が存在することが示唆された (Yamada et al.2001)。この事実から、本水系は今まさに進行しつつあるトゲウオ科魚類の種分化を観察することのできる舞台として注目される。本研究は、その優れた研究対象を活かすべく、種分化の途上にあるこれらの種の遺伝学的、行動学的特性を単独 (異所的) 分布地における各種の特性と比較することにより、進化学および生態学の中心的課題の一つである種分化機構、すなわち生物多様性創出機構を解明することを目的とした。

材料と方法

調査は、1) 北海道東部のイトヨ 2 種の分布と雑種頻度の調査、2) イトヨ 2 種の繁殖場所および繁殖時期の調査、および 3) イトヨ太平洋型の生活史多型に関する調査に分け実

地された。

1) 北海道東部のイトヨ 2 種の分布と雑種頻度の調査

1998 年 7 月に採集された厚岸湖・別寒辺牛川水系を含む北海道東部 10 地点について、イトヨ 2 種の分布とその雑種の出現頻度について Higuchi and Goto (1996) に従い、アロザイムを遺伝的指標に用い調査した(図 1-1)。

2) イトヨ 2 種の繁殖場所および繁殖時期の調査

2001 年 7 月に厚岸湖内神岩周辺において、前年に調査できなかった同所的生息地における日本海型の繁殖場所を調査した。また、2001 年 4 月から 8 月にかけて、それぞれ日本海型と太平洋型の異所的生息地である浜中町琵琶瀬川河口部および湾月町内汐見川上流部の沼(通称:ひょうたん沼)において(図 2-1), 雄特有の婚姻色と雌の成熟度を記録し、それらを基に繁殖時期の推定を行なった。婚姻色は、4 段階(A、B、C、D)に分けられ、A: 体側が青、腹部が赤で、最も繁殖に参加している個体、B: 体側が青で、繁殖に参加し始めた個体、C: 婚姻色が出ていなく繁殖に参加していない個体、D: 体色が黒ずみ繁殖を終えた個体とした。また、雌の成熟度は 3 段階(1、2、3)に分けられ、1: 排卵している個体、2: 卵を持っているが排卵前の個体、3: 卵を持っていない繁殖前もしくは繁殖後の個体とした。

3) イトヨ太平洋型の生活史多型に関する調査

3-1) 繁殖期における生活史 2 型の同所的出現についての調査

2001 年 4 月から 9 月にかけて、月 2 回厚岸町ひょうたん沼で投網による採集を行った。採集された個体について、生活史型・雌雄・標準体長について記録を行い、生活史 2 型の同所的出現について調査を行った。生活史型の判別は Higuchi et al. (1996) に基づいて標準体長 70 mm 以上を遡河回遊性個体、70 mm 未満を河川残留性個体とした。また、雌雄については 2 次性徴に基づいて判別を行った。

3-2) 生活史分岐に関する調査

2001 年 7 月から 11 月にかけて、厚岸町ひょうたん沼で月 1-2 回トラップによる稚魚の採集を行い、標準体長を記録した。また、11 月にひょうたん沼から流れ出す汐見川に小型定置網を設置し、降河個体の採集を行った。

