

学 位 論 文 題 名

日本列島周辺に生息するイトヨ (*Gasterosteus aculeatus*)
の集団遺伝学のおよび形態学的・生態学的研究

学位論文内容の要旨

イトヨ (*Gasterosteus aculeatus*) は、北半球の亜寒帯域に広く分布する小型の遡河回遊魚であり、その生活環により遡河型と淡水域で一生を送る淡水型に大別される (Wootton 1984)。イトヨの表現型的特徴には著しい変異があり (Bell & Foster 1994)、その分類や進化については統一した見解に至っていない。日本産イトヨについても、形態学のおよび遺伝学的研究が行われてきたが (池田 1933, 1934, 川真田 1980, 本間 1987, Taniguchi et al. 1990, Haglund et al. 1992)、イトヨ全体の中での日本産イトヨの系統分類学的位置づけ、および日本列島周辺の詳しい集団構造は解明されていない。そこで本研究では、日本列島周辺に生息するイトヨについてアロザイムを遺伝的指標に用いた集団遺伝学的解析を行うことにより、本種の集団構造の把握を試みた。そして、それらの集団構造に基づいて形態学のおよび生態学的特徴の比較研究を行い、日本に生息するイトヨの分類学的問題を解決し、それらの分化プロセスを推察した。

調査した11酵素から18遺伝子座が推定され、各集団間の対立遺伝子頻度から算出される遺伝的距離に基づいてデンドログラムを作成した。その結果、イトヨ集団は太平洋グループと日本海グループに大別され、それらのグループ間では高度に遺伝的分化を遂げていることが示された ($D=0.428$)。そして、太平洋グループには北海道太平洋岸の集団および日本・アラスカの淡水型集団が含まれたのに対し、日本海グループは主に日本海およびオホーツク海沿岸の集団から構成された。また、各グループ内の遺伝的特徴を調査したところ、日本海グループでは、ほぼ均一な遺伝的組成を持つことが示された。それに対し、太平洋グループではそれぞれの集団ごとに特徴的な遺伝子組成が認められ、このグループには高度に遺伝的分化を遂げた

地域集団が内包されていると推察された。

太平洋グループと日本海グループの同所的な生息が、北海道太平洋岸のいくつかの河川・湖沼において見いだされた。この様な生息場所においても、成魚個体の中に2グループ間の交雑個体は極めて少なく、遺伝学的な解析により2つのグループはそれぞれ独立した繁殖集団を維持していると考えられた。一方、稚魚個体の中に2グループの交雑第1代 (F_1)、戻し交雑もしくは交雑第2代 (H) が存在したが、それらの出現割合は著しく低かった。そして、2グループ間で人為交配を行った結果、得られた個体の受精率および孵化率は高い値を示した。さらに、稚魚個体中に占める F_1 の割合は成魚の2グループの個体数比率から推定される期待値に比べて有意に低かったことから、2グループ間の交配がランダムに起きていないか、あるいは自然条件下では F_1 の生存率が低いことが示唆された。加えて、2グループ間の F_1 個体が不捻である可能性も示唆された。これらのことから、太平洋グループおよび日本海グループ間には不完全な同類交配による交配前隔離、および雑種崩壊による交配後隔離が存在すると推察された。

同所的な生息域における太平洋グループおよび日本海グループの形態的形質および繁殖形質を調査した結果、太平洋グループは発達した鱗板と骨質化した尾柄部隆起骨をもつのに対し、日本海グループの鱗板は全体的にわずかに退化的であり、また尾柄部隆起骨は柔らかい鰭状を呈した。従って、これらの形態形質においても2つのグループを明瞭に判別することができた。さらに、体長、背鰭軟条数、孕卵数および卵サイズなど、いくつかの表現型的特徴においても2グループ間で有意な差が認められた。これらのことから、太平洋グループおよび日本海グループは遺伝的特徴だけではなく表現型的特徴においても著しい分化を遂げていることが示され、2グループは別種であるとみなすのが妥当であると考えられた。そして、太平洋グループは従来のイトヨ (*G. aculeatus*) に相当すると推測されたことから、日本海グループは北半球に広く分布しているイトヨ (*G. aculeatus*) とは独立した分類学的種として扱われることが妥当である。また、太平洋グループと日本海グループ間の遺伝的距離の平均値から両者間の分化年代を算出した結果、214万年と推定された。約200万年前の日本列島周辺の地史的変遷および現在の2グループの地理的分

