

厚岸産トゲウオ類5種における生活史進化と多様性創出に関する研究  
(平成14年度厚岸湖・別寒辺牛湿原学術奨励補助金実績報告書)

北村武文, 久米学, 山田美穂  
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、北半球の温帯から亜寒帯にかけて周極分布する冷水性の小型魚類で、高度に様式化された求愛行動を持つことで知られている。また、本科魚類はその生息環境に多様性が認められ、海水域から汽水・淡水域までの幅広い環境に生息している。そしてそれに伴い、生活史・形態・行動などの表現形質において、種間・種内において多様な変異が生じている。

近年の調査により厚岸湖・別寒辺牛川水系にはイトヨ属 2 種（太平洋型と日本海型）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）の計 5 種のトゲウオ科魚類が生息することが明らかとなった（高橋, 2000）。これほど多くのトゲウオ科魚類が単一水系内で共存している地域は世界的にも本水系とその周辺地域に限られている。これら 5 種は、本水系の淡水域から汽水・海水域までの様々な環境に分布しており、それぞれの生息環境に特化した多様な生活史を有している。

本科魚類の生活史は、海産祖先種の淡水域への侵入に伴って進化してきたと考えられている。つまり本水系には、「海洋から淡水域へ」という本科魚類の生活史進化の過程における様々な進化段階のトゲウオ科魚類が共存していることになる。特に、本地域のイトヨ太平洋型には、種内の同一繁殖集団においても一生を河川で過ごす河川残留性と海で成長し河川で繁殖する遡河回遊性という生活史多型が出現することが明らかとなっている（Higuchi et al., 1996）。イトヨ太平洋型に認められるような生活史多型はトゲウオ科魚類では過去に報告がないことから、本種は、本科魚類が海洋から淡水域へ侵入を開始した始原の姿を維持していると考えられる。本研究は、その好適な研究対象を活かすべく、本水系に分布するトゲウオ科魚類の生活史特性を、生態・行動学的特性と関連付けて系統立てて調査することにより、生活史進化およびそれによって創出される生物多様性に関する知見を得ることを目的とした。

材料および方法

調査は、1)北海道東部に生息するイトヨ太平洋型における生活史分岐機構の調査、2)イトヨ太平洋型生活史 2 タイプ間での同類交配実験、3)イトヨ太平洋型と日本海型間での産卵巣構造の比較、の 3 項目について実施された。

## 1)生活史分岐に関する調査

### 1)-1. 稚魚期における体長組成の経時変化

イトヨ太平洋型における初期生活史を明らかにするため、生活史 2 タイプの同所的生息地において定期的に仔稚魚を採集し、その体長組成の経時変化を調査した。2002 年 8, 10, 11, 12 月において、毎月 1 回、イトヨの当歳魚を採集し、その体長組成を求めた。調査は厚岸町汐見川の上流に位置するひょうたん沼で行った(Fig. 1)。採集にはトラップを用いた。採集個体は、ノギスを用いて標準体長を 0.1mm まで測定した後、採集された地点で放流した。また、ひょうたん沼の当歳魚は 10 月以降その体長組成に双峰形が認められるため、10 月以降の体長組成については Cassie(1954)の方法に基づいて正規型の体長分布に組成分解した。

### 1)-2. 降河行動の調査

イトヨ太平洋型における降河行動を明らかにするため、降河個体の採集を行った。2002 年 7 月 1 日から 8 月 9 日、2002 年 9 月 26 日から 12 月 3 日までの 2 期間のほぼ毎日、汐見川に小型定置網を設置し、降河個体の採集を行った。採集は、ひょうたん沼の流れ出しから約 600m 下流の地点（河口から約 100m 上流）において行なった。漁具には、誘導部 120cm、開口部 60cm×75cm、全長 500cm、目合いは 2.8mm の小型定置網を使用した。採集されたサンプルについて、標準体長を記録した。標準体長はノギスを用いて 0.1mm まで測定した。その後、同時期のひょうたん沼の当歳魚との間で標準体長の比較を行った。