結果と考察

1) 北海道東部のイトヨ 2 種の分布と雑種頻度

厚岸湖・別寒辺牛川水系を含む北海道東部 10 地点においてイトヨ 2 種の分布とその雑

種の頻度について調査した結果（図 1-2）、根室半島を挟んで北に位置する 3 地点（伊茶似川、野付湾、別当賀川）では、その集団構成は日本海型のみであった。これに対し、釧路、厚岸地方の 3 地点（厚岸湖口、春採湖、達古武湖）においては 2 種が同所的に生息していた。このようなイトヨ 2 種の北海道東部における分布は、Higuchi and Goto(1996) による調査とほぼ同様な結果を示したことから、イトヨ 2 種の分布はここ数年間にわたり安定していることと推測された。また、湿原の一端に位置する 3 地点（厚岸湖口、汐見川、春採湖）においては雑種が低頻度（1.6～5.7%）で見られた。広大で原始のままの姿を残す釧路湿原のような、豊富で安定した水域環境であるという条件下では、2 種が安定して共存することが出来、その結果、交雑が生じる機会もあるのであると推測される。そして、このような 2 種間の交雑を介して、現在も遺伝子の浸透が生じていると推測される。また、これらの雑種の出現頻度は、ランダム交配からの期待値よりも低い値を示すことから、イトヨ 2 種間では同所的に生息しつつも、種間である程度の生殖的隔離が生じていることが示唆された。この機構としては、昨年の調査により遡上時期および遡上経路において、また営巣場所についても 2 種間で差が存在することに起因することがしめされつつある（高橋，2001）。そこで、厚岸湖・別寒辺牛川水系において 2 種の共存機構を調査するために、昨年に引き続き 2 種の繁殖場所および繁殖時期の調査を行った。

2) イトヨ 2 種の繁殖場所および繁殖時期

昨年同様、本年度の調査においても、別寒辺牛川において日本海型の繁殖場所を特定するには至らなかった。これは、イトヨの繁殖時期がタンチョウの子育ての時期と重なること、および厚岸湖畔がアマモ場で湖側からの侵入が困難であるため、観察が困難であったことによる。しかしながら、昨年度の調査（高橋，2001）で日本海型の繁殖場所の可能性が挙げられた厚岸湖内の神岩周辺で、今年度には少数ながら日本海型の成熟親魚が採集されたことから、この場所が日本海型の繁殖場所として用いられている可能性が高いと考えられた（図 2-2）。今後、同所的生息地における 2 種の資源分割を明らかにするために、この場所における日本海型の営巣や産卵行動を確認し、繁殖場所としての確固たる証拠を得る必要がある。

また、上記したように別寒辺牛川ではイトヨの繁殖時期の定期的な調査は困難であることから、イトヨ 2 種の定期的な採集調査が比較的容易に行なえる浜中町琵琶瀬川河口部で日本海型の、湾月町内のひょうたん沼で太平洋型の繁殖時期の調査地点に選んだ。日本海型および太平洋型は、ともに 5 月から雄は婚姻色を呈しはじめ、雌は成熟をはじめた。そして、6 月に最も活発に繁殖を行ない、その後 8 月には繁殖を終え、親魚はほとんど採集されなくなった。このことから、日本海型および太平洋型の繁殖時期は 5 月から 8 月にかけての約 3 ヶ月間であり、その大部分は時期的に重複すると推察された。さらに、日本海

型の単独生息地である新潟の河川では、日本海型も河口よりも比較的河川上流域まで遡上し、産卵している。

従って、同所的に生息する日本海型と太平洋型は繁殖時期を異にするのではなく、繁殖場所を使い分けること、および体サイズによる同類交配を行うことによって交雑を防ぎ、それぞれの個体群を維持し共存していることが示唆された。

3) イトヨ太平洋型の生活史多型

厚岸湖・別寒辺牛川水系に生息するイトヨ太平洋型には、サケのように仔魚期に海へ下り成長し、繁殖期には川を遡上するという遡河回遊性と、一生を淡水域で過ごす河川残留性個体群が存在し、同一繁殖集団のなかに生活史多型が認められている。そこで、生物多様性創出機構を解明するために、その一端を担う生活史多型の創出について調査した。

3-1) 繁殖期における生活史2型の同所的出現

河川残留性個体群は4月下旬から8月下旬まで採集されたが、9月以降投網による採集個体は見られなかった。調査を開始した4月下旬において、70 mm以上の個体はごく僅かで、遡河回遊性個体群の遡上はほとんど始まっていないと考えられた。その後、遡河回遊性個体群の割合は増加し、6月上旬にピークに達した後、徐々に減少し8月上旬にはほとんど採集されなかった。全採集個体数に占める遡河回遊性個体群の割合は、最も高い6月上旬で約40%であった。また、2次性徴に関しては河川残留性個体群のほうが約半月早く現れ、4月下旬から認められた。これらの結果から、河川残留性個体群の繁殖期は4月下旬から8月下旬、遡河回遊性個体群の繁殖期は5月上旬から7月下旬であると考えられた(図3-1)。

