

同所的生息地におけるトミヨ属魚類3種の生殖的隔離機構

Reproductive isolating mechanisms among the three sympatric species of genus *Pungitius*

町田善康・後藤晃（北大院水産）

[Introduction]

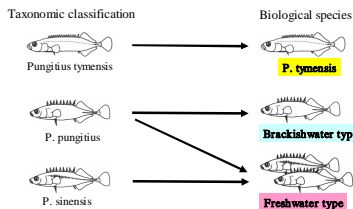


Fig. 1. Relationship between taxonomic classification and biological species of three species of genus *Pungitius* in Hokkaido. (Takahashi, 2003)

トミヨ属魚類 *Pungitius* は北半球の温帯から寒帯域に分布する小型冷水性淡水魚であり、日本列島では主に北海道および東北・北陸地方に分布している。

近年、アロザイムを用いた集団遺伝学的研究により、北海道に分布する本属魚類はトミヨ属汽水型、淡水型、およびエゾトミヨの3つの遺伝的集団からなることが明らかにされた(高田, 1984; Takata et al., 1987; Niwa, 1987)。さらに、北海道東部において3種の同所的生息地が見出され、そのような場所では生殖的隔離の存在が示唆された。しかし、その詳細については明らかにされていない。

そこで本研究では、トミヨ属3種の同所的な生息地においてどのような生殖的隔離機構が働いているのかを明らかにするため、河川内営巣分布調査と無選択配偶実験をおこなった。

河川内営巣分布調査

[Sampling location]

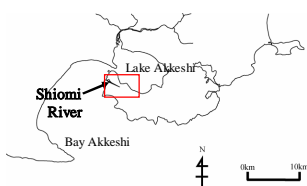


Fig. 2. Outline map of the Shiomi River of three sympatric species of ninespine stickbacks.

[Methods]

調査場所: 北海道東部汐見川 (流長 約4km)
(Fig. 1; 43° 02' N, 144° 50' E)

- 調査方法**
- ・約20日に1度、各調査区を潜水し営巣雄の探索・採集をした。
 - ・月周期にあわせて各調査区の物理環境を測定した。
 - ・繁殖期の雄はアロザイム解析により種判別を行った。

無選択配偶実験

[Methods]

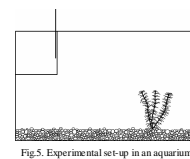


Fig. 5. Experimental set-up in an aquarium.
実験環境
(3種が同所的に営巣していた場所)
塩分濃度0.7‰
水温15℃
明期16時間、暗期8時間

- 手順**
- 雄の営巣を確認
 - ボックスに雌を入れる(5分)
 - 5分後扉を開け雌を導入
 - 雄と接触したら記録開始
 - 30分間観察
 - 30分以内に inspectionあり inspectionなし
 - 交配成功 失敗
 - さらに10分間観察

[Results]

Behavioral isolation

Table 2. Courtship success of male

Male	Courtship success		
	Brackishwater type	Freshwater type	P. tymensis
Brackishwater type	95.2% (20/21)	40.9% (9/22)	0% (0/22)
Freshwater type	38.1% (8/21)	90.9% (20/22)	4.8% (1/21)
P. tymensis	20.0% (4/20)	30.0% (6/20)	95.0% (19/20)

Percentage of courtship successes (denominator: number of trials, numerator: number of courtship successes at each trial)
Fisher's exact test adjusted using the Bonferroni correction for the number of significant difference .05 level were conducted.
significant difference are shown as *.

Table 3. Courtship success of female

Female	Courtship success		
	Brackishwater type	Freshwater type	P. tymensis
Brackishwater type	95.2% (20/21)	38.1% (8/21)	20.0% (4/20)
Freshwater type	40.9% (9/22)	90.9% (20/22)	30.0% (6/20)
P. tymensis	0% (0/22)	4.8% (1/21)	95.0% (19/20)

Percentage of courtship successes (denominator: number of trials, numerator: number of courtship successes at each trial)
Fisher's exact test adjusted using the Bonferroni correction for the number of significant difference .05 level were conducted.
significant difference are shown as *.