## 2). 同類交配実験

イトヨ太平洋型の生活史 2 タイプ間における遺伝子流動のパターンを明らかにするため、河川残留性個体群と遡河回遊性個体群の間で同類交配実験を行った。方法に関しては、水槽内で雄 1 個体に対して雌 1 個体を提示して交配行動の成否を確認する「お見合い実験」(“no-choice” test)を採用した。お見合い実験は、対象とする 2 個体群間での遺伝子流動のパターンを研究する際の標準的な手法とされ、イトヨにおいても有効であることが報告されている。

実験魚には、ひょうたん沼において採集された河川残留性個体、別寒辺牛川において採集された遡河回遊性個体を用いた。実験には市販の 60cm 水槽(長さ 60cm×幅 30cm×深さ 34cm)を用い、水温は、市販の観賞魚用サーモスタッドとヒーターを用いて 17-18°C に維持された。

水槽内には、雄の営巣基質としてきめの細かい砂を満たした直径 15cm、深さ 5cm の円形の皿を右奥側の壁面に沿って入れ、円形の皿以外の水槽底面には小石を敷き詰め営巣を阻害した。また、巣材として、腐食した植物をひょうたん沼より採取し投入した。その後、雄個体を水槽内に導入し、営巣が完了したことを確認後、実験を開始した。雌については、排卵が確認され、雄の受け入れが可能であることを示す“head-up”

姿勢を示した個体のみを使用した。また、ほとんどの雌雄個体について、必ずペアとなる個体の生活史タイプを代えて、2回のお見合い実験に使用した。

雌の導入には透明なプラスチックケースを用い、雌を入れたケースを静かに水槽内に浸し、雌が自発的にケースから泳ぎ出した時点を実験開始時とした。お見合いの時間は最長 30 分とした。交配行動の成否は、雌がネスト・インスペクション (nest inspection : 巣に入ろうと吻端を巣につっこむ行動) をするか、巣に入ったこととお見合いの成功と判定し、30 分以内にこれらの行動が見られなかった場合には失敗と判定した。その後、組み合わせ間でお見合いの成功率を比較した。なお、成功率の比較には Fisher の正確確率検定を用いた。

### 3) イトヨ 2 種間での産卵巣構造の比較

2002 年 5 月から 8 月にかけて水槽実験により、2 型の巣の構造を比較した。実験魚は、厚岸湖 - 別寒辺牛川水系の厚岸湖神岩 (日本海型) と大別川 (太平洋型)、および琵琶瀬川水系のタイドプール (日本海型) で採集した (山田ら, 2002 参照)。採集したイトヨは 90cm 水槽内で成熟させ、日本海型 1 ペアもしくは太平洋型 1 ペアを 60cm 水槽に入れ、巣を作らせた。水槽の中には、約 5cm 砂を敷き詰め、巣材を適量入れた。その後、巣を取り出し、巣の長径および短径、巣穴の長径、巣の入口から出口までの距離 (以後、巣穴間距離) を測定した。ただし、巣穴の直径には、巣の入口と出口が判別できなかったため、測定した際に大きい方の値を用いた。

## 結果と考察

### 1) 生活史分岐に関する調査

#### 1)-1. 稚魚期における体長組成の経時変化

当歳魚の体長組成には 10 月以降、約 40mm を境として大小からなる体サイズ 2 群が認められた。その後、11 月上旬にかけて小型群に属している個体の割合が減少して行き、最終的に 12 月 1 日には大型群のみから成る単峰形を示した (Fig. 2)。以上の結果から、10 月以降当歳魚の体長組成には約 40mm を境として大小の体サイズ 2 群が認められ、そのうち小型群に属する個体は 12 月上旬までに減少し、消失することが明らかとなった。

#### 1)-2. 降河行動の調査

(研究遂行中のため、本報告書では結果を示す図表等は載せていない)

調査の結果、降河個体は 7 月下旬から出現した。2002 年 7 月下旬から 8 月上旬までの調査で採集された降河個体は、ひょうたん沼の個体に比べ小型個体の割合が高く、ひょうたん沼の個体では 34mm 付近にモードが認められたのに対し、降河個体では 25mm 付近にモードが認められた。また、両者の体長組成の間には有意な差が認められた (Mann-Whitney の U 検定,  $p < 0.0001$ )。