今回の調査で、個体群レベルでの繁殖期の長さに生活史型間で違いが認められた。繁殖に対する投資は、遡河回遊性個体群に比べ河川残留性個体群の方が高いことが指摘されている(森, 1991)ことから、生活史分岐に伴う繁殖形質の分化を理解するためには、今後個体レベルでの詳細な調査が必要であると考えられる。

3-2) 生活史分岐

7-9月にかけて、ひょうたん沼に生息する稚魚の体長組成は単峰型を示した。しかしながらこの間、変異幅は徐々に広がり、10月には35 mm付近(小型群)と45 mm付近(大型群)にモードを持つ双峰型を示した。そして11月上旬にはこのうち小型群に属している個体の割合が減少し、11月下旬には大型群の個体からなる単峰型を示した(図3-2)。また、汐見川で採集された降河個体は35 mm付近にモードを持つ単峰型を示した。これらのことから、沼内で小型群に属していた個体が降河すると考えられた。従って、北海道東部のイトヨ太平洋型では成長に応じた条件戦略的な生活史分岐が起きており、それによって生活史多型が維持されていると推察される。

おわりに

別々の種が同じミトコンドリア DNA の遺伝子情報を持つという、種間における遺伝子浸透の例は、古くから、特に植物で数多く報告されてきた。また、脊椎動物のなかでは魚類で最も多く報告されている。トゲウオ科魚類においても、少なくとも2種間（イトヨ太平洋型と日本海型）で遺伝子浸透が認められており（Ymanada et al.2001）、別種間においてもチャンスがあれば、容易に遺伝子の浸透が生じることが示された。この2種間では同所的生息地（厚岸湖・別寒辺牛水系）において、2種が繁殖場所を異にするという共存機構の発達により種を維持していることが示唆されたが、まだその機構の一端を明らかにしただけで、他にも数多くの機構が存在すると考えられる。今後も、このような観察を継続的に行い、より深く検証していくことにより、2種の共存機構が2次的接触後に進化したのか、もしくはそれ以前から各種に備わっていたものなのかを解明できると期待される。

また、イトヨ太平洋型では、遺伝的に同一の繁殖集団において条件戦略的な生活史分岐が生じていることが示唆された。このような例は他にサケ科魚類でも報告されているが、イトヨでは初めての例である。このような生活史分岐は種内に多様性を作り出し、現在、多くの種間にみられる多様性、ひいては生物の多様性の創出に貢献するのだろうと考えられる。

今後は、申請者らの研究グループにより調査が行われている、長期にわたって隔離されていると推測される異所的集団（サハリン、秋田、岩手）の調査結果と比較を行うことにより、トゲウオ類の共存機構の進化、生活史多型の進化についてのより詳細な理解が可能となると期待される。

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、日採協の鈴木氏、厚岸湖でシラウオ小型定置網漁を営まれている馬場氏、丹後谷氏の協力を得ました。さらに、水産大学校付属小野臨湖実習所の高橋洋助手には有益なご助言を受けました。また、現地での宿泊では道立厚岸青少年自然の家（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。

参考文献

Higuchi M, Goto A (1996). Genetic evidence supporting the existence of two distinct species in the genus Gasterosteus aculeatus around Japan. *Env Biol Fish*

47:1-16

Higuchi M, Gito A and Yamazaki F (1996). Genetic structure of threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, in Lake Harutori, Japan, with reference to coexisting anadromous and freshwater forms. *Ichthyol. Res.* 43: 349-358.

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.

高橋 洋 (2001). 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.