布の状態から、日本海が太平洋から分断された過程で、日本海グループは太平洋グループから隔離されたことによって分化したと推察される。

日本列島周辺に生息する2グループのうち、日本海グループは遡河回遊型の生活史を持つ集団だけで構成されているのに対し、太平洋グループには遡河回遊型集団と淡水型集団が含まれた。特に、北海道太平洋岸のいくつかの河川・湖沼には太平洋グループに属する遡河回遊型と淡水型の同所的な生息が見いだされた。そして、淡水型集団は日本海グループより太平洋グループの遡河回遊型と近縁であったことから、日本に生息する淡水型集団は太平洋グループの遡河回遊型から派生したと推測された。さらに、各々の淡水型集団は同所的または近隣に分布する太平洋グループの遡河型集団との間で様々なレベルで遺伝的分化を示したことから、淡水型集団の分化は地理的および時間的に異なった場所と年代に（多系統起源的に）起こったと推察される。

北海道太平洋岸には、太平洋グループの遡河回遊型イトヨと極めて新しい時代に遡河回遊型から分化したと推測される淡水型イトヨが分布している。そこで、これらの生物学的特徴を比較し、淡水型の初期形成過程について考察した。遡河回遊型と淡水型イトヨの同所的生息地では、これらの2型は同一の繁殖集団を形成していると推測され、同一個体群内の生活多型であると考えられた。このような生活多型を示す集団は北海道太平洋岸に広く分布していたことから、淡水型集団の形成には同一集団内の生活多型の出現が重要な起点になったと考えられた。また遺伝学的な解析により、遡河回遊型から淡水型への分化は多所的・異時的に起きたと推測されたにもかかわらず、北海道太平洋岸の淡水型イトヨには遡河回遊型と比較して、体サイズの小型化および孕卵数の減少など共通したいくつかの表現型的特徴が認められた。このような表現型的特徴は遡河回遊型と同一の繁殖集団を形成している淡水型イトヨにも認められたことから、淡水型イトヨの表現型的特徴は一生を淡水環境で生息することによって形成されたと考えられる。そして、淡水型個体が遡河回遊型と同所的に生息する集団では、両型間に遺伝的組成において差異が認められなかったのに対し、遡河回遊性集団からごく最近堰堤によって物理的に隔離されて形成された淡水型集団には、母集団との間に遺伝的分化が見いだされた。このことか

ら、淡水型集団は遡河回遊型集団から物理的な障壁によって長期間隔離された場合に独自の遺伝的分化を遂げると推測される。そして、湖沼や湧水地帯など、淡水型イトヨにとって生息に適した環境が長期間維持された場合には、それぞれの生息環境に適応して独自の生物学的特徴を持つ淡水型集団に進化したと推察される。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 山 崎 文 雄
副 査 教 授 尼 岡 邦 夫
副 査 助 教 授 後 藤 晃

学 位 論 文 題 名

日本列島周辺に生息するイトヨ (*Gasterosteus aculeatus*) の集団遺伝学のおよび形態学的・生態学的研究

北方圏淡水域に広く分布するイトヨは表現型的特徴や生活環に著しい変異を有し、これまで多くの研究者により形態学的・遺伝学的に調べられてきたが、分類や集団構造について統一した見解が得られていなかった。

申請者はこの点に注目し、日本列島を中心に、韓国、アラスカを含めて29地域集団から集めたイトヨについて、アロザイムを遺伝指標とした集団遺伝学的解析を行い、更に集団構造に基づいて、形態学的及び生態学的特徴を比較して次のような評価すべき結果を得た。