2002年9月下旬から12月上旬までにおける降河個体は、調査初期には同時期にひょうたん沼で認められた体サイズ2群の両方が認められたものの同時期のひょうたん沼における体長組成に比べて小型個体の割合が高かった。そして調査後期には小型群に属する個体のみからなるような体長組成を示すことが明らかとなった。また、いずれの時期においても同時期のひょうたん沼の当歳魚との間で体長組成に有意な差が認められた(Mann-WhitneyのU検定, 9月下旬-10月上旬・10月下旬から11月上旬・11月下旬から12月上旬のいずれの時期においても $p < 0.0001$ )。

稚魚期における体長組成の経時変化および降河行動調査の結果から、本地域のイトヨ太平洋型においては7・8月および9月下旬以降のいずれの時期においても降河行動が認められた。そのうち7・8月の降河個体では、その体長がひょうたん沼の残留個体に比べ小型であることが明らかになった。また、9月下旬以降においては、ひょうたん沼において大小の体サイズ2群が出現し、そのうちの小型群に属する個体のすべてと、大型群に属する個体の一部に降河行動が認められた。しかしながら大型群に属する個体の降河については、ひょうたん沼においてその後も大型群が認められたことから、索餌回遊などによる一時的な降河行動である可能性が高く、遡河回遊性の生活史決定に伴う降河行動とは異なる現象であると考えられる。一方、小型個体の降河行動に関しては、ひょうたん沼において冬季には小型群が消失したことから、遡河回遊性の生活史決定に伴うものであると考えられる。すなわち、本水系のイトヨ太平洋型では、大型の個体は河川に残留し河川残留性個体になるのに対し、小型の個体は降河して遡河回遊性個体としての生活史を経ると考えられる。このことから、北海道東部のイトヨ太平洋型における生活史分岐は体サイズに依存した条件戦略的な機構によると考えられた。

## 2)イトヨ太平洋型生活史2タイプ間での同類交配実験

### 2)-1. 雄から見たお見合い成功

同じ生活史タイプの雌との間で行われたお見合い実験においては河川残留性個体群、遡河回遊性個体群ともその成功率は100%であった。一方、異なる生活史タイプとのお見合い実験においてはその成功率に違いが認められた(Table 1)。遡河回遊性の雄と河川残留性の雌との間で行われたお見合い実験においては、その成功率が低い値を示し、対照群(遡河回遊性雄：遡河回遊性雌)との間に有意差が認められた(Fisherの正確確率検定,  $p < 0.05$ )。これに対し、河川残留性の雄と遡河回遊性の雌との間で行われたお見合い実験の成功率は対照群(河川残留性雄：河川残留性雌)との間で有意差は認められなかった(Fisherの正確確率検定,  $p > 0.05$ )。

### 2)-2. 雌から見たお見合い成功

同じ生活史タイプの雄との間で行われたお見合い実験においては河川残留性個体群、

遡河回遊性個体群ともその成功率は 100%であった。しかし、異なる生活史タイプとのお見合い実験においてはその成功率に差が認められた(Table 1)。遡河回遊性の雌と河川残留性の雄との間で行われたお見合い実験の成功率は対照群(遡河回遊性雄：遡河回遊性雌)との間で有意差は認められなかった(Fisher の正確確率検定,  $p > 0.05$ )。一方、河川残留性の雌と遡河回遊性の雄との間で行われたお見合い実験においては、その成功率が低い値を示し、対照群(河川残留性雄：河川残留性雌)との間に有意差が認められた(Fisher の正確確率検定,  $p < 0.05$ )。

以上の結果から、河川残留性の雌と遡河回遊性の雄との間では、他の組み合わせに比べ、有意にその成功率が低いことが明らかとなった。一般にイトヨの雄は、いくつかの求愛行動において攻撃的な要素を含む行動を示す。また、太平洋型の河川残留性個体群の雌は、遡河回遊性個体群の雌に比べて 20mm 近く小型である。そのため、求愛行動の一環として大型の遡河回遊性雄が示す攻撃行動が、小型の河川残留性の雌からは求愛行動としては認識されず、通常の攻撃行動と認識されたために両者の間ではお見合いの成功率が低かったと考えられる。一方、遡河回遊性の雌と河川残留性の雄の間では、それぞれ同じ生活史タイプ同士の組み合わせの結果に近い成功率が認められた。これらの結果から、野外においても、主にこの遡河回遊性雌と河川残留性雄という組み合わせによる交配がある程度の頻度で生じ、その結果として生活史 2 タイプ間での遺伝子流動が起こると考えられる。