森 誠一 (1991). イトヨ属-繁殖システムの多様性. *陸水学報.* 6 : 1-10

Yamada M, Higuchi M and Goto A (2001). Extensive introgression of mitochondrial DNA found between two genetically divergent forms of threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, around Japan. *Env. Biol. Fish.* 61:269-284

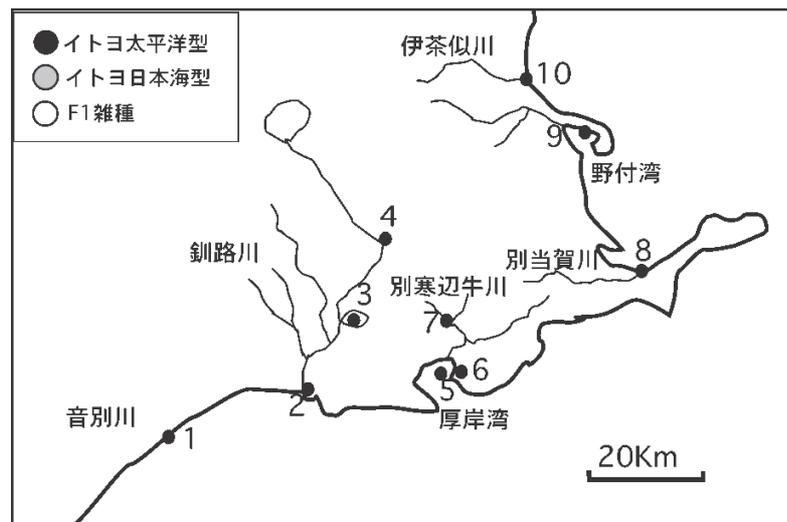
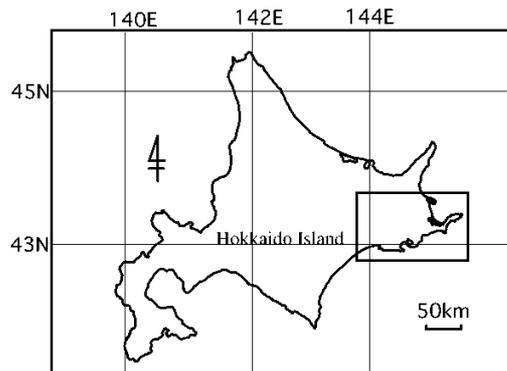


図1-1 道東におけるイトヨ2種とその雑種個体の分布調査の採集地点

1 : 音別川 (5)、2 : 春採湖 (250)、3 : 達古武湖 (5)、4 : 釧路川 (36)、5 : 厚岸湖口 (88)、
 6 : 汐見川 (26)、7 : 別寒辺牛川 (42)、8 : 別当賀川(57)、9 : 野付湾 (8)、10 : 伊茶似川 (29)
 カッコ内は個体数

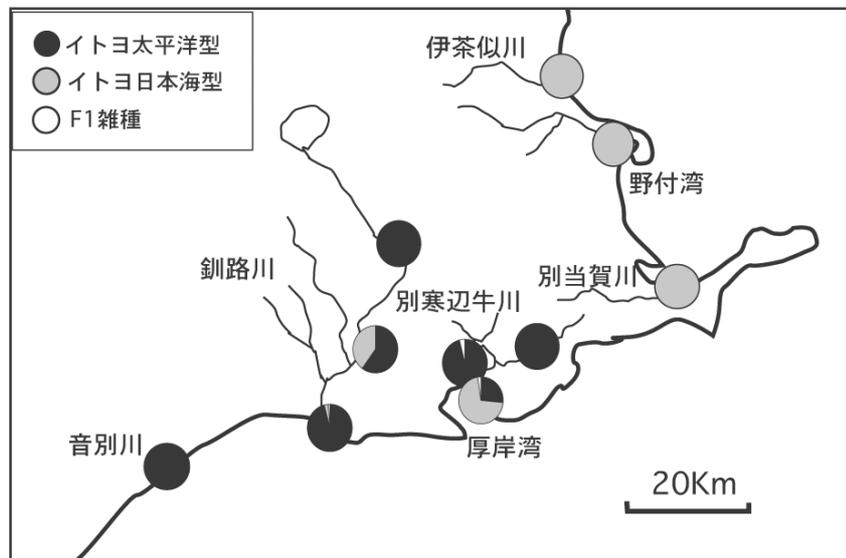
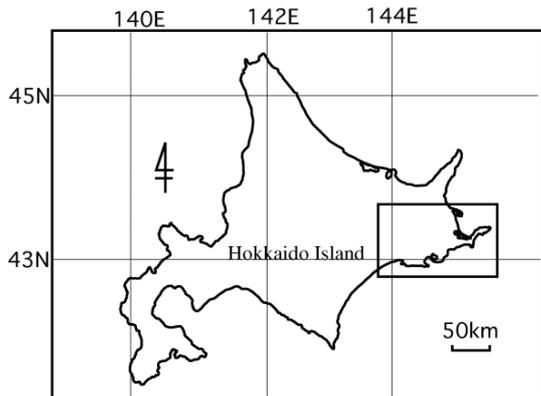