各種について正逆あわせて9通りの組み合わせでそれぞれの配偶成功率と比較した結果、同種間で高い配偶成功率を示し、強い同種交配が存在した (Table 2)。

汽水型および淡水型の雄とエゾトミヨの雌との間の配偶成功率は0-4.8%と低かった。しかし、他の異種間の配偶成功率は38.1-40.9%と高い値となった (Table 2)。

エゾトミヨの雄と異種の雌との配偶成功率は、20.0-30.0%と高い値となった (Table 2)。

各種について正逆あわせて9通りの組み合わせでそれぞれの配偶成功率と比較した結果、同種間で高い配偶成功率を示し、強い同種交配が存在した (Table 3)。

汽水型および淡水型の雌と異種の雄との間の配偶成功率は20.0-40.9%と高い値となった (Table 3)。

エゾトミヨの雌と異種の雄との間の配偶成功率はほぼ0%であり、雌による雄の種選択性が存在することが明らかにされた (Table 3)。

[Results]

Spatial Isolation

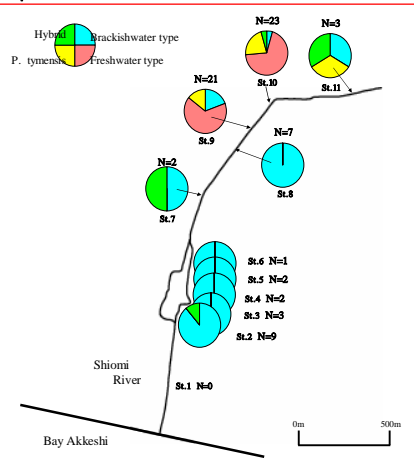


Fig. 3. Frequency composition of nesting male of brackishwater type, freshwater type, *P. tymensis* and their hybrid in the 11 sites.

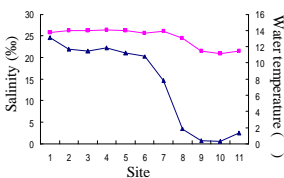


Fig. 4. Mean salinity (%) and water temperature (°C) shown in 11 sites.

アロザイムを用いた種判別の結果、既報と同様に汽水型と淡水型の間の交雑は認められず、淡水型とエゾトミヨの間には雑種個体が確認された。そして、本調査において汽水型とエゾトミヨの間の雑種個体が確認された。3種の雑種の頻度は4.5%と低い値を示した。

河川内営巣分布調査の結果、汽水型は河川全体で営巣が確認され、主にSt. 8より下流域 (塩分濃度3.4-22.3‰、水温13.0-14.1℃) に営巣していた。一方、淡水型はSt. 9, 10 (塩分濃度0.6-0.7‰、水温11.2-11.5℃) に集中的に営巣しており、エゾトミヨはSt. 9, 10, 11 (塩分濃度0.6-2.4‰、水温11.2-11.5℃) の河川上流域に営巣していた (Fig. 3, 4)。

つまり、汽水型は塩分濃度および水温の高い下流域に、他の2種は塩分濃度および水温の低い上流域に営巣していた (Mann-Whitney U test with Monte-Carlo method, $P < 0.01$)。

営巣場所の各環境要素を3種で比較した結果、いずれの環境要素においても有意な差は認められなかった (Table 1)。

Table 1. Kruskal-Wallis test with Monte-Carlo method for the nest site characteristics of three sympatric ninespine stickbacks.