### 3)イトヨ 2 種間での産卵巣構造の比較

(実験遂行中のため、本報告書では結果を示す図表等は載せていない)

調査の結果、巣穴の直径、巣穴間距離は太平洋型の方が日本海型よりも大きかった。また、巣の長径と短径から、巣の面積(面積 =  $3.14 \times$  長径  $\times$  短径)を求めると、太平洋型の方が日本海型よりも大きかった。これらのことから、イトヨ 2 型の巣の構造は、太平洋型の方が日本海型よりも巣と巣穴のサイズが大きく、巣穴が巣の外側にあるという差異が生じていることが示された。さらに、巣の直径と巣穴間距離をそれぞれ巣の長径で割ることにより、相対的な値を求めたところ、巣穴の直径/巣の長径は 2 型間で差は認められなかったが、巣穴間距離/巣の長径では太平洋型の方が日本海型よりも大きかった。従って、巣穴の位置は、2 型の雌が同型の雄を識別するのに有効な形質であることが示唆された。

しかし、今回の実験は実験回数の不足や複数の条件設定ができなかった。そのため、巣の構造の差異を正確に反映していない可能性があるため、引き続き実験を行なう予定である。

おわりに

魚類には、近縁種間や種内において生息環境の多様性が認められる例が多く存在す

る。トゲウオ類においてもその生活環境は海水域から汽水・淡水域までと非常に幅広く、それに伴い、その生活史にも一生を海洋で過ごす海洋性、海洋で成長し河川で繁殖する遡河回遊性、一生を河川や湖沼で過ごす河川・湖沼性といった幾つかのタイプが存在する。生活史タイプの違いに付随する表現形質の変異は、生物の生活史進化や種分化といった進化的な過程において重要な意味を持つと考えられ、生活史タイプにおける変異はその起源を含めて数多くの研究が為されてきた。

遡河回遊性魚類の多くでは、種内において、遡河回遊性の個体群と、非回遊性の河川・湖沼性個体群の両方が出現する。このような種内における生活史多型は、遡河回遊性の集団から非回遊性の集団が派生することによって生じたと考えられている(後藤, 1994)。初期生活史の前半を河川で過ごす遡河回遊性魚類においては、成長と成熟を保障する環境条件が存在するならば、河川での残留は比較的容易に起こると指摘されている(後藤, 1994)。そのため、河川残留性の個体が出現する魚種においては非回遊性集団の派生は河川・湖沼残留性個体群の出現が出发点になる。イトヨ太平洋型においても、その遡河回遊性個体群から河川・湖沼性個体群の派生は、本研究で明らかとなったように、河川と海洋という異質な生活環境の利用形態の差異に基づく条件戦略として、河川で高い初期成長を得た個体はそのまま河川に残留する生活史戦略を採ったことに起因すると考えられる。

また、本研究ではイトヨ太平洋型と日本海型との間で産卵巣構造に差異が認められた。太平洋型には遡河回遊性の個体群と河川・湖沼性の個体群が存在するのに対し、日本海型には遡河回遊性の個体群のみしか存在しない。本研究において今回認められた産卵巣構造の違いが両型間の生活史タイプの変異における違いに起因するものであるかどうかは明らかとならなかったが、非常に興味深い現象であるといえる。

今後は、生活史分岐の要因となる体長変異が何に起因するのか、イトヨ太平洋型の河川残留性個体群と陸封個体群との間で諸形質にどのような差異が存在するのか、イトヨ太平洋型と日本海型との間で諸形質にどのような差異が存在するのか、といった点を明らかにすることにより、本科魚類における生活史進化とそれに伴う多様性の創出についての詳細な理解が可能になると期待される。