図1-2 道東におけるイトヨ2種とその雑種個体の分布

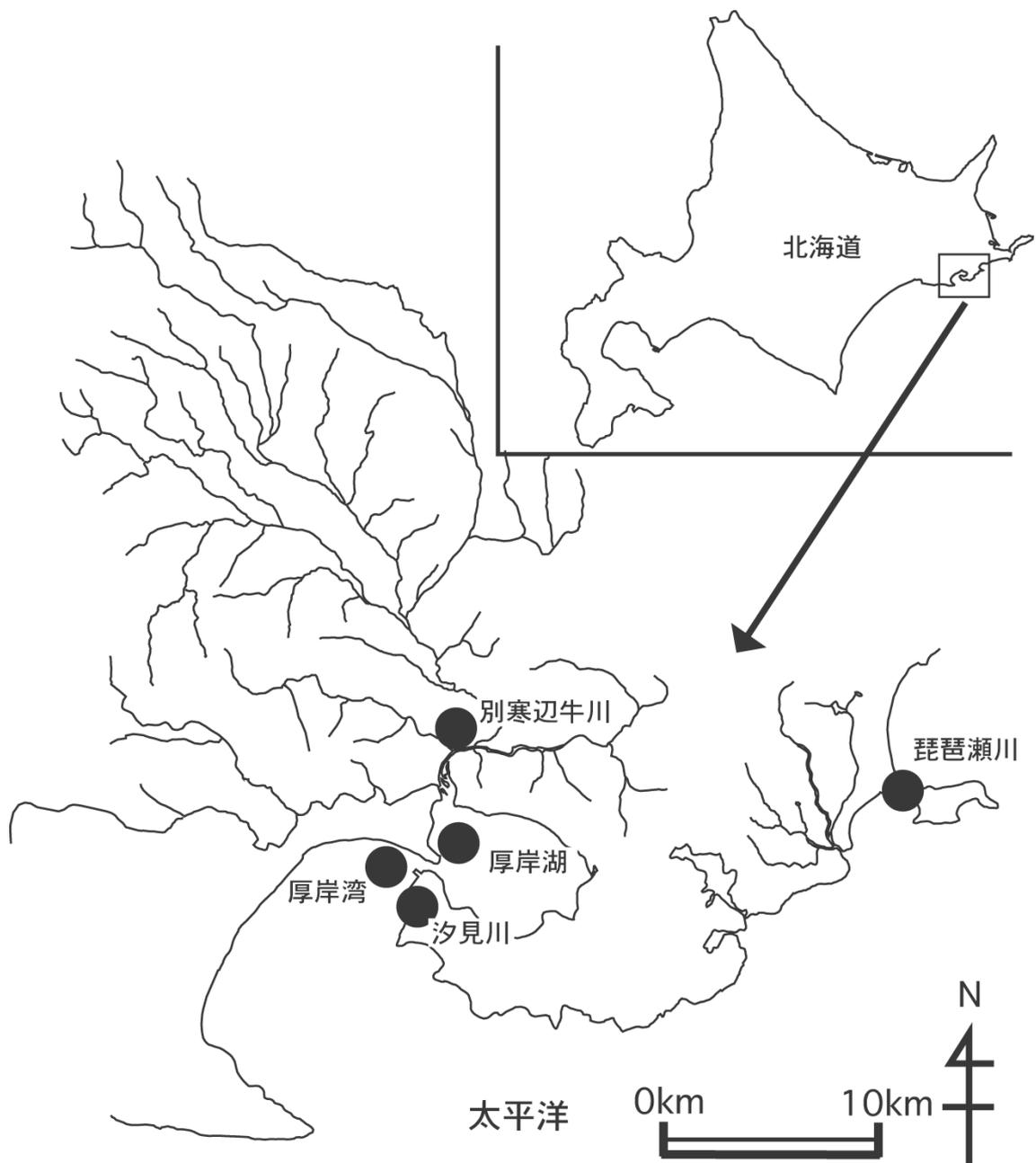


図2-1 北海道東部における調査地点
 ●：採集場所