1. 11酵素のアロザイムより推定した18遺伝子座中、16遺伝子座に多型を検出この多型から、各地域集団間の遺伝的距離を求めて作成したデンドログラム中に、高度な遺伝的分化 ($D=0.428$)を示す2グループのあることを見出した。このグループに関して、両グループに属する集団の地理的分布パターンから、各々を太平洋グループと日本海グループとして区別できることを明らかにした。

2. 太平洋グループは北海道太平洋岸の集団および日本・アラスカの集団を含み、生活型では淡水のみで生活する淡水型と海へ降る遡河回遊型の生活2型を含むこと、また遺伝的には遺伝子組成の異なる高度に分化した集団を内包していることを示し、一方日本海グループは日本海およびオホーツク海沿岸の限られた集団を含み生活型も遡河回遊型のみで、均一な遺伝子組成を示す集団により構成されていることを示した。

3. 太平洋グループと日本海グループが同所的に生息する河川・湖沼を北海道太平洋岸で見だし、このような生息場所においても、成魚個体の中に2グループ間の交雑個体は極めて少なく、2グループはそれぞれ独立した繁殖集団を維持していることを示した。また人為的に2グループ間の交配を行うと受精率および孵化率は高いが、得られた F_1 交雑個体は不稔性である可能性が高く、両グループ間には不完全な同類交配による交配前隔離、および雑種崩壊による交配後隔離が存在することを示した。

4. 両グループ間の遺伝子組成の違いを明らかにするとともに、同所的に生息する水域内で両グループの形態的形質および繁殖形質を調べた結果、太平洋グループは発達した鱗板と骨質化した尾柄部隆起骨をもつものに対して、日本海グループの鱗板は退化的であり、また尾柄部隆起骨は柔らかい鰭条を呈することから、両グループは形態的にも明瞭に判別で

きることを明らかにした。さらに体長、背鰭軟条数、孕卵数、成熟卵サイズにも差があり表現型的特徴においても著しい分化を遂げていることから、両グループは別種であるとして太平洋グループは従来のイトヨ(*G. aculeatus*)に相当し、日本海グループは北半球に広く分布しているイトヨ(*G. aculeatus*)とは独立した分類学的種として扱うのが妥当であるとした。

5. 太平洋グループと日本海グループ間の遺伝的距離の平均値から両グループ間の分化年代を214万年と推定し、約200万年前の日本列島周辺の地史的変遷および現在の両グループの地理的分布の状態から、日本海が太平洋から分断された過程で、両グループが分化したとして、種分化過程を地史との関係から推論した。

6. 日本に生息する淡水型集団は日本海グループより太平洋グループの遼河回遊型と近縁であることから、太平洋グループの遼河回遊型から派生したとして、淡水型集団の分化は地理的および時間的に異なった場所と年代に多系統起源的に生じたと推論し、イトヨの種分化、生活環の変異を時空間的にとらえようとした。

7. 北海道太平洋岸に太平洋グループの遼河回遊型イトヨと新しい時代に遼河回遊型イトヨから分化したと推測される淡水型イトヨが分布している水域を見つけ、この水域内での2型の遺伝的類縁性を調べた結果、この生活環の異なる2型間で明らかな遺伝子交流のあることを示し、2型は同一繁殖集団内の生活多型であることを明らかにした。また遺伝学的な解析結果から、遼河回遊型から淡水型への分化は多所的・異時的に起ったと推定し、北海道太平洋岸の淡水型イトヨには遼河回遊型と比較して、体サイズの小型化および孕卵数の減少など共通した表現型的特徴のあることを明らかにした。更に堰堤によって物理的隔離された淡水型集団が母集団である遼河回遊性集団とは異なる遺伝子組成を示すことから、淡水型集団は遼河回遊性集団から長期間隔離されることによって、それぞれの生息環境に適応しながら独自の生物学的特徴を持つ淡水型集団へと分化する可能性について論じた。

以上の結果はこれまで限られた地域集団の研究結果に基いて生じていたイトヨの生活環および形態的・生態的変異の不統一な見解を広い視点から論じて従来の1種を2種として整理し、かつ種多様性の起源を論じたもので審査員一同は結果と論議の妥当性を評価して、本研究は博士(水産学)の学位に相当する業績と判定した。