## 謝辞

本研究を遂行するにあたり、渋谷辰生氏をはじめとする厚岸水鳥観察館の職員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。また、北海道大学北方生物圏フィールド科学センター厚岸臨海実験所の向井宏教授を始めとする職員、院生の皆様には度々調査への協力、助言を頂きました。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、日本栽培漁業協会の鈴木重則氏、厚岸湾・厚岸湖でシラウオ小型定置網漁を営まれている馬場氏、丹後屋氏の協力を頂きました。さらに水産大学校付属小野臨湖実習所の高橋洋氏には有益な

御助言を受けました。また、現地での宿泊は道立厚岸青少年自然の家（ネイパル厚岸）の職員の皆様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

後藤晃(1994). 通し回遊魚の陸封と種分化-特に, 多所的種分化と同所的種分化に関連して. 後藤晃・塚本勝巳・前川光司(編著), pp. 222-241. 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.

Higuchi, M., A. Goto. and F. Yamazaki (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.

Ishikawa M. and Mori S. (2000). Mating success and male courtship behaviors in three populations of the threespine stickleback. Behaviour 137:1065-1080.

Jonsson, B. and N. Jonsson. 1993. Partial migration: niche shift versus sexual maturation in fishes. Rev. Fish Biol. Fish., 3: 348-365.

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.

山田美穂, 北村武文, 久米学(2002), 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.

Table 1. お見合い実験における成功率

	遡河回遊雌	河川残留雌
遡河回遊雄	8/8 (100%)	3/8 (37.5%)
河川残留雄	6/7 (85.7%)	7/7 (100%)

成功回数/試行回数 (成功率)