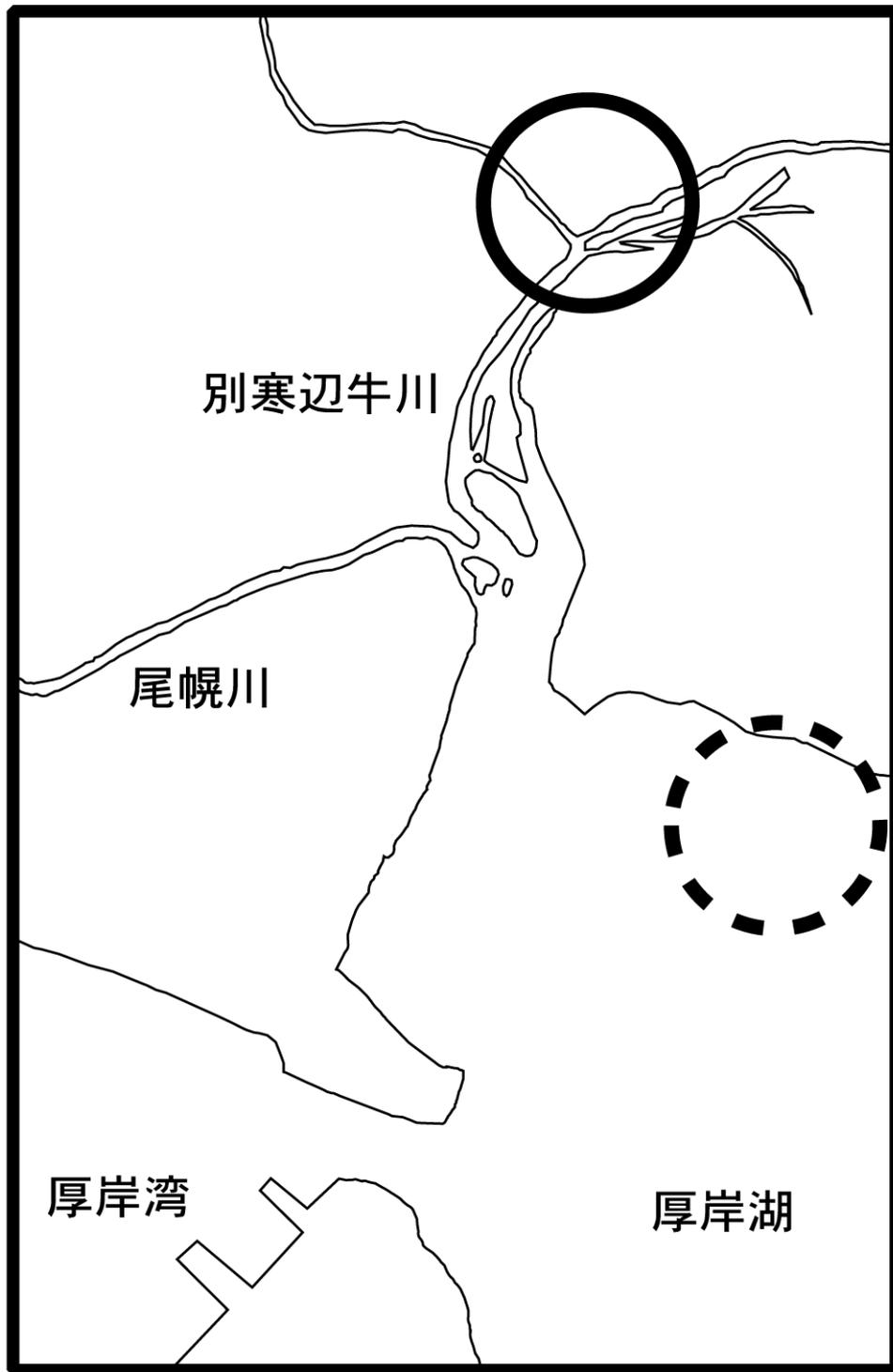


図 2 - 2 厚岸湖－別寒辺牛水系におけるイトヨの繁殖場所
○: 太平洋型の繁殖場所 ○: 日本海型の繁殖場所