Character	Means±SD (range)			Kruskal-Wallis test P
	Brackishwater type	Freshwater type	P. tymensis	
Distance from bottom to nest (cm)	7.0±9.9 (1-27)	3.8±2.4 (1-9)	3.7±1.9 (1-7)	0.973
Distance from shore to nest (cm)	21.0±34.1 (0-90)	12.6±15.7 (2-80)	14.0±7.7 (4-30)	0.319
Cover	4.5±0.5 (4-5)	4.5±0.8 (2-5)	4.3±0.9 (3-5)	0.929
Nest density	0.2±0.4 (0-1)	0.5±0.6 (0-2)	0.2±0.4 (0-1)	0.363
Distance from the nearest nest (cm)	236.0±308.6 (50-852)	179.6±240.4 (10-852)	159.1±142.6 (10-350)	0.646

[Conclusions]

汐見川におけるトミヨ属3種の生殖的隔離機構

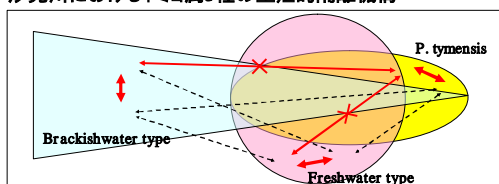


Fig. 4. Summary of spatial and behavioral isolation.
Spatial isolation: Blue, red and yellow zone indicate brackishwater type, freshwater type and *P. tymensis*, respectively.
Behavioral isolation: Assortative mating is clearly shown among the sympatric ninespine stickbacks. Assortative mating is shown by solid red arrows. Low courtship success is shown by red arrows with a cross. Black dashed arrows show potential courtship success between heterotypic mating.

- ・営巣場所が広く重複する淡水型とエゾトミヨの間には行動的隔離が生産的隔離の一部として働いている。
- ・汽水型とその他の2種の間には場所的隔離と行動的隔離の双方が生産的隔離の一部として働いている。

トミヨ属3種の雑種

淡水型とエゾトミヨの雑種

今回の調査からも、既報と同様に2種間の雑種の存在が示された。河川規模が小さく、2種の分布が密接している場合、交雑が起こりやすい(Niwa, 1987)。汐見川も同様に河川規模が小さく、限定された流路区で2種の営巣場所が重複していた。そのため、交雑が起こりやすくなっていると考えられる。

また、Takahashi and Takata (2000)は、エゾトミヨにおいて、一部の個体間で同所的な淡水型からのmtDNAの異種間浸透を指摘した。交配実験から、エゾトミヨの雌には雄の種選択性が示された。一方、淡水型の雌とエゾトミヨの雄との間の配偶成功率は30.0%となり2種が潜在的に交配する能力を持つことを示し、淡水型からエゾトミヨへのmtDNAの異種間浸透を行動的に示唆する結果となっていた。

汽水型と淡水型の雑種

今回の調査からも、既報と同様に2種間の雑種は認められなかった。

本来、汽水型は河川河口域に淡水型は中流～下流域に分布し、2種が出会うことは稀である。しかし汐見川において、2種の営巣場所は一部で重複し、交配実験から2種が潜在的に交配する能力を持つことが示唆された。すなわち、2種間の雑種個体が存在してもおかしくない状況にある。しかし、営巣分布の調査から、交雑域に存在する汽水型はごく少数であり、大部分を淡水型が占めていることから、2種は潜在的に交配しうる能力を持っているが、交雑の起こる頻度は低いと考えられる。また、雑種一代目の雄が妊性を持たないことから、戻し交配の頻度が減り、雑種の検出自体が困難になっていると考えられる。

汽水型とエゾトミヨの雑種

今回の調査から、新たに汽水型とエゾトミヨの間の雑種が認められた。

汽水型は河川河口域に、エゾトミヨは河川上流域で繁殖するという生態的特性により本来は全く出会うことがない(高田, 1984; Takata et al., 1987)。汐見川は3種の分布が凝縮したような場所であり、河川全体に塩分の影響を受ける特殊な環境であるために2種間の交雑域が出現したと考えられる。

また、この2種の場合、異種の種分化後に汽水型の分布拡大によって同所域が形成されたと推測されている(Takahashi and Goto, 2001)。つまり、完全な種分化に達しなかった2種が二次的に接触したために交雑が起こっていると考えられる。