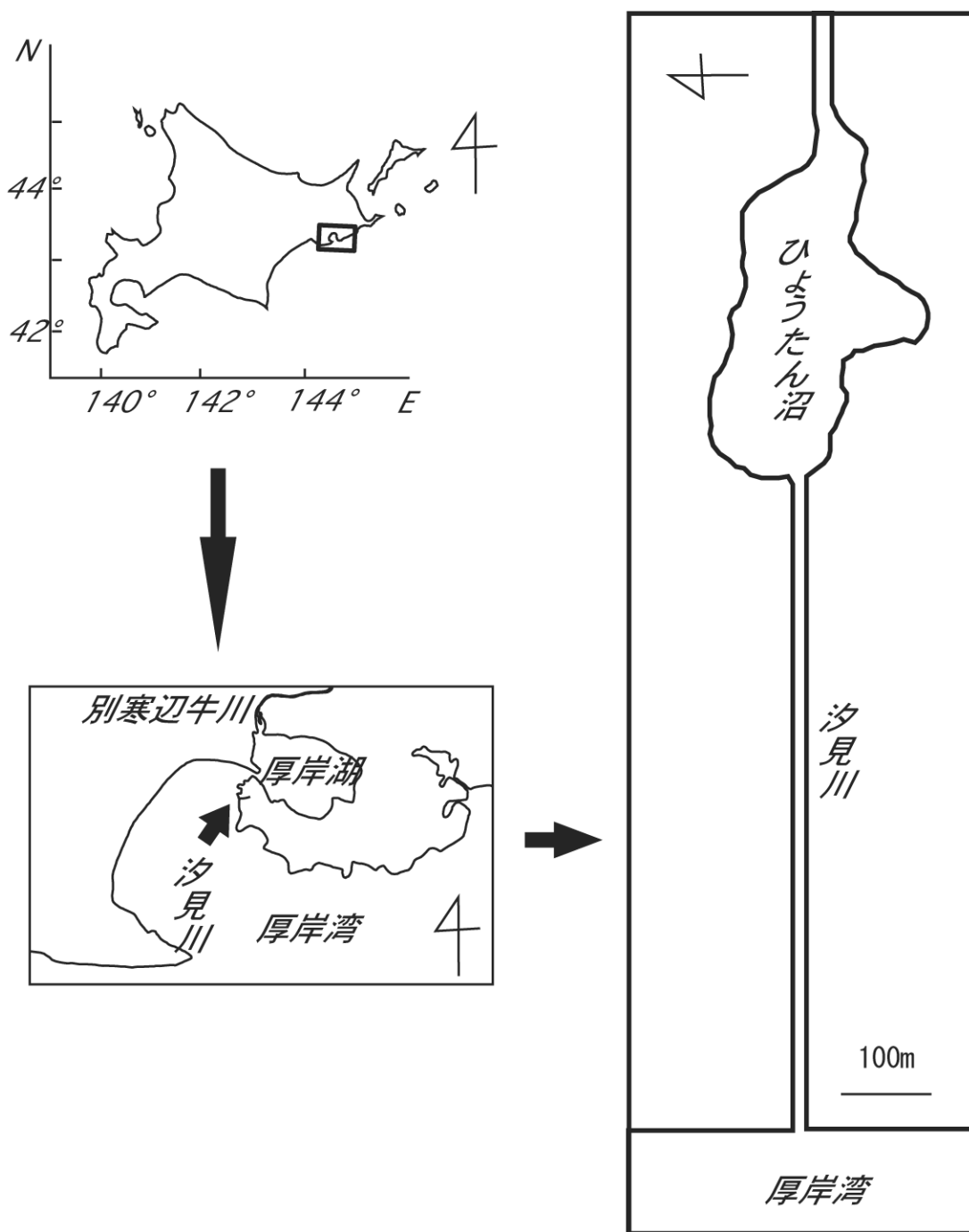


Fig. 1. 調査地の概要.

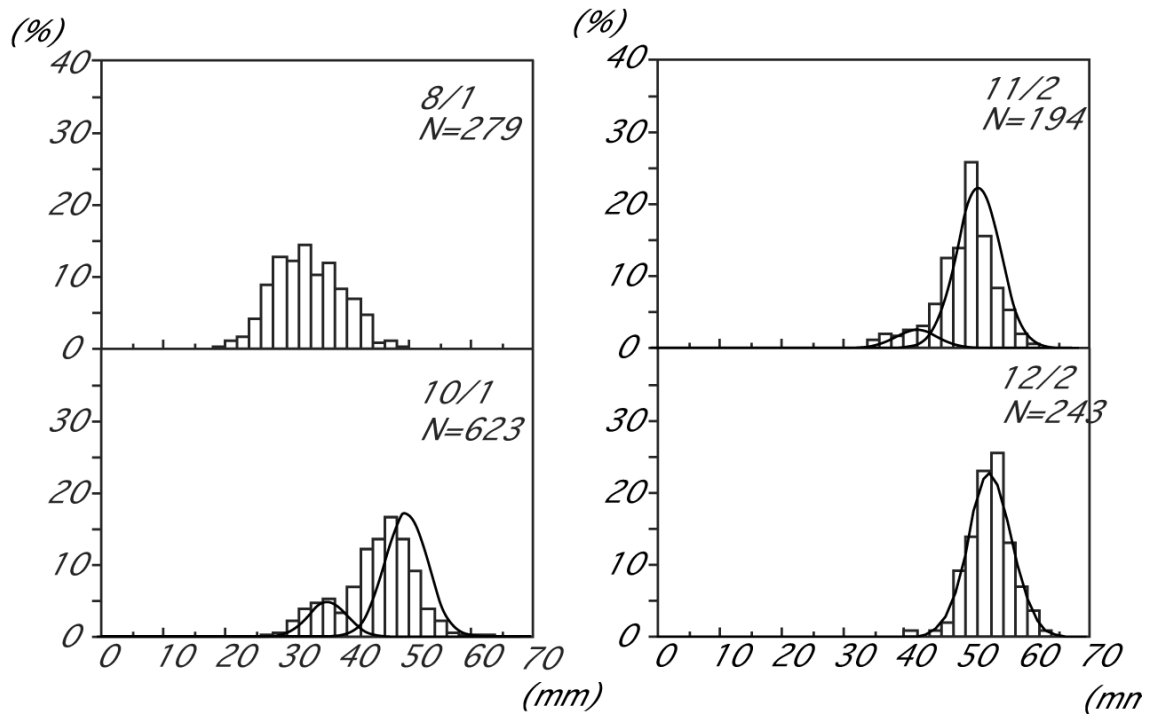


Fig. 2. 2002年8月-12月のひょうたん沼の当歳魚における体長組