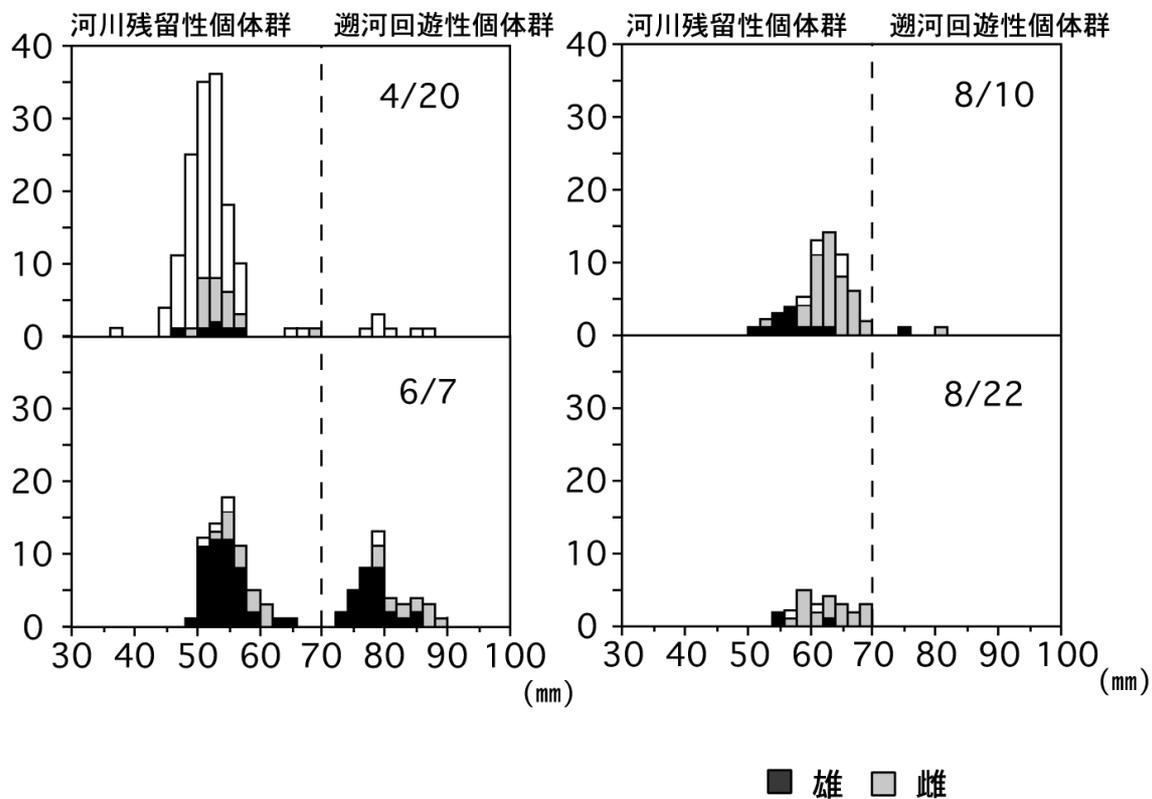


図3-1 2001年4月～8月におけるひょうたん沼の
イトヨ太平洋グループの体長組成

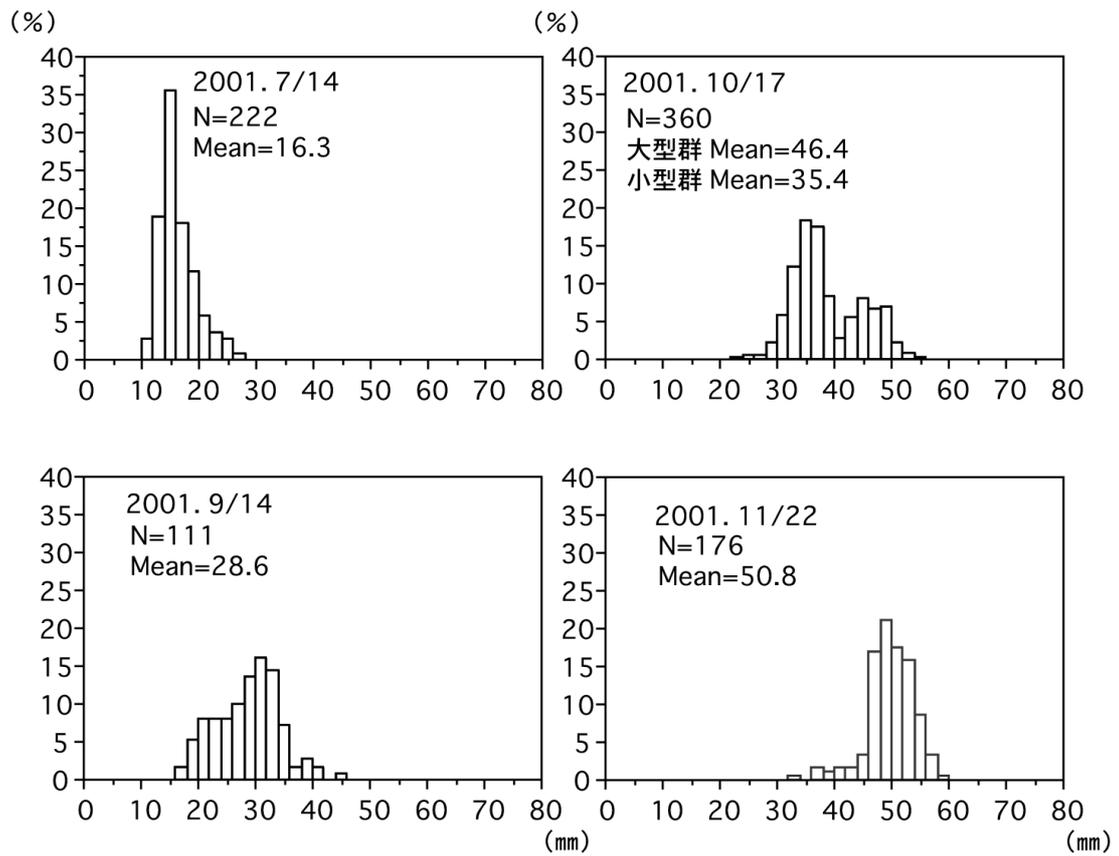


図3-2 2001年7月～11月のひょうたん沼における
当歳魚の体長組成の経時変化

10/17については双峰型の分解を行って
大型群と小型群の平均を求めた。